

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**ВОПРОСЫ  
МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ**

**25**



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ  
КОМИССИЯ ПО МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

# ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

25

СИСТЕМАТИКА И МОРФОЛОГИЯ  
МИКРООРГАНИЗМОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
МОСКВА 1982

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR  
ORDER OF THE RED BANNER OF LABOR GEOLOGICAL INSTITUTE  
MICROPALEONTOLOGICAL COMMISSION

## QUESTIONS OF MICROPALEONTOLOGY, 25

SYSTEMATICS AND MORPHOLOGY  
OF MICROFOSSILS

Publishing Office «Nauka»  
Moscow, 1982

---

Сборник посвящен проблемам систематики и морфологии фораминифер (в основном фузулиид и нодозариид) и остракод (холлиноморф, примитиопсацей, дарвинулацей). Рассмотрены биологические основы, принципы и критерии систематики таксонов разного ранга, особенности морфогенеза, таксономическое значение морфологических признаков. Приведены новые данные и по систематике тинтинид.

Сборник рассчитан на палеонтологов и биостратиграфов.

Ответственный редактор  
доктор геол.-минерал. наук  
*Д.М. Раузер-Черноусова*

УДК 562/569

Ю.И. ПОЛЯНСКИЙ

Институт цитологии Академии наук СССР

## ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ФОРАМИНИФЕР

Наличие наследственно закрепленного жизненного цикла представляет собою одну из характерных особенностей живых организмов. Обычно под этим термином понимают совокупность следующих друг за другом стадий развития индивида. У многоклеточных животных за начало жизненного цикла принимают оплодотворенное яйцо. Новый цикл начинается со следующего поколения, начало которому дает вновь оплодотворенное яйцо. Жизненный цикл может усложняться тем, что в него вклинивается бесполое, вегетативное или партеногенетическое размножение. Кроме того, на ход жизненного цикла существенное влияние оказывают условия среды. Поэтому нередко смена фаз жизненного цикла приобретает сезонный характер.

У одноклеточных организмов — простейших также наблюдается цикличность размножения и развития. Однако в отличие от многоклеточных у них за начальную стадию цикла следует принимать вегетативную особь, размножающуюся агамным (бесполом) путем. Это обусловлено тем, что агамное размножение свойственно всем простейшим, тогда как половой процесс имеет место далеко не у всех и иногда носит факультативный характер. У большинства простейших в отличие от многоклеточных животных ведущую роль в увеличении числа особей вида играет бесполое размножение, причем многие простейшие размножаются только бесполом путем. Последнее относится, по-видимому, и к некоторым фораминиферам. В разных группах простейших отдельные фазы жизненного цикла в разной степени зависят от условий развития. В общей форме можно сказать, что у большинства паразитических простейших, обладающих сложным жизненным циклом (кокцидии, кровяные споровики и другие), отдельные стадии его строго наследственно фиксированы и внешними факторами удается изменить их лишь в ограниченной степени. У свободноживущих простейших (и это в полной мере относится к фораминиферам), напротив, условия среды оказывают существенное влияние на ход жизненного цикла и смену фаз его. Поэтому в географических зонах с ясно выраженной сезонной динамикой климатических условий жизненные циклы приобретают сезонный характер. Вопрос этот в отношении фораминифер мало изучен. Однако имеющиеся еще немногочисленные наблюдения [например, работы Хофкера (Hofker, 1930) над жизненным циклом *Rotalia bessarii*] ясно показывают зависимость отдельных фаз жизненного цикла от сезонного фактора.

Типичный жизненный цикл фораминифер включает в себя две формы размножения — половое и бесполое и соответственно два поколения: гамонтов, за счет которых образуются гаметы, и агамонтов, развивающихся из зиготы, размножающихся бесполом путем и дающих начало гамонтам. Эта общая схема имеет очень различные формы конкретного осуществления, с которыми мы и познакомимся ниже.

Отдельные примеры жизненного цикла фораминифер были описаны еще в конце XIX и в самом начале XX века: работы Листера (Lister, 1895) и Шаудина (Schau-dinn, 1894, 1895), по жизненному циклу *Elphidium*, исследования Винтера (Winter, 1907) над *Peneloplis*. Однако современное представление о жизненном цикле фораминифер сложилось значительно позднее и обязано главным образом исследованиям Ле Кальвеза [Le Calvez, 1938, 1950], Фоина (Foyn, 1936), Мйирса (Myers, 1943), Арнольда (Arnold, 1955) и особенно Грелля и его школы (Grell, 1954, 1957, 1958a, b, c, 1959, 1973, 1979).

Наиболее значительным результатом этих исследований было открытие у фора-

минифер гетерофазного чередования поколений — явления для животных организмов исключительного и уникального. Речь идет о чередовании гаплоидной и диплоидной фазы клеточного ядра в жизненном цикле простейшего. До исследований Ле Кальвеза и Грелля над фораминиферами у простейших были известны две формы соотношения гаплоидной и диплоидной фазы в жизненном цикле и соответственно две формы мейоза — гаметический и зиготический (рис. 1). При гомотазном чередовании поколений и зиготической редукции диплоидна только зигота. Ее первое или первые два деления являются мейотическими и ведут к редукции числа хромосом вдвое. На всех остальных стадиях жизненного цикла, как бы сложны они не были, клеточное ядро гаплоидно. Такое соотношение гапло- и диплофазы в жизненном цикле наблюдается во многих группах простейших. Оно имеет место у всех споровиков (тип *Sporozoa*) и почти у всех жгутиконосцев (*Mastigophora*), у которых происходит половой процесс. При гомотазном чередовании поколений с гаметической редукцией соотношение гаплоидной и диплоидной фаз прямо противоположно только что рассмотренному. Все фазы жизненного цикла диплоидны и мейоз ведет непосредственно к образованию гамет. Здесь происходит гаметическая редукция (см. рис. 1). Такая форма жизненных циклов среди простейших наблюдается у солнечников (*Heliozoa*), у немногих жгутиконосцев (некоторые виды *Hypermastigina*), у всех инфузур (*Ciliophora*), а также у всех без исключения многоклеточных животных. Гетерофазное чередование поколений до недавнего времени считалось принадлежностью только растений, у которых (мхи, папоротники и некоторые другие группы) поколения, развивающиеся из спор, гаплоидны (гаметофиты). На гаметофите образуются гаметы. После оплодотворения из зиготы развивается диплоидное поколение — спорофит. На последнем возникают споры, при образовании которых происходит мейоз и соответственно редукция числа хромосом. По существу, по этой схеме осуществляется и жизненный цикл фораминифер. Мейоз и редукция происходят в конце жизни агамонта (бесполого поколения) при образовании агамет (что соответствует спорам). Последние дают начало гаплоидному поколению — гамонту (соответствует гаметофиту растений), на котором формируются гаметы. Наконец, после оплодотворения зигота развивается в диплоидное поколение — агамонт (соответствует спорофиту растений). Таким образом в двух заведомо независимых линиях развития (растения и фораминиферы) конвергентно возникли сходные соотношения гаплоидной и диплоидной фазы в жизненном цикле.

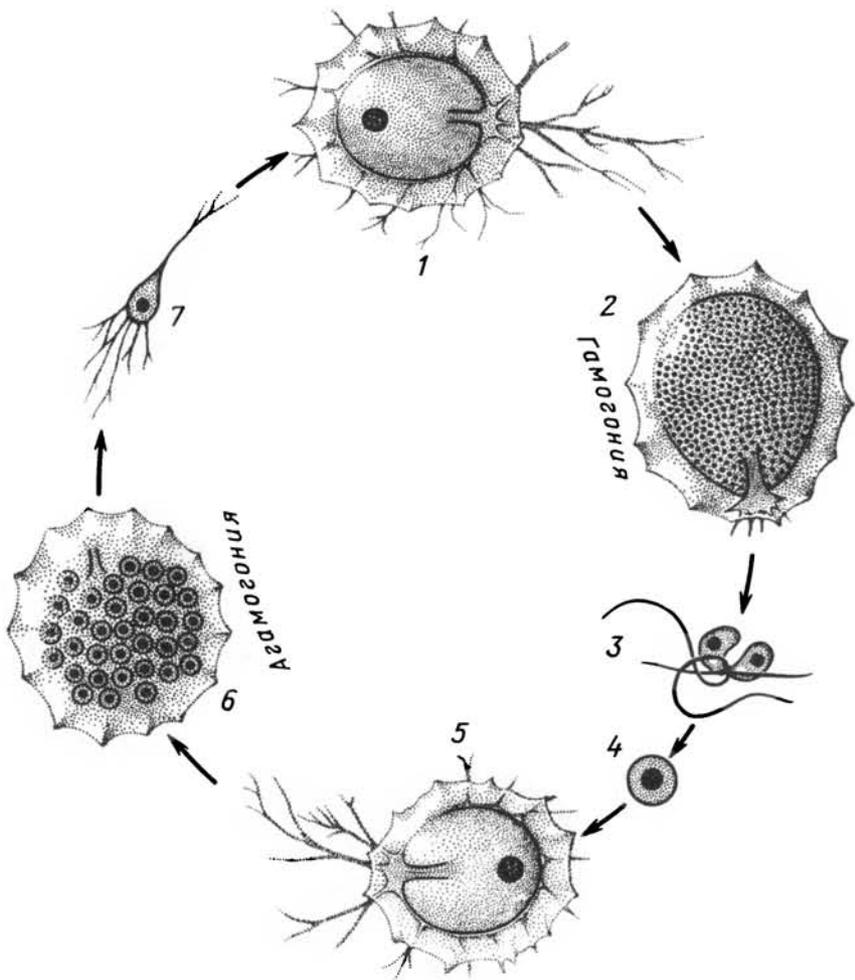
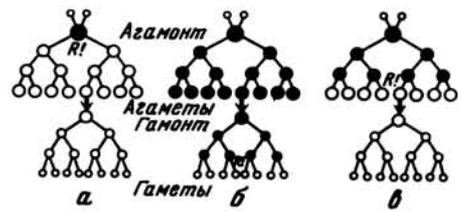
Число хромосом у немногих изученных в этом отношении видов фораминифер невелико. Гаплоидное их число лежит между шестью (*Cibicides lobatulus*) и восемнадцатью (*Rotaliella roscoffensis*).

Хотя у всех фораминифер, у которых имеется половой процесс, жизненный цикл протекает по изложенной выше схеме, однако конкретные формы его очень различны. Можно различить четыре основных типа жизненных циклов фораминифер: 1) типичное гетерофазное чередование поколений со жгутиковыми гаметами без образования агрегатов (сизигиев) гамонтов; 2) типичное гетерофазное чередование поколений с агрегацией гамонтов и образованием жгутиковых (флагеллоидных), каплевидных или амебоидных гамет; 3) автогамные циклы и 4) агамные циклы (отсутствие полового процесса).

Первый из перечисленных выше типов жизненных циклов фораминифер протекает у однокамерных видов с хитиноидной раковинкой, примером которой может служить *Iridia lucida* (рис. 2). Здесь между гамонтом и агамонтом нет существенных морфологических различий. Гамонт (гаплоидный) долгое время остается одноядерным. Ядро его достигает больших размеров. Гамонт активно движется, питается. Затем крупное ядро его разрушается и за счет его хроматина (хромосом) формируется небольшое ядро (его нередко называют микронуклеусом по аналогии с инфузурями), которое претерпевает многократные деления, давая начало ядрам гамет. Далее вокруг каждого ядра обособляется небольшой участок цитоплазмы, формируются двужгутиковые активно подвижные гаметы. Все гаметы морфологически одинаковы (изогаметы). В результате их копуляции возникают зиготы. Они сбрасывают жгутики и вырастают в диплоидное агамное поколение (агамонт или шизонт). Последний в отличие от высших многокамерных фораминифер долгое время остается одноядерным и его трудно отличить от гамонта. В конце роста агамонта происходят ядерные деления, которые сначала представляют собою митозы. Последнее деление ядра является редукционным (происходит ли здесь одноступенчатый или двухступенчатый митоз, остается еще неясным), в результате чего образуются гаплоидные ядра. Вокруг каждого из них обособляются участки цитоплазмы и возникают одноядерные веретенovidные агаметы, обладающие многочисленными ризоподиями. Разделение агамонта на множество агамет часто называют шизогонией. Агаметы выходят из раковинки и приступают к самостоятельному существованию,

Р и с. 1. Соотношение в жизненном цикле гаплоидной (светлые кружки) и диплоидной фаз (темные кружки) в разных группах простейших

а — гаплонты с зиготической редукцией; б — диплонты с гаметиической редукцией; в — фораминиферы с промежуточной редукцией

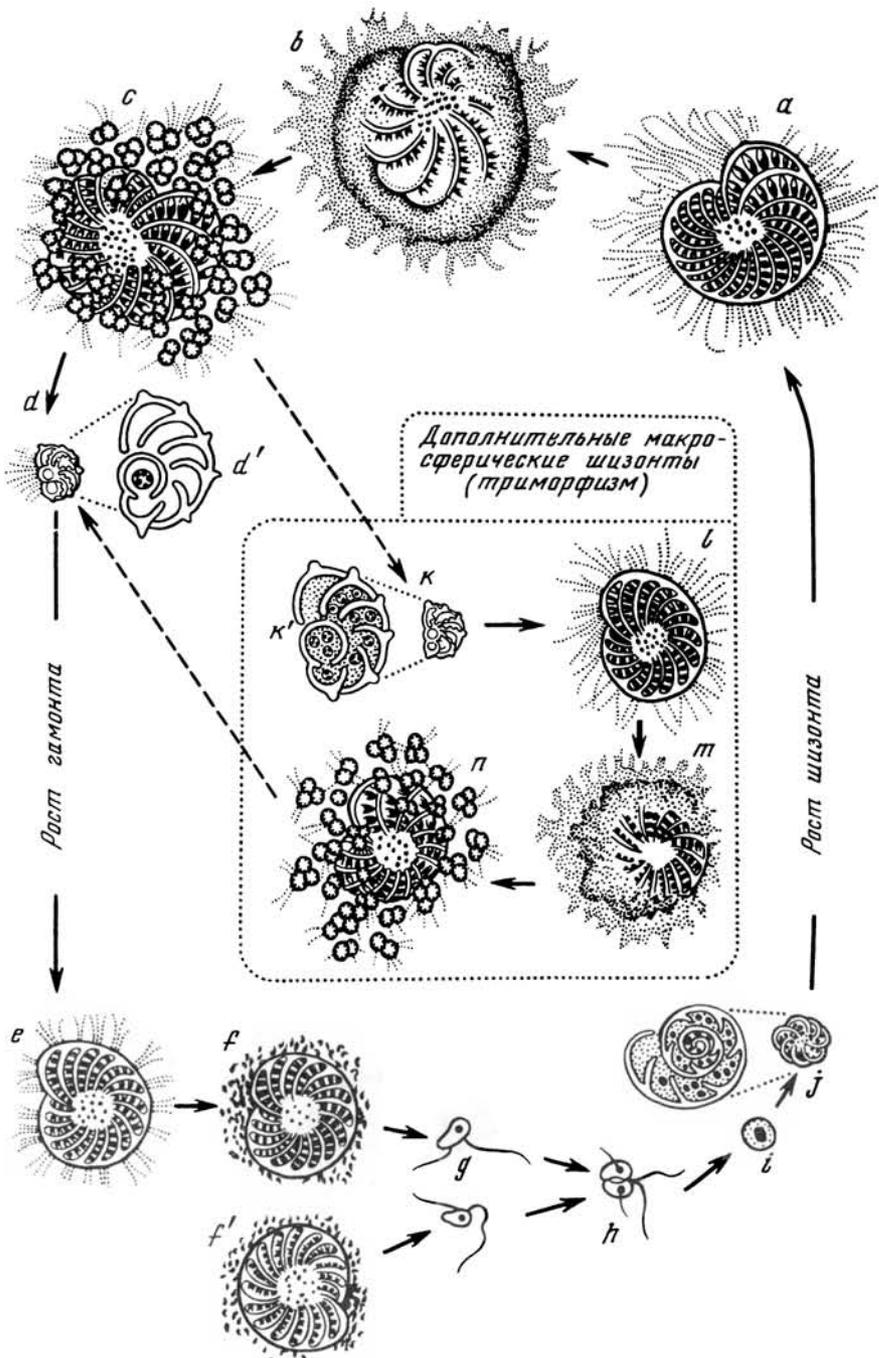


Р и с. 2. Жизненный цикл *Iridia lucida* (из Le Calvez, 1938)

1 — гамонт; 2 — гамогония; 3 — копуляция гамет; 4 — зигота; 5 — агамонт; 6 — формирование агамет (завершается мейозом); 7 — агамета

активно двигаясь и питаясь. Это и есть гамонты, с описания которых мы начали рассмотрение жизненного цикла *Iridia*.

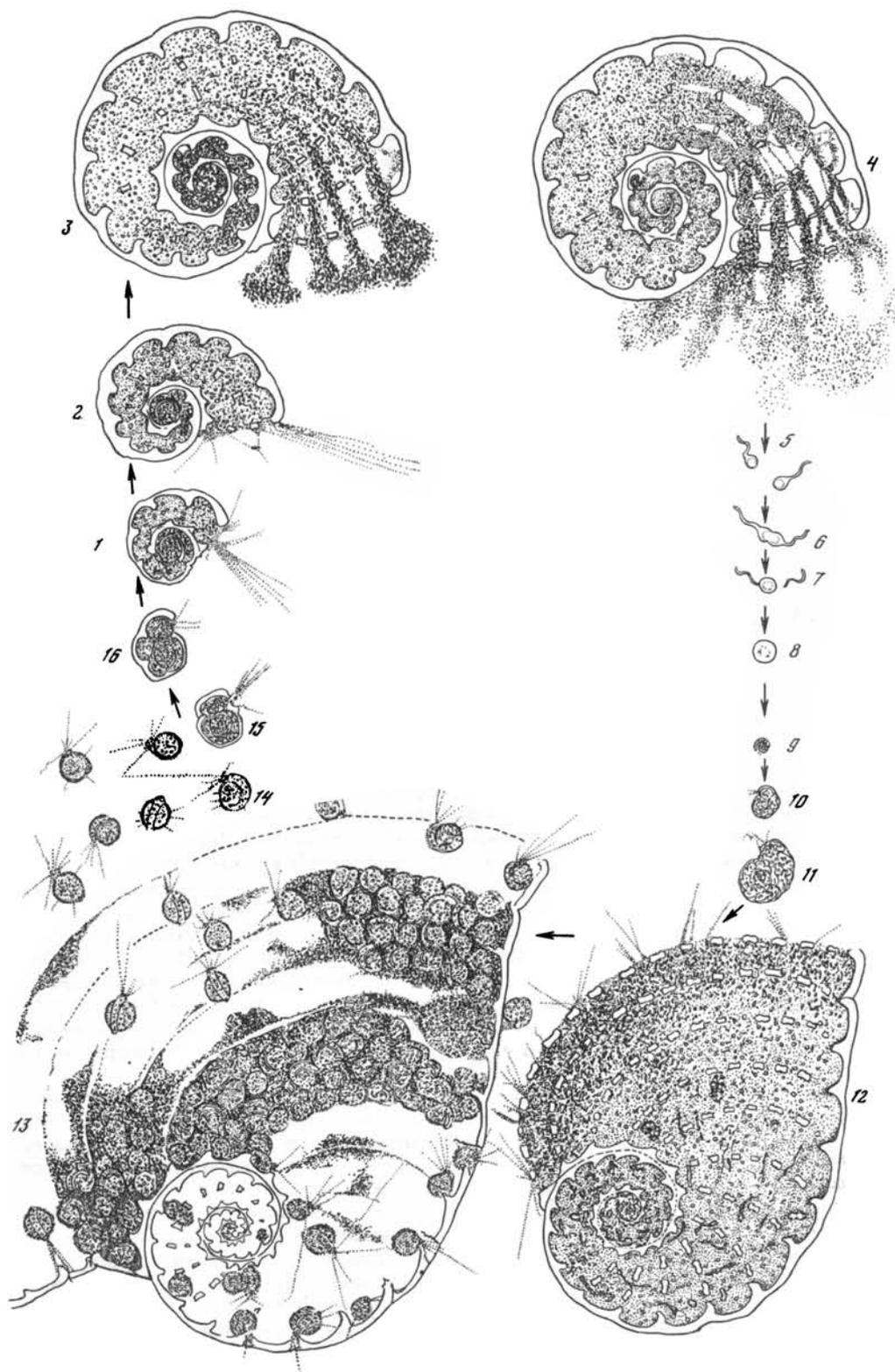
По этому же типу протекают жизненные циклы многокамерных фораминифер, в том числе *Elphidium*, *Peneroplis*, *Planorbulina*, *Orbulina*, *Tretomphalus* и многие другие (рис. 3, 4; см. также Grell, 1973, 1979; Фурсенко, 1978). При этом в растущем гамонте, который долгое время остается одноядерным, ядро достигает больших размеров (Winter, 1907), обогащается хроматином (некоторые исследователи называют его макронуклеусом). Затем это крупное ядро разрушается и за счет его хроматина формируются ядра гамет. Каким путем это совершается, долгое время оставалось неясным (см. ниже с. 10). Однако у большинства многокамерных фораминифер в отличие от рассмотренной выше *Iridia* агамонты и гамонты отличаются друг от друга не только по уровню плоидности ядра, но и по ряду морфологических признаков. Часто агамонт (шизонт) больше гамонта, причем эти различия могут



Р и с. 3. Цикл развития *Elphidium crista* (из Grassé, 1953)

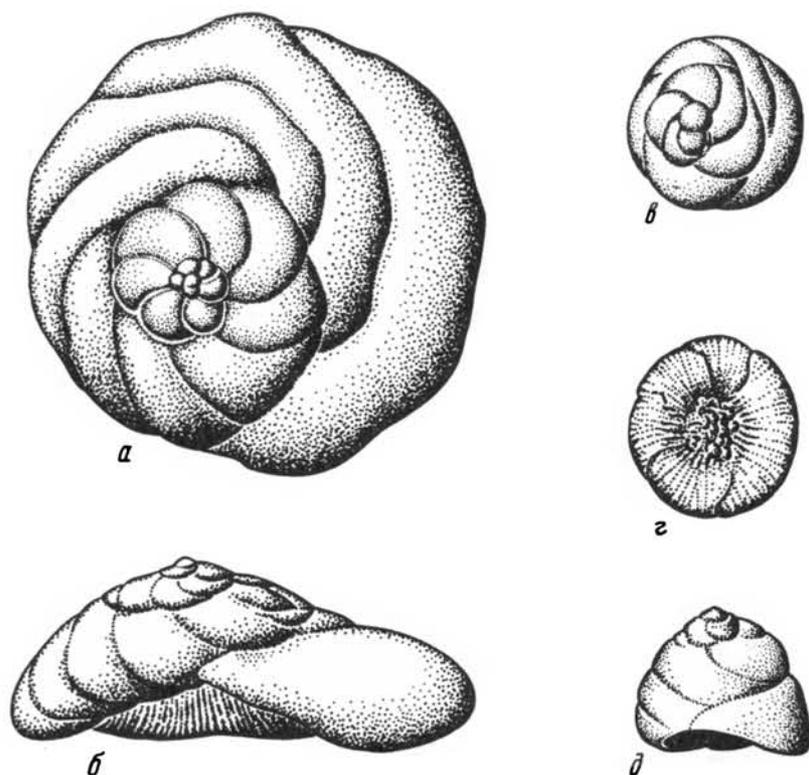
*a*–*b* – шизогония; *c* – образование агамонтов; *d*–*i* – рост гамонтов и гамогония (образование гамет); *g* – гаметы; *h* – копуляция гамет; *i*, *j* – развивающиеся из зиготы молодые агамонты (шизонты)

быть выражены в разной степени (рис. 5). Нередко оба поколения отличаются друг от друга размерами первой камеры (пролокулус). Гамонт характеризуется обычно относительно более крупным пролокулусом (макросферическое поколение), тогда как агамонт (шизонт) более мелким (микросферическое поколение, рис. 6). Происходит это потому, что зигота, вокруг которой формируется первая камера агамонта, обычно бывает значительно меньше агамет (называемых также эмбрионами), дающих начало гамонтам. В отличие от *Iridia* у многокамерных фораминифер агамонты уже на ранних стадиях роста становятся многоядерными, тогда как гамонты



Р и с. 4. Жизненный цикл *Peneperlis pertusus* (из Winter, 1907)

В нижней части рисунка агамонт и формирование агамет, в верхней части — гамонт и гамогония. 1 — четырнадцатикамерный гамонт; 2 — выросший гамонт; 3—4 — гамонт и выходение агамет; 5 — агаметы (изогаметы); 6, 7, 8 — копуляция агамет; образование зиготы; 9—12 — последовательные стадии роста агамонта; 13 — агамонт, дающий начало агаметам; 14—16 — стадии роста гамонта

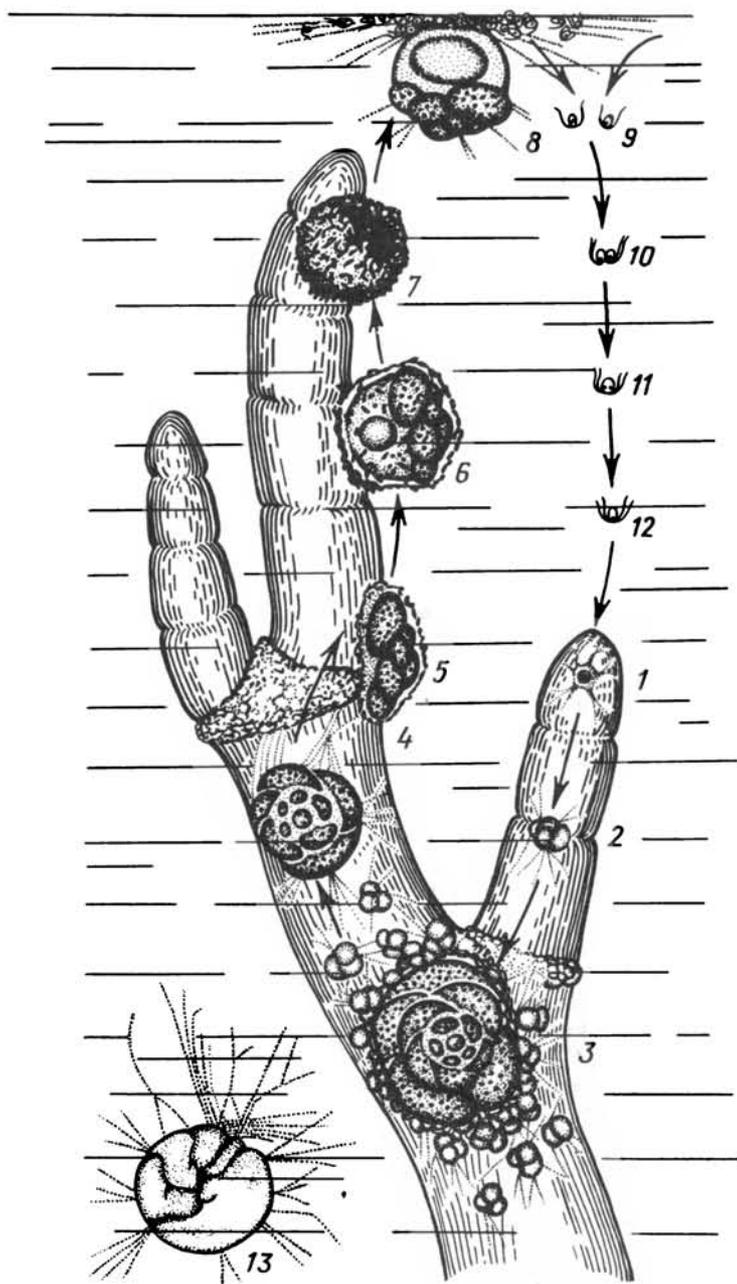
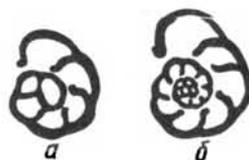


Р и с. 5. *Discorbis mediterraneus* (из Le Calvez, 1950)  
 а, б — взрослый агамонт; в, г, д — взрослый гамонт

долгое время сохраняют одноядерность. Существуют такие виды фораминифер, у которых оба поколения не только морфологически различны, но и экологически резко отличаются друг от друга. Примером может служить *Trochammina bulloides* по исследованию Мйирса (Myers, 1943). Многокамерные агамонты этой фораминиферы (рис. 7) ведут бентический образ жизни, ползают по водорослям. Здесь же протекает агамогония, сопровождаемая мейозом. Агаметы (эмбрионы) дают начало гамонтам, которые на стадии роста остаются здесь же на водорослях. Достигнув предельного размера, гамонты одеваются футляром из детрита, под которым образуется наполненная газом камера. В результате гамонт поднимается на поверхность моря и здесь происходит образование копулирующих между собою изогамет. Зиготы теряют жгутики и постепенно опускаются на дно, где и дают начало растущим агамонтам (шизонтам). Таким образом, у этого вида имеет место резко выраженный диморфизм.

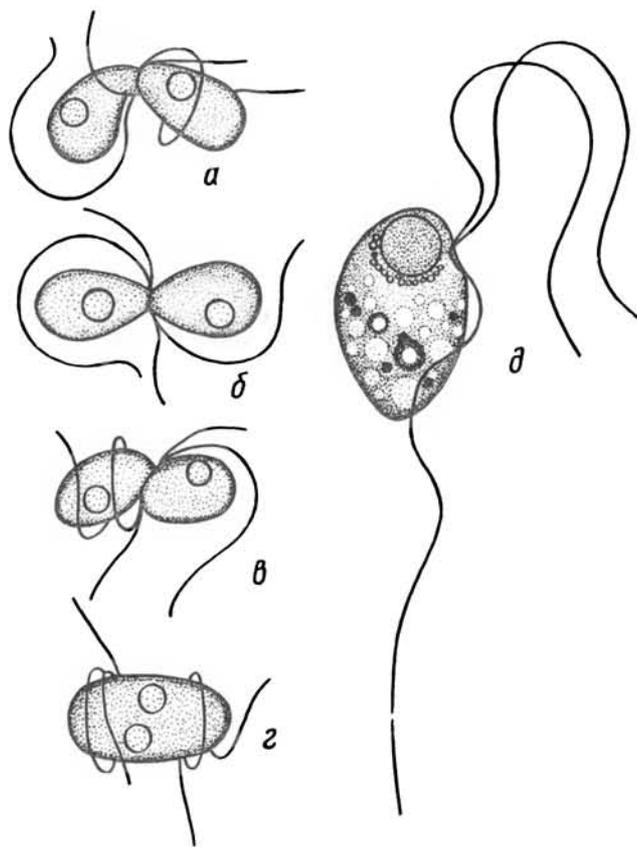
У всех обладающих жгутиковыми гаметами фораминифер наблюдается изогамия — морфологические различия между копулирующими гаметами не выражены. Гаметы чаще всего двужгутиковые (рис. 8). Редко наблюдаются трехжгутиковые гаметы (например у *Discorbis*). Чередование поколений у фораминифер нередко приобретает сезонный характер. Так, Хофкер (Hofker, 1930) для *Rotalia beccarii* var. *flevensis* описал строго сезонный характер чередования поколений. Он описывает у этой фораминиферы две морфологические формы агамонтов ( $A_1$  и  $A_2$ ), которые последовательно развиваются в течение лета. Осенью и зимой от них возникает форма "В", являющаяся гамонтом. Таким образом, у этого вида имеет место не диморфизм, а триморфизм, носящий к тому же сезонный характер. Аналогичное явление описывалось разными авторами и у других фораминифер, как, например, у *Ephidium* (см. рис. 3). Здесь агаметы могут давать начало не только гамонтам, но и агамонтам, повторяя несколько раз бесполое размножение. В результате также получается триморфизм: микросферические агамонты, макросферические агамонты и макросферические гамонты. При экспериментальном культивировании агамонтов некоторых видов фораминифер в лабораторных стандартных условиях в чашках Петри при температуре около  $20^\circ$  и кормлении чистой культурой одноклеточных водорослей (хлореллами, диатомеями) наблюдается иногда полное выпадение стадии гамонта

Р и с. 6. *Planorbulina mediterraneis*  
(из Le Calvez, 1950)  
а — шлиф через раковину гамонта  
(макросферическую); б — шлиф  
через раковинку агамонта (микро-  
сферическую)



Р и с. 7. Жизненный цикл *Tretomphalus bulloides* (из Myers, 1943)

1 — амебидная зигота; 2, 3 — агамонт и образование агамет; 4 — гамонт; 5 — гамонт, окруженный частицами детрита; 6 — образование флотирующей стадии; 7 — пустая оболочка из детрита; 8 — гамонт, поднявшийся на поверхность; 9—12 — гаметы и их копуляция; 13 — гамонты (вид снизу)



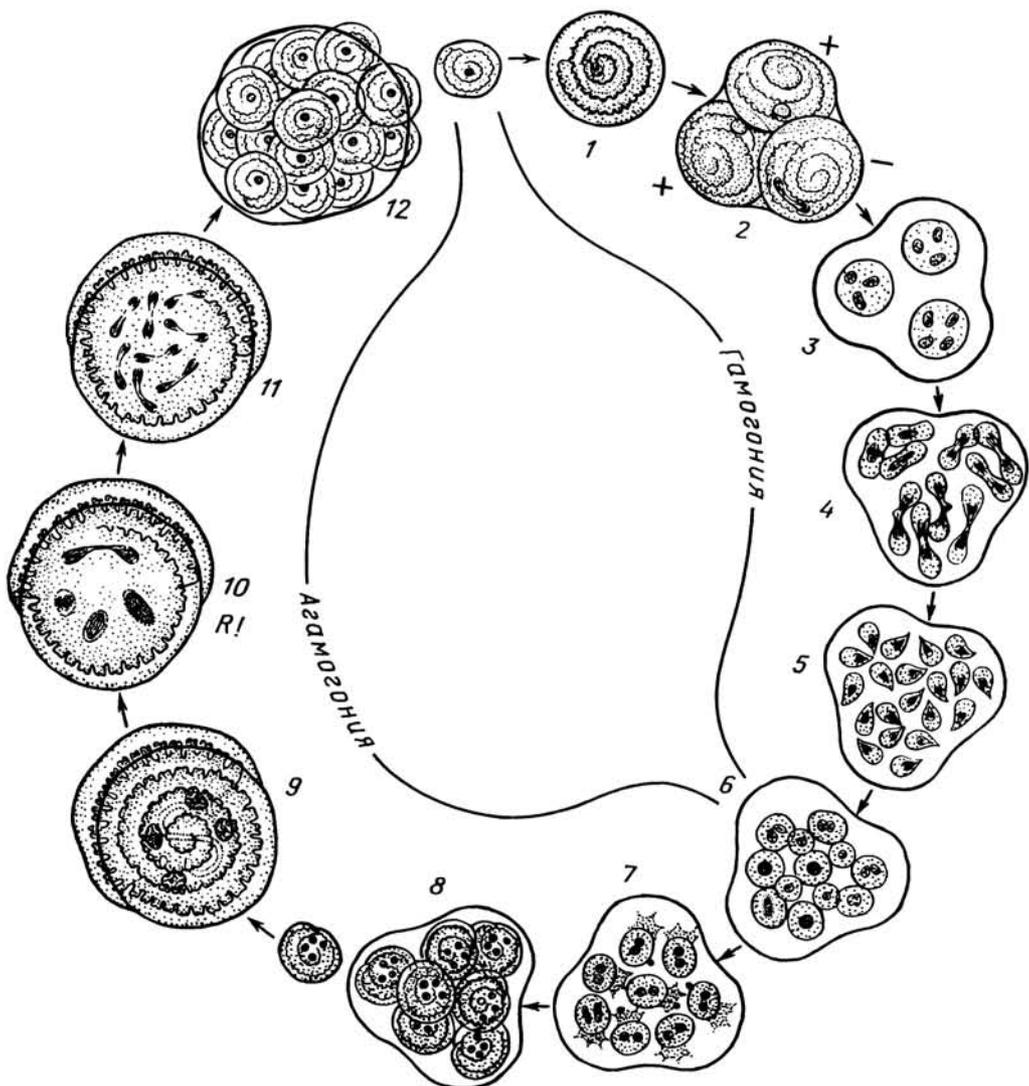
Р и с. 8. Флагеллоидные гаметы фораминифер (из Le Calvez, 1938)  
 а-г — *Trjdia lucida*, стадии копуляции л-ужгутиковых гамет,  
 г — трехжгутиковая гамета *Discorbis mediterraneensis*

и существование культуры поддерживается только за счет следующих друг за другом многочисленных поколений агамонтов.

В наши знания о жизненных циклах фораминифер со жгутиковыми (флагеллоидными) гаметами много нового внесли недавние работы Вороновой (1976а, 1976б, 1978а, 1978б, 1979), изучавшей круглогодично баренцевоморских *Sibicides* (= *Truncatulina*) *lobatulus*. У этой фораминиферы на стадии зрелых агамонтов имеются многочисленные генеративные ядра и крупное соматическое ядро. Оно дифференцируется из одного диплоидного ядра после первых двух делений ядра зиготы, из которой развивается агамонт. Количество ДНК в соматическом ядре (определение проводилось фотометрически после реакции Фельгена) превосходит диплоидный уровень в 15 раз. Очевидно, что при развитии соматического ядра происходит репликация ДНК. Это дает основание Вороновой по аналогии с инфузориями называть такие ядра макронуклеусами (Ma). Соматическое ядро агамонта разрушается после того, как генеративные ядра агамонта проделают мейоз и дадут начало гаплоидным ядрам агамет. Цитологические наблюдения Вороновой показали, что мейоз при этом является двуступенчатым.

У *Sibicides lobatulus* соматическое ядро образуется не только у агамонтов, но и у гамонтов, причем количество ДНК в нем превосходит гаплоидный уровень более чем в 20 раз. Ядро агаметы, образовавшееся в результате мейоза и являющееся гаплоидным при развитии из агаметы гамонта, проделывает своеобразный гетероплярный митоз. Одно из образовавшихся при этом ядер претерпевает дополнительную репликацию ДНК и превращается в соматическое ядро (макронуклеус), тогда как второе остается гаплоидным и в дальнейшем, после многократных делений, даст начало ядрам гамет. Соматическое ядро гамонта функционирует до начала формирования гамет, после чего разрушается. В какой мере общим для фораминифер является путь образования соматического ядра гамонта, который Воронова наблюдала у *Sibicides*, покажут дальнейшие исследования.

Таким образом, в жизненном цикле *Sibicides* имеется два разных соматических ядра. Одно образуется в агаметях в результате дифференцировки диплоидного ядра,



Р и с.9. Жизненный цикл *Patellina corrugata* (из Grell, 1959)

1 — гамонт; 2 — агрегат из трех гамонтов; 3 — гамонты с несколькими ядрами; 4 — митозы в гамонтах и образование зигот; 5 — гаметы; 6 — восемь зигот и четыре остаточные гаметы; 7 — двухядерные агамонты после первого метагамного деления ядра; 8 — четырехъядерные агамонты; 9 — растущий четырехъядерный агамонт; 10, 11 — мейоз; 12 — образование агамет; R — редукция

тогда как другое соматическое ядро развивается в гамонтах на основе гаплоидного ядра.

Второй тип гетерофазного чередования поколений у фораминифер характеризуется тем, что сначала соединяются друг с другом гамонты, образуя агрегаты (сизигии), и лишь после этого в каждом гамонте формируются гаметы. Такие виды называются пластогамными. В качестве примера такого типа цикла рассмотрим *Patellina corrugata*, подробно изученную Греллем (рис. 9). Отметим, что исследования Грелля проводились в культурах (в чашках Петри), что позволило ему шаг за шагом проследить все стадии жизненного цикла. Одноядерные гамонты, которые у этого вида значительно меньше агамонтов (см. рис. 9), объединяются в агрегаты. Число гамонтов, образующих агрегат, у *Patellina* варьирует от двух до четырнадцати. Часто, как это показано на рис. 9, объединяются три гамонта. Вокруг такого агрегата формируется тонкая мембрана, выделяемая корненожками. Тотчас после объединения гамонтов начинается процесс гаметогенеза. В каждом из гамонтов ядро делится небольшое число раз. Деления эти несинхронны. В результате в каждом гамонте образуется от двух до пяти ядер. После этого цитоплазматическое содержимое

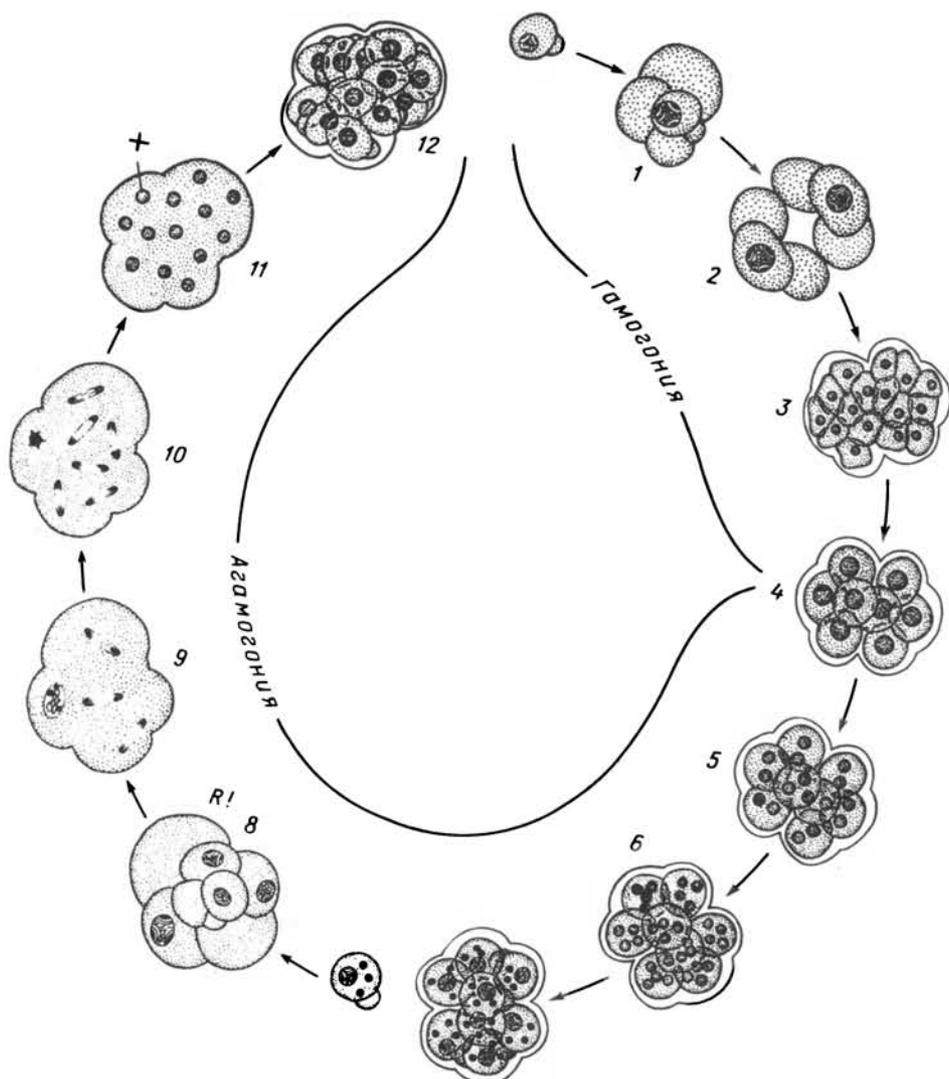
гамонтов выходит из раковин и округляется. Дальнейшие процессы протекают в пространстве между раковинами гамонтов и наружной окружающей их оболочкой. Вокруг ядер обособляется цитоплазма. Далее каждый протопласт с ядром делится еще раз и образуются каплевидные гаметы. Следующий этап — это попарное слияние гамет и формирование зигот. Возникает вопрос — какие же гаметы копулируют между собою, существует ли между ними, несмотря на морфологическую идентичность, половая дифференцировка? Исследования Грелля убедительно показали, что объединяющиеся в агрегат (сизигий) гамонты дифференцированы в половом отношении и относятся к двум противоположным сексуальным группам (на рис. 9 эти группы отмечены знаками + и -). Обычно в агрегате образуется не вполне одинаковое количество гамет противоположных половых тенденций. После копуляции обычно остается некоторое число "неиспользованных" гамет, которые не нашли себе партнера противоположной половой тенденции. На рис. 9—5 видно, что общее число образовавшихся в сизигии гамет равно 20. На рис. 9—6 видно восемь зигот и четыре гаметы, оставшиеся "неиспользованными". Это — "остаточные гаметы", обладающие одинаковой половой тенденцией (+). Их оказалось больше, чем гамет (-), так как сизигий был образован двумя гамонтами с (+) тенденцией и только одним с (-) тенденцией. В дальнейшем образовавшиеся зиготы фагоцитируют остаточные гаметы. При этом переваривается их цитоплазма, ядра же остаются непереваженными. Тотчас после образования зигот начинается их развитие, которое ведет к образованию агамонтов (по числу зигот). У *Patellina* диплоидное ядро делится митотически дважды. Вместе с тем вокруг каждой развивающейся зиготы образуется раковина. Молодые агамонты выходят из общей оболочки, начинают активно двигаться и питаться. В этом периоде осуществляется их значительный рост и они становятся зрелыми агамонтами. После довольно продолжительного периода роста агамонтов их ядра проделяют еще по два деления. Эти деления мейотические, в результате их происходит редукция числа хромосом и формируются гаплоидные ядра агамет — будущих гамонтов. По завершении мейоза вокруг ядер обособляются участки цитоплазмы, одевающиеся оболочкой. Образовавшиеся молодые гамонты переходят к свободному образу жизни и растут, оставаясь при этом одноядерными. Их дальнейшая судьба прослежена нами выше. В типичном случае каждый четырехядерный агамонт дает начало 16 агаметам и соответственно гамонтам. Число их может оказаться меньшим, так как некоторые ядра могут дегенерировать.

Как показали опыты Бертольда (Berthold, 1971), у *Patellina corrugata* гамонты для своего развития обязательно должны образовать агрегаты. По одиночке они развиваться не могут и к автогамии не способны. В условиях культуры Бертольду удавалось поддерживать существование одиночных гамонтов этого вида в течение 27 месяцев, после чего они все же погибли. За это время нормально развивавшиеся *Patellina* совершили 20 нормальных жизненных циклов.

У других пластогамных видов жизненный цикл протекает сходно с только что рассмотренным нами циклом *Patellina corrugata*. Имеются однако и некоторые различия, не меняющие общего характера цикла. Рассмотрим кратко некоторые из этих особенностей.

В большинстве случаев форма гамет у пластогамных фораминифер амебодная или каплевидная. Эти две формы нерезко разграничены друг от друга. Но представляет интерес тот факт, что у некоторых пластогамных видов имеются подвижные гаметы со жгутиками. Сюда относятся некоторые виды рода *Discorbis*. Например, у *D. patelliformis* соединяются в сизигий всегда два гамонта. За их счет формируется довольно большое количество трехжгутиковых гамет, которые тут же копулируют. Интересно отметить, что в пределах близкого рода *Glabratella* имеются не пластогамные виды, гамонты которых дают очень большое количество жгутиковых гамет, свободно копулирующих в морской воде (например *Glabratella vilardeboana*). Эти факты убедительно говорят в пользу того, что пластогамия среди фораминифер явление вторичное и первичным является образование большого количества свободных флагеллоидных гамет. При переходе к пластогамии уменьшается вероятность встречи гамет. В связи с большей надежностью копуляции уменьшается количество продуцируемых гамет и несколько увеличиваются их размеры.

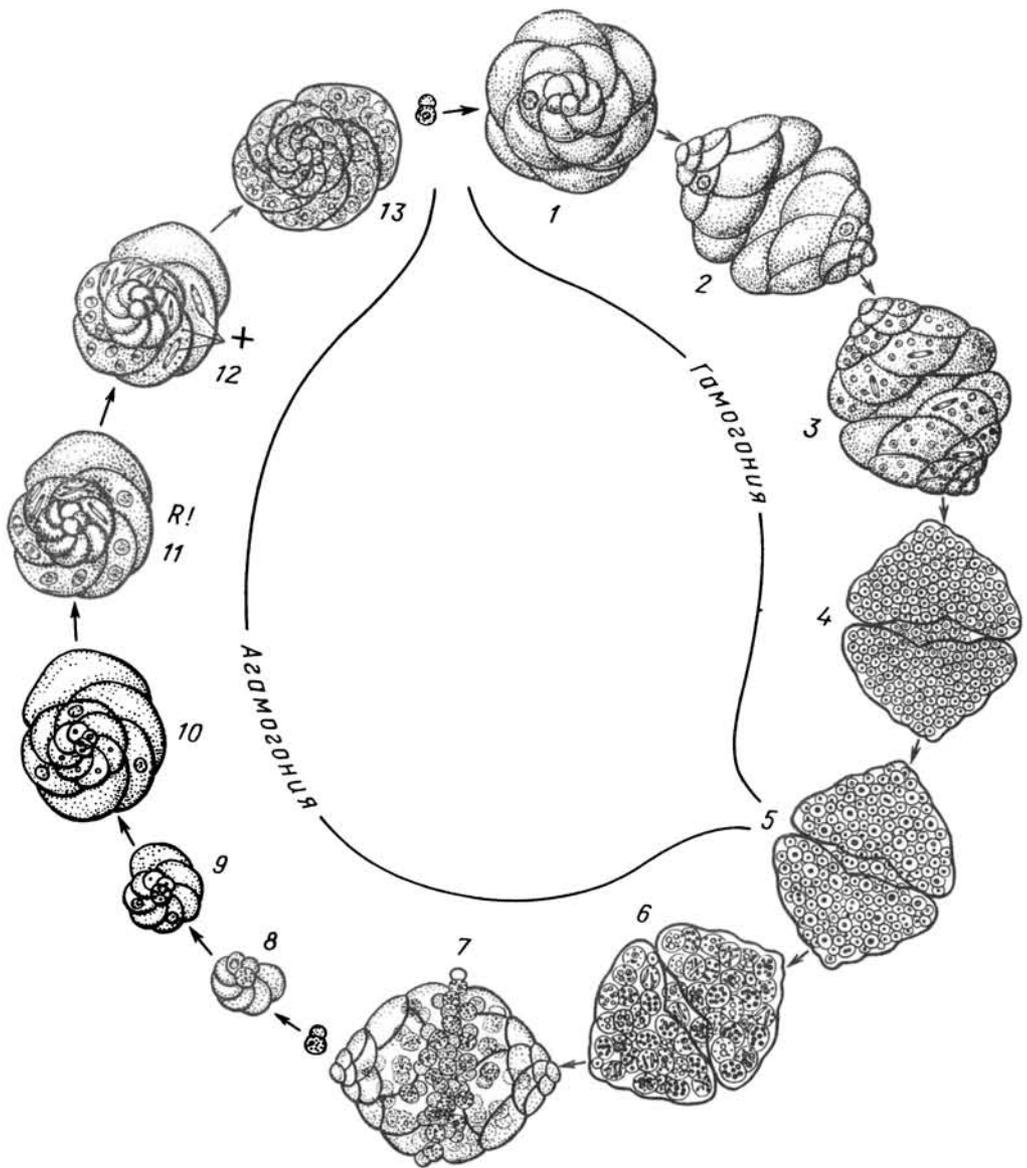
Важной особенностью жизненного цикла некоторых пластогамных видов является наличие ядерного диморфизма — дифференцировки ядер агамонтов на две качественно различные группы: генеративные и соматические ядра. Пример этого своеобразного процесса можно наблюдать в жизненном цикле *Metarotaliella parva* [по работе Вебер (Weber, 1965)], представленном на рис. 10. Общий ход жизненного цикла в основных чертах сходен с таковым *Patellina corrugata* (см. рис. 9). В отличие от последней в случае *Metarotaliella parva* гамонты всегда соединяются в агрегаты попарно. Каждый из них дает начало восьми гаметам, после копуляции которых



Р и с. 10. Жизненный цикл *Metarotaliella parva* (из Weber, 1965)

1 — гамонт; 2 — соединение двух гамонтов; 3 — гамета; 4 — зигота; 5 — двухъядерные агамонты; 6 — четырехъядерные агамонты; 7 — агамонты после дифференцировки вегетативного ядра (в каждом агамонте три генеративных и одно вегетативное ядро); 8 — выросший агамонт; 9, 10 — первое и второе мейотические деления; 11, 12 — образование агамет (позднее преобразующихся в гамонтов)

образуется восемь зигот (рис. 10—4). После двукратного деления диплоидного ядра (эти деления называются метагамными) четырехъядерные молодые агамонты выходят из общей оболочки и приступают к активному свободному образу жизни — движению и питанию. В этот период происходит характерная дифференцировка ядер. Одно ядро значительно увеличивается в размерах, в нем появляются богатые РНК ядрышки, оно обогащается ядерным соком. Это — соматическое ядро. Остальные ядра остаются мелкими, хроматин их сильно конденсирован, ядрышки не возникают. Это — генеративные ядра. Обычно соматическое ядро выходит в наружные камеры. Генеративные остаются во внутренних камерах. Дальнейшая судьба и функциональное значение этих двух категорий ядер совершенно различны. Соматическое ядро существует только до конца периода роста и активной жизни агамонта. Как только начинаются мейоз генеративных ядер и формирование агамет, соматическое ядро дегенерирует. Генеративные ядра прорывают два деления, в процессе которых происходит редукция числа хромосом. В это время стенки между камерами разрушаются и цитоплазма образует сплошной плазмодий с гаплоидными ядрами. Дальнейший этап — формирование агамет, дающих начало одноядерным гамонтам, которые тотчас по выходе из материнской раковины сами выделяют раковину, растут



Р и с. 11. Жизненный цикл *Glabratella sulcata* (из Grell, 1958c)

1 — гамонт; 2 — соединение двух гамонтов; 3 — гамогония; 4 — гаметы; 5 — оплодотворение, образование зигот, дающих начало агамонтам; 6 — метагамные деления ядра; 7—10 — выход из сизигия и рост агамонтов, в каждом агамонте три вегетативных и девять генеративных ядер; 11, 12 — мейотические деления; 13 — образование агамет, превышающих с гамонтов

и становятся многокамерными, оставаясь одноядерными. Ядро увеличивается в размере и осуществляет активные синтетические функции. Дальнейший этап — объединение гамонтов и гаметогенез, которые уже рассмотрены выше.

У *Rubratella intermedia* ядро зиготы, так же как у *Metarotaliella*, претерпевает два метагамных деления. Из образовавшихся четырех ядер одно разрушается. Три оставшихся делятся еще раз, в результате чего образуется шесть ядер. Из них одно дает начало соматическому ядру, остальные пять — генеративные ядра (Grell, 1958b).

У *Metarotaliella parva* и *Rubratella intermedia* в агамонтах развивается лишь одно соматическое ядро. Но у некоторых видов фораминифер может развиваться не одно соматическое ядро, а большее их число. Пример такого рода дает *Glabratella sulcata* (рис. 11). У этого вида образуется большое число гамет, только часть которых копулирует. Оставшиеся гаметы фагоцитируются зиготами. У развивающегося из зиготы многоядерного агамонта сначала лишь одно из ядер становится соматическим. По мере роста агамонта и увеличения числа камер возникает обычно еще два сомати-

ческих ядра, а затем, по мере роста и увеличения числа камер, количество соматических ядер еще возрастает и может достигать 24.

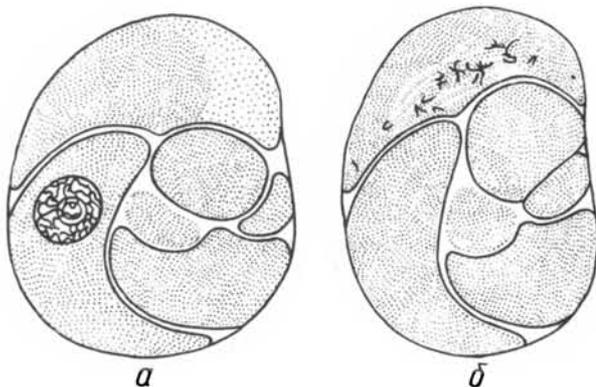
После завершения генеративными ядрами мейоза соматические ядра дегенерируют и в это время формируются агаметы, дающие начало гамонтам.

Несколько вегетативных ядер описала Воронова (1971) у *Rosalina* sp. из Японского моря.

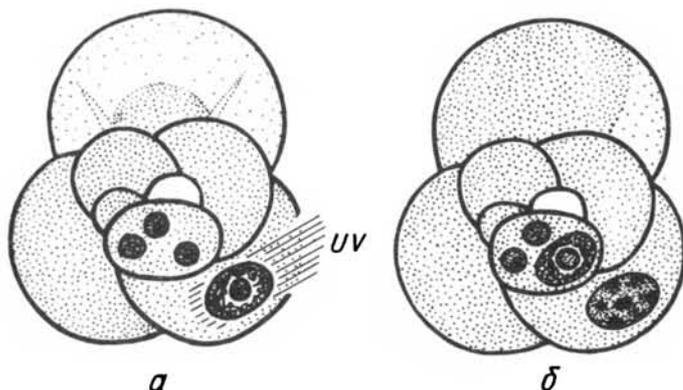
Из рассмотренных выше примеров жизненных циклов пластогамных видов фораминифер вытекает, что среди них можно различать циклы двух типов. Одни пластогамные виды не обладают ядерным дуализмом, у них не образуется соматических ядер в агамонтах и все ядра обладают, очевидно, в одинаковой степени метаболической активностью и способностью к транскрипции, например, *Patellina corrugata* (см. рис. 9). Такие виды могут быть названы гомокарионтными. У других в агамонтах происходит дифференцировка ядер на две категории — генеративные и соматические (примеры — *Microrotaliella parva*, *Glabratella sulcata*, см. рис. 10, 11). Это — гетерокариотные виды. Имеются убедительные экспериментальные данные, говорящие о том, что у гетерокариотных фораминифер вся метаболическая активность осуществляется соматическим ядром, генеративные ядра являются лишь хранителями генетической информации. У *Rotaliella roscoffensis* было обнаружено (Grell, 1957), что в редких случаях имеет место дегенерация всех генеративных ядер и остается лишь одно соматическое ядро (рис. 12). Такие агамонты по своему поведению и темпу роста ничем не отличаются от нормальных, имеющих кроме соматического и генеративные ядра. Однако как только период роста агамонта заканчивается и наступает период мейоза, соматическое ядро разрушается (см. рис. 12) и агамонт погибает. Новые генеративные ядра за счет соматического ядра возникнуть не могут. Вместе с тем генеративные ядра сохраняют потенцию к образованию соматических ядер. Это было доказано Греллем (Grell, 1957, 1959; Cziak, Grell, 1960) следующими опытами. При помощи тонкого ультрафиолетового укола инактивировалось (убивалось) соматическое ядро (рис. 13). После этого одно из наиболее близко расположенных к нему ядер дифференцировалось в соматическое ядро. При этом происходило значительное увеличение объема ядра, обогащение его ядерным соком и появление крупных нуклеол (последние в генеративных ядрах полностью отсутствуют). В некоторых опытах удавалось инактивировать ультрафиолетовым уколом и это второе вновь возникшее соматическое ядро. В этих случаях еще одно генеративное ядро агамонта дифференцировалось в соматическое (уже третье) ядро. При дифференцировке соматических ядер, несмотря на увеличение их размеров, количество ДНК в них, как показал Грелль, не возрастает. Они сохраняют тот же диплоидный уровень, который характерен для ядра зиготы и всех ядер агамонта (до начала мейоза). Следует обратить внимание, что ядерный аппарат гетерокариотических образующих сизигии фораминифер очень напоминает таковой многих низших инфузорий (отряд *Karyorelictida* — *Loxodes* и других), у которых тоже имеется диплоидное соматическое ядро — макронуклеус и диплоидные генеративные ядра — микронуклеусы (Райков, 1978; Догель, Полянский, Хейсин, 1962; Grell, 1973). Даже тонкая цитологическая структура соматического ядра фораминифер и диплоидных макронуклеусов низших инфузорий чрезвычайно сходна. Обе эти категории ядер, выполняющие вегетативные функции, не способны к делению. Это сходство — яркий случай конвергенции. Напомним, что в отличие от этого соматические ядра *Cibicides lobatulus* (образующие свободноподвижные флагеллоидные гаметы), согласно Вороновой, обладают по сравнению с генеративными ядрами повышенным содержанием ДНК. Этим они напоминают макронуклеусы высших инфузорий.

Приходится констатировать, что цитология и кариология фораминифер изучена совершенно недостаточно и широкое сравнение ядерного аппарата инфузорий и фораминифер еще не может быть осуществлено в широком плане.

Переходим к характеристике третьей группы жизненных циклов фораминифер — автогамным циклам. Они характеризуются тем, что копулируют гаметы, образующиеся в пределах одной и той же особи. В качестве примера типичного автогамно-гетерокариотного цикла рассмотрим *Rotaliella roscoffensis*, изученную Греллем (Grell, 1957). Схематически этот жизненный цикл изображен на рис. 14. Характерная особенность его — автогамия. Образовавшиеся в единичном гамонте многочисленные гаметы сливаются попарно. Таким путем возникают диплоидные зиготы. Одноядерная стадия очень непродолжительна. Ядро претерпевает два метагамных деления. Формируются агамонты, становящиеся многокамерными. Из четырех ядер три расположены в начальных камерах. Это генеративные ядра. Одно ядро преобразуется в соматическое, расположенное в одной из наружных камер. Дальнейший ход жизненного цикла ничем не отличается от рассмотренного выше цикла *Metarotaliella parva*. Такой же автогамный цикл имеет место у *Rotaliella heterocaryotica*.



Р и с. 12. *Rotaliella roscoffensis* (из Grell, 1954)  
 а — соматическое ядро; б — стадии разрушения вегетативного ядра

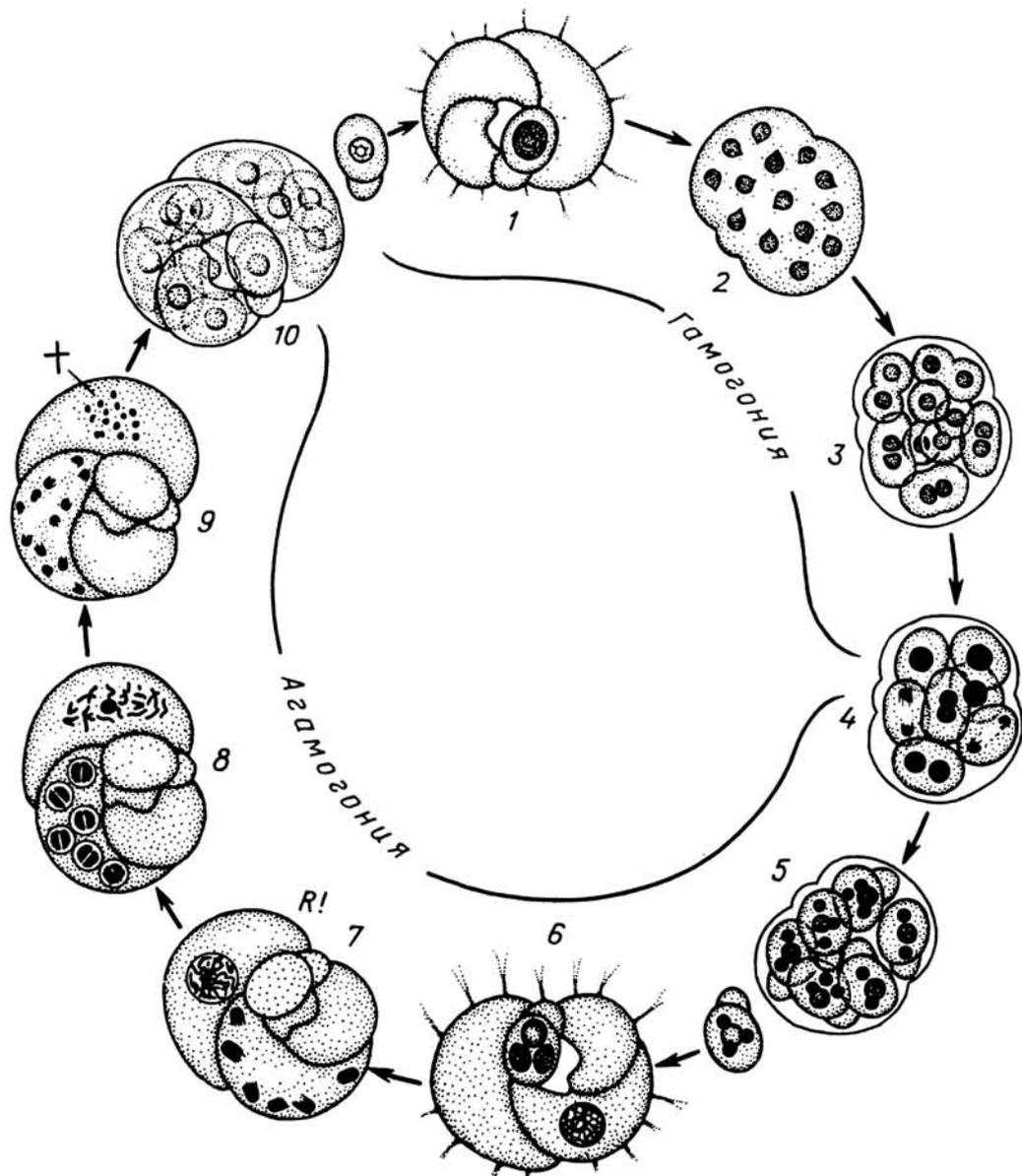


Р и с. 13. *Rotaliella heterocaryotica* (из Czihak, Grell, 1960)  
 а — инактивация вегетативного ядра действием ультрафиолета (UV);  
 б — развитие нового вегетативного ядра из генеративного

В настоящее время современными цитологическими методами изучены жизненные циклы лишь очень немногих фораминифер. Поэтому нельзя сказать, насколько широко распространена у них автогамия. Можно полагать, что автогамия у фораминифер, как и в других группах простейших, представляет собою не первичное, а вторичное явление — упрощение жизненного цикла.

В ряде семейств фораминифер (*Miliolidae*, *Textulariidae* и некоторые другие) никаких форм полового процесса до сих пор не найдено и их размножение осуществляется только бесполом путем. Гаплоидное поколение гамонтов не образуется. В данном случае, очевидно, имела место вторичная утеря полового процесса. Этот вывод вытекает из того факта, что наиболее примитивные однокамерные фораминиферы обладают типичным гетерофазным чередованием поколений (*Iridia*, *Muxotheca*).

Исследования жизненного цикла фораминифер с использованием современных цитологических и цитохимических методов осуществлены относительно недавно. Между тем общий ход жизненного цикла для немногих форм был установлен еще в конце XIX и самом начале XX столетия. У исследователей, работавших на рубеже названных веков, широким распространением пользовалась хромидиальная теория возникновения ядер агамет и гамет. По этой, теперь полностью оставленной теории, хроматин ядра может переходить в особое мелко распыленное состояние (хромидии), за счет которого заново формируются ядра. Такую точку зрения разделяли первые исследователи жизненного цикла фораминифер — Листер, Шаудин, Винтер и некоторые другие. Позднейшие исследования показали, что описываемые авторами хромидии частично представляли собою дегенерирующие ядра, частью скопления рибосом. В арсенале применявшейся в то время цитологической техники не было еще таких точных методов для обнаружения ДНК, как реакция Фельгена и другие методики для выявления нуклеиновых веществ. Все это делает ошибки в тол-



Р и с. 14. Жизненный цикл *Rotaliella roscoffensis* (из Grell, 1954)

1 — гамонт; 2 — образование ядер гамет; 3 — аутогамная копуляция; 4 — зиготы и первое метагамное деление ядер; 5 — молодые агамонты; 6 — агамонт с вегетативным и генеративными ядрами; 7–9 — мейозы; 10 — образование агамет

ковании фактов, наблюдавшихся приверженцами хромидальной теории, вполне понятными. Да и хромосомная теория в то время еще не была разработана. Общий же ход жизненного цикла, несмотря на примитивную методику микроскопического исследования, был описан старыми авторами совершенно правильно. Но и в настоящее время жизненные циклы фораминифер изучены еще далеко недостаточно. Необходимо дальнейшее накопление материала, ибо до сих пор подробно исследованы лишь немногие виды, преимущественно те, которые удается выделить в культуру. Почти отсутствуют также сезонные наблюдения за ходом жизненных циклов в естественных условиях в разных климатических зонах.

## ЛИТЕРАТУРА

- Воронова М.Н.* Наблюдения над жизненным циклом *Rosalina* sp. Дальневосточных морей. — Вестн. ЛГУ, 1971, № 3, с. 19–27.
- Воронова М.Н.* Морфоэкологические особенности баренцевоморских форм *Truncatulina lobata* d'Orbigny. — В кн.: Биология Баренцева и Белого морей: Апатиты: Кольский фил. АН СССР, 1976а, с. 81–85.
- Воронова М.Н.* Исследование генеративных ядер фораминиферы *Cibicides lobatulus* методом цитофотометрии. — В кн.: Кариология и генетика простейших. Сер. "Протозология", № 1. Л.: Наука, 1976б, с. 144–149.
- Воронова М.Н.* Ядерный дуализм гамонтов фораминиферы *Cibicides lobatulus*. — Цитология, 1978а, т. 20, № 8, с. 859–868.
- Воронова М.Н.* Мейоз у фораминиферы *Cibicides lobatulus*. — Цитология, 1978б, т. 20, № 11, с. 1328–1331.
- Воронова М.Н.* Жизненный цикл фораминиферы *Cibicides lobatulus*: Автореф. канд. дис. Л.: ЛГУ, 1979.
- Догель В.А., Полянский Ю.И., Хейсин Е.М.* Общая протозология. Л.: Наука, 1962. 692 с.
- Райков И.Б.* Ядро простейших. Морфология и эволюция. Л.: Наука, 1978. 327 с.
- Фурсенко А.В.* Введение в изучение фораминифер. Новосибирск: Наука, 1978. 242 с.
- Arnold Z.M.* Life history and cytology of the Foraminiferen *Allogromia laticellaris*. — Univ. Calif. Publ. Zool., 1955, v. 61. 252 p.
- Berthold W.* Untersuchungen über die sexuelle Differenzierung der Foraminifere *Patellina corrugata* Williamson mit einem Beitrag zur Entwicklungsgang und Schalenbau. — Arch. Protistenkunde, 1971, Bd. 113, S. 147–184.
- Czihak G., Grell K.G.* Zur Determination der Zellkerne bei Foraminifere *Rotaliella heterocaryotica*. — Naturwissenschaften, 1960, Bd. 47, S. 211–212.
- Foyn B.* Über die Kernverhältnisse der Foraminifere *Muxotheca arenilega* Schaudinn. — Arch. Protistenkunde, 1936, Bd. 87, S. 272–295.
- Grassé P.P. (red.). *Traité de Zoologie*, 1953. T. I, fasc. 2. Paris, Masson. 1160 p.
- Grell K.G.* Der Generationswechsel der polythalamen Foraminifere *Rotaliella heterocaryotica*. — Arch. Protistenkunde, 1954, Bd. 100, S. 268–286.
- Grell K.G.* Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen. I. *Rotaliella roscoffensis*. — Arch. Protistenkunde, 1957, Bd. 102, S. 147–164.
- Grell K.G.* Studien zur Differenzierungsproblem an Foraminiferen. — Naturwissenschaften, 1958а, Bd. 45, N 2, S. 23–32.
- Grell K.G.* Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen. II. *Rubratella intermedia*. — Arch. Protistenkunde, 1958б, Bd. 102, S. 291–308.
- Grell K.G.* Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen. III. *Glabratella sulcata*. — Arch. Protistenkunde, 1958с, Bd. 102, S. 449–472.
- Grell K.G.* Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen. IV. *Patellina corrugata*. — Arch. Protistenkunde, 1959, Bd. 104, S. 211–234.
- Grell K.G.* Protozoology. B.N.-Y. Springer Verlag, 1973. 554 S.
- Grell K.G.* Cytogenetic Systems and Evolution in Foraminifera. — Journ. Foraminiferal Research, 1979, vol. 9, p. 1–13.
- Hofker J.* Generationswechsel von *Rotalia beccarii* var. *flevensis* nov. var. — Ztschr. Zellforsch., 1930, Bd. 10, S. 756–768.
- Le Calvez J.* Recherches sur les Foraminifères. I. Développement et reproduction. — Arch. zool. exptl. et gén., 1938, t. 80, p. 163–333.
- Le Calvez J.* Recherches sur les Foraminifères. II. Place de la méiose et sexualité. — Arch. zool. exptl. et gén., 1950, t. 87, p. 211–244.
- Lister A.* Contributions to the life-history of the Foraminifera. — Philos. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, 1895, vol. 186, p. 401–453.
- Myers E.H.* Biology, ecology and morphogenesis of a pelagic Foraminifera. — Publ. Stanford Univ. Biol. Sc., 1943, vol. 9, p. 5–30.
- Schaudinn F.* Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung. — Biol. Zbl., 1894, Bd. 14, S. 161–166.
- Schaudinn F.* Über den Dimorphismus der Foraminiferen. — Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin, 1895, Bd. 5, S. 87–97.
- Weber H.* Über die Paarung der Gamonten und den Kerndualismus der Foraminifere *Meta-rotaliella parva* Grell. — Arch. Protistenkunde, 1965, Bd. 108, S. 217–270.
- Winter F.W.* Zur Kenntnis der Thalamophoren. I. Untersuchungen über *Peneroplis pertusus* (Forsköhl). — Arch. Protistenkunde, 1907, Bd. 10, S. 2–113.

### Life cycles of foraminifers

Yu.I. Poljansky

Various forms of the life cycles of sexual and asexual reproductions of foraminifers are considered. Heterophase alternation of generations peculiar to foraminifers, with a special type of relations between haplo- and diplophases in the life history has certain specific features in four groups of foraminifers: 1) a typical heterophase alternations with flagelloid gametes (*Iridia*, for instance); 2) the same with aggregation of gamonts and with formation of flagelloid or amoeboid gametes (*Patellina* for example); 3) autogamic cycles (*Rotaliella* and others); 4) agamic cycles (absence of a sexual process).

УДК 563.12

Н.Е. БРАЖНИКОВА

Институт геологических наук Академии наук УССР

О РОДАХ *PLANOENDOTHYRA REITLINGER*  
И *PSEUDOPLANOENDOTHYRA BRAZHNIKOVA*  
ET *VDOVENKO*, GEN. NOV.

До недавнего времени к роду *Planoendothyra* относили (наряду с типовым видом *Endothyra aljutovica* Reitl.) близкие к нему формы и некоторые существенно отличные виды. Основным отличием последних от представителей рода *Planoendothyra* является иной (иногда близкий к турнейеллоидному) тип септации как в ранней, так отчасти и во взрослой стадии развития, а также наличие псевдохомат или хомат. Эти формы, ранее относимые то к квазиэндоотирам, то к эндоотирам или плектоотирам, то к планоэндоотирам, заслуживают выделения в самостоятельный род, для которого автором и М.В. Вдовенко<sup>1</sup> предлагается наименование *Pseudoplanoendothyra*. На основании морфологических признаков и генетических связей установленный род отнесен к семейству *Loeblichiiidae*.

ОТРЯД *ENDOTHYRIDA*СЕМЕЙСТВО *LOEBLICHIIDAE* CUMMINGS, 1955ПОДСЕМЕЙСТВО *LOEBLICHIIINAE* CUMMINGS, 1955Род *Pseudoplanoendothyra* Brazhnikova et Vdovenko, gen. nov.

*Quasiendothyra*: Гроздилова, Лебедева, 1954, с. 76 (part.); Богуш, Юферев, 1962, с. 118—119 (part.); Бражникова, 1962, с. 4—7 (part.);

*Planoendothyra*: Дайн, 1958, с. 279—280 (part.); Волошинова, Рейтлингер, 1959, с. 194 (part.); Розовская, 1963, с. 60—61 (part.); Богуш, Юферев, с. 143 (part.); Вдовенко, 1972, с. 43—45 (part.).

Типовой вид — *Quasiendothyra rotai* Dain, 1958; нижний карбон, верхнее турне (зона  $C_1^1d$ ); Донбасс.

Диагноз. Раковина сжатая с боков, уплощенная или двояковогнутая, реже вздутая с эволютными полутора-двумя (редко более) наружными оборотами, навитыми плоскоспирально или почти плоскоспирально и повернутыми под углом около  $90^\circ$  к ранним, слегка меняющим положение оси навивания оборотам. Спираль обычно умеренной высоты, число оборотов от трех с половиной до пяти-шести, число камер последнего оборота от 9—10 до 12—14. Септы короткие, косые, для начальных оборотов характерны псевдосепты; камеры местами односторонне выпуклые. Стенка однослойная, темная, тонкозернистая, реже зернистая, до разнозернистой. Дополнительные отложения в виде непостоянных псевдохомат или хомат изредка выстилают поверхность оборотов.

Сравнение. От представителей рода *Planoendothyra* Reitlinger отличается типом септации (короткие косые септы в наружных оборотах и псевдосепты в ранних), формой камер (обычно выпуклые или односторонне выпуклые), а также развитием псевдохомат или хомат. Существенно различно их время существования: псевдопланоэндоотире распространены в позднем турне и раннем визе, а планоэндоотире известны с раннего карбона включительно до среднего карбона.

Отличия описываемого рода от квазиэндоотир заключаются в строении стенки (однослойная, без стекловато-лучистого слоя), в более слабом не постоянном развитии хомат и в типе перегородок (обычно более короткие и косые у псевдопланоэндо-

<sup>1</sup> Наличие псевдосепт у некоторых представителей *Planoendothyra* s.l. впервые отмечено М.В. Вдовенко (1972, с. 44).

дотир). У обоих сравниваемых родов очень изменчива форма раковины (от диско-видной до вздутой, яйцевидной) и иногда наблюдается ранняя, турнейеллоидная стадия развития, что, по-видимому, подтверждает происхождение лебликиид от турнейеллид (возможно от рода *Septabrunciina*). От очень близких и примитивных (позднетурнейских) урбанелл псевдопланозндотироты отличаются более свободным навиванием и более широкой раковинной, а также более сильным развитием дополнительных отложений.

Видовой состав. *Quasiendothyra obscura* Brazhn., *Q. grozdilovae* Leb., *Q. diversa* Leb., *Q. compta* Shlyk., *Q. grata* Leb., *Q. parachomatica* Leb., *Q. rotai* Dain., *Q. solida* Vdov., *Q. kalmiussi* Vdov., *Q. (?) intermedia* Brazhn., *Planoendothyra (?) parachomatica posterior* Vdov., *P. subcinica* Brazhn., *Endothyra nordvikensis* Lip. Условно к псевдопланозндотирам могут быть отнесены также *Plectogyra vicina* Schlyk. et Gan., *Pl. honesta* Schlyk., *Planoendothyra sigma* M.F. Solov., *Pl. diviricata* M.F. Solov., *Quasiendothyra (?) rudis* Durk.

З а м е ч а н и е. Предками псевдопланозндотир, по-видимому, были формы, близкие к примитивным квазиэндотирам, возможно, переходные между турнейеллидами и квазиэндотирами. Род *Pseudoplanoendothyra* в предложенном объеме характеризует определенный этап эволюции лебликиид, который начинается, судя по имеющимся находкам, с позднего турне и, по-видимому, завершается в начале визейского века. Однако можно предполагать, что становление этого рода произошло значительно раньше, уже в переходное фаменско-турнейское время. Присизводными формами псевдопланозндотир являются почти одновременно возникающие парадаинеллы (слепая ветвь), а также мелкие даинеллы и примитивные урбанеллы группы *Urbanella urbana* (Mal.), в свою очередь являющиеся предками более молодых, ранне- и поздневизейских и серпуховских лебликиид.

Род *Planoendothyra Reitlinger s. str.* включает, кроме типового вида *Endothyra aljutovica* Reitl., еще *E. aljutovica minor* Ros., *E. irinae* Reitl., *E. siviniensis* Reitl., а также (условно) *E. planiformis* Brenockle и, возможно, некоторые другие плоские эволютные эндотироты. По характеру септации (септы длинные во всех оборотах, расположены под прямым углом к стенке) и по типу дополнительных отложений (выстиление поверхности оборотов и углов камер, при отсутствии хомат или псевдохомат) этот род, происходящий, по-видимому, от эволютных эндотирот без дополнительных отложений экранного типа, должен быть отнесен к семейству *Endothyridae*, подсемейство *Endothyriinae*.

В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. Преимущественно позднее турне и раннее визе (более редко); широко распространен на территории СССР.

*Pseudoplanoendothyra composita* Brazhnikova, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1—5

Название вида от *compositus*, лат. — составной, сложный.

Голотип — ИГН АН УССР, экз. № 6325а; турнейский ярус, зона  $C_1^1d$ ; Донбасс, с. Стыла, балка Гадючья.

Диагноз. Раковина двусторонне вогнутая, со слаболопастной периферией. Отношение ширины к диаметру 0,40—0,45, ширина 0,16—0,24 мм, диаметр 0,37—0,54 мм. В наружном обороте не более восьми-девяти камер. Перегородки очень короткие (менее половины высоты оборота), косые. Заметна односторонняя выпуклость камер. Дополнительные отложения в виде небольших псевдохомат.

С р а в н е н и е. Отличается от большинства других видов малым числом оборотов и камер и слабо развитыми перегородками. От близкого вида *Pseudoplanoendothyra obscura* (Brazhn.) отличается, кроме того, более плоскими пупками и более равномерно навитой спиралью.

В о з р а с т и м е с т о н а х о ж д е н и е. Турнейский ярус, преимущественно зона  $C_1^1d$ , изредка в  $C_1^1c$ ; Донбасс.

М а т е р и а л. Девять сечений.

*Pseudoplanoendothyra ponderosa* Brazhnikova, sp. nov.

Табл. I, фиг. 6—17

Название вида *ponderosus*, лат. — тяжелый.

Голотип — ИГН АН УССР, экз. № 9068; турнейский ярус, зона  $C_1^1d$ ; Донбасс, с. Стыла.

Диагноз. Раковина почти плоская, периферия отчетливо лопастная. Отношение ширины к диаметру 0,44—0,46, ширина 0,26—0,27 мм, диаметр 0,42—0,58 мм. Наружный оборот несколько расширяется и нависает над плоской или очень слабо-

выпуклой ранней частью раковины. Число оборотов до четырех с половиной, в последнем из них 10—11 камер, в предпоследнем — девять. Перегородки короткие, косые, утолщаются к периферии раковины; камеры выпуклые. Дополнительные отложения в виде массивных хомат или псевдохомат.

**Сравнение.** От близкого вида *Pseudoplandoendothyra rotai* Dain отличается широким, нависающим наружным оборотом, несколько более свободной спиралью и массивными дополнительными отложениями.

**Возраст и местонахождение.** Турнейский ярус, зона  $C_1^4$ ; Донбасс.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Богущ О.И., Юферев О.В. Фораминиферы и стратиграфия каменноугольных отложений Каратау и Таласского Алатау. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 232 с.
- Богущ О.И., Юферев О.В. Фораминиферы карбона и перми Верхоянья. М.: Наука, 1966. 197 с.
- Бразжникова Н.Е. Quasiendothyra и близкие к ним формы из нижнего карбона Донецкого бассейна и других районов УССР. — В кн.: Материал к фауне верхнего палеозоя Донбасса. Киев: Изд-во АН УССР, 1962, с. 3—48. (Тр. Ин-та геол. наук АН УССР. Сер. стратигр. и палеонтол.; Вып. 44).
- Вдовенко М.В. Новые данные по систематике, морфологии и филогении семейства Loeblichiidae. — В кн.: Морфология, систематика и филогения фораминифер. М.: Наука, 1972, с. 40—50. (Вопр. микропалеонтология: Вып. 15).
- Волошинова Н.А., Рейтлингер Е.А. Отряд Endothyrida. — В кн.: Основы палеонтологии: Общая часть. Простейшие. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 482 с.
- Гроздилова Л.П., Лебедева Н.С. Фораминиферы нижнего карбона и башкирского яруса среднего карбона Колво-Вишерского края. — В кн.: Фораминиферы каменноугольных отложений Колво-Вишерского края и Кузнецкого бассейна. Л.: Гостехиздат, 1954, с. 4—203. (Тр. ВНИГРИ. Нов сер.; Вып. 81. Микрофауна СССР, сб. 7).
- Дайн Л.Г. Quasiendothyra rotai Dain. — В кн.: Словарь по геологии нефти. Л.: Гостехиздат, 1958, с. 279—280.
- Розовская С.Е. Древнейшие представители фузулинид и их предки. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 119 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 97).

#### On the genera *Planoendothyra* Reitinger and *Pseudoplandoendothyra* Brazhnikova et Vdovenko, gen. nov.

N.E. Brazhnikova

Several forma previously referred to the genus *Planoendothyra* differ remarkably from the typespecies. The most of them occurring in the upper part of the Tournaisian and in the lowermost Visean have the similar morphological features and appear to descend from the common ancestor. These forms are referred to the new genus *Pseudoplandoendothyra* described in the paper.

УДК 551.7

Г.П. ЗОЛУХИНА

*Волгоградский научно-исследовательский институт  
нефтяной промышленности***О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ ВОЛНИСТОСТИ  
И МОРЩИНОСТИ СТЕНКИ РАКОВИН ФУЗУЛИНИДЕЙ**

Волнистость и морщинистость стенки раковин фузулинид — довольно распространенное явление. Выявление причин возникновения этих особенностей имеет важное значение как для исследований в области систематики, так и для выяснения условий обитания ископаемых организмов. В каждом конкретном случае необходимо установить: является ли этот морфологический признак отклонением эволюционного процесса или вызван экологическими причинами. При установлении таксономического значения какого-либо морфологического признака необходимо проследить его унаследованность у ряда поколений (Раузер-Черноусова, 1956; Соловьева, 1980). Существенно также, расширяет ли ареал и встречается ли в отложениях различного литологического состава форма с новым признаком, появившаяся в определенной фации. Следовательно, морфологические признаки, имеющие таксономическое значение, отличаются от признаков, вызванных палеоэкологическими причинами, унаследованностью коррелятивных связей структурных элементов раковины. Виды, обладающие признаком такого рода, отличаются и более широким географическим распространением.

Волнистость стенки как четкий морфологический признак впервые была отмечена у фузулин из среднекаменноугольных отложений Волгоградской области (Чернова, 1954). Фузулины с волнистой стенкой были приурочены к прослою глинистых известняков. Позже в этом же районе (Донно-Медведицкие дислокации) в отложениях кровли мячковского горизонта были встречены фузулинеи с волнистой стенкой, которая рассматривалась как проявление экологической изменчивости (Никитина, 1961).

Многочисленные тритициты с волнистой стенкой обнаружены в отложениях верхнего карбона Самарской Луки (Лунык, 1953); их появление связывалось с развитием фации шламовых глинистых известняков. С.Е. Розовская (1958), наблюдая волнистость стенки у многих тритицитов верхней части зоны  $S_2^B$  и тритицитов и даксин зоны  $S_3^C$ , заключает, что волнистость стенки раковин тритицитов чаще является свойством видов, обязанным генетической основе, но может быть и признаком, вызванным особенностями условий существования. По мнению С.Е. Розовской, волнистость поверхности раковин способствовала большей ее прочности и (или) увеличению поверхности раковины, что могло иметь значение в качестве факта, улучшающего газообмен.

Ф.Р. Бенш (1969) отмечает волнистость у тонкостенных раковин родов *Obsoletes* и *Quasifusulinoides* из верхнего карбона, не придавая ей таксономического значения, но в группе *Triticites schwageriniformis* Raus. Бенш выделяет новый вид *Triticites subundulatus* именно на основании четко выраженной волнистости стенки с учетом и других особенностей в строении раковины. Пологая волнистость стенки трактовалась Бенш в качестве признака внутривидового значения и на примере вида *Triticites rossicus* (Schellw.). Таким образом, волнистость поверхности раковин тритицитов, по литературным данным, чаще является индивидуальной особенностью, но иногда имеет и видовое значение.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Д.М. Раузер-Черноусова (1975) указывает (по литературным данным), что волнистость и морщинистость стенок раковин фузулинид фиксируется у экземпляров, приуроченных к наиболее глубоководным условиям, и может быть связана с недостатком  $CaCO_3$  и понижением температурных вод.

Более высокий таксономический ранг имеет волнистость стенки раковин у ругозофузулин. В начале времени *Triticites quasiarcticus*, *Triticites acutus* волнистость стенки и иногда сопровождающая ее в двух-трех последних оборотах морщинистость закреплялись в ряде поколений у различных представителей рода коррелятивно с изменением характера складчатости и хомат (Соловьева, 1978), давая начало роду *Rugosofusulina* (Раузер-Черноусова, 1937), занявшему за короткое время обширный ареал. По мнению С.Е. Розовской (1958), волнистость стенки у ругозофузулин имеет только видовое значение и не является родовым признаком, поскольку волнистость исчезает в процессе эволюции ругозофузулин, и присуща также видам других родов — тритицитов и даиксин. Рассмотрим таксономическое значение волнистости и морщинистости стенки раковин тритицитов на материале из Поволжья.

На основе большого фактического материала удалось осуществить дробную стратификацию отложений зоны *Triticites quasiarcticus*, *Triticites acutus* в районе Доно-Медведицких дислокаций (в тридцати скважинах на восьми разведочных площадях). В десяти метрах выше основания зоны были выделены слои с *Triticites donensis* Sem., содержащие многочисленных представителей *Triticites quasiarcticus* с волнистой стенкой. В одном из образцов микрозернистого, сильно глинистого известняка было обнаружено пять экземпляров *Triticites quasiarcticus*, отличительной чертой которых являются особенности строения стенки: по всей длине раковины в осевых и косых срезах участками фиксируется волнистость стенки (помимо глубоких септальных борозд) (рис. 1); в области устья двух наружных оборотов в более уплотненной части раковины обнаруживаются поперечные сечения борозд, часть которых захватывает только тектум, а часть — всю толщину стенки (рис. 2; табл. I, фиг. 1а,б). Появление борозд в стенке в области устья отмечается в последних двух оборотах по всей поверхности раковины у нескольких экземпляров *Triticites? quasiarcticus* из того же самого слоя на соседних разведочных площадях.

Выше по разрезу в том же районе в следующем слое, содержащем многочисленных *Triticites? quasiarcticus*, в одном из образцов тонкозернистого глинистого известняка обнаружены типичные *Triticites? quasiarcticus* и несколько фузулинид, у которых в области устья последнего оборота появляется гофрированность стенки (табл. I, фиг. 2а, б). Четко она выражена в уплотненной части раковины (рис. 3). Складчатость септ беспорядочная, ослабленная в срединной области. Хоматы четкие на первых трех оборотах, на остальных — непостоянные. Нами эти формы отнесены к *Rugosofusulina? priscoidea* Sem. У типичных ругозофузулин гофрированность стенки фиксируется по всей поверхности раковины на двух-трех наружных оборотах.

На том же стратиграфическом уровне соседней разведочной площади в одном из образцов микросгусткового известняка было обнаружено 15 экземпляров *Triticites? quasiarcticus* и *Rugosofusulina? priscoidea* Sem. В их раковинах выявляется коррелятивная связь всех морфологических элементов. Так, у форм с волнистой стенкой и наличием борозд в области устья (*Triticites quasiarcticus*) складчатость септ более интенсивная и хоматы четкие; формы с гофрированной стенкой в области устья (*Rugosofusulina? priscoidea*) отличаются ослаблением складчатости септ в широкой срединной области и исчезновением хомат в последних оборотах по мере распространения признака гофрированности стенки по остальной поверхности раковины.

Стратиграфически выше были отмечены слои, содержащие типичные ругозофузулины (табл. I, фиг. 3) и многочисленные *Triticites schwageriniformis* Raus. Следовательно, в рассмотренном случае появление волнистости и морщинистости стенки является определенным этапом эволюции фузулинид и этот признак имеет таксономическое значение.

Начало гжельского века на территории юго-востока Русской платформы, как и в ее центральных частях, отмечено появлением тритицитов, характеризующихся волнистостью стенки, в том числе представителей наиболее распространенного вида *Triticites rossicus* (Schellw.). Раковины этого вида, характеризующиеся волнистостью стенки, обнаружены также в карбонатном разрезе в основании зоны *Triticites stuckenbergi* на юго-западном погружении Доно-Медведицких дислокаций на ряде разведочных площадей. В одном из образцов мшанкового известняка было встречено 15 экземпляров *Triticites rossicus*. У всех экземпляров в последних двух оборотах участками по всей поверхности раковины развита пологая волнистость стенки (см. рис. 1). Как уже отмечалось, этот признак в области устья более четок. В то же время наряду с волнистостью у некоторых экземпляров в области устья развиваются борозды (см. рис. 2). Остальные морфологические признаки рассматриваемых экземпляров оказались обычными для данного вида.

Несколько выше по разрезу в одном из образцов шламово-детритового известняка



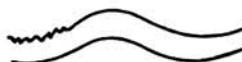
Р и с. 1. Пологая волнистость стенки раковины (осевое сечение)



Р и с. 2. Борозды на поверхности стенки раковины, захватывающие тектум стенки или всю стенку (осевое сечение)



Р и с. 3. Гофрированность стенки раковины (осевое сечение)



Р и с. 4. Морщинистость и пологая волнистость стенки раковины (осевое сечение)

ка было обнаружено девять экземпляров *Triticites rossicus*, характеризующихся очень слабой пологой волнистостью стенки по всей поверхности раковины, начиная с четвертого оборота. В средней части зоны *Triticites stuckenbergi* слои с *Triticites rossicus* прослежены в том же районе на юго-западном погружении Доно-Медведицких дислокаций. В одной из скважин в образце тонкозернистого известняка было встречено 14 экземпляров *Triticites rossicus*. Все они характеризуются ровной стенкой с редкими пологими волнами в срединной области, начиная с четвертого оборота (табл. II, фиг. 1а,б).

Вид *Triticites rossicus* развит особенно широко в средней части зоны *Triticites stuckenbergi* в карбонатно-терригенном разрезе преддонбасского типа на крайнем юге Волгоградской области. В одном из образцов тонкозернистого сильно глинистого известняка было встречено 34 экземпляра этого вида. Для семнадцати из них характерна ровная, местами очень слабо и полого волнистая стенка, в основном в области устья более уплотненной части раковины полутора-двух наружных оборотов, у двенадцати экземпляров стенка полого волнистая с бороздами (см. рис. 2) в двух наружных оборотах и в основном в уплотненной части раковины; у пяти экземпляров, кроме волнистости, отмечается в области устья еле заметная морщинистость тектума (табл. II, фиг. 2а,б; рис. 4). Волнистость и еле заметная морщинистость стенки фиксируются и в косых срезах раковин и не связаны с многочисленными глубокими септальными бороздами. Таким образом, различная интенсивность складчатости септ и величина хомат не связаны с особенностями строения стенки.

Расцвет вида *Triticites rossicus* на территории юго-восточной и других частей Русской платформы приурочен к началу времени *Triticites jigulensis*. В карбонатном разрезе на юго-западном погружении Доно-Медведицких дислокаций в одном из образцов тонкозернистого известняка у десяти экземпляров была обнаружена ровная стенка.

В разновозрастных отложениях, но уже в карбонатно-терригенных образованиях (разрез преддонбасского типа), в одном из образцов тонкозернистого, сильно глинистого, участками мшанкового известняка было обнаружено тридцать экземпляров *Triticites rossicus*. У двенадцати из них стенка в полутора наружных оборотах волнистая по всей поверхности раковины особенно в уплотненной части раковины в срединной области. У одиннадцати экземпляров, кроме волнистости в области устья, развиты в двух наружных оборотах глубокие борозды тектума (табл. III, фиг. 1а,б). Семь раковин отличались наличием в полутора наружных оборотах в области устья очень мелкой морщинистости тектума (см. рис. 4). В целом основные морфологические признаки вида сохраняются при общем увеличении размеров раковины.

Редкие, исчезающие в разрезе представители *Triticites rossicus* (в отложениях преддонбасского типа разреза) фиксируются в самых верхних слоях отложений зоны *Triticites jigulensis*. В том же разрезе (скважина) в одном из образцов детритового сильно глинистого известняка был встречен комплекс фузулинид, имеющих раковины удлиненной субцилиндрической формы. Среди них отмечено 15 экземпляров типичных ругозофузулин, два — *Triticites rossicus* с совершенно ровной стенкой раковины и четыре экземпляра этого же вида, стенка раковины которых, начиная с четвертого оборота, участками, особенно в срединной области двух последних оборотов, волнистая или с мелкой едва заметной морщинистостью (табл. III, фиг. 2а,б).

Таким образом, волнистость стенки у *Triticites rossicus* не сопровождается сколько-нибудь значительными изменениями основных морфологических признаков ви-

да. Прослеживая развитие *Triticites rossicus* в гжельском веке в пределах крайнего юго-востока Русской платформы, удалось заметить, что волнистость стенки неодинакова в разных комплексах: в большей мере волнистость была развита у особой популяции на юге региона в более глинистой фации преддонбасского типа; несколько севернее, в карбонатных слабоглинистых фациях появление волнистости стенки в течение времени *Triticites stucenbergi* было непостоянным. Таким образом, установленная ранее И.А. Луньяком (1953) приуроченность волнистости поверхности раковин трициттов к глинистым фациям подтверждается и результатами наших наблюдений над *Triticites rossicus*. Следовательно, волнистость и морщинистость у *Triticites rossicus* относятся к явлениям экологической изменчивости и этот признак в данном случае не имеет таксономического ранга. Изучение такой изменчивости помогает детальнее осветить фациально-ландшафтные черты гжельского века.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бенш Ф.Р.* Позднекаменноугольные и раннепермские фузулиниды Северной Ферганы — В кн.: Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопредельных районов. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1962, с. 186—252.
- Бенш Ф.Р.* Стратиграфия и фораминиферы каменноугольных отложений юго-западных отрогов и южного склона Гиссарского хребта. Ташкент: Фан, 1969, с. 3—173.
- Луньяк И.А.* Учет фациальной зависимости фауны фораминифер при корреляции разрезов верхнего карбона. — В кн.: Материалы палеонтологического совещания по палеою. М.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 161—171.
- Никитина Т.Н.* О волнистой стенке у некоторых фузулинелл. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1961, вып. 5, с. 143—146.
- Раузер-Черноусова Д.М.* *Rugosofusulina* — новый род фузулинид. — В кн.: Этюды по микропалеонтологии. М.: Изд-во МГУ, 1937, вып. 1, с. 10—26. (Тр. МГУ; Т. I).
- Раузер-Черноусова Д.М.* О низших таксономических единицах в систематике фораминифер. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1956, вып. 1, с. 5—22.
- Раузер-Черноусова Д.М.* Палеоэкология ассельских и сакмарских фузулинид из биогермного массива Шахтау (Башкирия). — В кн.: Палеобиогеография и палеоэкология фораминифер. М.: Наука, 1975, с. 96—119. (Вопр. микропалеонтол. Вып. 18).
- Розовская С.Е.* Фузулиниды и биостратиграфическое расчленение верхнекаменноугольных отложений Самарской Луки. — В кн.: Швагеринский горизонт Русской платформы и подстилающие его отложения. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 57—120. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 13).
- Соловьева М.Н.* Интегративные системы фораминифер. — В кн.: Систематика микроорганизмов и их значение для хроностратиграфии. М.: Наука, 1978, с. 3—16. (Вопр. микропалеонтол. Вып. 21).
- Соловьева М.Н.* Мутации как область, описываемая дискордантными корреляциями и некоторые вопросы систематики фораминифер. — В кн.: Значение микроорганизмов для разработки дробных биостратиграфических схем. М.: Наука, 1980, с. 3—38. (Вопр. микропалеонтол. Вып. 23).
- Чернова Е.И.* К стратиграфии каменноугольных отложений. — В кн.: Региональная стратиграфия СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1954, т. 2, с. 255—267.

#### On taxonomic significance of undulation and rugosity of fusulinid test walls

G.P. Zolotukhina

Frequency of undulation and rugosity features on the surface of test wall in populations of *Triticites rossicus* (Schellwien) from Upper Carboniferous deposits of the Volgograd district is concerned. Inconstancy of this feature in populations of adjacent areas and in successive overlying beds has been established. This enabled a conclusion that these features have no taxonomical significance and are an individual deviation in *T. rossicus*.

УДК 563.125.4

Т.Н. ИСАКОВА

Геологический институт Академии наук СССР

### МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА *DAIXINA ROSOVSKAYA*, 1949

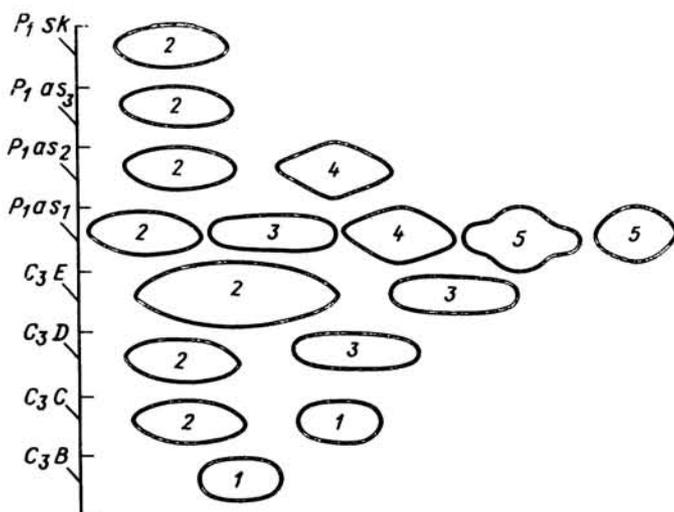
Род *Daixina* выделен С.Е. Розовской в 1949 г. со следующим диагнозом: "Раковина средних и больших размеров, от вытянутой до толстоверетенообразной формы. Стенка средней толщины, состоящая из тектума и среднеальвеолярной кернотеки. Септы тоньше стенки. Складчатость септ довольно интенсивная, но неглубокая, благодаря чему в продольном сечении наблюдаются не арочки (как у *Pseudofusulina*), а ячеистость или волнистые линии, не доходящие до стенки предыдущего оборота. Хоматы присутствуют на одном-двух ранних оборотах или только на начальной камере. Апертура единичная. Септальные поры имеются не всегда" (Розовская, 1949, с. 67). Согласно систематике, принятой в "Основах палеонтологии" (1959), род *Daixina* относится к семейству *Schwagerinidae* Dunbar et Henbest, 1930. Самые ранние представители рода известны с конца касимовского века, а наиболее поздние доживают до сакмарского века. Наибольшего разнообразия и численности представители рода достигают на рубеже гжельского и ассельского веков. Из пограничных отложений указанных ярусов, а именно отложений зоны *Daixina sokensis* и зоны *Schwagerina vulgaris* и *Sch.fusififormis* известны представители 55 видов. Всего же к настоящему времени описано около 85 таксонов этого рода. На территории СССР даиксины распространены на Русской платформе, в Донбассе, на Тимане, Урале, в Приуралье, Прикаспийской синеклизе, Средней Азии (Раузер-Черноусова, 1938; Раузер-Черноусова, Щербович, 1958; Розовская, 1958; Семина, 1961; Коновалова, 1962; Михайлова, 1966; Бенш, 1972; Щербович, 1969 и др.). За пределами СССР даиксины известны в Гренландии (Ross, Dunbar, 1962), Северной Америке (Skinner, Wilde, 1965; Ross, Bamber, 1978), Монголии (Sheng, 1958), Китае (Chen, 1934; Scheng, 1958), Таиланде (Igo, 1972).

Большинство исследователей признают самостоятельность рода *Daixina*, но существует и другое мнение. Так, Л.П. Гроздилова (1966) считает, что этот род объединяет виды с неустойчивыми признаками, характерными для псевдофузулин на ранних ступенях их развития. У зарубежных исследователей даиксины получили меньшее признание. Например, Росс и Бамбер (Ross, Bamber, 1978) рассматривают *Daixina* в качестве подрода рода *Pseudofusulina*. В связи со спорностью систематического положения даиксин автором статьи предпринята попытка изучения морфологических признаков и их изменений в процессе развития с целью оценки таксономического значения этих признаков.

Материалом для статьи послужили результаты обработки даиксин (сечения раковин, относящихся к 25 видам) в основном из пограничных отложений гжельского и ассельского ярусов Русской платформы (Окско-Цнинское поднятие), Самарской Луки и Южного Урала — по сборам автора, а также Тимана (скважины Северного и Южного Буркема) и Среднего Урала (р. Косьва) из коллекций, любезно переданных М.В. Коноваловой и Ю.А. Ехлаковым. Кроме того, использованы литературные данные.

#### Морфологические признаки

Для уточнения диагноза рода рассмотрим следующие морфологические признаки даиксин: форма и размер раковины, строение стенки, характер складчатости септ, наличие хомат на внутренних оборотах, тип навивания спирали, дополнительные отложения.



Р и с. 1. Последовательность появления различных форм раковины даиксин

1 — оvoidная; 2 — веретеновидная; 3 — субцилиндрическая; 4 — субромбовидная; 5 — сферическая

Форма и размер раковины. Диагноз любого нового рода фузулинидей включает обязательное определение формы раковины. Различные типы строения раковин фораминифер рассматривались в работах А.В. Фурсенко (1978), А.А. Герке (1967), М.А. Калмыковой (1967), Д.М. Раузер-Черноусовой и С.Ф. Щербович (1970), А. Гинкеля (Ginkel A., 1965), причем в трех последних из перечисленных работ были предложены термины для обозначения формы раковин фузулинидей. Известно, что форма раковин этого рода определяется соотношением их длины и диаметра, а также характером осевых концов. Учитывая это, для даиксин можно предложить следующую основную группировку форм: оvoidные, веретеновидные, субцилиндрические, субромбовидные и сферические. Изменения отношения длины к диаметру, а также характера осевых концов раковины ведут к дроблению основных выше названных групп. Для даиксин с оvoidной формой раковины характерно изменение отношения  $L:D$  в пределах 2,2–3,1 при широко закругленных осевых концах по всем оборотам. Среди них можно выделить два типа раковин: вздуто-оvoidные, с отношением  $L:D$  до 2,6 и удлиненно-оvoidные с  $L:D$  до 3,1.

Наиболее часто встречаются веретеновидные раковины даиксин. Для них характерно отношение  $L:D = 2,0-3,5$  при округло-приостренных осевых концах. Вслед за Д.М. Раузер-Черноусовой и С.Ф. Щербович (1970) веретеновидные раковины можно подразделить на собственно веретеновидные,  $L:D = 2,0-3,0$  (*D. sokensis* (Raus.), *D. enormis* (Scherb.), *D. bipartita* Bensch, *D. aquilone* Vol. и др.) и умеренно удлиненно-веретеновидные  $L:D = 3,0-3,5$  (*D. naviculaeformis* Alksne et Pol., *D. mordovica* Isak., *D. transitoria* Alksne et Pol.).

К веретеновидной форме раковины близки, по-видимому, субромбовидная и субцилиндрическая. Первая характеризуется наличием вздутой срединной области, плоскими или слегка вогнутыми боковыми склонами и приостренными осевыми концами,  $L:D = 1,0-3,5$ , так же как и у группы веретеновидных форм. Такая форма раковины характерна для *D. acris* Sjom., *D. postrecava* Isak., *D. vozghalensis* Raus. Субцилиндрическая форма отличается значительным уплощением срединной области, осевые концы при этом могут быть либо широко закругленными, как у *D. oblonga* Bensch., *D. diafana* Bensch, либо заостренными как у *D. tchernovi* Z.Mikh., *D. procera* Kon.,  $L:D > 3$ .

Раковины даиксин сферической формы можно подразделить на: сферические со слабо выступающими закругленными полюсами,  $L:D = 1,3-1,6$  (*D. robusta robustissima* Sjom.); сферические с конусовидно выступающей областью полюсов,  $L:D = 1,6-2,0$  (*D. robusta* Raus., *D. robusta confinis* Sjom.); сферические с сосцевидно оттянутой областью полюсов,  $L:D = 1,5$  (*D. pomposa* Sjom., *D. robusta raznicini* Vol.)<sup>1</sup>.

Наиболее ранние представители даиксин, известные из отложений зоны (Tritici-

<sup>1</sup> Соответствующие отношения  $L:D$  для даиксин колеблются в более широких пределах по сравнению со швагеринами.

tes quasiarcticus и *T. acutus* касимовского яруса, характеризуются овоидной и вздуто-овоидной, приближающейся к веретеновидной формой раковины (рис. 1). Из этих отложений описано два вида: *D. samarensis* Raus. и *D. crispa* Ros.

В гжельском веке преимущественное развитие получают даиксины с веретеновидной формой раковины, которая появляется с зоны *Triticites stuckenbergi*, где численность даиксин остается еще незначительной. Из этого интервала описаны: *D. angusta* Ros., *D. rugosa* Ros., *D. convexis* Ros., *D. privilegiata* (Pant.), *D. ruzhencevi* Ros. В зоне *Jigulites jigulensis* наряду с веретеновидными (*D. magna* Ros.) появляются раковины субцилиндрической формы, как у *D. baituganensis* (Raus.). В зоне *Daixina sokensis* численность даиксин резко возрастает, причем преобладающей формой раковины становится веретеновидная крупных размеров, часто встречаются и субцилиндрические раковины; отсюда описано 29 впервые появившихся видов даиксин.

Наиболее разнообразны по форме раковины даиксины из зоны *Schwagerina vulgaris* и *Sch. fusiformis* ассельского яруса: помимо вышеперечисленных встречаются разнообразнейшие сферические раковины наряду с субромбоидными. Из этих отложений описано 25 впервые появившихся видов даиксин. Для зоны *Schwagerina moelleri* и *Pseudofusulina fecunda* характерны веретеновидные раковины, реже — сферической формы, обычны также субромбоидные, причем субромбоидность часто проявляется во внутренних оборотах веретеновидных раковин, как у *D. bipartita* Bensch. Из этой зоны описано шесть впервые появившихся видов. Даиксины в зоне *Schwagerina sphaerica* и *Pseudofusulina firma* редки, раковины их веретеновидной формы. Известно отсюда четыре впервые появившихся вида. В сакмарском ярусе даиксины единичны и представлены одним видом — *D. ? mutabilis* (Chen), [встречены на Памире в отложениях сакмарского яруса (Левен, 1967)].

Размеры раковин колеблются в значительных пределах.

Таким образом, изменение формы раковин даиксин проходит следующим путем: в интервале от зоны *Triticites quasiarcticus* и *T. acutus* до зоны *Jigulites jigulensis* включительно форма раковины изменяется от овоидной к веретеновидной и субцилиндрической. Зона *Daixina sokensis* отвечает стадии относительной стабильности в эволюции формы раковины с доминированием веретеновидной формы. В зоне *Schwagerina vulgaris* и *Sch. fusiformis* ассельского яруса появляются новые формы раковин — субсферические и субромбоидные, наряду с которыми продолжают встречаться и ранее известные. Выше по разрезу вновь происходит сокращение разнообразия форм раковин. Так, в зоне *Schwagerina sphaerica* и *Ps. firma* остаются только веретеновидные формы, которые переходят в сакмарский ярус, когда род заканчивает свое существование. Веретеновидная форма раковины остается наиболее постоянной на всем протяжении развития рода.

Строение стенки. Строение стенки является одним из наиболее эволюционирующих признаков фузулинидей, что и определяет его систематическое значение. Для даиксин, как и для других швагеринид, характерна двухслойная стенка, состоящая из тектума и кериотеки<sup>1</sup>. Утолщение стенки происходит одновременно с ростом раковины и толщина стенки достигает наибольшей величины в последних оборотах. Обычно стенка утолщается постепенно, но имеются примеры резкого увеличения толщины, которое обычно фиксируется в двух наружных оборотах. Такой характер утолщения стенки чаще проявляется у даиксин ассельского яруса: у группы *D. robusta* заметное увеличение толщины стенки начинается с третьего оборота, как и *D. primitiva*. Аналогичное явление характерно для швагерин. У даиксин гжельского яруса резкое увеличение толщины стенки встречается гораздо реже. В качестве примера можно отметить лишь *D. perlata* Scherb., описанную, возможно, из зоны *Daixina sokensis* Прикаспийской синеклизы.

По-видимому, у даиксин толщина стенки коррелятивно связана с такими признаками, как складчатость септ и высота оборота. Как правило, утолщение стенки сочетается либо с ослаблением складчатости септ, либо с резким возрастанием диаметра раковины в двух наружных оборотах и, возможно, является одним из способов укрепления раковины.

У большинства представителей рода *Daixina* стенка, как правило, ровная, но встречается и гофрированная. Последний тип стенки чаще наблюдается у даиксин из нижней зоны гжельского яруса (*D. angusta* Ros., *D. crispa* Ros., *D. rugosa* Ros., *D. convexis* Ros.) и нижней зоны ассельского (*D. definita* Kon., *D. solebrosa* Kon., *D. diafana* Bensch., *D. parasakmarensis* Bensch, *D. robleda ulukensis* Bensch и др.). В зоне *Daixina sokensis* гофрированность стенки отмечается у *D. naviculiformis* Alksne et Pol. с территории Башкирии и у *D. dualis* Echl. с территории Пермской области.

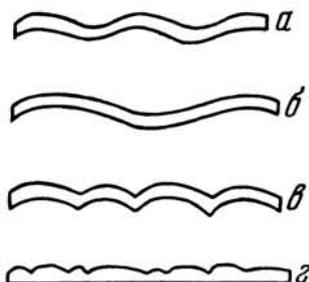
Гофрированная стенка в осевом сечении имеет волнистые контуры, и, вероятно,

<sup>1</sup> Наружный текториум известен у одного вида *D. enormis* (Scherb.) (Щербович, 1969).

отражает либо ундуляцию оси навивания раковины, либо наличие глубоких осевых борозд, либо собственно складчатость стенки. Можно различить несколько вариантов гофрированности: волнистая стенка (рис. 2а) — волнистость захватывает всю стенку целиком, в осевом сечении образует синусоидальную линию — *D.pseudolaosensis* Bensch, *D. dualis* Echl.; полого-волнистая стенка (рис. 2б), характерная для удлиненных форм — *D. primitiva* Sham. et Scherb., *D. naviculaeformis* Alksne et Pol., *D. diafana* Bensch; бороздчатая (рис. 2в) — в осевом сечении дает картину ряда соединенных округлых невысоких арок — *D.convexis* Ros.; неправильно-морщинистая (рис. 2г) — захватывает только тектум, внутренняя поверхность стенки остается относительно ровной, наблюдается на небольших участках стенки у *D.parasakmarenis* Bensch. Существенно,

Р и с. 2. Типы гофрированности стенки даксин

а — волнистая стенка; б — полого-волнистая стенка; в — бороздчатая стенка; г — неправильно-морщинистая стенка



что гофрированность стенки является признаком, проявляющимся лишь у отдельных представителей рода, обычно слабоскладчатых, но с хорошо выраженной ячеистостью в осевых концах раковины. Возможно, это связано с условиями обитания, так как гофрированная стенка более прочна по сравнению с обычной. Можно также предположить, что гофрированность компенсирует слабую складчатость септ и представляет собой особый тип складчатости стенки.

Число видов даксин, для которых отмечен признак гофрированности стенок, невелико и составляет около 7% от общего числа известных видов даксин.

Складчатость септ. Септы даксин имеют строение, характерное для представителей семейства Schwagerinidae, и состоят из тектума и бесструктурного слоя — пикнотеки (Раузер-Черноусова, Герке, 1971). Септы даксин обычно тоньше стенки (Розовская, 1949). Очень тонкие септы можно отметить у "южных" видов из Ферганы — *D.asiatica* Bensch, *D.minima* Bensch, *D.bipartita* Bensch. Многочисленны примеры утолщенности септ, когда септы по толщине равны или немного меньше толщины теки. Так, утолщенность септ в срединной области отмечается у *D. tschernovi* Z. Mikh. и *D. aquilonae* Vol., в области устья — у *D.vasilkovskyi* Bensch. и *D.rosovskaye* Vol., по оси навивания раковины — у *D.tormosensis* Sol. и *D. insignis* Sjom.

Септы у даксин складчатые, причем складчатость носит специфический характер. Так, в осевых сечениях она выражается в виде волнистых линий (не всегда опирающихся на основание оборота), сочетающихся с арками, расположенными в основном на боковых склонах. Форма арок варьирует от неправильной изогнуто-треугольной, петлеобразной до более правильной округлой и низкой. Складчатость можно подразделить на четыре типа: волнистый тип — преобладают волнистые линии (таблица, фиг. 1—4), складчатость отчетливо выражена начиная со второго оборота у даксин подрода *Bosbytauella* subgen. nov., а также на двух наружных оборотах у всех представителей подрода *Daixina*; пузырчатый тип — преобладают редкие низкие округлые арки, расположенные в основном на боковых склонах первого—третьего оборотов (таблица, фиг. 9, 10), например, у *D.insignis* Jag., *D. gracilis* Sjom., *D. fortis* Sjom., *D. definita* Kon.; петлеобразный тип (таблица, фиг. 5, 6) — ярко выражен у *D.admirabilis* Echl., *D. tschernovi* Y.Mikh.; "третицитовый" тип — форма арок разнообразная, арки расположены беспорядочно, более часто на внутренних оборотах. Обычно встречаются сочетания всех перечисленных типов складчатости. Наиболее часто комбинируются волнистый, петлеобразный и "третицитовый" типы (таблица, фиг. 2, 4, 6—9).

Специфичным для даксин является сильное развитие осевых сплетений, возникающих в результате сближения волнистых и складчатых септ в осевых областях и, вероятно, иногда при закручивании концов раковины. Осевые сплетения (чаще мелкоячеистые, реже средне- и крупноячеистые) располагаются полосой вдоль оси раковины, расширяющейся к наружным оборотам, заполняют полностью осевые концы и обычно захватывают значительную часть боковой области раковины (таблица, фиг. 8, 11, 12). Форма ячеек в сечениях варьирует от угловато-округлой до вытяну-

то-обальной. Широкая полоса осевых сплетений, сочетающаяся со специфической складчатостью септ, является родовым признаком даиксин.

В процессе развития рода у представителей его характер складчатости меняется. Для самых ранних представителей рода обычно преобладание беспорядочной складчатости "тритицитового" типа во внутренних оборотах и редкой волнистости септ на одном—двух наружных оборотах, причем в зоне *Triticites quasiarcticus* и *T. acutus* такая складчатость сочетается с гофрированной стенкой. Существенно меняется тип складчатости в зоне *Jigulites jigulensis*. Преобладающее развитие получает сочетание петлеобразного и волнистого типов. Формы с такой складчатостью достигают широкого развития в зоне *Daixina sokensis*, где волнистость септ проявляется уже в третьем обороте (*D. sokensis symmetrica* Scherbak., *D. admirabilis* Echl.). Позже, в зоне *Schwagerina vulgaris* и *Sch. fusiformis*, изменение складчатости идет в двух основных направлениях: по пути усиления волнистости септ, характерной для *бозбитауел*, и в направлении развития сочетания пузырчатой складчатости и волнистости септ. Так, в этом интервале обычны даиксины, у которых на первом-третьем оборотах доминирует пузырчатый тип складчатости, а на двух-трех наружных оборотах наблюдается сочетание пузырчатого типа с волнистым при некотором преобладании первого (группа *D. robusta*, *D. insignis* Jag., *D. sjurenica* Pol. и др.). Начиная с зоны *Schwagerina moelleri* и *Pseudofusulina fecunda*, ведущим становится сочетание пузырчатой и волнистой складчатости, которое и сохраняется до конца существования рода, например, у *D. laosensis* (Depr.), *D. ossinovkensis* Scherb., *D. mutabilis* (Chen.).

Таким образом, у даиксин септы характеризуются качественно новым признаком — волнистостью. Волнистость всей поверхности септ как новый тип складчатости впервые проявляется у даиксин и является важнейшим таксономическим признаком рода. В дальнейшем это новое качество, появившееся впервые и закрепившееся у даиксин, получит широкое развитие у родов швагериновой группы в ассельском ярусе.

**Хоматы и псевдохоматы.** Наличие хомат, замещающихся псевдохоматами, является важнейшей особенностью даиксин. Хоматы как непрерывные валикоподобные образования по основанию оборотов характеризуются в сечении относительно постоянной формой по всем оборотам. У даиксин хоматы постоянны, как правило, на начальной камере и первом обороте. Только у самых ранних представителей, появившихся в зоне *Triticites quasiarcticus* и *T. acutus*, хоматы постоянны также на первых двух-трех оборотах. Обычно хоматы маленькие бугорковидные или точечные (по определению Бенш, 1962). Начиная с зоны *Triticites stuckenbergi* наблюдается замещение хомат уже во втором обороте псевдохоматами неправильной формы, меняющейся по оборотам. Псевдохоматы представляют собой, по-видимому, непостоянные прерывистые отложения вокруг устья и в осевом сечении имеют крючковидную или столбчатую форму. У ранних представителей рода, в основном из отложений гжельского яруса, псевдохоматы наблюдаются со второго, реже третьего оборотов, обычно до предпоследнего оборота включительно. У даиксин ассельского яруса и самых поздних даиксин сакмарского псевдохоматы появляются, как правило, с первого-второго оборота, а в последних двух-трех оборотах отсутствуют.

Замечено, что развитие некоторых признаков коррелятивно связано с редукцией хомат и замещением их псевдохоматами. С.Е. Розовская (1950) и многие другие исследователи считают, что хоматы выполняли функцию укрепления раковины. М.Н. Соловьева (1969) высказала предположение, что роль хомат заключается в утяжелении раковины. Вероятно, верны оба предположения, и роль хомат двойственна. По мере развития рода *Daixina* появляются другие способы укрепления и утяжеления раковины: утолщение стенки в двух наружных оборотах (в зоне *Daixina sokensis* и зоне *Schwagerina vulgaris* и *Sch. fusiformis*), осевые уплотнения (в зоне *Schwagerina vulgaris* и *Sch. fusiformis*). Коррелятивная связь между хоматами, псевдохоматами и другими признаками видна на примере вида *D. primitiva* Sham. et Scherb., впервые описанного из средней зоны ассельского яруса. Для него характерно: хоматы слабые, но ясные на начальной камере и на первом, а также, может быть, и на втором, внутреннем обороте. Начальные три оборота укороченные, вздуто-овоидные, почти сферические; септы слабоскладчатые, скручены у полюсов; стенка тонкая, до 23 мкм. В последующих оборотах хоматы замещаются псевдохоматами крючковидной формы. Обороты вытягиваются и приобретают вытянуто-овоидную форму. В двух наружных оборотах псевдохоматы отсутствуют. Обороты наиболее вытянуты, складчатость слабая, но осевые сплетения располагаются широкой зоной. Толщина стенки (максимальная) до 123 мкм.

Таким образом, для наиболее ранних представителей рода характерно наличие хомат на начальной камере и первом-втором, реже третьем оборотах, замещающихся псевдохоматами, развитыми в последующих оборотах. Для более поздних даиксин 30

специфично присутствие на начальной камере и первом обороте хомат, замещающихся на следующих оборотах псевдохоматами, которые отсутствуют на двух-трех наружных оборотах. Замещение хомат псевдохоматами — важный родовой признак даиксин.

**Навивание спирали.** При описании новых видов даиксин числовые выражения обычно получают величины диаметров раковины по оборотам. Компактное навивание встречается чаще у даиксин в интервале начиная с зоны *Triticites quasiacticus* и *T. acutus* до зоны *Daixina sokensis* (*D. samarensis* Raus., *D. angusta* Ros. и др.); диаметр четвертого оборота у таких форм не превышает 1,3 мм. Для зоны *Daixina sokensis* характерны даиксины с компактно навитыми внутренними двумя-тремя оборотами и более свободными последующими (*D. sokensis uchtaensis* Kon., *D. uralica* compacta Alksne, *D. dualis* Echl., и др.); диаметр четвертого оборота при этом равен 1,3—2,0 мм. В этом же интервале известны даиксины со свободным навиванием спирали [*D. enormis* (Scherb.), *D. recava* Zol. и др.]; диаметр четвертого оборота увеличивается до 2,2—2,7 мм. В ассельском ярусе выделяется группа даиксин с очень свободной спиралью [*D. galloway* (Chen), *D. bosbytauensis* Bensch, *D. postgalloway* Bensch], у которых диаметр четвертого оборота увеличивается до 4 мм. Наряду со свободно навитыми формами в нижней зоне ассельского яруса обычные и даиксины с более компактным навиванием спирали (*D. vohzgalensis* Raus., *D. robusta* Raus.). Относительно компактное навивание спирали сохраняется и у более поздних даиксин из средней и верхней зон ассельского яруса и сакмарского. Так, для *D. ossinovkensis* Scherb., впервые описанной из верхней зоны ассельского яруса, диаметр четвертого оборота равен 1,4 мм.

Для даиксин обычно равномерное развертывание спирали с постепенным увеличением диаметра раковины по оборотам. Такой тип навивания является преобладающим на протяжении всего развития рода. Некоторые отклонения от этого имеются среди даиксин из зоны *Daixina sokensis*; в это время отмечается развертывание спирали "со скачком", т.е. довольно значительное увеличение диаметра раковины в двух-трех наружных оборотах (*D. sokensis* Raus., *D. admirabilis* Echl., *D. tormosensis* Sol.).

Особенности характера спирали у даиксин имеют, по-видимому, как родовое, так и видовое значение.

**Дополнительные отложения.** Дополнительные осевые отложения у даиксин встречаются очень редко. Незначительные прерывистые осевые отложения во внутренних трех-трех с половиной оборотах известны у *D. dzui* Vol., *D. tenuiseptata* Scherb. из отложений гжельского яруса. Массивные отложения в четырех внутренних оборотах вдоль осевой линии раковины фиксируются у *D. fortis* Sjom., *D. cybaea* Sjom. из отложений ассельского яруса. Появление этого признака у даиксин и псевдофузулин одновременно (зона *Schwagerina vulgaris* и *Sch. fusiformis*), по-видимому, можно расценивать как результат реакции организма на изменения внешней среды.

Более частое явление у даиксин — утолщенность септ, о чем излагалось при рассмотрении признака складчатости септ.

#### ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Анализ морфологических признаков даиксин позволяет оценить таксономическое значение каждого из них. Признаками родового ранга, в соответствии с установленными представлениями, можно считать следующие: форму раковины, волнистость септ, характер навивания спирали (от равномерного по всем оборотам до резко расширяющегося в последних оборотах), наличие хомат на начальной камере и в первом-втором оборотах, замещающихся псевдохоматами в последующих оборотах, иногда неровную поверхность раковины.

Признаками подродового ранга являются: форма раковины в наружных оборотах, характер навивания спирали (медленное или быстрое нарастание высоты оборотов), тип складчатости септ (степень развития волнистости септ), степень развития псевдохомат.

Признаки видового ранга: форма раковины, определяемая отношением длины к диаметру и формой концов раковины, равномерное или неравномерное навивание спирали, форма арок при пересечении септ плоскостью шлифа, наличие или отсутствие дополнительных отложений (характер осевых отложений, утолщенность септ в срединной области), тип гофрированности стенки, форма псевдохомат.

В заключение таксономической оценки морфологических признаков следует подчеркнуть, что ведущими признаками, определяющими родовую самостоятельность даиксин, следует считать, во-первых, специфический качественно новый тип складчатости волнистых септ и, возможно, признак замещения хомат на внутренних оборотах псевдохоматами.

Появившись на рубеже касимовского и гжельского веков, род *Daixina* достигает расцвета на рубеже гжельского и ассельского веков и исчезает в сакмарском. Исходными формами для даиксин стали представители рода *Triticites* (Розовская, 1949; 1952; 1975; Миклухо-Маклай, Раузер-Черноусова, Розовская, 1959). Самые ранние даиксины наряду с новыми признаками — специфический тип складчатости волнистых септ, замещение хомат псевдохоматами с третьего оборота — еще сохраняют на ранних стадиях онтогенеза основные признаки тритицитов — хоматы, беспорядочная складчатость септ. В ходе эволюции расхождение признаков увеличивается. Даиксины претерпевают изменения, выразившиеся в приобретении и закреплении признаков, позволяющих отличать даиксин от близких родов и указывающих на самостоятельность рода.

#### Р о д *Daixina* Rosovskaya, 1949

*Daixina*: Розовская, 1949, с. 67, 68; 1952, с. 38; 1958, с. 105; Миклухо-Маклай, Раузер-Черноусова, Розовская, 1959, с. 212, 213; Левен, 1967, с. 137.  
*Pseudofusulina* (part.): Гроздилова, 1966, с. 284—286; Skinner, Wilde, 1965, с. 38, 39.  
*Pseudofusulina* (*Daixina*): Ross, Dunbar, 1962, с. 39; Igo, 1972, с. 107—109.  
*Schwagerina* (part.): Sheng, 1958, с. 283, 284.

Т и п о в о й в и д — *D. ruzhencevi* Rosovskaya, 1949.

Д и а г н о з. Раковина от овоидной до сферической и от веретеновидной до субцилиндрической формы. Навивание спирали равномерное или со значительным расширением в двух наружных оборотах ("со скачком"). Стенка относительно толстая. Поверхность раковины (стенка) от ровной до реже участками неровной. Септы слабо волнистые, дающие в сечении волнистые линии или извилистые арки, не всегда опирающиеся на основание оборота. Осевые сплетения развиты широкой полосой. Хоматы маленькие на начальной камере и одном-двух, реже трех оборотах, далее замещаются псевдохоматами. Устье единичное.

З а м е ч а н и я. Общее направление эволюции даиксин заключалось в выработке облегченного типа раковины, возможно, повышенной плавучести, что имело место в ассельском веке и у представителей родов швагериновой группы. Облегченность раковины у даиксин достигалась путем изменения ее формы от овоидной к сферической, а также навивания спирали в наружных оборотах, выработки нового типа складчатости волнистых септ и замещения хомат менее массивными псевдохоматами.

Основываясь на морфологических особенностях, предлагается выделять два подрода — *Daixina* и *Bosbytaella*.

В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. Единичны в верхней зоне касимовского яруса, более многочисленны со второй половины гжельского яруса карбона до сакмарского яруса нижней перми; Евразия, Северная Америка, Гренландия.

#### Подрод *Daixina* Rosovskaya, 1949

Т и п п о д р о д а — *D. ruzhencevi* Rosovskaya, 1949; верхний карбон, гжельский ярус; Южный Урал.

Д и а г н о з. Форма раковины от веретеновидной до субцилиндрической, размеры от мелких до крупных, навивание спирали компактное от равномерного до скачкообразно расширяющегося в двух наружных оборотах. Поверхность раковины (стенка) по всем оборотам ровная, участками с неровностями. Септы от тонких до умеренно утолщенных, слабо волнистые на средних оборотах и внешних, неправильно складчатые на начальных, осевые сплетения мелко- и среднеячеистые заходят на бока раковины. Хоматы маленькие на одном-двух, реже трех оборотах, затем замещаются псевдохоматами.

В и д о в о й с о с т а в. Только после осуществления ревизии рода станет возможным уточнение видового состава.

В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. От верхней зоны касимовского яруса верхнего карбона до сакмарского яруса нижней перми включительно; Евразия, Северная Америка, Гренландия.

#### Подрод *Bosbytaella* subgen. nov.

П о д р о д н а з в а н по подвиду *D. gallowayi bosbytauensis* Bensch.

*Pseudofusulina*: Chen, 1934, с. 70, 71; *Daixina*, Бенш, 1962, с. 211, 212.

Т и п п о д р о д а: *D. gallowayi, bosbytauensis* Bensch, 1962; нижняя пермь (чаначские слои мамынской свиты); Северная Фергана.

Д и а г н о з. Раковина крупная веретеновидной и вздуто-веретеновидной приближающейся к сферической формы. Навивание спирали свободное, равномерное.

L:D = 2,1—3,4, чаще 2,2—2,6. Поверхность раковины (стенка) ровная. Септы относительно тонкие волнистые, дающие в сечении волнистые линии. Осевые сплетения средне- и крупноячеистые, заходящие на бока раковины. Крючковидные псевдохоматы на средних оборотах и отсутствуют на наружных.

**С р а в н е н и е.** От подрода *Daixina* отличается крупной веретеновидной и вздуто-веретеновидной, приближающейся к сферической формой раковины, свободным равномерным навиванием спирали, развитием волнистости септ на внутренних оборотах.

**В и д о в о й с о с т а в:** *D. (Bosbytauella) galloway* (Chen), 1934 [= *D. (Bosbytauella) galloway*, Левен, 1967, табл. VII, фиг. 2, 3]; *D. (Bosbytauella) postgallowayi* (Bensh), 1962; *D. (Bosbytauella) bosbytauensis* (Bensh), 1962 [= *D. (Bosbytauensis) aff. galloway bosbytauensis*, Щербович, 1969, табл. VI, фиг. 2]; *D. (Bosbytauella) postgalloway sarykolensis* (Leven), 1966; *D. (Bosbytauella) vasilkovskiy* (Bensh), 1962; *D. (B.) deserta* (Grozdilova).

**З а м е ч а н и я.** Подрод *Bosbytauella* развит с основания ассельского яруса и связан, по-видимому, с *D. (Daixina) sokensis* (Raus.) через *D. (Bosbytauella) vasilkovskiy* (Bensh). Так, экземпляры, изображенные в работе С.Е. Розовской по Самарской Луке (1958, табл. 12, фиг. 4, 5), являются переходными к виду *D. (Bosbytauella) vasilkovskiy* (Bensh).

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижняя зона ассельского яруса нижней перми; Средняя Азия, Южный Урал.

Род *Daixina*, расцвет которого приходится на рубеж гзельского и ассельского веков, морфологически близок к роду *Occidentoschwagerina*. Связь даиксин с окцидентошвагеринами устанавливается повторением в онтогенезе *Occidentoschwagerina* характерных признаков даиксин — сочетание складчатости септ в форме широких округлых арок или извилистых линий с крючковидными псевдохоматами. По форме раковины, типу складчатости тонких септ, наличию крючковидных псевдохомат окцидентошвагерин сближаются с представителями подрода *Bosbytauella subgen. nov.*; в характере разворачивания спирали (со скачком), специфичным для окцидентошвагерин, проявляется общность последних с подродом *Daixina Rosovskaya*, 1949.

Бозбитауеллы и окцидентошвагерини появляются с начала ассельского века и генетически связаны с подродом *Daixina*. Расхождение признаков, происходящее в ассельском веке, обусловило большую специфичность окцидентошвагерин и выделение этой ветви в качестве самостоятельного рода. Бозбитауеллы как менее специфичные и более близкие по своим признакам к даиксинам предлагается относить к роду *Daixina* в качестве подрода.

Все вышеизложенные материалы в отношении развития даиксин подтверждают правомерность выделения рода *Daixina Rosovskaya*, 1949. Изучение морфологических особенностей даиксин позволяет сделать вывод о возможности подразделения рода *Daixina* на два подрода: *Daixina* и *Bosbytauella*. Результаты сравнения бозбитауелл с окцидентошвагеринами подтверждают филогенетическую схему, предложенную С.Е. Розовской, в отношении связи окцидентошвагерин с даиксинами.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бенш Ф.Р.* Позднекаменноугольные и раннепермские фузулиниды Северной Ферганы. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопредельных районов. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1962, с. 186—251.
- Бенш Ф.Р.* Стратиграфия и фузулиниды верхнего палеозоя Южной Ферганы. Ташкент: Фан, 1972, 149 с.
- Герке А.А.* О морфологических признаках двусимметричных нодзарид (фораминиферы) и содержании видовых описаний. — В кн.: Палеонтология и биостратиграфия. Л.: 1967, с. 5—34. (Учен. зап. НИИГА; вып. 19. Ротапринт).
- Гроздилова Л.П.* Фораминиферы верхнего карбона Северного Тимана. — В кн.: Микрофауна СССР, сб. XIV. Л.: Недра, 1966, с. 254—362. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 250).
- Калмыкова М.А.* Пермские фузулиниды Дарваза. — В кн.: Биостратиграфический сб., вып. 2. Л.: Недра, 1967, с. 116—287. (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. серия; Т. 116).
- Коновалова М.В.* Новые позднекаменноугольные и раннепермские фузулиноиды Тимано-Печорской провинции. — Палеонтол. журн., 1962, № 1, с. 54—55.
- Левен Э.Я.* Стратиграфия и фузулиниды пермских отложений Памира. М.: Наука, 1967. 216 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 167).
- Миклухо-Маклай А.Д., Раузер-Черноусова Д.М., Розовская С.Е.* Отряд Fusulinida. — В кн.: Основы палеонтологии. Общая часть. Простейшие/Под ред. Д.М. Раузер-Черноусовой, А.Ф. Фурсенко. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 201—215.
- Михайлова З.П.* Стратиграфия и фузулиниды ассельского яруса гряды Чернышева. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология северо-востока Европейской части СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1966, с. 5—57. Основы палеонтологии. Общая часть. Простейшие/Под ред. Д.М. Раузер-Черноусовой, А.В. Фурсенко. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 201—215.

- Раузер-Черноусова Д.М.* Верхнепалеозойские фораминиферы Самарской Луки и Заволжья. М.: Изд-во АН СССР, 1938, 166 с. (Тр. ГИН АН СССР; Т. VII).
- Раузер-Черноусова Д.М., Щербович С.Ф.* О швагериновом горизонте центральной части Русской платформы. — В кн.: Швагериновый горизонт Русской платформы и подстилающие его отложения. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 3—56. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 13).
- Раузер-Черноусова Д.М., Щербович С.Ф.* О морфологии представителей рода *Schwagerina* Moeller, 1877 sensu Moeller, 1878 и терминологии их признаков. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1970, вып. 13, с. 30—51.
- Раузер-Черноусова Д.М., Герке А.А.* Терминологический справочник по стенкам раковин фораминифер. М.: Наука, 1971. 192 с.
- Розовская С.Е.* Новые представители фузулинид из верхнекаменноугольных отложений Южного Урала. — В кн.: Ежегодник ВПО. М.: Гос. изд-во геол. лит. МИНГЕО СССР, 1949, т. 13, с. 67—68.
- Розовская С.Е.* Род *Triticites*, его развитие и стратиграфическое значение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 77 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 26).
- Розовская С.Е.* Фузулиниды верхнего карбона и нижней перми Южного Урала. — В кн.: Материалы по фауне палеозоя. М.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 5—47. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 40).
- Розовская С.Е.* Фузулиниды и биостратиграфическое расчленение верхнекаменноугольных отложений Самарской Луки. — В кн.: Швагериновый горизонт Русской платформы и подстилающие его отложения. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 57—119. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 13).
- Розовская С.Е.* Состав, система и филогения отряда Fusulinida. М.: Наука, 1975, 244 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 149).
- Семинь С.А.* Стратиграфия и фораминиферы (фузулиниды) швагеринового горизонта Окско-Цининского вала. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 73 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 57).
- Соловьева М.Н.* Фораминиферы рода *Wedekindellina* со Шпицбергена. — Вопр. микропалеонтол., 1969, вып. 12, с. 34—46.
- Соловьева М.Н.* Интегративные системы фораминифер. — В кн.: Систематика микроорганизмов и их значение для хроностратиграфии. М.: Наука, 1978, с. 3—16. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 21).
- Фурсенко А.В.* Введение в изучение фораминифер. Новосибирск: Наука, 1978. 241 с. (Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР; Вып. 391).
- Щербович С.Ф.* Фузулиниды позднегжельского и эссельского времени Прикаспийской синклизы. М.: Наука, 1969. 82 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 176).
- Chen S.* Fusulinidae of South China. Part 1. — Paleontol. Sinica, 1934, ser. B, vol. XIV, fasc. 2, 185 p.
- Ginkel A.C.* Carboniferous fusulinids from the Cantabrian Mountains (Spain). — Leidse geol. meded., 1965, deel 34, 225 S.
- Igo H.* Fusulinacean Fossils from North Thailand. Part VI. Fusulinacean Fossils from North Thailand. — Geol. paleontol. South. Asia, 1972, vol. X, p. 107—109.
- Ross Ch.A., Dunbar C.O.* Faunas and Correlation on the Late Paleozoic Rocks of Northeast Greenland. Pt III. Fusulinidae. Meddelelser om Grønland udgivne af Kommissionen for Videnskabelige Undersøgelser Grønland, 1962, Bd. 167, N 5, p. 39, 40.
- Ross A., Bamber E.W.* Middle Carboniferous and Early Permian fusulinaceans from the Monkman Pass area, northeastern British Columbia. — Contr. Canad. paleontol., 1978, Bull. 267, p. 25—43.
- Sheng J.C.* Some Fusulinids from the Maokou Limestone of Chingai Province, Northwestern China. — Acta paleontol. si ica, 1958, vol. 6, N 1, p. 49—50.
- Skinner J.W., Wilde G.L.* Permian biostratigraphy and fusulinid faunas of the Shasta Lake area, northern California. — Univ. Kansas Paleontol. Contr., Protozoa, 1965, Art. 6, N 1, p. 59—60.

## Morphology and systematic position of genus *Daixina* Rosovskaya, 1949

*T.N. Isakova*

A detailed morphological characteristic of *Daixina* is given. It has been established that the specific qualitative new type of undulated septal fluting and a sign of substitution of chomata on inner whorls by pseudo-chomata should be considered the leading features determining generic independence of *Daixina*. A more exact diagnosis of genus *Daixina* Rosovskaya, 1949 has been done. It is suggested to distinguish two subgenera in the genus composition: *Daixina* Rosovskaya, 1949 and *Bosbytaeuella* subgen. nov.

УДК 563.125.6 (113.6) (470.4)

О.Б. КЕТАТ

*Волгоградский научно-исследовательский  
и проектный институт нефтяной промышленности***О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ "ПЕРМСКИХ ПСЕВДОЭНДОТИР"  
БОРТОВОЙ ЗОНЫ ПРИКАСПИЙСКОЙ ВПАДИНЫ**

Одним из нерешенных и очень важных вопросов стратиграфии пермских отложений является возможность корреляции нижнепермских образований Русской платформы и Приуралья с разрезами перми области Тетис, представленными фациями открытого моря и прекрасно охарактеризованными фаунистически. Исследованиями Д.М. Раузер-Черноусовой (1963), М.А. Калмыковой (1967), Э.Я. Левена (1967, 1970), Э.Я. Левена и С.Ф. Щербович (1978) установлено полное соответствие по фузулинидам ассельского и сакмарского ярусов в разрезах Русской платформы, Урала и Тетиса. Вопрос о параллелизации сообществ фузулинидей артинского яруса решается пока весьма условно.

За последние годы получены новые материалы по фаунистической характеристике отложений нижней перми, развитых в западной бортовой зоне Прикаспийской впадины, позволяющие по-иному оценить возможности межрегиональной корреляции. В разрезах западной бортовой зоны нижнепермские образования представлены тремя генетически различными толщами: нижней карбонатной, средней сульфатно-карбонатной и верхней сульфатно-галогенной, разделенными поверхностями несогласий.

Нижняя, карбонатная толща состоит из известняков биогермных, биоморфных и биоморфно-детритовых и по содержащемуся достаточно богатому комплексу фузулинид подразделяется в своей нижней и средней частях на ассельский и сакмарский ярусы, которые, в свою очередь, делятся на микрофаунистические зоны. Возраст верхней части карбонатной толщи может быть определен по положению в разрезе как артинский. Покрывающая верхнюю часть карбонатной толщи средняя сульфатно-карбонатная толща, залегающая с размывом на различных горизонтах подстилающих карбонатных образований, содержит комплекс мелких фораминифер, среди которых преобладают виды, описанные Л.П. Гроздиловой (1956) из саранинского горизонта верхнеартинского подъяруса Приуралья. В этих же отложениях В.В. Степановым (Белова, Кдылова, Левина, Степанов, 1975) обнаружены верхнеартинские аммоноидеи. Остракоды, исследованные Е.А. Гусевой (Гусева, Гроздилова, Горский, 1968) из аналогов рассматриваемой толщи в разрезах северной бортовой зоны, тождественны послепермским.

Верхняя часть карбонатной толщи достаточно полно охарактеризована фаунистически. В ней встречен весьма своеобразный комплекс фузулинид, большая часть представителей которого рядом исследователей отождествлялась с родами *Pseudoendothyra* или *Parastaffella*. Фузулиниде подобного систематического состава из пермских отложений территории Советского Союза изучались Дуткевичем (1934) Д.М. Раузер-Черноусовой (1948), Е.А. Рейтлингер (1963, 1966), М.А. Калмыковой (1972). Этими исследованиями установлено широкое распространение в раннепермских отложениях представителей двух родов — *Parastaffelloides* Reitlinger, 1963 и *Parastaffella* Rauser, 1948, emend. Reitlinger, 1963.

М.А. Калмыкова (1972) исследовала ряд видов "штаффелл", описанных Г.А. Дуткевичем (1934) из стерлитамакских отложений Верхне-Чусовских Городков, и обнаружила у некоторых экземпляров вида *Parastaffelloides* в срединной части раковин несколько устьев и зачаточные парахоматы. Поскольку появление дополнительных устьев и парахомат является существенным изменением в морфологии раковин штаффелид, М.А. Калмыковой (1972) предлагается особи, обладающие этими при-

наками, выделить в новый род, названный ею *Praemisellina*. Исследованиями В. Коханска-Девиде (Kochansky-Devidé, 1965; Коханска-Девиде, 1966) было установлено появление зачаточных дополнительных устьев и парахومات у ряда родов различных семейств (*Staffella*, *Sphaerulina*, *Eoverbeekina*). Парахоматы и дополнительные устья наблюдал также Э.Я. Левен (1970) у выделенного им артинского рода *Pamirina*. В отличие от рода *Praemisellina* представители рода *Pamirina* имеют двухслойную стенку с ясно выраженной пористостью. В целом, в результате вышеупомянутых исследований было установлено, что переход одноапертурных фузулинид в многоапертурные происходит в течение определенного этапа у представителей различных генетических групп.

Материалы по фаунистической характеристике верхней части карбонатной толщи нижней перми западной бортовой зоны Прикаспийской впадины дополняют приведенные исследования. Ассоциация фузулинид, встреченная в этих отложениях, отличается крайней изменчивостью основных диагностических признаков — формы раковин, характера навивания, структуры стенки и т.д. Для выяснения систематической принадлежности отдельных элементов комплекса в его пределах условно выделяется пять групп, отнесенных к трем родам: *Parastaffelloides*, *Sphaerulina* и *Pamirina*. Описываемые ниже виды этих родов находятся на одном и том же уровне эволюционного развития, который характеризуется появлением зачаточных форамин и парахومات — признаков, свойственных уже высшим многоапертурным фузулинидам. Этот уровень может служить основой для широких межрегиональных сопоставлений.

#### СЕМЕЙСТВО STAFFELLIDAE A.MICLUCHO-MACLAY, 1949

##### Род *Parastaffelloides* Reitlinger, 1963

##### *Parastaffelloides pseudosphaeroidea* (Dutkevich), 1934

Табл. I, фиг. 1

*Staffella pseudosphaeroidea*: Дуткевич, 1934, с. 17—22, табл. III, фиг. 2—10.

*Parastaffella pseudosphaeroidea*: Раузер-Черноусова, Киреева, Леонтович и др., 1951, с. 152—153, табл. XIII, фиг. 1, 2.

*Parastaffelloides pseudosphaeroidea*: Калмыкова, 1972, с. 53, табл. I, фиг. 1, 2.

**О р и г и н а л** — ГИН АН ССРСР, № 4627/1; нижнеартинский подъярус; Волгоградская область, Сарпинско-Тингутинская площадь, скв. 27, гл. 2630—2632 м.

**О п и с а н и е**. Раковина крупная, субсферической формы. В ювенариуме форма раковины чечевицеобразная с приостренной периферией. L:D приближается к единице, L = 1,2—1,5 мм, D = 1,2—1,4 мм, число оборотов — шесть-семь. Диаметр начальной камеры 80—84 мкм.

Стенка толстая, в наружных оборотах толщина ее достигает 50—66 мкм, обычно перекристаллизованная. Хоматы четкие в начальных четырех-пяти оборотах раковины. Устье единичное.

**С р а в н е н и е**. Признаки вида выражены типично, но у некоторых экземпляров приострения внешнего края раковины в ювенариуме не наблюдается.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е**. Нижнеартинский подъярус; Волгоградская область, Сарпинско-Тингутинская площадь, скв. 27, гл. 2630—2632 м.

**М а т е р и а л**. 21 сечение.

##### Род *Sphaerulina* Lee, 1933

**З а м е ч а н и е**. Сферулины, обнаруженные в пермских отложениях бортовой зоны Прикаспийской впадины, отличаются от типичных представителей рода более примитивным обликом — меньшим числом оборотов, отсутствием или слабым выражением и значительным сокращением чечевицеобразной стадии в ювенариуме. Тем не менее наличие пор в основании септ, строение стенки, свойственные данному роду, позволяют рассматривать их в составе рода *Sphaerulina*.

##### *Sphaerulina* (?) *volgensis* Ketat, sp. nov.

Табл. I, фиг. 2, 3; табл. II, фиг. 1

Название вида от р. Волги.

**Г о л о т и п** — ГИН АН ССРСР, № 4627/3; нижнеартинский подъярус; Волгоградская область, Сарпинско-Тингутинская площадь, скв. 27, гл. 2632—2636 м.

**О п и с а н и е**. Раковина крупная удлинено-округлой или широко оvoidной формы с отношением L:D больше единицы, обычно 1,2—1,3. L = 1,36—1,53 мм, D = 1,09—1,26 мм. Угловатость периферии оборотов в ювенариуме отсутствует или слабо вы-

ражена в первом обороте. Число оборотов пять с половиной — семь. Начальная камера с диаметром 84—95 мкм. Диаметры оборотов у голотипа (мм) н.к. —0,084, 1—0,16, 2—0,29, 3—0,39, 4—0,63, 5,5—1,09.

Стенка тонкая, перекристаллизованная состоит из тектума и протекти. Септы прямые. Хоматы четко различимые на начальных оборотах. В последнем и предпоследнем оборотах у ряда особей в основании септ наблюдаются крупные поры — фораминны.

**С р а в н е н и е.** По форме раковина наиболее близка к *Sphaerulina ellipsoidalis* Koch.-Dev., но отличается от нее более округлой пупочной областью, отсутствием многооборотного чечевицеобразного ювенариума и меньшим числом оборотов. По двум последним признакам описываемый вид отличается от более сферической *Sch. ogbinensis* Ros.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижнеартинский подъярус; Волгоградская область, Сарпинско-Тингутинская площадь, скв. 27, гл. 2632—2636 м.

**М а т е р и а л.** 12 сечений.

#### **Р о д *Pamirina* Leven, 1970**

*Pamirina*: Левен, 1970, с. 18—25; Розовская, 1975, 114—115.

**З а м е ч а н и е.** Основные диагностические признаки рода *Pamirina* (Левен, 1970; Розовская, 1975) следующие: "Раковина маленькая, субсферическая, более или менее сжатая вдоль оси навивания, положение которой во внутренних оборотах неустойчивое. Развертывание спирали равномерное. Начальная камера маленькая. Стенка состоит из тектума и тонкопористой приматекти. Устье единичное; у переходных форм в наружных оборотах устьевое отверстие растягивается и как бы пережимается. В местах пережимов появляются фораминны и маленькие бугорки типа зачаточных парахومات"

К роду *Pamirina* мы относим описанные ниже представители данного рода, характеризующиеся тонкой, тонкопористой стенкой и наличием зачаточных парахومات. Процесс образования парахومات подобен описанному Э.Я. Левеном (1970) у рода *Pamirina*. Памирины, описанные ниже, несмотря на существенные различия в форме и строении раковины, имеют общие черты строения. Число оборотов в раковинах, как правило, невелико, что, имея в виду их небольшие размеры, наводит на мысль о примитивности их организации.

#### *Pamirina tingutensis* Ketat, sp. nov.

Табл. II, фиг. 2

**Название вида** от сл. Тингута.

**Г о л о т и п** — ГИН АН СССР, № 4627/4; нижнеартинский подъярус; Волгоградская область, Сарпинско-Тингутинская площадь, скв. 27, гл. 2632—2636 м.

**О п и с а н и е.** Раковина маленькая, субсферической формы, сжатая вдоль оси навивания. Ось навивания начальных оборотов несколько смещена по отношению к оси навивания оборотов взрослой стадии. Периферический край начальных оборотов широко закругленный без приострения по всем оборотам.  $L:D = 0,8-0,9$ ,  $L = 0,88-0,96$  мм,  $D = 1,07-1,11$  мм, число оборотов пять-шесть. Диаметр начальной камеры 80—90 мкм. Диаметры оборотов у голотипа (мм): н.к. —0,08, 1—0,16, 2—0,29, 3—0,44, 4—0,65, 5—0,92, 5,5—1,07.

Стенка тонкая, темная, более или менее четких очертаний, трехслойная во внутренних и двухслойная в наружных оборотах. В последних оборотах при очень большом увеличении обнаруживается пористое строение стенки. Устье во внутренних оборотах единичное. Хоматы четкие, в последнем обороте фиксируются зачаточные парахоматы.

**С р а в н е н и е.** По форме раковины во внутренних оборотах с закругленным периферическим краем без приострения, строению стенки и типу образования зачаточных парахومات данный вид имеет большое сходство с *Pamirina darvasica* Leven, значительно отличаюсь от последнего формой раковины в наружных оборотах.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижнеартинский подъярус; Волгоградская область, Сарпинско-Тингутинская площадь, скв. 27, гл. 2632—2636 м.

**М а т е р и а л.** 12 сечений.

#### *Pamirina (?) ergenensis* Ketat, sp. nov.

Табл. II, фиг. 3; табл. III, фиг. 1

**Название вида** от возвышенности Ергени.

**Г о л о т и п** — ГИН АН СССР, № 4627/5; нижнеартинский подъярус; Волгоградская область, Сарпинско-Тингутинская площадь, скв. 27, гл. 2632—2636 м.

**О п и с а н и е.** Раковина маленькая, почти шарообразной формы, несколько удлиненная по оси навивания. Спираль более тесно навита в ювениариуме, с резким увеличением высоты оборотов в поздней стадии роста. На ранней стадии навивание происходит в меняющихся плоскостях.  $L:D = 1,1-1,15$ ,  $L = 1,07-1,09$  мм,  $D = 0,90-0,95$  мм, число оборотов пять-пять с половиной. Диаметр начальной камеры 80-90 мкм. Диаметры оборотов у голотипа (мм): 1-0,14; 2-0,27; 3-0,44; 4-0,60; 5-0,90.

Стенка тонкая (18-20 мкм), темная, четких очертаний, одно- или двухслойная, тонкопористая. Хоматы слабо развиты на начальных оборотах, по основанию камер в предпоследнем обороте фиксируются мелкие зубообразные выступы типа зачаточных парахومات.

**С р а в н е н и е.** Отличием от *Pamirina darvasica* Leven является скачкообразное увеличение высоты оборотов в поздней стадии роста и форма раковины несколько удлиненная по оси навивания. По этим же признакам данный вид отличается от *P. tingutensis* sp. nov. и *P. longa* sp. nov.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижнеартинский подъярус; Волгоградская область, Сарпинско-Тингутинская площадь, скв. 27, гл. 2632-2636 м.

**М а т е р и а л.** 10 сечений.

*Pamirina (?) longa* Ketat, sp. nov.

Табл. III, фиг. 2, 3

**Н а з в а н и е в и д а** от longus, лат.—длинный.

**Г о л о т и п** — ГИН АН СССР, № 4627/6; нижнеартинский подъярус; Волгоградская область, Сарпинско-Тингутинская площадь, скв. 27, гл. 2647-2650 м.

**О п и с а н и е.** Раковина маленькая, вздуто-веретенообразной или овоидной формы. Во внутренних оборотах форма раковины субсферическая, слегка сжатая по оси навивания; навивание спирали в меняющихся плоскостях.  $L:D = 1,35-1,4$ ;  $L = 1,07-1,09$  мм;  $D = 0,75-0,82$  мм, число оборотов четыре-пять. Диаметр начальной камеры 140-150 мкм. Диаметры оборотов у голотипа (мм): н.к. —0,14; 1-0,18; 2-0,33; 3-0,47; 4-0,75

Стенка тонкая, темная, четких очертаний, однослойная, тонкопористая. Устье единичное, в наружных оборотах имеет форму длинной щели, пережатой в нескольких местах, в результате чего на наружной стороне стенки образуются небольшие бугорки — зачаточные парахоматы.

**С р а в н е н и е.** Данный вид отличается от *Pamirina darvasica* Leven и от вышеопределенных видов удлиненной формой раковины.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижнеартинский подъярус; Волгоградская область, Сарпинско-Тингутинская площадь, скв. 27, гл. 2647-2650 м.

**М а т е р и а л.** 12 сечений.

ЛИТЕРАТУРА

- Белова Г.И., Крылова А.В., Левина В.И., Степанов В.В. и др. Новое в расчленении и корреляции древних подсолевых толщ в Астраханском Прикаспии. — В кн.: Геологическое строение и полезные ископаемые Нижнего Поволжья. — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1975, вып. 1, с. 89-103.
- Гроздилова Л.П. Милиолиды верхнеартинских отложений нижней перми западного склона Урала. — В кн.: Фораминиферы, мшанки и остракоды Русской платформы, Донбасса, Тенгизской впадины и Кузбасса. Микрофауна СССР, сб. VIII. Л.: Гостоптехиздат, 1955, с. 521-530. (Тр. ВНИГРИ, Нов. сер.: Вып. 90).
- Гусева Е.А., Гроздилова Л.П., Горский В.П. Биостратиграфическое обоснование границы между артинским и кунгурским ярусами на Урале. — Докл. АН СССР, 1968, т. 182, № 4, с. 893-895.
- Дуткевич Г.А. О некоторых новых видах фузулинид из верхнего и среднего карбона Верхне-Чусовских Городков на р. Чусовой (Западный склон Среднего Урала). Л.; М.: Новосибирск: Гос. науч.-тех. но-геолого-нефт. изд-во, 1934, с. 1-97. (Тр. НГРИ, Сер. А.; Вып. 36).
- Калмыкова М.А. Пермские фузулиниды Дарваза. — В кн.: Биостратиграфический сб. Л.: Недра, 1967, вып. 2, с. 116-287. (Тр. ВСЕГЕИ, Нов. сер.: Т. 116).
- Калмыкова М.А. К систематике пермских "псевдоэндоптер". — В кн.: Морфология, систематика и филогения фораминифер. М.: Наука, 1972, с. 51-58. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 15).
- Коханская-Девиде В. Штаффелиды с зачаточными фораминиферами и парахоматами. — В кн.: Фораминиферы как основа детальной стратиграфии. М.: Наука, 1966, с. 89-98. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 10).
- Левен Э.Я. Стратиграфия и фузулиниды пермских отложений Памира. М.: Наука, 1967, 216 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 167)
- Левен Э.Я. О происхождении высших фузулинид. — Палеонтол. журн., 1970, № 3, с. 18-25.
- Левен Э.Я., Щербович С.Ф. Фузулиниды и стратиграфия асельского яруса Дарваза. М.: Наука, 1978, 362 с.
- Раузер-Черноусова Д.М. Материалы к фауне фораминифер каменноугольных отложений Центрального Казахстана. М.: Изд-во АН СССР, 1948, 66 с. (Тр. Ин-та геол. наук АН СССР; Вып. 66).

- Раузер-Черноусова Д.М.* Историческое развитие фузулинид и границы стратиграфических подразделений. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1963, вып. 7, с. 3—11.
- Раузер-Черноусова Д.М., Куреева Г.Д., Леонтович Г.Е.* и др. Среднекаменноугольные фузулиниды Русской платформы и сопредельных областей. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 371 с.
- Рейтлингер Е.А.* Об одном палеонтологическом критерии установления границ нижнекаменноугольного отдела по фауне фораминифер. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1963, вып. 7, с. 22—50.
- Рейтлингер Е.А.* Некоторые вопросы классификации эндотирин и примитивных фузулинид. — В кн.: Фораминиферы как основа детальной стратиграфии. М.: Наука, 1966, с. 39—67. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 10).
- Розовская С.Е., Раузер-Черноусова Д.М.* Отряд Fusulinida. — В кн.: Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1965, с. 137—146.
- Розовская С.Е.* Состав, система и филогения отряда фузулинида. М.: Наука, 1975. 267 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 149).
- Kochansky-Devidé V.* Karbonske i permske fusulinidne foraminifere Velebita i Like. Srednji i gornji perm. — Acta geol., 1965, V, str. 101—150.

### On systematic position of "Permian Pseudoendothyra" of the boart zone of the Near-Caspian depression

*O.B. Ketat*

One species of genus *Parastaffelloides*, one new species of genus *Sphaerulina* and three species of genus *Pamirina* have been described. Two new of the latter were attributed to the genus conditionally. These species originate from Lower Artinskian (Lower Permian) deposits of the Volgograd district. *Sphaerulina* and *Pamirina* are characterized by considerable changeability and slightly pronounced generic features.

УДК 562/569

Э.Я. ЛЕВЕН

Московский геологоразведочный институт им. С. Орджоникидзе

РОД *CANCELLINA* HAYDEN И ЕГО ПОЛОЖЕНИЕ  
В СИСТЕМЕ ВЫСШИХ ФУЗУЛИНИД

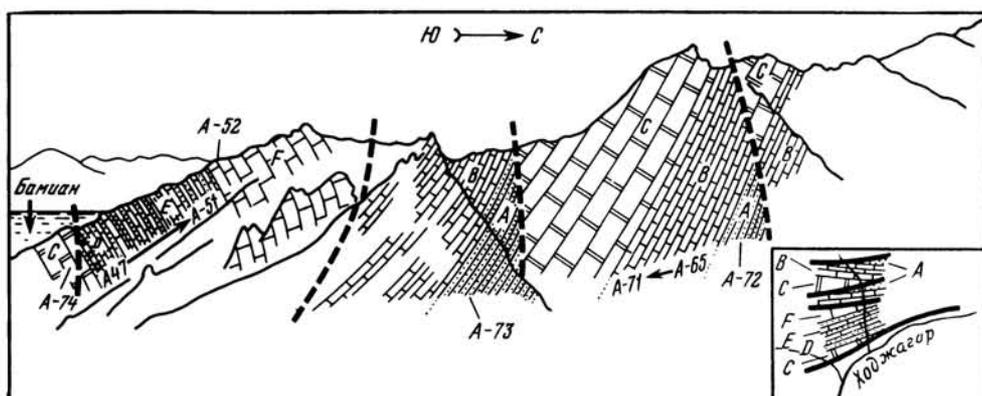
В 1909 г. из известняков, обнажающихся в ущелье Ходжагор севернее сел. Бамиан в Афганистане, Г. Гайденом (Hayden, 1909) описаны примитивные неошвагериниды, выделенные в новый вид *Neoschwagerina primigena* Hayden. Поскольку от известных к тому времени неошвагерин представители вида отличались отсутствием аксиальных септул, Гайден счел возможным отнести его к новому подроду, присвоив последнему название *Cancellina*. Развернутого диагноза вида и подрода не было дано. Это обстоятельство, а также не очень хорошая сохранность типовых форм привели к тому, что канцеллины и их систематическое положение в дальнейшем стали пониматься неоднозначно. После работ Я. Озавы (Y. Ozawa, 1925, 1927) и Г.А. Дуткевича (Дуткевич, Хабаков, 1934) наметились две основные тенденции в подходе к отличительным особенностям канцеллин и их филогенетическим связям с другими вербекинами.

Одни исследователи (Chen, 1934; Kanmera, 1957) вслед за Я. Озавой считали типичных канцеллин близкими или тождественными видами типа *Presumatrina neoschwagerinoides* (Depr.) и *P.schellwieni* (Depr.). Поскольку по ряду признаков прослеживалась отчетливая родственная связь между этими видами и представителями семейства *Sumatrinidae*<sup>1</sup>, они вместе с канцеллинами были отнесены к суматринидам. Как и у всех суматринид, одним из основных признаков, отличающих канцеллин от представителей параллельно развивающегося семейства *Neoschwagerinidae*, считались тонкие и уплотненные стенка, септы и септулы. В последнее время некоторые японские палеонтологи (Т. Озавы, 1970; Kanmera, Ishii, Toriyama, 1976) стали полагать, что по характеру стенки и септул канцеллины занимают промежуточное положение между наиболее примитивными представителями суматринид — родом *Presumatrina*, с одной стороны, и неошвагеринид или родом *Maclaya* — с другой, и дают начало подсемейству *Lepidolininae*.

В противоположность этим взглядам существует точка зрения, которой придерживался и Гайден, о близости канцеллин к примитивным неошвагеринам (Дуткевич, Хабаков, 1934; Thompson, 1946; Миклухо-Маклай, 1963; Kahler und Kahler, 1966, 1967; Левен, 1967; Розовская, 1975 и др.). При этом канцеллины рассматриваются в составе семейства неошвагеринид и считаются наиболее примитивными его представителями. Принимаемые в такой трактовке, канцеллины включают в себя и формы, выделяемые японскими палеонтологами (Kanmera, Toriyama, 1968) в новый род *Madaya* с типовым видом *Cancellina pamirica* Leven. От первых суматринид, к которым относятся виды *Presumatrina neoschwagerinoides* и *P.schellwieni*, канцеллин отличаются более толстые стенка, септы и септулы, менее компактное навание спирали, иная более широкая в сечении форма парахومات и спиральных септул.

Для разрешения отмеченных выше разногласий во взглядах на критерии выделения канцеллин, видимо, требуется вновь обратиться к исходному типовому материалу из разрезов Афганистана. Как уже отмечалось, материал Гайдена имел не очень хорошую сохранность. Кроме того, описанные им сечения канцеллин были несколько скошенными; замеры толщины стенки не были даны, и об этом можно было судить лишь по фотографиям. В 1970 г. мной был повторно осмотрен разрез

<sup>1</sup> Семейства *Sumatrinidae* и *Neoschwagerinidae* многими исследователями, в том числе и японскими, рассматриваются в ранге подсемейств.



Р и с. 1. Разрез пермских отложений в ущелье Ходжагор

A, B, C, D, E, F — толщи пермского разреза; A-47, A-51, A-65, A-71, A-73 и A-74 — номера образцов, содержащих фузулиниды

по ущелью Ходжагор, откуда происходят первые сборы канцеллин, а также разрез по долине р. Булола (Левен, Пашков, Мирзод, 1975). В тех же слоях, откуда Гайденом были собраны первые канцеллины, найдены более многочисленные и лучше сохранившиеся, чем в коллекции Гайдена, остатки раковин типового вида этого рода. Эти находки позволяют существенно дополнить диагноз вида и рода в целом. Однако прежде приведем краткую характеристику разреза Ходжагор, что необходимо для уточнения стратиграфического положения канцеллин и сопутствующего им комплекса фузулинид.

Разрез осматривался по правобережью ручья, впадающего справа в левую составляющую р. Ходжагор сразу выше ее развилки. В верховьях ручья, начинающегося в приводораздельной части Гиндукушского хребта, обнаженность плохая. Ниже по течению долина сужается в ущелье, борта которого сложены толщей пермских известняков, имеющей южные падения (рис. 1). Местами известняки подстилаются слоистыми песчаниками, песчанистыми известняками и алевролитами. В направлении с севера на юг, а стратиграфически снизу вверх, здесь отмечена следующая последовательность в напластовании:

A. Желтовато-серые слоистые известковистые песчаники, алевролиты и песчанистые известняки. Обнаженность плохая. В известняках плохо сохранившиеся фузулиниды — *Pamirina* cf. *darvasica* Lev., *Pseudofusulina* sp., *Darvasites* sp. (обр. A-72).

B. Черные четкослоистые водорослево-фузулинидовые и брахиоподовые известняки, загрязненные глинистым и алевролитистым материалом. Мощность 120 м. Снизу вверх по разрезу толщи известняков взяты образцы с фузулинидами:

1) из основания — *Pseudoendothyra* sp., *Eopolydiexodina shabalkini* (Lev.), *Parafusulina* sp. (обр. A-65);

2) в 15 м — *Eopolydiexodina shabalkini* (Lev.) (обр. A-66);

3) в 25 м — *Neofusulinella* sp., *Eopolydiexodina* cf. *shabalkini* (Lev.), *Cancellina* sp., *Armenina* cf. *asiatica* Lev. (обр. A-67);

4) в 60 м — *Eopolydiexodina praecursor* (Lloyd), *Cancellina primigena* Hayden (обр. A-68);

5) в 80 м — *Pseudoendothyra* sp., *Neofusulinella tumida* Lev., N. ex gr. *phairayensis* Col., *Pseudofusulina chihhsiaensis* Lee, *Eopolydiexodina* aff. *panfilovae* (Lev.), *Cancellina* aff. *primigena* Hayden, C. ex gr. *tenuitesta* Kanm., *Armenina taurica* Toum., A. *asiatica* Lev. (обр. A-69);

6) в 110 м — *Eopolydiexodina* sp., *Cancellina* sp. (обр. A-70);

7) из кровли — *Neofusulinella* ex gr. *phairayensis* Col., N. cf. *tumida* Lev., *Eopolydiexodina* sp. (обр. A-71).

C. Светло-серые грубослоистые и массивные известняки, залегающие на черных известняках с постепенными переходами; неполная мощность более 100 м.

Далее разрыв, за которым снова обнажаются песчаники и алевролиты толщи A. В прослоях песчанистых известняков обнаружены *Pamirina* sp., *Darvasites* cf. *contractus* (Sch. et D.), *Pseudofusulina* cf. *guembeli* (D. et Sk.) (обр. A-73). Песчаники перекрываются черными слоистыми известняками толщи B, с юга срезающимися крутым разломом. За разломом пласты имеют противоположные северные падения. Однако они не опрокинуты, и поэтому если пересекать их, следуя вниз по течению ручья, то стратиграфически это будет сверху вниз. Чтобы не нарушать принятой вначале последовательности описания слоев от более древних к более молодым, характеристику разреза продолжим, двигаясь от устья ручья вверх по его течению. В самом устье обнажаются метаморфизованные сланцы и известняки неопределенного возраста.

Севернее проходит крупная зона разлома, обозначенная ожелезненными доломитовыми брекчиями. За разломом обнажаются:

С. Светлые массивные водорослевые известняки; их подошва не обнажена; видимая мощность 60—70 м. В верхней части толщи известняков обнаружены *Neofusulinella tumida* Lev., *N. ex gr. pharayensis* Col., *Yangchienia haydeni* Thomps., *Parafusulina* sp., *Eopolydioxodina* cf. *praecursor* (Lloyd), *Armenina salgirica* M.—Macl., *Verbeekina* (*Paraverbeekina*) *pontica* M.—Macl., *Neoschwagerina simplex tenuis* Tor. et Kanm., *Presumatrina schellwiieni* (Depr.) (обр. А-74).

Д. Желтовато-бурые тонкослоистые средне- и мелкозернистые песчаники и алевролиты с прослоями кварцевых конгломератов в нижней части. Вверху появляются тонкие прослои песчанистых известняков с плохо сохранившимися *Eopolydioxodina* sp. Мощность 40—50 м.

Е. Толща известняков, переслаивающихся с известковистыми песчаниками и алевролитами (130 м). Снизу вверх в ней выделяются:

- Мощность, м
- 1) Известняки внизу черные песчаные тонкослоистые, вверху водорослево-фузулиновые более светлые и грубослоистые. Из фузулинид определены *Schubertella* aff. *silvestri* Skinn. et Wilde, *Dunbarula* cf. *papa* K.—Dev. et Ram., *Yangchienia* sp., *Pseudofusulina* ex gr. *nupera* Lev., *Neoschwagerina haydeni* Dutk., *N. margaritae* Depr., *N. ventricosa* Skinn., *Afghanella sumatrinaeformis* (Gubl.), *Sumatrina* sp., *Pseudodoliolina ozawai* Yabe et Hanz., *Armenina crassispira* (Chen), *Verbeekina americana* Thomps., Wheeler et Dann. (обр. А-47) 14
  - 2) Переслаивание сланцевых песчаников и алевролитов с черными тонкослоистыми фузулиновыми и водорослевыми известняками, содержащими *Parafusulina* sp., *Eopolydioxodina* sp., *Sumatrina* sp. (обр. А-48) 50
  - 3) Среднеслоистые серые водорослево-фузулиновые известняки с *Parafusulina* sp., *Chusenella* sp., *Eopolydioxodina* sp., *Neoschwagerina* sp. (обр. А-49) 10
  - 4) Тонкослоистые известняки с прослоями сланцеватых известковистых песчаников; в известняках — *Chusenella* sp., *Eopolydioxodina* sp. (обр. А-50) 20
  - 5) Плитчатые песчаные фузулиновые известняки с *Eopolydioxodina megasphaerica* Lev., *Afghanella* cf. *tumida* Skinn. et Wilde (обр. А-51) 3
  - 6) Желтовато-бурые тонкоплитчатые песчаники 4
- Выше склон засыпан, но, по-видимому, также сложен сланцеватыми терригенными породами. Мощность закрытой части разреза примерно 30.

Ф. Массивные светло-серые водорослевые и фузулиновые известняки, напоминающие известняки С, но содержащие значительно более высокоразвитые фузулиниды, в том числе *Parafusulina gigantea* (Depr.), *Neoschwagerina haydeni* Dutk., *Afghanella sumatrinaeformis* (Gubl.), *Sumatrina* cf. *longissima* Depr., *Verbeekina* sp. (обр. А-52). Мощность толщи известняков несколько более 100 м. Однако по разрезу обнажена лишь нижняя часть толщи, так как верхняя срезана разломом. В целом мощность рассматриваемых известняков исчисляется многими сотнями метров.

Фузулиниды, найденные в толще А приведенного разреза, характерны для верхней зоны яхташского яруса яикского отдела перми. Учитывая, что в обнажениях правобережья р. Булолы в терригенной толще, занимающей то же положение в разрезе, встречаются мизеллины верхней зоны болорского яруса кушанского отдела (Левен, Пашков, Мирзод, 1975), толщу А можно считать верхнеяхташско-болорской.

Толща В целиком принадлежит кубергандинскому ярусу, что обосновывается находкой в ней канцелин, арменин и примитивных эоподидиексодин. Возможно, к этому же ярусу относится и нижняя половина известняковой толщи С. Фузулиниды из верхней части этой толщи характерны для зон *Neoschwagerina simplex* мургабского яруса. Толща D фузулинидами плохо охарактеризована. По положению в разрезе выше зоны *Neoschwagerina simplex* ее можно отнести к зоне *Neoschwagerina craticulifera* мургабского яруса. Однако, учитывая ее небольшую мощность и то, что выше лежащие слои Е, видимо, относятся уже к зоне *Neoschwagerina margaritae* этого яруса, можно предположить, что отложению толщи D предшествовал небольшой перерыв в осадконакоплении. Это весьма вероятно еще и потому, что в ее основании отмечаются конгломераты. Принадлежность толщи Е к верхней зоне мургабского яруса может быть обоснована как присутствием зонального вида, так и всего фузулинидового сообщества, в котором преобладают высокоорганизованные неосвагерини, суматрины и афганеллы. К этой же зоне, видимо, относится и нижняя часть вышележащих известняков толщи Ф. Более высокие слои этой толщи, скорее всего, имеют мидийский возраст.

В приведенном разрезе типичные *Cancellina primigena* Hayden встречены в верхней половине толщи В (обр. А-68); один из найденных экземпляров этого вида почти полностью тождествен лектотипу (Hayden, 1909, табл. 22, фиг. 1) (отличается от него лишь несколько меньшими размерами начальной камеры). Этот экземпляр, однако, имеет лучшую сохранность, лучше ориентирован, и поэтому его можно предложить в качестве неотипа (табл. I, фиг. 2).

Как уже говорилось, в качестве одного из возражений против включения канцеллин в подсемейство неошвагеринид приводилось то обстоятельство, что толщина стенки у канцеллин, якобы, значительно меньше, чем у неошвагерин, и в этом отношении они приближаются к суматринидам. Однако подобные утверждения обычно не сопровождались данными сравнительных замеров. Ниже приводятся результаты замеров толщины стенки (мм) в наружных оборотах раковин неотипа вида *Cancellina primigena* и нескольких экземпляров из топотипической местности. Для сравнения даны значения толщины стенки (в мм) у других известных канцеллин (включая маклай), а также предполагаемых потомков канцеллин — примитивных представителей родов *Neoschwagerina* и *Presumatrina*.

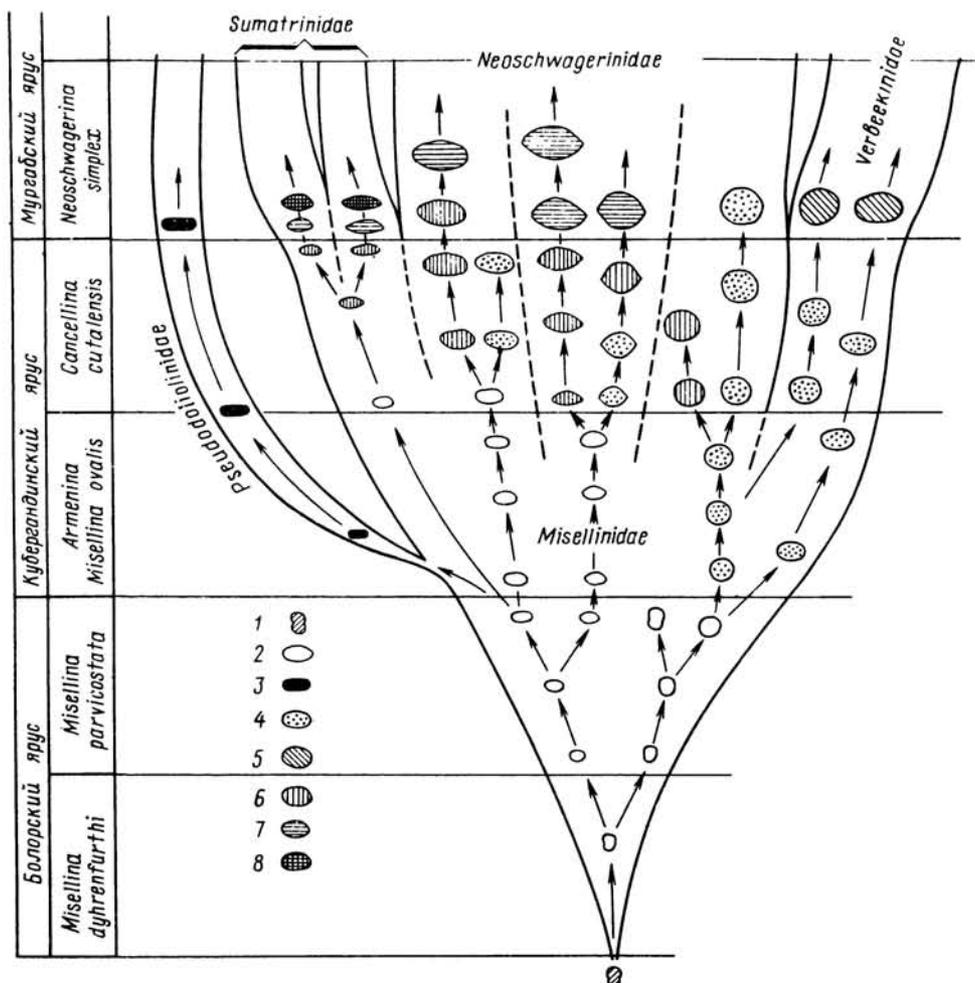
Экз. №	Экз. №
VI-183/1 (неотип) — 0,24—0,030	VI-183/6 — 0,030
VI-183/2 — 0,030—0,035	VI-183/3 — 0,025—0,03
VI-183/9 — 0,042	VI-183/8 — 0,030
VI-183/7 — 0,035	VI-183/5 — 0,025

*Cancellina praeneoschwagerinoides* Leven — 0,2 (Левен, 1967)  
*Cancellina tenuitesta* Kanmera — 0,012—0,015 (Kanmera, 1963)  
*Cancellina phlongphrabensis* Toriyama et Kanmera — 0,016—0,02 (Toriyama, 1976)  
*Cancellina nipponica* Ozawa — 0,02 (Ozawa, 1927)  
*Cancellina dutkevitchi* Leven — 0,045—0,050 (Левен, 1967)  
*Cancellina cutalensis* Leven — 0,060—0,070 (Левен, 1967)  
*Cancellina pamirica* Leven (типовой вид *Maclaya Kanmera et Toriyama*) — 0,050—0,055 (Левен, 1967)  
*Cancellina* (= *Maclaya*) *saraburiensis* (Kanmera et Toriyama) — 0,04—0,05 (Kanmera, Toriyama, 1968)  
*Cancellina* (= *Maclaya*) *sethaputi* (Kanmera et Toriyama) — 0,05 (Kanmera, Toriyama, 1968)  
*Presumatrina neoschwagerinoides* (Deprat) — 0,012 (Deprat, 1913)  
*Presumatrina schellwieni* (Deprat) — 0,024 (Deprat, 1913)  
*Neoschwagerina simplex* Ozawa — 0,045—0,06 (Y. Ozawa, 1925)  
*Neoschwagerina simplex tenuis* Toriyama et Kanmera — 0,021 (Toriyama, 1976)  
*Neoschwagerina craticulifera haydeni* Dutkevich (sensu Thompson) — 0,04—0,049 (Thompson, 1946)  
*Neoschwagerina akasakensis* Morikawa et Suzuki — 0,02—0,03 (Morikawa, Suzuki, 1961)  
*Colania amicula* (Honjo) — 0,01 (Honjo, 1959)

Приведенные данные показывают, что из всех канцеллин наиболее тонкой стенкой (0,015—0,020 мм) обладают представители четырех видов — *Cancellina praeneoschwagerinoides*, *C. tenuitesta*, *C. phlongphrabensis* и *C. nipponica*, которые приближаются в этом отношении к пресуматринам. Однако лишь для первых трех из них можно предположить близкое родство с пресуматринами на основании сходства всех остальных параметров раковин. Что касается *Cancellina nipponica*, то по материалам Р. Морикивы и Я. Судзуки (Morikawa, Suzuki, 1961) хорошо видно, что в разрезе окрестностей г. Акасака, откуда впервые описан этот вид, он сменяется в процессе развития *Neoschwagerina akasakensis* Mor. et Suz., а затем *N. larga* Mor. et Sur., т.е. видами, заведомо не принадлежащими семейству суматринид. С. Хондзе (Honjo, 1959) выделяет подобных неошвагерин в новый род *Gifuella*, который Т. Озава (T. Ozawa, 1970) считает тождественным роду *Colania* Lee, относимому к подсемейству *Lepidoliniinae*. Что касается всех остальных канцеллин, то толщина их стенки в последних оборотах колеблется в пределах 0,030—0,070 мм, чаще же равна 0,040—0,050 мм. Таким образом, *Cancellina primigena* попадает в эту группу видов, что, в свою очередь, свидетельствует в пользу принадлежности последних к роду канцеллин. По толщине стенки эти канцеллины резко отличаются от пресуматрин и имеют полное сходство с примитивными неошвагеринами.

Из сказанного можно сделать заключение, что большинство канцеллин, включая типовой вид, в процессе эволюции переходит в неошвагеринины, и лишь небольшая их часть дает начало пресуматринам. Следовательно, предпочтительнее отнести канцеллин к семейству неошвагеринид, а не суматринид. Для того чтобы ответить на этот вопрос более определенно, следует, хотя бы кратко, рассмотреть начальные этапы филогении всего надсемейства вербеекинаций (рис. 2).

Первый представитель этого надсемейства — род *Misellina* Schenck et Thompson появился в начале болорского века. Его предком был род *Pamirina* Leven, принадлежавший семейству *Ozawainellidae* (Левен, 1970). Первые мизеллины еще не очень многочисленны и морфологически довольно однообразны. Они обладают небольшой раковиной с пятью, шестью оборотами спирали. Длина раковины несколько уступает диаметру, и по этому признаку такие мизеллины относятся к подроду *Misellina* (Bre-



Р и с. 2. Схема филогенеза примитивных вербекиний

1 — род Pamirina, предковый для надсемейства. Уровни развития представителей надсемейства Verbeekinaea: 2 — мизеллиновый (род *Misellina*); 3 — псевдодолиолиновый (род *Pseudodoliolina*); 4 — армениновый (род *Armenina*); 5 — вербекиновый (род *Verbeekina*); 6 — канцелиновый (род *Cancellina*); 7 — неосвагериново-пресуматриновый (роды *Neoschwagerina* и *Presumatrina*); 8 — афганелловый (род *Afghanella*)

vaxina) Schenck et Thompson. В качестве типичных представителей бреваксин можно назвать *Misellina (Brevaxina) dyhrenfurthi* (Dutk.) M.(B.) otakiensis (Huzimoto).

Во второй половине болорского века раковина мизеллин становится крупнее за счет увеличения числа оборотов спирали до семи, восьми. Одновременно у части представителей этого рода раковина начинает удлиняться. Такие формы, у которых длина раковины превышает их диаметр, принято относить к подроду *Misellina (Misellina)* Schenck et Thompson. Типичными представителями верхнеболорских мизеллин являются *Misellina (Misellina) parvicostata* (Depr.), *M. (M.) minor* (Depr.), *M. (Brevaxina) olgae* Lev.

В самом конце болорского века и начале кубергандинского морфологическое разнообразие мизеллин резко возрастает, главным образом за счет довольно широкого варьирования формы раковины от сжатой вдоль оси навигания до овальной и коротковеретенообразной. Изменчивы и другие признаки, в том числе размеры начальной камеры, размеры парахомот, толщина стенки, характер разворачивания спирали и соответственно размеры раковин и т.д. Основной прогрессивной тенденцией, наметившейся уже на ранних стадиях развития мизеллин, является продолжающееся увеличение числа оборотов спирали и соответственно размеров раковины. Эта тенденция проявляется у всех без исключения видов мизеллин, но тем заметнее и быстрее, чем больше форма раковины у представителей того или иного вида приближается к сферической. В результате уже в начале кубергандинского века

некоторые формы со сферической раковиной имеют 10–12 оборотов спирали. Их принято относить к роду *Armenina* M.-Maclay. У более удлиненных мизеллин при увеличении числа оборотов спирали до восьми, девяти во второй половине кубергандинского века, а иногда и в начале мургабского начинается появляться качественно новый признак — спиральные септулы. Однако в ряде случаев этого не происходит или происходит значительно позже, и у раковин, даже имеющих 10–12 оборотов спирали, септулы отсутствуют.

Различия между мизеллинами и арменинами носят исключительно количественный характер, и поэтому правомерность выделения арменин в самостоятельный род может быть поставлена под сомнение. Но учитывая, что арменины представляют определенный этап развития вербеекинадий, выделение их может быть оправдано в стратиграфическом отношении, принимая во внимание лишь условное разграничение арменин и мизеллин. В связи с этим можно предложить все формы, сохраняющие основные особенности мизеллин, но имеющие девять и более оборотов спирали, считать арменинами. При таком понимании объема рода в него войдут представители не только со сферической формой раковины, но и с относительно удлиненной, так как ограничение объема рода лишь сферическими или субсферическими формами не имеет никакого логического оправдания.

Учитывая условность выделения арменин и отсутствие между ними и мизеллинами качественных различий, эти два рода целесообразно объединять в одно семейство — *Misellinidae* M.-Maclay, предковое по отношению ко всем другим семействам вербеекинадий. При этом из него следует исключить роды *Pseudodoliolina* Yabe et Hanzawa и *Metadoliolina* Ishii et Nogami, составляющие самостоятельное семейство *Pseudodoliolinidae* Leven (Левен, 1963, 1964), и формы, относимые А.Д. Миклухо-Маклаем (1963) к роду *Paraverbeekina*, так как по современным представлениям они включаются в род *Verbeekina* Staff. et Wedekind, относящийся к семейству *Verbeekinae* Staff et Wedekind.

Семейство мизеллинид (в предложенном объеме) в процессе дальнейшей эволюции дает начало трем крупным филогенетическим ветвям, развивающимся независимо и различными путями. Каждая из этих ветвей выделяется в качестве самостоятельного семейства: *Pseudodoliolinidae* Leven, *Verbeekinae* Staff et Wedekind и *Neoschwagerinidae* Dunbar et Condra.

Первое из них — семейство *Pseudodoliolinidae* — отделилось от мизеллин в начале кубергандинского века. Его ранние представители качественно отличаются от мизеллинид строением стенки — очень плотной, часто практически однослойной. Отделение этого семейства было скачкообразным. В результате структура стенки раковины резко упрощается. Последняя уплотняется и становится слабодифференцированной, напоминая в этом отношении стенку примитивных фузулинид. В исходе дальнейшей эволюции семейства псевдодолиолинид вторично происходит дифференциация стенки, и к концу мургабского века она снова становится отчетливо кериотекальной (род *Metadoliolina* Ishii et Nogami), достигая такого уровня развития, какой она имела у мизеллин. У некоторых метадолиолин этот уровень приближается даже к канцелиновому, о чем свидетельствует наличие наблюдаемых иногда зачатков спиральных септул. Помимо характера стенки, признаками псевдодолиолинид, позволяющими безошибочно отличать их от других вербеекинадий, являются характерная слабо изменяющаяся по оборотам эллипсоидальная или субцилиндрическая с плавно закругленными концами форма раковины, тесное навивание спирали и очень хорошо развитые ровные парахоматы.

Переход мизеллинид в вербеекиниды происходит иначе, чем в псевдодолиолиниды. Осуществляется он постепенно путем сравнительно медленных эволюционных преобразований некоторых видов арменин, представители которых имеют сферическую или коротко-эллипсоидальную раковину, как у *Armenina karinae* M.-Macl., *A. grisca* Tor. et Kanm., *A. sphaera* (Ozawa), *A. asiatica* Lev. Эти преобразования проявляются прежде всего в постепенной редукции парахомат, которые у настоящих вербеекинид прерывистые или полностью отсутствуют. По сравнению с большинством других вербеекинадий у представителей семейства вербеекинид более свободное навивание спирали. Настоящие вербеекиниды, представленные родом *Verbeekina*, появляются с самого начала мургабского века. Разные виды этого рода, по-видимому, произошли от различных видов арменин.

Большинство мизеллинид, приобретая в середине кубергандинского века качественно новый признак — спиральные септулы, переходит в семейство *Neoschwagerinidae*. Как и при смене мизеллинид вербеекинидами, переход этот осуществляется постепенно, захватывая многие виды мизеллин и арменин (табл. II, III). Поэтому возникающие формы с зачаточными спиральными септулами весьма разнообразны. Так, форма их раковин варьирует от сферической до веретеновидной, толщина стен-

ки от 0,020 до 0,070 мм; изменчивы также форма и размеры паракومات, толщина и длина септул, размеры начальной камеры, характер навивания спирали. Все эти примитивные неошвагериниды я отношу к роду *Cancellina*, основным признаком которого, таким образом, является появление спиральных септул, знаменующее собой качественно новый этап в развитии вербеекинадий.

Как уже говорилось в начале статьи, не все исследователи придерживаются такого подхода к выделению рода *Cancellina*, относя к нему либо только формы с очень тонкими стенкой, септами и септулами и включая его в семейство (или подсемейство) суматринид, либо формы с несколько более толстыми стенкой, септами и септулами, включая род в подсемейство лепидолинин, либо, наконец, формы с толстыми стенкой, септами и септулами, рассматривая род в составе семейства (подсемейства) неошвагеринид. Толстостенные формы японские специалисты в последнее время склонны считать самостоятельным родом *Maclaya* (Kanmera, Toriyama, 1968; T. Ozawa, 1970).

Действительно, как это было показано выше, среди многочисленных канцеллин (*s.l.*) можно найти формы, переходные и к тонкостенным суматринидам и к различным видам неошвагеринид, в том числе и тем, которые рядом исследователей относятся к роду *Colania* и включаются в подсемейство лепидолинин. Однако на том уровне развития вербеекинадий, о котором идет речь, основные признаки, по которым появилась возможность обособлять семейства неошвагеринид, суматринид и подсемейство лепидолинин, выражены еще недостаточно четко, и различия канцеллин по этим признакам укладываются в рамки межвидовой изменчивости. Поэтому предлагаемые варианты разделения этого рода на два самостоятельных с отнесением их к разным семействам представляются слабо обоснованными. В попытках отчленить тонкостенных собственно канцеллин от толстостенных маклай обычно апеллируют к типовому виду канцеллин. Но мы уже видели, что по своим основным признакам он занимает среднее положение среди всего многообразия форм, обладающих зачаточными спиральными септулами.

Большая часть канцеллин в начале мургабского века переходит в неошвагериниды, и поэтому канцеллин правильнее относить к семейству неошвагеринид, а не суматринид, хотя некоторые канцеллины и являются предками суматринид. Смена канцеллин неошвагеринидами происходит путем полного срастания паракومات со спиральными септулами и появления в наружных оборотах первых зачаточных аксиальных септул. Как и канцеллины, первые неошвагериниды обладают различной формой раковины — от субсферической (редко) до веретенной. Толщина стенки, септ и септул у них также колеблется в больших пределах. Как и при переходе мизеллин и арменин в канцеллины и вербеекины, отмечается неодновременность процесса смены канцелиновой стадии развития неошвагерининовой. У разных видов это происходит разновременно в начале мургабского века. Общее развитие неошвагеринид в дальнейшем идет по пути увеличения числа оборотов спирали и размеров раковины, появления вначале аксиальных, а затем спиральных септул второго и третьего порядков. Стенка и септулы постепенно становятся тоньше и уплотняются. На какой-то стадии развития неошвагеринид, вероятно, происходит расщепление единой ветви этого семейства. В одной из двух образовавшихся ветвей, выделяемой в подсемейство лепидолинин, указанные выше преобразования проходят более ускоренными темпами по сравнению с другой ветвью — подсемейством неошвагеринид.

Семейство *Sumatrinidae*, являющееся побочной ветвью, берущей начало от канцеллин, отделилось от них в начале мургабского века одновременно с появлением первых вербеекин и неошвагеринид. Непосредственными предками суматринид следует считать канцеллин типа *Cancellina praeneoschwagerinoides* Lev., *S. tenuitesta* Kanm., *S. phlongphrabensis* Tor. et Kanm., которые появляются в самом конце кубергандинского века. От остальных представителей рода они отличаются сравнительно небольшой раковиной, тонкой стенкой, узкими септулами. Первые представители суматринид, принадлежащие роду *Presumatrina* *Toumanskaya*, отличаются от таких канцеллин, по существу, лишь еще более тонкими стенкой и септулами и более полным срастанием спиральных септул с паракоматами; в наружных оборотах у них вскоре появляются аксиальные септулы и спиральные септулы второго порядка. В семействе неошвагеринид спиральные септулы второго порядка возникают лишь в конце мургабского века у родов *Yabeina* и *Lepidolina*.

Таким образом, развитие суматринид, как уже неоднократно отмечалось (Kanmera, 1957; Левен, 1963, 1964), идет параллельно развитию неошвагеринид, но значительно более ускоренными темпами. Это относится к утончению и уплотнению стенки и септул и к возрастанию числа спиральных и аксиальных септул. Что касается числа оборотов и размеров раковины, то эти признаки суматринид являются несколько более консервативными, чем у неошвагеринид, и в процессе развития изменяются не

столь значительно. Отличительной чертой суматринид является булавовидное утолщение нижнего края спиральных и аксиальных септул и их небольшая и одинаковая в каждом обороте длина.

Уже среди первых пресуматрин, раковина которых в большинстве случаев вздуто-веретенообразная, различаются гораздо более удлинённые формы. В процессе эволюции первые переходят в афганеллы, а вторые в суматрины. Таким образом, уже на ранних этапах этой эволюции намечается расщепление суматринид на две ветви, которые, возможно, следует рассматривать как подсемейства *Sumatrininae* и *Afghanellinae*. Увеличение числа спиральных и аксиальных септул у представителей первого из них происходит быстрее, в результате чего у суматрин септальный аппарат более сложный, чем у одновозрастных им афганелл.

Подытоживая сказанное относительно эволюции ранних вербеекиний, можно сделать следующие выводы.

За некоторыми исключениями (скачкообразное отклонение семейства псевдодолиолинид), развитие рассматриваемой группы фузулинид происходило постепенно, при этом однотипные изменения в одинаковой последовательности часто фиксируются у многих видов. Таким образом, параллелизм — одна из основных закономерностей эволюции этих ископаемых.

Разнообразие вербеекиний увеличивается со временем, соответственно возрастает число параллельно развивающихся таксонов.

Параллелизм тем полнее, чем ближе друг к другу развивающиеся таксоны, поэтому с увеличением их разнообразия возрастает возможность расхождения направлений эволюции отдельных филумов и ее скорости.

Общим для всех вербеекиний направлением эволюции является увеличение числа оборотов раковины и соответственно ее размеров. В отношении развития остальных признаков в кубергандинском веке и начале мургабского наметились четыре основные линии: дифференциация стенки от однослойной до керитекальной у представителей семейства псевдодолиолинид, редукция паракомат в раковинах вербеекинид, усложнение септального аппарата и уплотнение стенки, септ и септул у неошвагеринид и суматринид; у последних этот процесс осуществляется быстрее, чем у неошвагеринид.

Систематика рассматриваемой группы фузулинид должна базироваться на учете как различия в направлении и скорости эволюции филумов, так и этапности этой эволюции. В соответствии с первым требованием уже на ранней стадии развития вербеекиний однозначно выделяются четыре семейства — *Neoschwagerinidae*, *Sumatrinidae*, *Verbeekinidae* и *Pseudodoliolinidae*. Этапность развития этих семейств обычно используется в качестве одного из основных критериев при выделении родов. Сложнее обстоит дело с систематикой наиболее ранних представителей вербеекиний — родов *Misellina* и *Armenina*. Являясь предковыми для всех четырех семейств, эти фузулиниды в принципе могут быть отнесены к каждому из них. Обычно их включают в семейство *Verbeekinidae*, относя к нему также роды *Verbeekina*, *Pseudodoliolina* и *Metadoliolina* (Т. Ozawa, 1970). Такой подход является чисто формальным, поскольку принимается во внимание не реальная генетическая близость перечисленных родов, а лишь один, да и то негативный признак — отсутствие септул, которыми обладают неошвагериниды и суматриниды. Имея в виду скачкообразное отклонение псевдодолиолин от мизеллин и отсутствие между ними переходных форм, следует полностью отвергнуть объединение этих родов в одно семейство или подсемейство. Связь мизеллин с арменинами и вербеекинами более тесная, чем с псевдодолиолинами. Но не менее, если не более, тесная связь имеется между мизеллинами и канцеллинами. Поэтому предпочтительность отнесения мизеллин и арменин к вербеекинидам оказывается ничем не обоснованной и наиболее правильным представляется рассматривать эти два рода в качестве самостоятельного семейства *Misellinidae* — предкового по отношению ко всем остальным семействам вербеекиний.

Роды *Misellina* и *Armenina* могут рассматриваться лишь как отражение последовательных этапов развития семейства мизеллинид. Других критериев для их выделения нет. Возможно, подобно мизеллинам, сферических и удлинённых вдоль оси арменин следует выделять в два подрода, но критерии для разграничения этих подродов могут быть только условными.

Канцеллины как самостоятельный род также являются определенным этапом по пути развития вербеекиний в сторону усложнения септального аппарата. При всем разнообразии форм, обладающих характерным для канцеллин признаком — зачаточными спиральными септулами, выделение среди них еще одного самостоятельного рода *Maslaa* вряд ли можно считать оправданным.

Большинство канцеллин, развиваясь, переходит в неошвагериниды, и лишь некоторые из них — в пресуматрины. Поэтому род канцеллин следует рассматривать в составе

ве семейства Neoschwagerinidae. Имеющиеся попытки уже на канцеллиновой стадии развития неосвагеринид разделить это семейство на два подсемейства — Neoschwagerininae и Lepidolininae, отнести канцеллин ко второму из них, пока нельзя считать достаточно обоснованными.

Как можно видеть, принимаемый в настоящей работе подход к систематике вербеекиний имеет двойственный характер: в качестве таксонов семейственного ранга рассматриваются хорошо прослеживаемые филогенетические линии; родовые же таксоны принимаются лишь как ступени развития этих линий. Такой подход к выделению родов чреват тем, что последние могут оказаться гетерогенными, что, по-видимому, в какой-то степени и имеет место, так как параллелизм в развитии многих видов очевиден. Однако при всей желательности построения филогенезов на родовом и видовом уровнях мы к этому пока еще не готовы, поскольку не располагаем четкими критериями для распознавания видов, учитывающими все формы внутривидовой изменчивости и ее пределы. В этом вопросе пока царит полнейший субъективизм.

Изложенные выше закономерности эволюции вербеекиний показаны на приведенной схеме (см. рис. 2). На этой схеме отражены лишь принципиальные стороны проблемы, и она не претендует на полноту охвата всех особенностей филогенеза рассматриваемой группы ископаемых.

Опираясь на основные особенности развития вербеекиний, на сегодняшний день можно предложить следующую их классификацию.

#### НАДСЕМЕЙСТВО VERBEEKINACEA STAFF ET WEDEKIND, 1910

Семейство Misellinidae Miklucho-Maclay, 1958

Родовой состав: Misellina Schenck et Thompson, 1940 (подроды Misellina Schenck et Thompson, 1940; Brevaxina Schenck et Thompson, 1940), Armenina Miklucho-Maclay, 1955.

Семейство Pseudodoliolinidae Leven, 1963

Родовой состав: Pseudodoliolina Yabe et Hanzawa, 1932; Metadoliolina Ishii et Nogami, 1961.

Семейство Verbeekinidae Staff et Wedekind, 1910

Родовой состав: Verbeekina Staff et Wedeking

Семейство Neoschwagerinidae Dunbar et Condra, 1927

Подсемейство Neoschwagerininae Dunbar et Condra, 1927

Родовой состав: Cancellina Hayden, 1909; Neoschwagerina Yabe, 1903; Yabeina Deprat, 1914.

Подсемейство Lepidolininae Miklucho-Maclay, 1958

Родовой состав: Colania Lee, 1933; Lepidolina Lee, 1933

Семейство Sumatrinidae Silvestri, 1933

Родовой состав: Presumatrina Toumanskaya, 1950; Afghanella Thompson, 1946; Sumatrina Volz, 1904.

Не все в приведенной систематике можно считать достаточно обоснованным, в частности возможность подразделения семейства неосвагеринид (и, может быть, суматринид) на подсемейства. В этом вопросе еще многое требует уточнения и конкретизации, основанных на более детальном изучении филогенетических соотношений родов, входящих в названные семейства. Филогения наиболее примитивных вербеекиний изучена значительно лучше. Предлагаемая систематика, на мой взгляд, наиболее точно отражает естественный ход развития изученной группы, хотя, конечно, могут быть и другие мнения.

Определив наше отношение к объему рода Cancellina и его положению в общей системе вербеекиний, в заключение статьи приведем уточненный диагноз рода и описание типового вида, основанного на дополнительном топотипическом материале.

#### НАДСЕМЕЙСТВО VERBEEKINACEA STAFF ET WEDEKIND, 1910

СЕМЕЙСТВО NEOSCHWAGERINIDAE DUNBAR ET CONDRA, 1927

ПОДСЕМЕЙСТВО NEOSCHWAGERININAE DUNBAR ET CONDRA, 1927

#### Род Cancellina Hayden, 1909

Cancellina: Hayden, 1909, с. 244 (типовой вид Neoschwagerina primigena Hayden, 1909).

Minoella: Honjo, 1959, с. 124 [типовой вид Neoschwagerina (Cancellina) nipponica Ozawa, 1927].

Maclaya: Каннера, Toriyama, 1968, с. 33 (типовой вид Cancellina pamirica Leven, 1967).

Типовой вид — Neoschwagerina primigena Hayden, 1909; пермь, кушанский отдел, кубергандинский ярус; Афганистан.

**О п и с а н и е.** Раковина небольшая от вздуто-веретенообразной и овальной до шарообразной. Число оборотов у взрослых особей 10—12. Начальная камера сферическая, небольших и средних размеров. Навивание спирали тесное, равномерное. Стенка состоит из тектума и кериотеки. Толщина ее в наружных оборотах взрослых экземпляров 0,02—0,07 мм. Септы прямые. Устья многочисленные. Парахоматы хорошо выражены во всех оборотах. Появляются зачаточные спиральные септулы первого порядка, еще не срастающиеся с парахоматами. Толщина септул и септ различная, но во всех случаях их альвеолярная структура достаточно отчетлива. Аксиальные септулы отсутствуют.

**С р а в н е н и е.** По форме и размерам раковины рассматриваемый род близок к родам *Misellina*, *Armenina* и *Neoschwagerina*. От первых двух его отличает появление спиральных септул. По сравнению с мизеллинами, кроме того, он имеет большее число оборотов. От неосвагерин отличается отсутствием аксиальных септул, более короткими спиральными септулами, еще не срастающимися с парахоматами, и в целом меньшим числом оборотов и соответственно меньшими размерами. От рода *Presumatrina* отличается более толстыми стенкой и септами и относительно широкими и короткими спиральными септулами. Последние у пресуматрин, в отличие от канцеллин, уже срастаются с парахоматами. Кроме того, у большинства пресуматрин более компактное навивание спирали и поэтому меньшие размеры раковины; в наружных оборотах у них могут появляться спиральные септулы второго порядка.

**В о з р а с т и, р а с п р о с т р а н е н и е.** Зона *Cancellina cutalensis* кубергандинского яруса перми и зона *Neoschwagerina simplex* мургабского яруса; Памир, Закавказье, Крым, Приморье, Япония, Китай, Индокитай, Афганистан, Иран, Турция, Греция.

### *Cancellina primigena* Hayden

Табл. I фиг. 1—10.

*Neoschwagerina* (*Cancellina*) *primigena*: Hayden, 1909, с. 249, табл. 22, фиг. 1;  
*Cancellina primigena*: Левен, 1967, с. 185, табл. 31, фиг. 6, 7, 9.

**Л е к т о т и п** *Neoschwagerina* (*Cancellina*) *primigena* Hayden, 1909, табл. 22, фиг. 1; Афганистан, Ходжагор; слои В; кубергандинский ярус кушанского отдела перми.

**Н е о т и п** — экз. №V-183/1, МГРИ, Геолого-палеонтологический музей им. Павловых; Афганистан, Ходжагор; слои В, обр. А-68; кубергандинский ярус кушанского отдела перми.

**О п и с а н и е.** Раковина вздуто-веретенообразной, почти овальной формы. Взрослые экземпляры имеют 8—10 оборотов спирали. При этом среднее значение длины раковины 3—3,2 мм, диаметра 2—2,2 мм, отношения длины к диаметру 1,5.

Начальная камера сферическая с размерами от 0,15 до 0,23 мм. Навивание спирали тесное, равномерное. Диаметры раковин по оборотам у двух наиболее сохранившихся экземпляров нашей коллекции следующие (в мм)

Обороты	Экз. № VI-183/1 (неотип)	Экз. № VI-183/2	Обороты	Экз. № VI-183/1	Экз. № VI-183/2
1	0,23	0,23	6	0,98	1,15
2	0,32	0,32	7	1,28	1,47
3	0,43	0,46	8	1,55	1,82
4	0,55	0,67	9	1,93	2,15
5	0,75	0,90	9,5	2,10	

Стенка состоит из протекти и тонкоальвеолярной кериотеки. Толщина ее в последних оборотах достигает 0,03—0,04 мм. Изменение толщины стенки по оборотам (в мм)

Обороты	Экз. № VI-183/1 (неотип)	Экз. № VI-183/2	Обороты	Экз. № VI-183/1	Экз. № VI-183/2
1	0,01	0,015	6	0,024	0,03
2	0,01	0,017	7	0,024	0,035
3	0,012	0,024	8	0,03	0,03
4	0,018	0,025	9	0,018	0,024
5	0,02	0,03			

Во всех оборотах развиты короткие и широкие у основания зачаточные спиральные септулы с отчетливо различимыми веерообразно расходящимися альвеолами. Септулы, как правило, не соприкасаются с парахоматами. Происходит это лишь вблизи септ, где септулы несколько шире и длиннее. Аксиальные септулы отсутствуют. Септы прямые нескладчатые, слегка наклоненные в сторону навивания спирали. С двух сторон они покрыты слоем кериотеки, благодаря чему довольно толстые, особенно в верхней части.

Парахоматы в сечении имеют треугольную форму с округленными верхушками. Высота их не превышает половины высоты соответствующих камер. Число парахومات в предпоследнем обороте взрослых экземпляров 22—24.

**Изменчивость.** Об изменчивости вида дают возможность судить экземпляры, найденные Гайденом и мною совместно с лектотипом и неотипом. Во-первых, существенно различаются размеры начальной камеры, что, как это отмечал и Гайденом, возможно, связано с половым диморфизмом. Определенные колебания испытывает форма раковины: у некоторых экземпляров она более вздутая в сравнении с типичными формами с отношением длины к диаметру 1,3—1,4. Толщина стенки в наружных оборотах изменяется в пределах от 0,025 до 0,042 мм. Кажущиеся значительные колебания размеров раковин обусловлены различной степенью зрелости особей.

Пределы изменчивости вида еще более расширяются, если к нему отнести сильно вздутые формы, встреченные несколько выше по разрезу в обр. А—69 (табл. 1, фиг. 11, 12, 14).

**Сравнение.** От *Cancellina cutalensis* Leven, *C. saraburiensis* (Kanm. et Tor.), *C. sethaputi* (Kanm. et Tor.) и *C. pamirica* Lev. рассматриваемый вид отличается более тонкой стенкой раковины, а от последнего из перечисленных видов — более удлиненной формой раковины. От группы видов, переходных к пресуматринам (*Cancellina praeneoschwagerinoides* Lev., *C. tenuitesta* Kanm., *C. phlongphrabensis* Tor. et Kanm.), отличается большими размерами раковин, менее компактной спиралью, более толстыми стенкой, септами и септулами. От *Cancellina nipponica* Ozawa отличается менее овальной формой раковины, а также более развитыми спиральными септулами и относительно толстой стенкой.

**Возраст и распространение.** Зона *Cancellina cutalensis* кубергандинского яруса кушанского отдела перми. Кроме Афганистана, типичные представители вида встречены лишь на Юго-Восточном Памире; отмечались также в Иране, Китае и Японии, но во всех случаях тождественность экземпляров, описываемых под этим названием, с типичными представителями вида не бесспорна.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Дуткевич Г.А., Хабиков А.В. Пермские отложения Восточного Памира и палеогеография верхнего палеозоя Центральной Азии. — Тр.ТКЭ, 1934, вып. 8, с. 1—112.
- Левен Э.Я. 1963. О филогении высших фузулинид и расчленении верхнепермских отложений Тетиса. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1963, вып. 7, с. 57—70.
- Левен Э.Я. К систематике семейства Verbeekiniidae (Fusulinidae). — Палеонтол. журн., 1964, № 4, с. 23—31.
- Левен Э.Я. Стратиграфия и фузулиниды пермских отложений Памира. М.: Наука, 1967. 224 с. (Тр./Геол. ин-та АН СССР; Вып. 167).
- Левен Э.Я., Пашков Б.Р., Мирзод С.Х. Пермские отложения Афганистана. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., 1975, т. 50, № 5, с. 8—27.
- Миклухо-Маклай А.Д. 1963. Верхний палеозой Средней Азии. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, с. 1—328.
- Разовская С.Е. Состав, система и филогения отряда фузулиниды. М.: Наука, 1975. 267 с.
- Chen S. Fusuliidae of South China. Part I. — Paleontol. Sinica, 1934, Ser. B, vol. 4, fasc. 2. 185 p.
- Depret J. Étude des Fusulinidés de Chine et l'Indochine et classification des calcaires à Fusulines (2 Mém.). Les Fusulinidés des calcaires Carbonifériens et Permians du Tonkin, du Laos et du Nord-Annam. — Mem. Soc. Geol. de l'Indochine, 1913, t. 2, fasc. 1, p. 1—74.
- Hayden H.H. Fusulinidae from Afghanistan. — Rec. Geol. Surv. India, 1909, vol. 38, p. 230—256.
- Honjo S. Neoschwagerinids from the Akasaka Limestone (A paleontological study of the Akasaka limestone, 1st Report). — Journ. Fac. Sci. Hokkaido Univ., 1959, ser. 4, vol. 10, N 10, p. 111—161.
- Kahler F., Kahler G. Fossilium Catalogus, Fusulinida (Foraminiferida). Gravenhage: Uitgeverij Dr. Yunk, 1966—1967. 973 S.
- Kanmera K. Revised classification of Cancellina and Neoschwagerina and evolution of Sumatrininae and Neoschwagerininae. — Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., 1957, ser. D, Geol., vol. 6, N 1, p. 47—64.
- Kanmera K. Fusulines of the Middle Permian Kozaki Formation of Southern Kyushu. — Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., 1963, Ser. D, Geol., vol. 14, N 2, p. 79—141.
- Kanmera K., Ishii K., Toriyama R. The evolution and extinction patterns of Permian Fusulinaceans. — Geol. Paleontol. Southeast Asia, vol. 17, Tokyo, 1976, p. 129—154.
- Kanmera K., Toriyama R. Maclaya new generic designation for Neoschwagerinids of the group of Cancellina pamirica Leven. Geol. Paleontol. Southeast Asia, Tokyo, 1968, p. 31—46.
- Kochansky-Devide V. Die Neoschwagerinen faunen der sudlichen Crna Gora (Mintenegro). — Geol. Vjesnik, 1958, svezak 11, s. 45—76.
- Morikawa R., Suzuki Y. Fusulinids from the Akasaka limestone, pt 2. — Sci. Repts Saitama Univ., 1961, ser. B, v. 4(1), p. 43—74.
- Ozawa T. Notes on the phylogeny and classification of the Superfamily Verbeekinoidea. — Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., 1970, ser. D, Geol., vol. 20, N 1, p. 17—58.
- Ozawa Y. Paleontological and stratigraphical studies on the Permo-Carboniferous limestone of Nagato, pt 2. Paleontology. — Journ. Col. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 1925, vol. 45, N 6, p. 1—90.

*Ozawa Y.* Stratigraphical studies of the Fusulina limestone of Akasaka, Province of Mino. — Journ. Col. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 1927, vol. 2, N 3, p. 121—164.

*Thompson M.L.* Permian Fusulinids from Afghanistan. — Journ. Paleontol., 1946, vol. 20, N 2, p. 140—157.

*Toriyama R.* Permian Fusulinids from the Rat Buri limestone in the Khao Phlong Phrab area, Sara Buri, Central Thailand. — Geol. Paleontol. Southeast Asia, Tokyo, 1976, vol. 17, p. 1—116.

***Cancellina* Hayden genus and its position  
in the system of high fusulinids**

*E. Ya. Leven*

The topotypical material enabled a more exact diagnosis of the *Cancellina* Hayden genus and a comprehensive description of the type species. A neotype has been established for the latter. The analysis of phylogeny of primitive Verbeekinacea resulted in conclusion of belonging *Cancellina* to the Neoschwagerinidae family. Some regularities of evolution of Verbeekinaceae are concerned. Parallel development of many species is characteristic.

УДК 562/569

М.А. КАЛМЫКОВА

*Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт***ВОЗМОЖНОСТИ УНИФИКАЦИИ И МЕРНОЙ ОЦЕНКИ  
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РАКОВИН ФУЗУЛИДЕЙ**

Успешное применение палеонтологического метода при корреляции отложений возможно только при углубленном изучении фауны и флоры, которыми они охарактеризованы. Поэтому важность разработки систематики ведущей группы организмов верхнего палеозоя — фузулиней очевидна. Уже неоднократно ставился вопрос о ревизии систематики фузулиней (Раузер-Черноусова, Щербович, 1970; Розовская, 1975, и др.), основой для которой является наиболее полное описание признаков элементов структур их раковины.

Достоверность установления таксона любого ранга фораминифер, в частности и фузулиней, зависит от степени конкретности характеристики морфологии раковин. Однако установившаяся со временем практика краткого описания фузулиней, иногда сведенного только к синонимике, с приведенным изображением (к тому же нередко плохого качества) того или иного вида лишает возможности воспользоваться в должной степени уже опубликованным материалом как при определительских работах, так и при ревизии систематики фузулиней. Кроме того, любое описание, как правило, субъективно (Цифровое кодирование..., 1972). Нередки факты, когда один и тот же вид описывался под различными названиями, что привело к различному пониманию объема родов (например, рода *Pseudofusulina*) и неоправданному выделению видов с ограниченным ареалом, затрудняющему единообразное расчленение разрезов и их корреляцию. На необходимость однозначности и четкости терминологии обращали внимание Меллер (1878), Дуткевич (1934), Дуткевич и Хабаков (1934), Раузер-Черноусова и Щербович (1970), Розовская (1975) и др.

Автор в настоящей статье сделал попытку уточнения терминологии элементов структур и унификации признаков последних у фузулиней, за исключением семейств *Neoschwagerinidae* и *Verbeekinidae*. Предпосылкой к этому явилась возможность охарактеризовать почти все признаки элементов структур раковины фузулиней как численными, так и относительными величинами или контурами геометрических конфигураций применительно к основному методу, принятому при изучении фузулиней в прозрачных шлифах. Кодирование даст возможность при минимальном объеме текста иметь более исчерпывающую информацию о морфологии раковины и облегчит определительские работы. В процессе стандартизации признаков элементов структур раковины фузулиней были использованы работы отечественных авторов.

Фораминиферам свойственно совмещение клеточного и организменного уровней организации (Соловьева, 1978, 1980). При фоссилизации от фораминифер остается раковина, обладающая определенными морфологическими и пространственными элементами строения, имеющими коррелятивную взаимосвязь и несущими определенные функции, необходимые для поддержки жизнеспособности данного организма (Дуткевич, 1934, Раузер-Черноусова, Щербович, 1970, Соловьева, 1978). Раковина фузулиней состоит из наружного скелета — стенки и внутреннего скелета, т.е. внутрикамерных образований, служащих для подразделения полости камер, укрепления раковины; к ним относятся септы, хоматы, парахоматы, псевдохоматы, осевые уплотнения, септулы, составляющие структурные элементы раковины фузулиней.

М.Н. Соловьевой выделено 92 признака элементов структур раковин фузулиней, что основано на анализе двух семейств, ранг которых повышен до отрядного —

Ozawainellida и Fusulinida (Соловьева, 1978). Этой системе структур, их элементов и признаков автор следует, за некоторым исключением, применительно к специфике изучения фузулинид в прозрачных шлифах. Перечисление структур и их элементов приводится в принятом в отечественной литературе порядке.

Для соблюдения преемственности предлагаемых терминов в скобках даны синонимы и их пояснения. При выборе терминов предпочтение отдавалось русско-язычным, за исключением некоторых иноязычных, обладающих краткостью и широко употребляемых в отечественной литературе (например, септы, хоматы и др.). Кодирование производится следующим образом: каждая структура раковины получает свое обозначение, выраженное прописной буквой, элементы структур — строчной буквой, а признаки элементов — цифрой.

#### СТРОЕНИЕ (СТРУКТУРА) РАКОВИНЫ в целом — P

Форма раковины — ф. В основных сечениях по стадиям роста раковины: ф (ю) — юношеская; ф (п) — промежуточная; ф (в) — взрослая.

Вопросам разработки терминологии форм раковины фузулинид посвящено ряд работ (Ginkel, 1965; Рейтлингер, 1966; Калмыкова, 1967; Раузер-Черноусова, Щербович, 1970). Учитывая эти работы, а также многочисленные опубликованные описания фузулинид, предлагаются следующие формы раковин (контуры в осевых сечениях) фузулинид (рис. 1):

плоскодисконидная — 1; сильно сжатая по оси навивания, киль резко выражен — 2; слабо сжатая по оси навивания, киль резко выражен — 3; сильно сжатая по оси навивания, без килля — 4; слабо сжатая по оси навивания, без килля — 5; яйцеобразная, сильно сжатая с боков — 6; наутилоидная с резко выраженными пупками — 7; слегка вытянутая по оси навивания — 8; слегка сжатая по оси навивания — 9; с пупками и вогнутым наружным краем — 10; сферическая — 11; субсферическо-наутилоидная — 12; субсферическая, слегка сжатая по оси навивания — 13; сферическая, вогнутая в области полюсов — 14; сферическая со слабо выступающей областью полюсов — 15; сферическая с конусовидно выступающей областью полюсов — 16; сферическая с сосцевидно-оттянутыми полюсами — 17; округло-ромбовидная — 18; удлиненно-округло-ромбовидная — 19; удлиненная, округло-ромбовидная с цилиндрической срединной областью — 20; овоидная — 21; овоидная уплощенная — 22; лимонovidная — 23; очень коротко веретеновидная — 24; коротко веретеновидная — 25; веретеновидная — 26; умеренно удлиненно-веретеновидная — 27; сильно удлиненно-веретеновидная — 28; вздуто очень коротко веретеновидная — 29; вздуто коротко веретеновидная — 30; вздуто-веретеновидная — 31; коротко субцилиндрическая (цилиндрическая) — 32; субцилиндрическая — 33; удлиненно-субцилиндрическая — 34; то же, но с изогнутой осью навивания — 35.

Наиболее общая характеристика формы раковины выражается отношением длины (ширины) раковины к ее диаметру (L:D), принимаемым как индекс формы. Для каждой разновидности формы раковины указаны градации индекса формы (L:D). Для определения степени сферичности и градаций веретеновидной формы рекомендуется пользоваться схемами, предложенными Д.М. Раузер-Черноусовой и С.Ф. Щербович (1970), которые применимы одинаково ко всем стадиям роста раковины (рис. 2, 3). Авторы этого трафарета называют сферической или субсферической раковину, срединная область которой в осевом сечении вписывается в круг по дуге не менее 90°. Пользуются трафаретом следующим образом: наложив рис. 2, сделанный на кальке, на фотографию десятикратно увеличенного осевого сечения швагерины и совместив центры кругов и раковины, легко установить характер кривизны срединной области раковины без применения особых методов, определяющих радиус кривизны.

При определении видовой, а иногда и родовой принадлежности важно знать форму раковины как в юношеской ф (ю), так и во взрослой стадии ф (в), а для фузулинид с швагеринообразной формой раковины (роды Schwagerina, Pseudoschwagerina и др.), кроме того, и в промежуточной стадии ф (п), поэтому в описании каждой формы должны содержаться эти данные.

Способ навивания раковины и характер охвата раковины в последовательных оборотах — сн:

- инволютные — (с закрытым пупком) — 1
- эволютные — (с открытым пупком) — 2
- с развертыванием поздних оборотов — 3
- (последние камеры с веерообразными септами типа септа *Reichelina*)
- с выпрямлением последних оборотов — 4

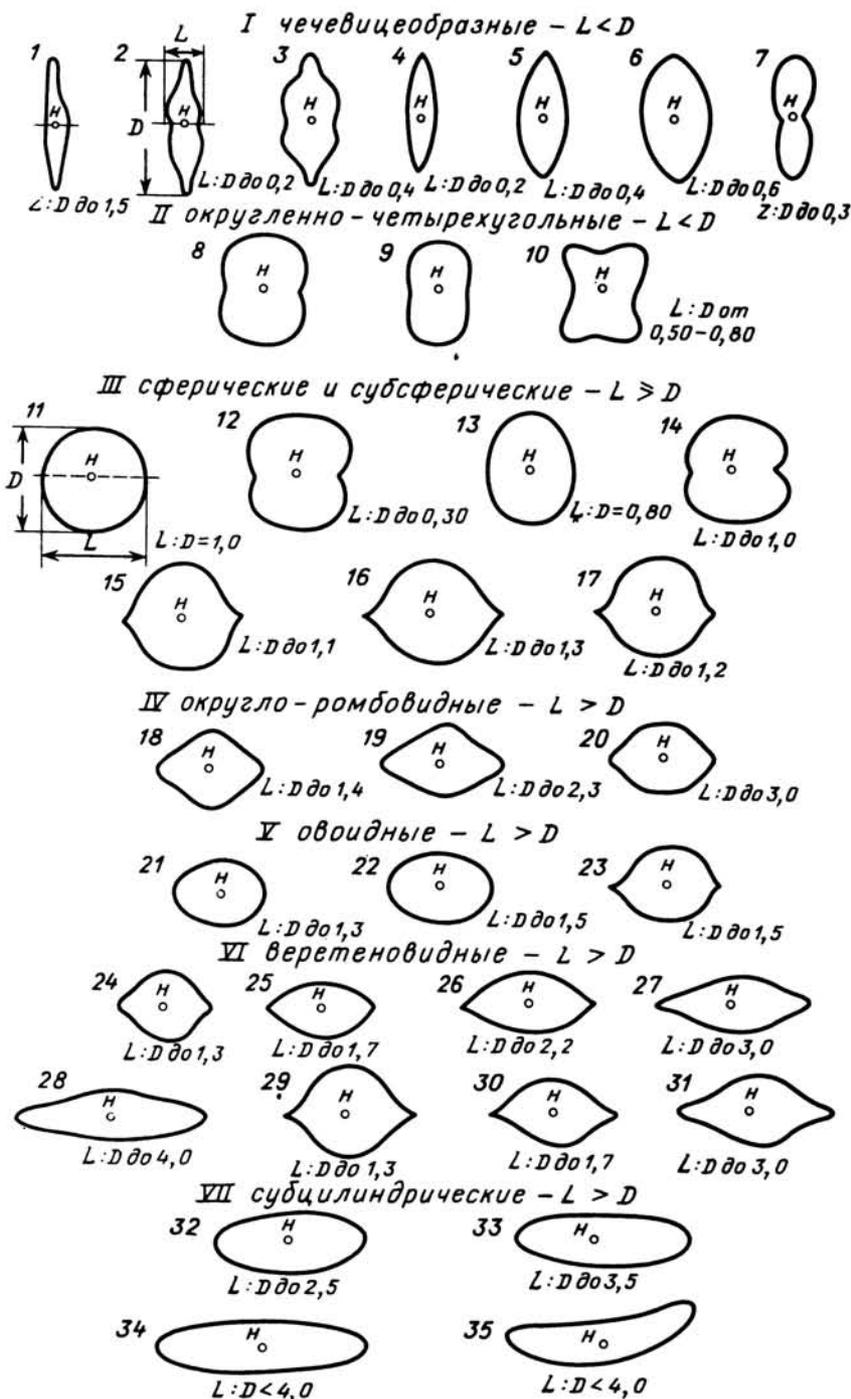


Рис. 1. Форма раковины — схематические изображения контуров раковин в осевых сечениях. Цифры 1—35 соответствуют коду признака формы раковин. L — длина раковины; D — диаметр раковины; H — начальная камера;  $L:D$  = индекс формы раковины

Положение оси навивания раковины — он:

с постоянным положением оси по всем оборотам — 1

с колебанием положения оси навивания в юношеской стадии роста — 2

Пупки (степень выпуклости или вогнутости осевых областей раковины, рис. 4) — п:

с плоскими осевыми областями — 1

с слабо выпуклыми осевыми областями — 2

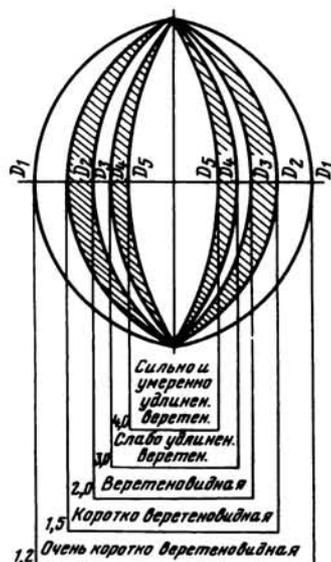
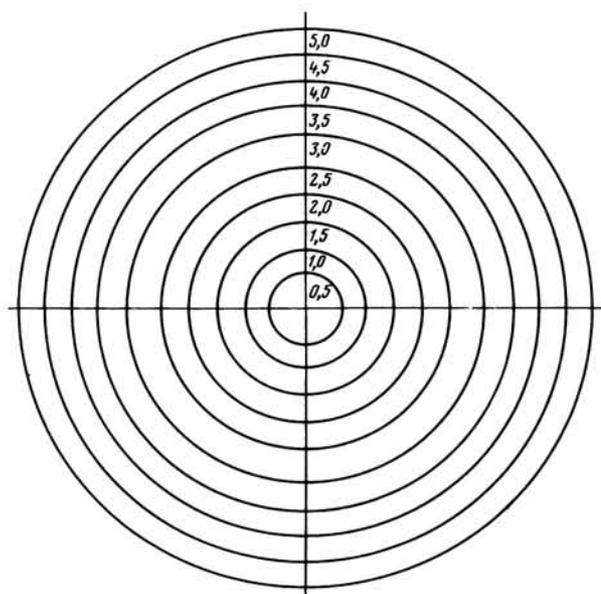


Рис. 2. Трафарет для определения степени сферичности раковин шаггерин, по Д.М. Раузер-Черноусовой, С.Ф. Щербович (1970). При пользовании увеличить диаметр до 10 см

Рис. 3. Графическая схема градаций веретеновидной формы раковины фузулинидей (по Д.М. Раузер-Черноусовой, С.Ф. Щербович, 1970, рис. 5, с. 36)

- с слабо вогнутыми осевыми областями — 3
- с углубленными осевыми областями — 4

- Наружный край раковин (для фузулинидей с отношением  $L:D = 1$ , рис. 5) — к:
- приостренный — 1
  - килеватый — 2
  - закругленный — 3
  - широко округленный — 4

Примеры кодирования характеристики пупков: *Parastaffelloides pseudosphaeroidea* (Dutk.) (Дуткевич, 1934, табл. III, фиг. 3) — P п (ю) 3, (в) 3; а наружного края у той же формы: P к (ю) 1,2 (в) 3.

- Боковые склоны раковины фузулинидей с отношением  $L:D > 1$  — ск:
- скошенные — 1
  - выпуклые — 2
  - вогнутые — 3
  - почти параллельные — 4

- Осевые концы раковины фузулинидей с отношением  $L:D > 1$  — ок:
- приостренные — 1
  - закругленные — 2
  - сосцевидно-оттянутые — 3
  - притупленные — 4

- Наружная поверхность раковины — нп:
- ровная со слабо выраженными (плоскими) септальными швами — 1
  - неровная с углубленными септальными швами — 2
  - волнистая с бороздами — 3
  - с наружной скульптурой, морщинистая с мелкой бугорчатостью — 4

Размеры раковины: длина (L) в мм, диаметры (D) в мм; обязательно отдельно для различных стадий роста (ю), (п), (в) раковины.

Симметрия раковины — (см) :

М.Н. Соловьевой (1978) установлено шесть типов симметрии раковин фузулинидей: 1) симметрия внутренняя, 2) симметрия внешняя, 3) дисимметрия внутренняя, 4) дисимметрия внешняя, 5) асимметрия, 6) зеркальная симметрия. Поскольку трактовка этих терминов еще разноречива, а методика определения симметрии применительно к изучению раковин в шлифах требует разработки, поэтому симметрия раковины нами пока детально не кодируется.

СПИРАЛЬ — СП

Ход спирали — хс.



Р и с. 4. Характер осевой области раковин по контуру пупков (п) в осевых сечениях чечевицеобразных фузулинид

Цифры 1—4 соответствуют коду признаков пупков

Р и с. 5. Типы наружного края у чечевицеобразных и наутилоидных фузулинид (к)

Цифры 1—4 соответствуют коду наружного края

Характер спирали выражается изменением высоты последовательных оборотов или численно (мм) или графически. В описаниях фузулинид это свойство спирали обычно называют тесным или свободным навиванием. Этот элемент М.Н. Соловьева (Соловьева, Крашенинников, 1965; Соловьева, 1978) предложила назвать индексом компактности (ИК). Он определялся по формуле  $ИК = \frac{a}{n}$ , где  $a$  — половина диаметра раковины,  $n$  — число оборотов (Соловьева, Крашенинников, 1965).

Особенность хода спирали четко выявляется на графическом изображении по методу, рекомендованному Ли (Lee, 1923), Г.А. Дуткевичем (Дуткевич, Хабаков, 1934), Д.М. Раузер-Черноусовой (Раузер-Черноусова, Щербович, 1970). Методика графического построения навивания спирали следующая: по оси абсцисс через равные промежутки откладывают порядковые номера оборотов, а по оси ординат в том или ином масштабе — измеренные диаметры оборотов раковины фузулинид. Как показали исследования Д.М. Раузер-Черноусовой, особенности навивания фузулинид с швагериниоидной спиралью при обычном способе графического построения нивелируются. Поэтому рекомендуется строить эти графики из измеренных высот последовательных оборотов, а не диаметров (рис. 6), причем можно использовать измерения любой одной половины.

Проанализировав многочисленные работы с описанием фузулинид, мы пришли к выводу, что кроме численного обозначения высоты каждого оборота, которая показывает относительный ход разворачивания спирали, лучше пользоваться графическим методом по положению кривой навивания раковины по отношению к вмещающему углу. Под вмещающим углом понимается угол, у которого вершина лежит в начале координат и одна сторона совпадает с осью  $x$ , а вторая проходит над вершиной кривой навивания (рис. 7); различаем:

- тесное навивание — вмещающий угол до  $35^\circ$  — 1
- сравнительно свободное — то же от  $35^\circ$  до  $50^\circ$  — 2
- свободное — то же больше  $50^\circ$  — 3

Кодирование спирали, например, у *Pseudofusulina sterlitamakensis* (Grozd.) (Гроздилова, 1934, с. 95), — СП (ю) хп 1, (п) 2, (в) 3.

Для фузулинид со швагериниоидной спиралью навивания Д.М. Раузер-Черноусова (Раузер-Черноусова, Щербович, 1970, с. 39) рекомендует применять, начиная с переходной стадии развития, следующие градации для свободного типа навивания:

- умеренно свободное с наибольшей высотой оборота (нво) = 0,040—0,049 мм — 4
- свободное с нво = 0,050—0,059 мм — 5
- весьма свободное с нво = 0,060—0,069 мм — 6
- очень свободное с нво > 0,070 мм — 7

Кроме того, кодируются еще следующие признаки хода спирали:

- равномерное навивание — 8
- неравномерное — 9
- с резким скачкообразным возрастанием хода спирали после юношеской стадии — 10

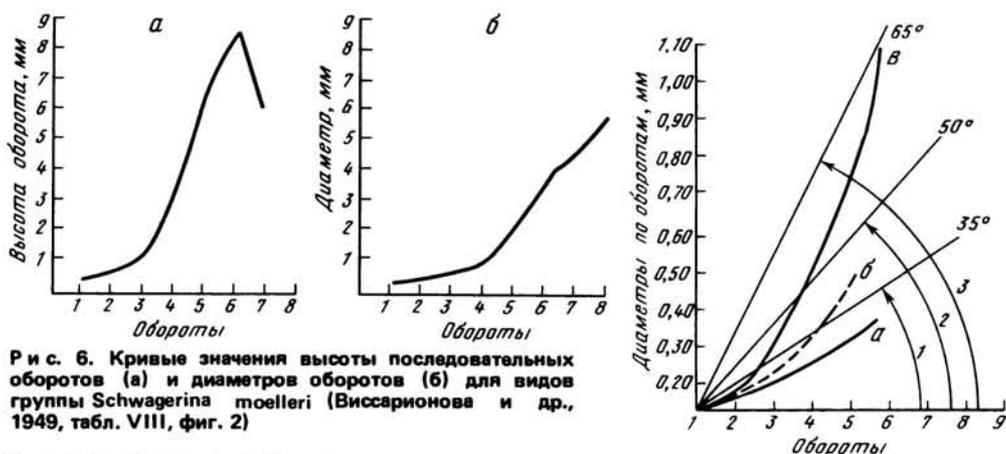
Надо заметить, что практически значение диаметра четвертого оборота не имеет решающего значения при определении таксономического положения на основе этого признака.

- Число оборотов (определяется численно) — о:
- малооборотные таксоны (до 4 оборотов) — 1
- среднеоборотные (от 5 до 7 оборотов) — 2
- многооборотные (больше 7 оборотов) — 3

НАЧАЛЬНАЯ КАМЕРА — Н

Форма начальной камеры — ф:

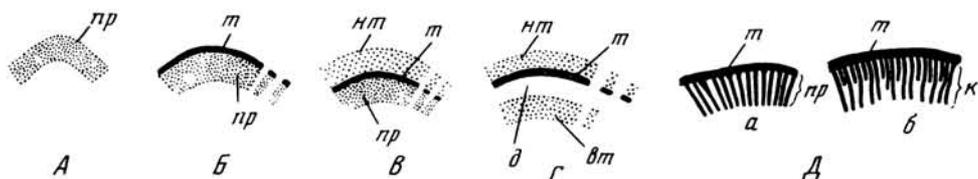
- сферическая — 1
- неправильная — 2



Р и с. 6. Кривые значения высоты последовательных оборотов (а) и диаметров оборотов (б) для видов группы *Schwagerina moelleri* (Виссарионова и др., 1949, табл. VIII, фиг. 2)

Р и с. 7. Графическое изображение хода навивания спирали

1 — тесное; 2 — сравнительно свободное; 3 — свободное; а — *Quasifusulina saueuxi* Deprat (по Калмыковой, 1967, табл. I, фиг. 4); б — *Schubertella kingi exilis* Sul. (по Сулейманову, 1949, табл. I, фиг. 13); в — *Pseudofusulina sterlitamakensis* Grozd. (по Гроздиловой, 1938, табл. I, фиг. 4)



Р и с. 8. Схема строения стенки раковин фузулиней

пр. — приматека; т — тектум; д — диафанотека; к — кериотека; нт — наружный текториум; вт — внутренний текториум; А — первичная однослойная стенка; Б — двухслойная стенка; В — трехслойная стенка; Г — четырехслойная стенка; Д — пористость: а — простая, б — сложная (кериотека)

Размеры наружного диаметра (d, мм) — р.

Большинство исследователей, занимающихся изучением фузулиней, довольно однозначно понимают размеры начальной камеры, которые можно разделить на следующие градации:

- маленькая — от 0,03—0,20 мм — 1
- средних размеров — от 0,20—0,30 мм — 2
- большая — больше 0,30 мм — 3

Например, для *Pseudofusulina sterlitamakensis* Groz. (Гроздилова, 1934, с. 95) начальная камера кодируется так: Нф 1; d 3.

СТЕНКА РАКОВИНЫ (тека, спиротека) — СТ

Под стенкой раковины в данном случае понимается стенка камер, кроме начальной камеры, септ и антетки спирально-свернутых фузулиней. Она секреторная и обладает одно- или многослойной макроструктурой. Различают следующие слои стенки: приматека (рис. 8А, пр) — однослойная первичная стенка темного цвета недифференцированная или пористая примитивных фузулиней; протека — двухслойная стенка фузулиней (рис. 8Б), состоящая из наружного слоя — тектума и внутреннего слоя с различной микроструктурой и у разных семейств соответственно называемого приматека, диафанотека, кериотека; тектум (т) — наружный тонкий темный слой двухслойной первичной стенки (протеки) фузулиней; диафанотека (д) — слой первичной стенки фузулиней, отличающийся прозрачностью и заключенный между более темными слоями тектума и внутреннего текториума; текториумы: внутренний (вт) — вторичный слой, подстилающий первичную стенку (протеку) четырехслойных стенок (семейство *Fusulinidae*); наружный текториум (нт) — наружный вторичный слой у трех- и четырехслойной стенки раковины представителей отряда *Fusulinida*, покрывающий тектум; кериотека (к) — внутренний основной слой первичной двухслойной стенки фузулиней со сложными сквозными поровыми каналцами; выделяются наружная часть кериотеки (верхняя кериотека) с более мелкими порами и каналцами, сливающимися во внутренней части кериотеки (нижняя кериотека) в более крупные; межпоровая часть стенки слож-

ных и простых поровых канальцев в керитеке, называемая трабекулами<sup>1</sup> (в шлифах они видны в виде темных линий, иногда имеющих на концах утолщения); люминотека (л) — слой в стенке некоторых эндотиридей и фузулиней, отличающийся неоднородной зернистой микроструктурой и более светлым цветом в проходящем свете, наблюдается у древних озавайнеллид и ошибочно называется диафанотеккой (Раузер-Черноусова, Герке, 1971).



Рис. 9. Характер текстуры стенки раковин фузулиней

1 — текстур ровный; 2 — текстур морщинистый

Необходимо сделать замечание по поводу термина "альвеолярная" для микроструктуры слоев стенки. Употребление его необоснованно: "Термин альвеолярный нельзя применять к керитеке швагеринид, ни тем более к стенкам фузулиней с простыми порами, хотя некоторые авторы неправильно называют фузулиней с простыми порами тонко альвеолярными" (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 80).

Пористость стенки — п:

стенка неперфорированная — 1

с простой пористостью — 2

со сложной пористостью (рис. 8, Д,б) — 3

Макроструктура стенки (рис. 8) — м:

Однослойная:

приматека (пр) — 1

люминотека (л) — 2

Двухслойная:

текстур (т) + пр — 3

наружный текториум (нт) + т — 4

т + керитека (к) — 5

Трехслойная:

т + диафанотека (д) + внутренний текториум (вт) — 6

нт + т + пр — 7

т + пр + вт — 8

т + л + вт — 9

нт + т + л — 10

Четырехслойная:

нт + т + д + вт — 11

поверхность текстур ровная (рис. 9) — 12

текстур морщинистый (зазубренный) — 13

трабекулы керитеки тонкие — 14

трабекулы керитеки грубые (толстые) — 15

Если стенка имеет неоднородную макроструктуру по тому или другому признаку, то в скобках указывают, к какой части раковины (юношеская, взрослая) она принадлежит.

Толщина стенки — т

очень тонкая — менее 0,06 мм — 1

тонкая — до 0,10 мм — 2

средней толщины — до 0,13 мм — 3

толстая — до 0,17 мм — 4

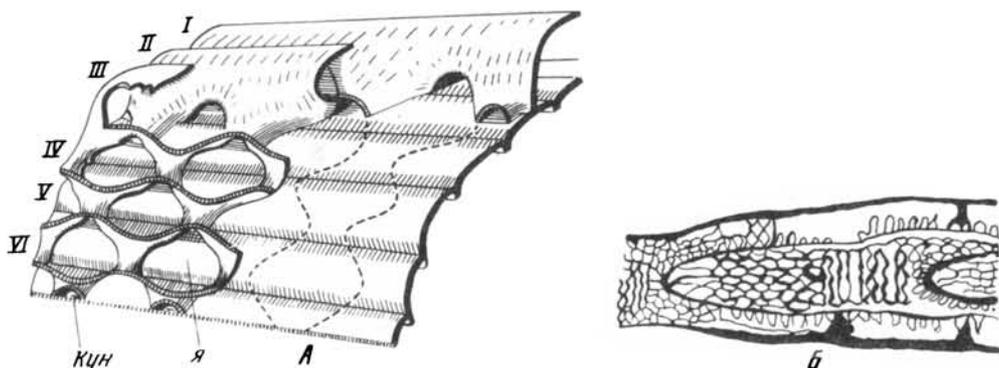
очень толстая — больше 0,17 мм — 5

Например, стенка для *Profusulinella* кодируется так: СТ п1; м3а; т3.

СЕПТЫ (перегородки) — С

Одной из основных структур внутреннего скелета раковины являются септы или перегородки, отделяющие предыдущую камеру от последующей. Септой становится передняя (фронтальная) часть стенки камеры после того, как она перекрывается следующей новой камерой. Септы у фузулиней расположены обычно под прямым углом к стенке раковины. В своей верхней части септы сохраняют макроструктуру стенки либо состоят из текстур и пикнотеки. Пикнотека представляет внутренний основной слой антетеки (конечная септа, образующая наружную стенку последней

<sup>1</sup> Автор считает целесообразнее оставить термин "трабекула" как широко вошедший в практику, а не "путрелла" или "мембранное пространство", как рекомендует Д.М. Раузер-Черноусова и А.А. Герке (1971).



Р и с. 10. Схема внутреннего строения парафузулин (по Ж. Сигалю, 1956, табл. 516, в)

А — в левой половине рисунка меридиональные камеры III, IV, V, VI как бы частично вскрыты; кун — уникули; я — ячейки; Б — тангенциальное сечение парафузулины

камеры) и септ, в который переходит кериотека стенки. Верхняя часть септ остается прямой, а остальная часть может быть и ровной (прямой), и волнистой (изогнутой), и складчатой (Раузер-Черноусова, Герке, 1971).

Складчатость септ обычно изучается в шлифах, в осевых разрезах, в которых складчатость выражается арками различной ширины, высоты и формы; по ним можно судить о правильности и интенсивности складчатости, макроструктуре септ, характере утолщения на их концах и наличии canaliкул. Canaliculi представляют поровые каналы в септах фузулиниды. Уникули (каналы, образовавшиеся в месте резорбции вершинок двух соседних сросшихся септ) фиксируются по тангенциальным срезам, значительно реже в осевых сечениях (рис. 10).

Макроструктура септы — м:

- с пикнотеккой — 1
- без пикнотеки — 2

Длина септ — д:

- короткие — 1
- длинные — 2
- умеренной длины — 3.

Толщина септ — т:

- тоньше стенки — 1
- средняя (почти равная толщине стенки) — 2
- толще стенки — 3
- концы септ имеют утолщения — 4

Поверхность септ — пс:

- ровная (прямая) — 1
- со складчатостью (складки септ в осевых сечениях в виде арок, опирающихся на стенку раковины в предыдущем обороте) — 2,
- волнистая (слабо изогнутая, в осевых сечениях в виде "провисающих" волнистых линий, не опирающихся обоими концами на стенку раковины в предыдущем обороте) — 3

Складчатость септ — ск:

- локальная — 1
- по всей длине — 2
- неправильная — 3
- довольно правильная — 4
- правильная — 5
- веерообразная — 6
- редкая (расстояние между складками не менее их ширины) — 7
- частая (складки расположены тесно) — 8
- складки низкие (меньше половины просвета камер) — 9
- высокие (более половины просвета камер) — 10
- средневысокие (около половины просвета камер) — 11

Под неправильной складчатостью септ нами понимается неравномерная складчатость последних, которая в осевых сечениях раковин наблюдается в виде волнистых линий и арок разной, часто петлеобразной, формы и высоты, расположенных под разными углами к стенке раковины в предыдущем обороте. При более или менее правильной складчатости септ последние более или менее равномерно складчатые и в осевых сечениях раковин наблюдаются арочки разной формы и высоты, располо-

женные перпендикулярно к стенке раковины в предыдущем обороте. При правильной складчатости септ последние равномерно складчатые и в осевых сечениях раковин представляют правильные арочки, почти перпендикулярные к оси навивания и обычно одной и той же высоты.

**Форма арок (складок в осевых сечениях, рис. 11) — фа:**

- арки правильной формы — 1
- треугольной — 2
- прямоугольной — 3
- трапециевидальной — 4
- округлой — 5
- арки неправильной формы — 6
- петлеобразной формы — 7
- арки автономные (т.е. широко расположенные, просвет между ними не меньше их ширины) — 8
- арки с френотеками (системой межарочных связей) — 9
- арки низкие (меньше половины просвета камер в соответствующем обороте) — 10
- арки средние (равные половине просвета камер в соответствующем обороте) — 11
- арки высокие (выше половины просвета камер в соответствующем обороте) — 12
- арки широкие (примерно больше  $1/25$  длины раковины в соответствующем обороте) — 13
- арки узкие (меньше  $1/25$  длины раковины в соответствующем обороте) — 14

**Осевые сплетения септ (рис. 12) 1 — ос:**

- узкие вдоль оси навивания — 1
- широкие (заходящие на бока раковины) — 2
- разноячеистые сплетения — 3
- однородно-ячеистые сплетения — 4

**Поры в септах (каналюли) — п:**

- отсутствуют — 1
- присутствуют — 2
- расположенные у основания септ (базальные поры) — 3
- куникули (резорбированные участки складок септ в месте их соприкосновения) — 4

**УСТЬЕ (апертура) — У**

**Число устьев — ч:**

- устье единичное — 1
- устья множественные (в скобках ставят число устьев и стадии роста) — 2

**Местоположение единичного устья (по отношению к начальной камере) — м:**

- в медианной плоскости раковины — 1
- непостоянное — 2
- с образованием туннельного угла (угол измеряется в градусах, рис. 13)<sup>1</sup> — 3

**Ширина устья — ш**

- широкое (больше  $1/6$  длины раковины в соответствующем обороте) — 1
- узкое (менее  $1/6$  длины раковины в соответствующем обороте) — 2

**Высота устья — в:**

- высокое (выше  $1/2$  просвета камеры в соответствующем обороте) — 1
- среднее ( $1/2$  просвета камеры в соответствующем обороте) — 1
- низкое ( $1/2$  просвета камеры в соответствующем обороте) — 3

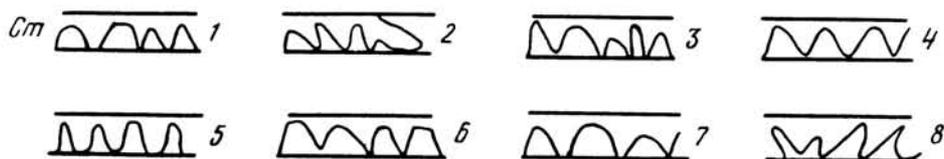
**Форма устья — ф:**

- овальное — 1
- сферическое — 2
- полулунное — 3
- щелевидное — 4
- субквадратное — 5

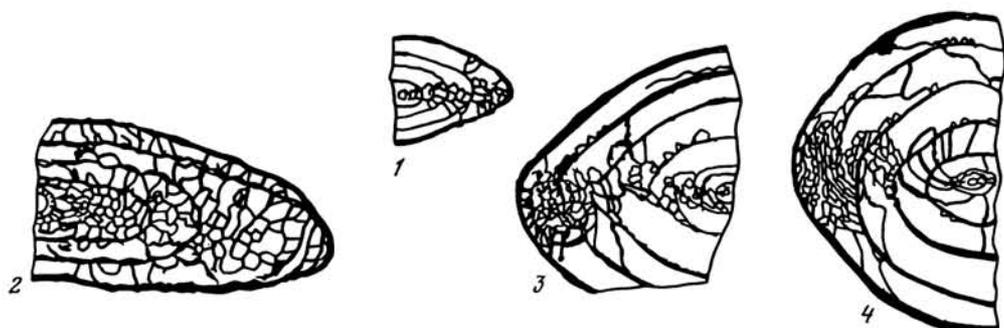
**ХОМАТЫ** (дополнительные отложения в виде двух непрерывных валикообразных тяжей, проходящих спирально по основанию всех последовательных камер раковины и ограничивающих устье) — Х

При характеристике хомат в большинстве публикаций употребляются термины

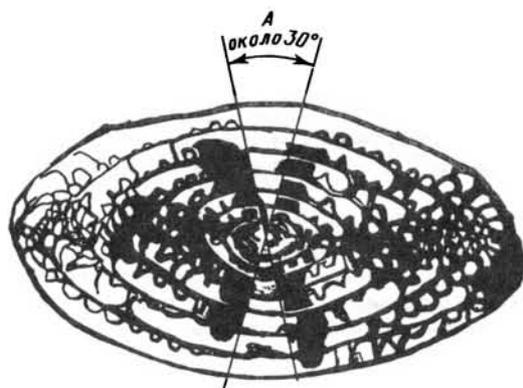
<sup>1</sup> У фузулинидей с многими устьями туннельных углов может быть много, из них отмечаем срединный туннельный угол, расположенный в центре раковины в медианной плоскости, и дополнительные туннели.



Р и с. 11. Типы формы арок в осевых сечениях  
Цифры соответствуют коду формы арок



Р и с. 12. Типы сплетений септ у полюсов в осевых сечениях раковин  
1 — узкие вдоль оси навивания; 2 — широкие разночестые; 3 — довольно широкие; 4 — швагеринодиного типа



Р и с. 13. Туннельный угол фузулинидей на примере *Darvasites ordinatus* (Chen) (Калмыкова, 1967, табл. III, фиг. 1)

“слабые хоматы”, “слаборазвитые”, “массивные” и т.п., причем зачастую для одной и той же формы хомат. Однако пространственную характеристику хомат (так же как и псевдохомат и пардохомат) можно изобразить через соотношение их величины в осевых разрезах: высоты — с высотой просвета камер в соответствующем обороте и ширины — с длиной раковины в соответствующем обороте и дать некоторые градации.

Наличие хомат — нх:

отсутствуют — 0

рудиментарные (только в первом обороте) — 1

четкие — (в скобках дать число оборотов, в которых они присутствуют) — 2

Высота хомат — в:

высокие ( $v > 1/2$  просвета камер в соответствующем обороте) — 1

средней высоты ( $v = 1/2$  просвета камер) — 2

низкие ( $v < 1/2$  просвета камер) — 3

Ширина хомат — ш:

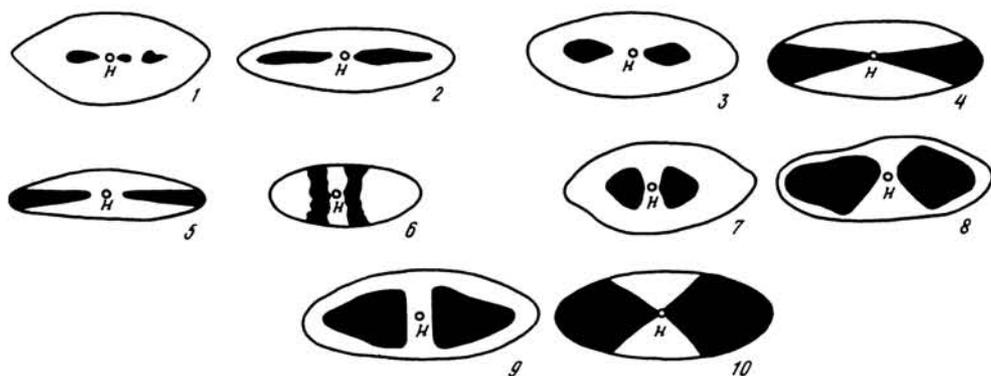
широкие ( $ш > 4/10$  длины раковины в соответствующем обороте) — 1

узкие ( $ш < 1/10$  длины раковины) — 2



Р и с. 14. Форма хомат в осевых сечениях раковин

Цифры соответствуют коду признака "форма хомат"; у – устье; п – полюс раковины



Р и с. 15. Разновидность осевых уплотнений в осевых сечениях

Цифры соответствуют коду формы и размерам осевых сечений; н – начальная камера

Хоматы считаются массивными (сильными) при условии в 1 и ш 1, средними при условии в 2 и ш 1 или в 2 и ш 2, слабыми при условии в 3 и ш 2

Форма хомат (рис. 14, в осевых сечениях) – ф:

- хоматы округлые – 1
- треугольные – 2
- то же с почти вертикальной поверхностью, обращенной к устью – 3 а
- то же с вогнутой внутренней боковой поверхностью – 3б
- четырёхугольные с пологими боковыми поверхностями – 4
- то же, субквадратные, с почти вертикальной боковой внутренней поверхностью – 5
- лентовидные, не достигающие до полюсов – 6
- лентовидные, достигающие до полюсов – 7

**ПСЕВДОХОМАТЫ** (дополнительные образования на септах в области устья, прерывистые и непостоянной формы, не протягивающиеся сплошным валиком, тяжем по основанию последовательных камер раковины) – ПСХ

Наличие псевдохомат – н:

- отсутствуют – 0
- слабо выражены только на юношеской стадии раковины – 1
- присутствуют во всех оборотах раковины – 2

Форма псевдохомат (в осевых сечениях) – ф:

- грибовидная – 1
- крючкообразная – 2
- столбикообразная – 3
- в виде утолщения септ в устьевой области – 4

**ПАРАХОМАТЫ** (многочисленные хоматы между устьями и туннелями фузулинидей, имеющих много устьев) – ПХ

Код для размеров и формы парахомат тот же, что и для хомат. В скобках указывается, с какого оборота они присутствуют.

**ОСЕВЫЕ УПЛОТНЕНИЯ** (базальные отложения, осевые отложения, вторичные дополнительные отложения в осевой части раковины) (рис. 15) – ОУ

Наличие осевых уплотнений – н:

- отсутствуют – 0
- постоянные по осевой области всех камер в каждом обороте – 1
- прерывистые (не во всех камерах и не по всем оборотам) – 2

Форма и размеры осевых уплотнений – ф:

Форма осевых уплотнений очень разнообразна и словесно определяется весьма субъективно. Предлагается следующий код для их десяти разновидностей, выражение которых в осевых сечениях фузулинидей графически изображено на рис. 15.

- незначительные прерывистые – 1

- узкие хорошо развитые — 2
- незначительные, умеренной ширины — 3
- расширенные к полюсам — 4
- узкие, только в последних оборотах раковины — 5
- узкие, вертикальные — 6
- широкие, только в средних оборотах раковины — 7
- мощные, в средних оборотах, по форме напоминающие песочные часы — 8
- то же, но с вертикальной внутренней поверхностью — 9
- очень мощные, массивные до последнего оборота раковины — 10

Ниже приведены примеры записи кодом признаков, элементов и структур раковины двух фузулинид, описанных и изображенных в монографиях отечественных палеонтологов.

*Parastaffelloides pseudosphaeroidea* (Dutk.) (Дуткевич, 1934, стр. 113, табл. III, фиг. 3).

Pф (ю) 6, (в) 12; сн1; он1; п 3; к (ю) 3; (в) 3; нп1,5. СПх 2; о4—6.Нф1; d1. СТп2; м11; т2.С, пс1; 0 Уч 1; м3; ш1; в2; ф.1. Х нх (ю) 2, (в) 0; в 3; ш 2; ф 1. ОУНО. L = 0,49—1,51 мм; D = 0,59—1,60 мм; L:D = 0,83—1,06; H d = 0,08—0,13 мм. СТт = 0,040—0,050 мм.

*Quasifusulina saueuxi* Deprat (Калмыкова, 1967, стр. 162, табл. I, фиг. 4).

Pф32; сн1; он1; сн1; ск2; нп1. СПх1; о = 6—7.Нф1; d 3.СТп2; м (ю) 6; (в) 3; т1.Ст1; ск2,4; фа1,2,5; ос2. Уч1; ш2; в2; ф1.Хнк1; в 3; ш 2; ф1. ОУН1; ф7. L = 6,39—6,64 мм; D = 2,16—2,27 мм; L:D = 2,88—2,98; Hd = 0,48—0,56 мм;

D по оборотам в мм: первого — 0,50—0,76; второго — 0,73—1,12; третьего 1,12—1,46; четвертого — 1,29—1,79. СТт = 0,045—0,08 мм в последнем обороте.

Записи кодом не будут полноценны без фотографического изображения описанных форм, на которых видны индивидуальные отличия признаков элементов структур раковин фузулинид. При описании отдельных форм рекомендуется вести запись для каждой структуры отдельной строкой, что облегчит составление характеристики вида.

Предложенная унификация и кодирование морфологических признаков имеет целью достижение однозначного понимания признаков, характеризующих элементы структур раковины фузулинид, и уточнение их терминологии. Данная унификация признаков элементов структур раковины не является исчерпывающей, как всякая формализация до некоторой степени условна и составлена применительно к исследованию фузулинид в прозрачных шлифах.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Виссарионова А.А., Киреева Г.Д., Липина О.А.* и др. Фораминиферы верхнекаменноугольных и артинских отложений Башкирского Приуралья. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 275 с. (Тр. Ин-та геол. наук АН СССР. Геол. серия; Вып. 105, № 35).
- Гроздилова Л.П.* Фузулиниды нефтеносных известняков Ишимбаевского района. — В кн.: Материалы к познанию Ишимбаевского месторождения нефти. Л.: Гл. ред. горно-топливной и геологоразвед. литературы, 1938, с. 90—141.
- Дуткевич Г.А.* О некоторых новых видах фузулинид из верхнего и среднего карбона Верхне-Чусовских городков (западный склон Среднего Урала). Л.; М.: Новосибирск: Гос. науч.-тех. горно-геолог.-нефт. изд-во, 1934, 97 с. (Тр. Нефт. геол.-развед. ин-та. Сер. А; Вып. 36).
- Дуткевич Г.А., Хабиков А.В.* Пермские отложения восточного Памира и палеогеография верхнего палеозоя Центральной Азии. — В кн.: Таджикская комплексная экспедиция, 1932. Л.: ОНТИ — Госхимтехиздат, 1934, 111 с. (Тр. экспедиции: Геология Памира; Вып. 8).
- Калмыкова М.А.* Пермские фузулиниды Дарваза. — В кн.: Биостратиграфический сб. Л.: Недра, 1967, с. 116—237. (Тр. ВСЕГЕИ, Нов. сер.; Вып. 2; Т. 116).
- Мёллер В.* Спирально свернутые фораминиферы каменноугольного известняка России. — В кн.: Материалы для геологии России, 1878, т. VIII. 219 с. СПб.; Тип. Имп. Академии наук.
- Раузер-Черноусова Д.М., Герке А.А.* Терминологический справочник по стенкам раковин фораминифер. М.: Наука, 1971. 192 с.
- Раузер-Черноусова Д.М., Щербович С.Ф.* О швагериновом горизонте центральной части Русской платформы. — В кн.: Швагериновый горизонт Русской платформы и подстилающие его отложения. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 3—56 (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 13).
- Раузер-Черноусова Д.М., Щербович С.Ф.* О морфологии представителей рода *Schwagerina* Moller, 1977, sensu Moller, 1878 и терминологии их признаков. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1970, вып. 13, с. 30—51.
- Рейтлингер Е.А.* Некоторые вопросы классификации и эволюции примитивных фузулинид. — В кн.: Фораминиферы как основа детальной стратиграфии. М.: Наука, 1966, с. 39—67. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 10).
- Розовская С.Е.* Фузулиниды и биостратиграфическое расчленение верхнекаменноугольных отложений Самарской Луки. — В кн.: Швагериновый горизонт Русской платформы и подстилающие его отложения. М.: Наука, 1958, с. 57—120 (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 13).
- Розовская С.Е.* Состав, система и филогения отряда Fusulinida. М.: Наука, 1975. 267 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 149).

- Сизгаль Ж.* Отряд фораминиферы. Л.: Гостоптехиздат, 1956. 223 с.
- Соловьева М.Н.* Фораминиферы рода *Wedekindellina* со Шпицбергена. — В кн.: Систематика, палеоэкология и биостратиграфическое значение фораминифер, остракод и радиоларий. М.: Наука, 1969, с. 34—46. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 12).
- Соловьева М.Н.* Интегративные системы фораминифер. — В кн.: Систематика микроорганизмов и их значение для хроностратиграфии. М.: Наука, 1978, с. 3—16. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 21).
- Соловьева М.Н.* Мутации как область, описываемая дисконкордантными корреляциями, и некоторые вопросы систематики фораминифер. В кн.: Значение микроорганизмов для разработки дробных биостратиграфических схем. М.: Наука, 1980, с. 3—22. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 23).
- Соловьева М.Н., Крашенинников В.А.* Некоторые общие особенности комплексов фораминифер и стратиграфии среднего карбона Африканской и Русской платформ. — В кн.: Систематика и филогения фораминифер и остракод. М.: Наука, 1965, с. 3—44. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 9)
- Сулейманов И.С.* Новые виды фузулинид подсемейства *Schubertellinae* Skinner из каменноугольных и нижнепермских отложений Башкирского Приуралья. — В кн.: Фораминиферы верхнекаменноугольных и артинских отложений Башкирского Приуралья. М.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 22—43. (Тр. Ин-та геол. наук АН СССР. Геол. серия (35); Вып. 105).
- Цифровое кодирование систематических признаков древних организмов. М.: Наука, 1972. 188 с.
- Ginkel A.C.* Carboniferous fusulinids from the Cantabrian Mountains (Spain). — *Leidse geol. meded.*, 1965, Deel 34, 225 p.
- Lee J.S.* A graphic method to aid specific determination of fusulinoids and some results of its application to the fusulinae from North China. — *Bull. Geol. Soc. China*, 1923, v. 2, N 3—4, p. 51—94.

### Possibility of unification and numerical estimation of morphological features of Fusulinida tests

*M.A. Kalmykova*

According to the supposed code, morphological features of Fusulinida are designated as follows: structures of tests by capital letters, elements of structures by small letters, features of elements by an ordinal number or a capital letter. Age stages are designated by a special sign. A part of features has word designations. Unification of terms and their interpretation are given in the paper.

The characteristic of morphological features is supplemented by drawings.

УДК 563.12:113.5:6. (571:5+571:6)

Е.В. КОРОЛЮК

*Палеонтологический институт Академии наук СССР***ИЗУЧЕННОСТЬ КАМЕННОУГОЛЬНЫХ И ПЕРМСКИХ ФОРАМИНИФЕР  
СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА****ВВЕДЕНИЕ**

Каменноугольные и пермские фораминиферы Сибири и Дальнего Востока изучены слабее, чем других регионов СССР, вследствие более позднего начала их исследования, труднодоступности и плохой оснащённости значительной части территории, преобладания терригенных пород в отложениях карбона и перми и пр. В то же время быстрый рост экономики Сибири и Дальнего Востока предъявляет повышенные требования к геологическим наукам, в том числе и к стратиграфии. В силу этих обстоятельств в Лаборатории "История палеонтологии" Палеонтологического института АН СССР была поставлена тема по выяснению степени изученности фораминифер каменноугольных и пермских отложений Сибири и Дальнего Востока.

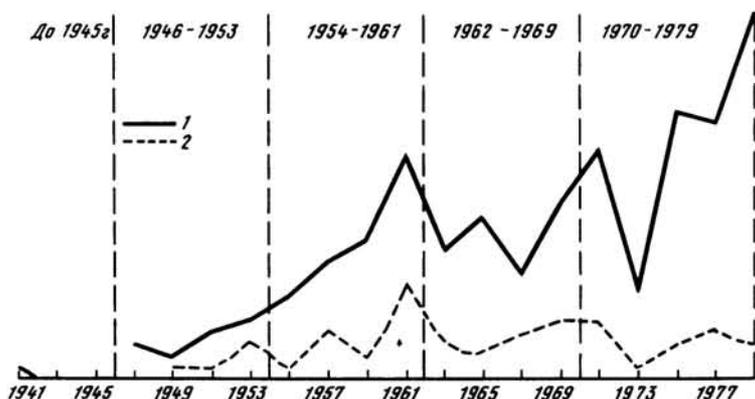
Анализ изученности систематического состава фораминифер произведен на родовом уровне по статьям и монографиям описательного характера и по статьям, в которых рассматривалось систематическое положение разных таксонов. Материалом для выяснения изученности палеобиогеографии, палеоэкологии и стратиграфического значения фораминифер послужили работы специалистов по этим вопросам, а также статьи других исследователей, дававших анализ фораминифер. Статьи только с упоминанием фораминифер не учитывались. Библиография насчитывает около двухсот наименований и составлена по январь 1980 г. Ввиду обширности изучаемой территории анализ изученности проводился по крупным регионам. В пределах Бореального (Сибирского) палеобиогеографического пояса выделены Западная Сибирь, Средняя Сибирь (Алтае-Саянская область и Сибирская платформа), Северо-Восток СССР и условно Западная Арктика (крайний север Сибири до дельты р. Лены). К Средиземноморскому палеобиогеографическому поясу отнесены Дальний Восток и условно Восточная Арктика (Чукотка, о-в Врангеля и Новосибирские острова).

Считаю своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность Д.М. Раузер-Черноусовой, Е.А. Рейтлингер, В.Н. Шиманскому и Б.В. Пояркову за советы и указания в процессе моей работы.

**ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ КАМЕННОУГОЛЬНЫХ И ПЕРМСКИХ ФОРАМИНИФЕР  
СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА**

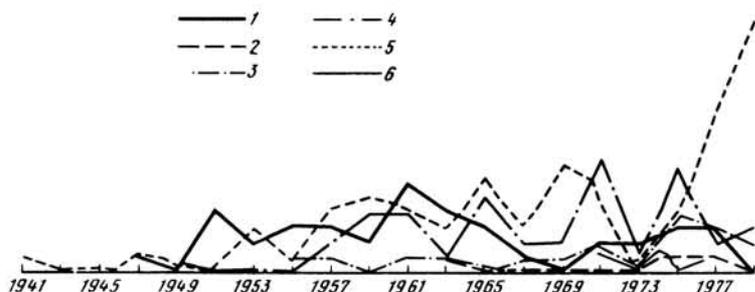
Выделяются пять периодов изучения фораминифер рассматриваемой территории. В первый из них (довоенные и военные годы) Г.А. Дуткевичем (1939) в "Атласе руководящих видов ископаемых фаун" описаны три вида отряда Fusulinida из верхнепермских отложений Дальнего Востока. Там же рассмотрена систематика фузулинид, основанная на различном строении раковин, и даны схемы строения раковин разных родов. С 1942 г. началось изучение пермских фораминифер Нордвикского района А.А. Герке и другими в Научно-исследовательском институте Геологии Арктики в Ленинграде.

Второй период (1946—1953 гг.) характеризуется уже более планомерным изучением фораминифер, но еще ограниченной территории, и преимущественно пермских комплексов. Районы Нордвика, Хатанги и бассейна р. Оленек изучают сотрудники НИИГА, Дальний Восток и Омолонский массив — ВСЕГЕИ (рис. 1 и 2). В статье 5. Зак. 1436



Р и с. 1. Число публикаций по годам

1 — общее число публикаций; 2 — число монографий и статей с описанием или изображением фораминифер



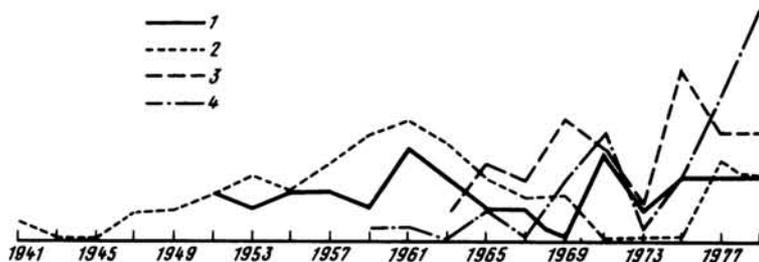
Р и с. 2. Число публикаций по годам и регионам

1 — Западная Арктика; 2 — Западная Сибирь; 3 — Средняя Сибирь; 4 — Северо-Восток СССР; 5 — Дальний Восток; 6 — Восточная Арктика

Герке (1950, 1951а, 1951б, 1952, 1953) дан полный анализ систематического состава пермских комплексов фораминифер Нордвикского и Хатанского районов и их стратиграфического значения. Приведено 63 вида и подвида, из них 45 новых. Отмечены особенности комплексов, представленных в основном видами семейств гиперамминид и нодозариид при отсутствии глобивальвулин, брэзидин и более высоко организованных аммодисцид. Выделено пять горизонтов по фораминиферам. Эта стратиграфическая схема имела весьма важное значение для дальнейшего изучения перми не только Сибири и не потеряла своей значимости по сей день. Отметим еще две статьи П.С. Воронова (1953а, 1953б), в которых рассмотрен вопрос о границе нижней и верхней перми и описаны представители полиморфинид. Первые определения нижнекаменноугольных фораминифер в разрезе Нордвикской скважины даны в статьях Раузер-Черноусовой (1946) и О.А. Липиной (1951).

В начале второго периода появляется ряд новых, интересных работ, впервые характеризующих фораминиферовые комплексы различных регионов. А.Д. Миклухо-Маклай опубликовал работу по Северо-Востоку СССР, в которой дается описание семи новых видов нодозариид с р. Гижиги (Миклухо-Маклай, 1948), и статьи по Приморью, в которых обосновывается по фораминиферам наличие средне- и верхнекаменноугольных отложений Сихотэ-Алиня (Миклухо-Маклай, 1947а,б, 1952). В изучение фораминифер Приморья включаются М.И. Соснина, определявшая фузулиниды разных стратиграфических подразделений Сихотэ-Алиня (Елисеева, Соснина, 1952), и О.Г. Туманская (Масленников, 1950). В это же время появляется первая крупная монография "О верхнепермских фузулинидах Южно-Уссурийского края" (Туманская, 1953).

В третий период (1954—1961 гг.) значительно расширяются территориально исследования фораминифер в Арктике, на Северо-Востоке СССР и Дальнем Востоке, впервые публикуются данные по Средней Сибири и Корякскому нагорью. Среди возросшего числа работ имеется более десяти описательных статей и монографий, шире рассматриваются вопросы систематики, методики, палеобиогеографии и био-



Р и с. 3. Число публикаций различными коллективами авторов

1 — сотрудники НИИГА; 2 — то же ВСЕГЕИ; 3 — то же институтов Новосибирска; 4 — то же Дальнего Востока

стратиграфии. С этого времени начинают обращать внимание на каменноугольные фораминиферы. Среди авторов преобладают ленинградские исследователи (рис. 3).

Сотрудники НИИГА продолжают интенсивно и на значительно расширенной территории исследования Арктики. Особое значение имеют работы Герке (1957а,б, 1959, 1960, 1961а,б), в том числе четыре монографии. Наиболее важны его статьи методического характера (1957а) и работа, в которой рассматриваются вопросы морфологии строения стенки раковины фораминифер (1959). В монографиях описаны и изображены представители более 100 видов и разновидностей, принадлежащих отрядам нодозариида, астроризида, а также аммодисцида, дана ревизия их систематического положения. Работы Герке по пермским фораминиферам Арктики дополнены Вороновым (1957 и др.). В эти же годы А.А. Войцеховская (1954, 1961) изучает фораминиферы нижнего карбона и дает описание эндоптирид. Коллективом авторов разработана стратиграфическая схема Таймыра (Шведов, Устрицкий, Черняк и др., 1961).

Существенное значение имеют в этот период исследования фораминифер территории Северо-Востока СССР и Дальнего Востока, осуществлявшиеся Миклухо-Маклаем. Им дано описание пермской фауны Омолонского массива (Миклухо-Маклай, 1960а) и опубликованы две статьи (Миклухо-Маклай, Русаков, 1958; Миклухо-Маклай, Ершов, 1959) по Корякскому нагорью, где впервые установлены каменноугольные и верхнепермские отложения. Полученные данные позволили Миклухо-Маклаю провести значительно севернее, чем это было ранее, северную границу тепловодного климатического пояса. Миклухо-Маклай публикует первые обобщающие статьи по стратиграфии и палеобиогеографии (1955, 1959, 1960, 1961).

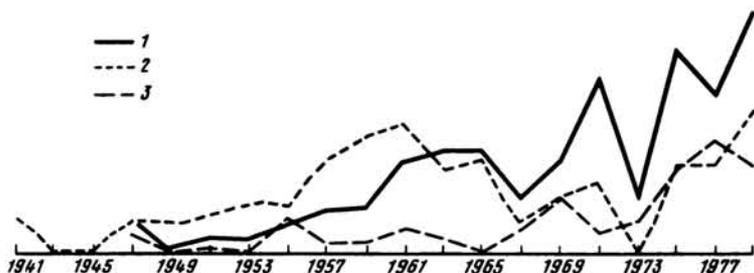
Для изучения фораминифер Дальнего Востока в этот период важное значение имеют работы Сосниной по методике, систематике и биостратиграфии. Соснина (1960а) разработала метод последовательных пришлифовок на материале пермских нодозариид с целью ревизии ряда родов. Ею выделено два новых рода отряда фузулинида, имеющих важное стратиграфическое значение (1956а,б), и впервые дана зональная схема по фораминиферам для карбона и перми Сихотэ-Алиня (1960б). Соснина является автором и соавтором в стратиграфических статьях (Жамойда и др., 1958; Елисеева, Соснина, 1956; Соснина, 1955, 1960в).

В этот период впервые рассмотрены фораминиферы нижнего карбона Кузнецкого бассейна. В монографии Н.С. Лебедевой (1954) описано 55 видов и разновидностей разных отрядов из турнейских и визейских ярусов и дано распределение фораминифер по зонам. С.В. Максимова и Л.Ф. Ростовцева (1956) дополнили списки фораминифер, приводимые Н.С. Лебедевой, и дали несколько иное толкование границы турне и визе.

Следует еще отметить работы А.С. Каширцева по Верхоянью (1957, 1959, 1961) и статьи В.К. Елисеевой (1957) и Н.М. Органовой (1961). В последних освещались вопросы стратиграфии и палеобиогеографии Дальнего Востока на основе анализа фораминифер.

В четвертом периоде (1962—1969 гг.) появляются обобщающие работы и начинают резко преобладать исследования палеонтологов Новосибирска и Дальнего Востока, особенно первых. Несколько расширяется территория исследований (Западная Сибирь, Хабаровский край). Возрастает число работ по фораминиферам карбона (преимущественно нижнего) Западной Арктики и Северо-Востока СССР (рис. 4).

В 1962 г. Герке публикует монографию по фрондикуляриям, имеющим важное значение для стратиграфии. Г.П. Сосипатрова в двух монографиях (1962, 1966) описывает фораминиферы по материалам с Таймыра и Северного Хараулаха, дает



Р и с. 4. Число публикаций по различной тематике  
1 — карбон; 2 — пермь; 3 — общие вопросы

анализ их стратиграфического распространения (1963), подтверждает наличие отложений нижнего карбона в тиксинской свите Северного Хараулаха (1966), публикует новые данные по низовью р. Лены (Попов, Соломина, Сосипатрова, 1964). Включается в исследования фораминифер по этому региону М.Ф. Соловьева (1967), давшая интересное описание эндотиридей из нижнего карбона Восточного Таймыра. Опубликована статья О.М. Лева (1965) о пермских фораминиферах Оленекского поднятия.

С серией работ по нижнему карбону низовьев р. Лены выступает коллектив сотрудников Сибирского отделения АН СССР (Богуш, Герасимов, Черняк, Юферев, 1963; Богуш, Герасимов, Юферев, 1965). Крупным вкладом в изучение фораминифер Северо-Востока СССР являются исследования О.И. Богуш и О.В. Юферева, которые начиная с 1965 г. дают ряд статей с описанием фораминифер Верхоянья, Колымского и Омолонского массивов, хребта Сеттэ-Дабан (1965, 1966, 1969). Наиболее важной является монография по Верхоянью (1966).

Для познания фораминифер Дальнего Востока наибольшее значение имеют работы Сосниной (1965, 1967, 1968а, 1968б, 1969), в которых описываются пермские нодозарида и фузулинида Сихотэ-Алиня, и ее статья 1964 г. в соавторстве с А.И. Жамойда и Р.И. Соколовым о палеозойских отложениях горы Зарод. Появляются первые описательные работы и А.П. Никитиной (1969а, 1969б); в нескольких статьях ею рассматриваются вопросы стратиграфии Сихотэ-Алиня и биогермных фаций (1968а,б). Исследования дальневосточных фораминифер расширяются территориально: публикуются сведения о комплексах фораминифер Хабаровского края (Миклухо-Маклай, Савченко, 1962), Приамурья (Никольская, 1964), Пенжинского края (Елиазаров, Миклухо-Маклай, 1963), о-ва Сахалина (Елисеева, Соснина, 1964). Отметим еще статью Органовой (1964).

С интересным сообщением о башкирских отложениях в центральной части Западно-Сибирской низменности выступают в печати сотрудники Сибирского отделения АН СССР (Богуш, Юферев, 1962). Стратиграфии северной части Западной Сибири посвящены еще две статьи новосибирцев (Матухин, Богуш, Юферев, 1966; Матухин, Богуш, Юферев, Глушницкий, 1969). С описанием фораминифер Средней Сибири в этот период опубликована одна работа Лебедевой (1962).

В этот период по общим вопросам морфологии и систематики фораминифер публикует работу Юферев (1965а). В методическом отношении весьма важной является статья Сосниной (1967) о применении ориентированных сечений и лаковых пленок при диагностировании нодозариид. Вопросы стратиграфии и биогеографии начали рассматриваться в более широком плане. Весьма существенна статья Б.К. Лихарева и А.Д. Миклухо-Маклая (1964). Ряд статей Юферева (1966, 1967, 1968, 1969а, 1969б, 1969в, 1969г) и его совместная статья с Богуш (Юферев, Богуш, 1965) посвящены вопросам закономерности распространения фораминифер в Евразии, задач и принципов палеобиогеографического районирования, зональных схем и ярусного подразделения карбона и перми, выделения палеобиогеографических поясов, областей и провинций. Вопросы корреляции рассмотрены в статье О.А. Бетехтиной и др. (1967).

Пятый период (1970—1979 гг.) характеризуется общим ростом числа работ, расширением территории исследований (Чукотка, острова Восточно-Сибирского моря, Горный Алтай, Амурский край и др.), появлением крупных обобщающих работ по стратиграфии и палеобиогеографии и статей по эколого-фациальному анализу, большим вниманием к каменноугольным фораминиферам, чем к пермским.

По опорному разрезу Восточного Таймыра опубликованы результаты исследований Соловьевой (1970, 1972) и Г.Е. Черняка, Соловьевой и др. (1972), а по Цент-

ральному Таймыру статья Соловьевой и др. (1978). Большое внимание микропалеонтологами уделено Северо-Востоку СССР. В сборнике "Верхний палеозой Северо-Востока СССР" впервые дан проект унифицированной стратиграфической схемы для всей территории Северо-Востока (Черняк, 1975), подытоживается распределение фораминифер по горизонтам (Герке, Сосипатрова, 1975), публикуется ряд обобщающих статей Черняка, В.И. Устрицкого и др. Очень существенна статья Р.В. Соломиной и Герке (1977), в которой впервые опубликованы сведения о позднекаменноугольных фораминиферах Хараулахских гор. В коллективной работе "Стратиграфия каменноугольных и пермских отложений Северного Верхоянья" Сосипатровой (1970) описаны фораминиферы и рассмотрено их стратиграфическое распространение (Соломина, Сосипатрова и др., 1970). По Южному Верхоянью новые данные опубликованы Д.С. Бушминой совместно с Богуш и Юферевым (1975). Обобщающей по верхней перми Северо-Востока СССР является статья Устрицкого, Черняка, Герке и др. (1977). Существенный вклад в познание Северо-Востока СССР дают статьи по Колымскому и Омолонскому массивам (Пепеляев, Юферев, Богуш, 1970; Богуш, Юферев, 1970; Симаков, Юферев, Богуш, 1970; Афанасьев, Богуш, Юферев, 1975; Путеводитель научной экскурсии..., 1979; Юферев, 1970, 1979б). Дополняет данные по фораминиферам тех же массивов и Сетте-Дабана статья Е.А. Рейтлингер, В.А. Платонова и В.Вл. Меннера (1973). В статье М.А. Алексеевой и др. (1976) рассматриваются вопросы нефтеносности.

В 70-е годы расширяются исследования Западной Сибири (Богуш, Бочкарев, Юферев, 1975; Алексеева, Богуш, Вышемирская и др., 1976; Шнип, Гибшман, 1978) и особенно Средней Сибири (Богуш, 1970б, 1975; Богуш, Бушмина, Домникова, 1970; Богуш, Чиликин, 1975; Бетехтина, Богуш, Горелова, 1979; Юферев, 1978; Путеводитель экскурсии по Кузнецкому бассейну, 1975). Первые изучены фораминиферы Горного Алтая (Богуш, Бушмина, Грацианова, Ермаков, 1978). Особое значение имеют работы Богуш с соавторами (Богуш, Чиликин, 1975; Богуш, Фефелов, 1977; Богуш, Ванг и др., 1977), в которых дается детальный фациальный и экологический анализ раннекаменноугольных комплексов фораминифер с привлечением данных по другим группам организмов и по литологической характеристике отложений Тунгусско-Кузнецкой и Саяно-Алтайской палеобиогеографических зоохорий. Эти интереснейшие работы имеют значение не только для разработки стратиграфических схем всей Сибири и далеко за ее пределами, но и по методике исследования (детальность, комплексность, принципы районирования и др.).

В этот период появляется ряд новых описательных работ Сосниной (1977а,б, 1978), Сосниной и Никитиной (1976, 1977б) по фораминиферам Дальнего Востока. Особое значение имеет монография этих исследователей о каменноугольных фораминиферах Приморья (Соснина, Никитина, 1976), являющаяся, по существу, первым относительно полным описанием фораминифер этого возраста на Дальнем Востоке. В этой работе дано также описание новых представителей отряда нодозарииды. Некоторые новые данные к систематическому составу неошвагеринидей опубликованы И.О. Чедия (1978). В ряде исследований уточняются зональные схемы по фораминиферам и палеобиогеографические схемы позднего палеозоя Приморья (Соснина, Никитина, 1977а; Никитина, Соснина, 1977, 1979; Никитина, 1971а,б, 1974а, 1976, 1977а,б, 1978; Воробьева, Губенко, Поярков, Руденко, 1978 и др.).

Резко расширилось изучение фораминифер с биостратиграфическими целями. Ряд статей опубликован в "Трудах 8-го Международного конгресса по стратиграфии и геологии карбона", короткие сообщения имеются в "Тезисах докладов III Дальневосточного стратиграфического совещания", в "Тезисах докладов XIV Тихоокеанского научного конгресса", в "Палеобиогеографическом атласе Тихоокеанского подвижного пояса". Отметим новые данные по биостратиграфии верхнего палеозоя Дальнего Востока (Беляева, Никитина и др., 1977; Никитина, Романчук, 1978), Хабаровского края и Амурской области (Майборода, Никитина и др., 1978; Романчук, Майборода, 1978), по Приморью (Котляр, Никитина, 1979), а также по Корякскому нагорью (Терехова, Эпштейн, 1979; Терехова, Эпштейн, Соловьева, 1979). Активно в печати продолжает обсуждаться вопрос о значении фораминифер для выяснения геологического строения Приморья (Лихт, Мельникова, Никитина, 1970; Никитина, Киселева, Бураго, 1970; Киреева, 1970, 1971, 1972, 1974, 1978, 1979а,б и др.; Белянский, Никитина, 1978 и др., Бураго, Киселева и др., 1974, 1977; Назаров, Поярков, Руденко, 1978).

Весьма интересны и значительны результаты изучения фораминифер Чукотки, Новосибирских островов и о-ва Врангеля (Рогозов, Васильева, Соловьева, 1970, 1971; Соловьева, 1975, 1977, 1979; Васильева, Соловьева, 1979). Общие вопросы рассмотрены в ряде статей Богуш и Юферева. Богуш (1970а, 1972) установила микрорезернистое, фарфоровидное, первичное строение стенок у палеозойских фораминифер

фер отрядов *Astrorhizida* и *Ammodiscida*. Юферев публикует монографию "Карбон Сибирского биогеографического пояса" (1973) и ряд статей по общим вопросам стратиграфии и палеобиогеографии (1974а,б, 1976а,б, 1977, 1978а,б,в, 1979а,б и др.); дополняют эти статьи публикации Богуш и Юферева (1975а,б; 1976, 1977, 1979). В результате впервые предложена моноксонная фораминиферовая зональная схема, коррелируемая в субглобальном масштабе, и ярусная система карбона для Бореального пояса, выявленная особенности микрофауны Сибирского высокоширотного пояса. Черняк с соавторами (1979) выступили с предложением новой ярусной схемы карбона для всего Бореального пояса. Соловьевой (1975, 1977, 1979) разработана по фораминиферам зональная схема серпуховского и башкирского ярусов, применимая как для Бореального палеобиогеографического пояса, так и для Восточной Арктики. Последний район ею отнесен к Средиземноморскому палеобиогеографическому поясу.

Подводя краткий итог истории исследований каменноугольных и пермских фораминифер Сибири и Дальнего Востока, можно отметить непрерывный (с небольшими колебаниями) рост числа работ, тенденцию к расширению территории исследований и переход от узко региональных исследований к более широким, появление с годами крупных сводок и статей, которые имеют значение для познания стратиграфии и за пределами азиатской части РСФСР. История исследований каменноугольных и пермских фораминифер Сибири и Дальнего Востока кратко освещена в статье Е.В. Королук (1979).

### ИЗУЧЕННОСТЬ СИСТЕМАТИЧЕСКОГО СОСТАВА ФОРАМИНИФЕР

Среди статей и монографий, посвященных каменноугольным и пермским фораминиферам Сибири и Дальнего Востока, преобладают работы стратиграфического характера, в которых давались описания или изображения всего комплекса, что способствовало довольно равномерному изучению систематического состава фораминифер. На рассматриваемой территории встречаются представители восьми отрядов, известных из позднего палеозоя — *Astrorhizida*, *Ammodiscida*, *Endothyrida*, *Fusulinida*, *Ataxophragmiida*, *Textulariida*, *Miliolida* и *Nodosariida*, а также двух семейств неопределенного систематического положения — *Lasiodiscidae* и *Archaeodiscidae*.

При анализе систематического состава фораминифер мы пользовались в основном систематикой, изложенной в "Основах палеонтологии" (1959). Но за прошедшие двадцать лет внесены существенные изменения в понимание систематического положения таксонов разного ранга тех или иных отрядов. Вопросам систематики посвящены работы многих исследователей каменноугольных и пермских фораминифер Сибири и Дальнего Востока (Герке, Миклухо-Маклай, Соснина, Богуш, Соловьева, Никитина, Юферев и др.). В большинстве работ уточняется систематическое положение родов одного отряда и, кроме того, рассматриваются вопросы методического характера и касающиеся систематики нескольких отрядов. Существенно, что вопросы систематики рассмотрены на материалах, происходящих с территории Сибири и Дальнего Востока.

Одним из трудных вопросов систематики палеозойских фораминифер является выяснение таксономического значения строения и состава стенки раковин представителей отрядов астроризида, аммодисцида и милиолида, среди которых очень распространены раковины изоморфные, отличающиеся лишь по структуре стенки при сходном общем типе строения раковины. Вопрос рассматривался А.А. Герке и особенно внимательно О.И. Богуш и О.В. Юферевым. Придавая высокое таксономическое значение строению и составу стенок раковин фораминифер, Герке (1961а) отнес "гипераммин" с известковой микрозернистой стенкой к роду *Earlandia*. Первоначально Богуш и Юферев (1966, с. 48) были склонны к снижению таксономического веса состава стенок раковин у палеозойских фораминифер. Проведенное Богуш (1970а, 1972) исследование сибирских представителей астроризидей (*Hemisphaerammina*), аммодисцидией (*Ammovertella*, *Ammodiscella*, *Tolypamma* и др.) и милиолидией (*Hemigordius*) привело ее к выводу о первичном секреторном известковом и микрозернистом (фарфоровидном) строении стенок раковин у всех изученных видов и о принадлежности данных родов к отряду *Miliolida*. Отмечена повышенная способность этих форм к перекристаллизации стенки и замещению ее кремнеземом. Это предложение пока еще не получило общего признания и в последующих работах Богуш и Юферев придерживаются систематики "Основ палеонтологии". Герке уже в 1961 г. выделял аммодискусов с известковыми стенками как "*Ammodiscus*" и в статье совместно с Соломиной (Соломина, Герке, 1977) Герке соглашался с Богуш

об отнесении всех "аммодисцид" к отряду Miliolida, но пока оставлял старую номенклатуру, беря родовые наименования в кавычки, для избежания путаницы.

В методическом отношении весьма существенны исследования Герке (1957а, 1959), применившего ориентированные шлифы для изучения строения стенки раковин нодозариид, характера нарастаний последовательных камер, а также типов устьев. Соснина (1960а, 1967) разработала методику серийных пришлифовок и лаковых пленок для изучения фораминифер в проходящем свете.

При рассмотрении изученности систематического состава фораминифер основным материалом являются статьи и монографии с описанием и изображением фораминифер. Ввиду малой изученности фораминифер данной территории учитывались также статьи, в которых давались только изображения фораминифер без их описаний. Для полноты характеристики степени изученности родов по каждой работе отмечалось число: описанных или изображенных видов (включая подвиды) опубликованных, новых видов (и подвидов) и форм, описанных или изображенных с открытой номенклатурой. Число видовых описаний и изображений давало некоторое представление об относительном видовом разнообразии (действительное число видов могло быть во много раз меньше), а также о распространенности и численности видов. Оценка качественной стороны изученности фораминифер в какой-то мере достигалась путем сравнения числа описаний и (или) изображений видовых таксонов трех категорий: опубликованных, новых видов и форм с открытой номенклатурой. Соотношение этих категорий как показатель характера изучения обозначается нами буквой П. Сравнительные данные по изученности отрядов представляются коэффициентом К, равным отношению числа всех описанных и (или) изображенных таксонов видового ранга данного отряда к числу изученных родов отряда в пределах азиатской части РСФСР.

#### О Т Р Я Д АSTRORRHIZIDA

Как отмечал О.В. Юферев, отряд *Astrorhizida* и представлен и изучен слабо. Представители отряда рассматриваются в 13 работах, три из которых являются крупными монографиями (Герке, 1961а; Богуш, Юферев, 1966; Соснина, Никитина, 1976). Для этого отряда Богуш и Юферев принимают систематику, разработанную Миклухо-Маклаем (1958, 1963), главным отличием которой является повышение подсемейства *Psammospaerinae* в ранг семейства с переводом в него большей части видов семейства *Parathuramminidae* и выделение семейства *Tuberitinae*. Герке дает подробное описание представителей семейства *Saccamminidae* и ревизию систематики семейства *Hyperamminidae*, выделяя гипераммин, обладающих агглютинированной раковиной, и ирландий, раковина которых изоморфна по форме, но первично известковая. Богуш и Юферев сопровождают описания семи родов критическими замечаниями. Богуш (1970а, 1972) отметила секреторное микрозернистое строение стенок раковин рода *Hemisphaerammina*.

Соотношение числа родов отряда, известных в Бореальном и Средиземноморском палеобиогеографическом поясах изученных регионов<sup>1</sup>, выражается в следующих цифрах (табл. 1): всего изучено 27 родов, из них в Бореальном поясе — 22, в Средиземноморском — семь, из них пять свойственны только последнему.

В пределах Бореального палеобиогеографического пояса отряд астроризид наиболее полно изучен на территории Западной Арктики благодаря работам Герке (пермские саккамминиды и гиперамминиды) и Воронова (реофациды), а также Липиной (саккамминиды). Ими описано семь каменноугольных и 13 пермских новых видов. Среди последних выделены эндемики, а также тщательно исследованы строение и состав стенок раковин. Довольно полно изучен отряд астроризид и из карбона Северо-Востока СССР (Богуш, Юферев, 1966). Всего описано или изображено 46 широкоизвестных видов и только три формы описаны с открытой номенклатурой. Слабее изучены астроризиды Средней Сибири (Лебедева, 1954, 1962; Богуш, Бушмина, Домникова, 1970). Следует отметить редкую встречаемость туберитинид в Сибири.

В пределах Средиземноморского палеобиогеографического пояса в Приморье и в Восточной Арктике отряд *Astrorhizida* представлен только каменноугольными видами, в основном туберитинидами и единичными представителями семейств *Hyperamminidae* и *Parathuramminidae* (Соснина, Никитина, 1976; Соловьева, 1975).

В общем отряд изучен слабо, что в значительной мере объясняется его малым стратиграфическим значением. Представители большинства родов описаны в одной-

<sup>1</sup> Ниже, говоря о распределении фораминифер в Бореальном и Средиземноморском поясах, мы будем иметь в виду их распространенность только в пределах рассматриваемой территории.

Таблица 1

## Некоторые показатели изученности фораминифер

Отряды	Число изученных родов			П (число описанных и/или изображенных видовых таксонов; верхняя строчка в абсолютных значениях, нижняя — в процентах к суммарному числу)			К (отношение суммарных чисел и изображений к суммарному числу родов)
	Вся территория	Бореальный палеобиогеографический пояс	Средиземноморский палеобиогеографический пояс	опубликованных ранее	новых видов и подвидов	форм с открытой номенклатурой	
Astrorhizida	27	22	7	84 64,6	27 20,8	19 14,6	4,7
Ammodiscida	25	19	12	93 52,8	28 16,0	55 31,2	7,0
Endothyrida	21	17	11	228 54,5	113 27,0	77 18,5	19,9
Fusulinida	37	5	31	72 40,9	77 43,8	27 15,3	4,7
Textulariida	7	1	7	10 29,4	8 23,5	16 47,1	4,9
Ataxophragmiida	4	3	3	51 79,0	0 0	15 21	16,5
Meliolida	6	3	3	9 39,1	8 34,8	6 26,1	5,5
Nodosariida	23	13	15	87 31,1	155 55,3	38 13,6	12,2
Ordinis incerta sedis							
Archaeodiscidae	7	7	5	117 72,2	23 14,2	22 13,6	23,1
Lasiodiscidae	5	1	4	4 26,7	6 40,0	5 33,3	3,0

двух статьях, относящихся к различным регионам, причем, как правило, число описанных в каждой из статей видов не превышает трех. На недостаточную изученность отряда *Astrorhizida* указывает умеренное число новых видов и значительное число форм с открытой номенклатурой, т.е.  $P = 84-27-19$ ,  $K = 4,7$  (см. табл. 1).

## О Т Р Я Д АММОДИСЦИДА

Аммодисцида составляют существенную часть каменноугольной и пермской фауны фораминифер Бореального палеобиогеографического пояса, а в средне- и поздне-каменноугольные эпохи комплексы фораминифер почти полностью состоят из прикрепленных аммодисцид. Вопросы систематики отряда рассмотрены Герке (1961а), Герке и Сосипатровой (1975), Богуш и Юфревым (1966), Богуш (1970а, 1972). Наиболее интересны статьи Богуш, изучившей строение и состав стенки раковин представителей родов *Tolypamma*, *Ammovertella*, *Lituotuba*, *Ammodiscella*, *Trepiopsis* и других.

Отряд представлен всеми тремя семействами: *Ammodiscidae*, *Tournayellidae* и *Lituolidae*. Из распространенных на территории СССР представителей 35 родов этого отряда 25 встречено в рассматриваемом регионе. Из них в Бореальном палеобиогеографическом поясе — 19 (один род новый), в Средиземноморском — 12, причем только последнему поясу свойственны пять родов (главным образом литуолиды).

В пределах Бореального палеобиогеографического пояса отряд изучен лучше всего. В работах Богуш (1970а, 1972) и Богуш и Юферева (1965, 1966) по каменноугольным отложениям Северо-Востока СССР имеются замечания по многим родам и описаны многочисленные представители почти всех родов, кроме относящихся к семейству *Lituolidae*, единичные виды которых отмечены в пермских отложениях этого района. В отложениях карбона Западной Арктики присутствуют редкие брузии, гломоспиры и гломоспиранеллы, описанные в работе Липиной (1951). Из пермских отложений изучены только аммодискусы (Герке, 1961а), но весьма тщательно, с анализом состава и строения стенок раковин.

Благодаря работам Лебедевой (1954, 1962) хорошо изучены каменноугольные турнейеллиды Средней Сибири, представленные в основном новыми видами. Часть турнейеллид описана в статье О.И. Богуш, Л.С. Бушминой и Е.И. Домниковой (1970).

Для Средиземноморского палеобиогеографического пояса характерно отсутствие представителей семейства *Tourneyellidae*, что отметил и Б.В. Поярков (Воробьева и др., 1978), и, наоборот, наиболее полное представительство семейства *Lituolidae*. Из Приморья описаны единичные литуолиды и интересные представители японского пермского рода *Arenovidalina* (Соснина, Никитина, 1976, 1977; Соснина, 1978). Довольно разнообразны фораминиферы отряда аммодисцида в Восточной Арктике (Рогозов, Васильева, Соловьева, 1970; Соловьева, 1975). Но в последних работах большая часть форм дана только в виде изображений или описана с открытой номенклатурой.

В общем отряд изучен недостаточно и неравномерно, несмотря на широкую распространенность и стратиграфическое значение. Лучше изучены турнейеллиды и частично аммодисциды. Относительно полно охарактеризован отряд по материалам из отложений карбона Северо-Востока СССР. Представители большинства родов аммодисцид и литуолид описаны в одной-двух работах, число видов и изображенных форм в каждой из работ небольшое — всего один-четыре, за исключением брунзий (приведено до восьми форм). Очень ограничено число новых видов (всего 28, в основном турнейеллиды) при общем высоком числе описаний и изображений опубликованных ранее видов (93 формы) и многочисленности форм (55) с открытой номенклатурой.  $P = 93-28-55$ ,  $K = 7,0$  (см. табл. 1).

#### О Т Р Я Д E N D O T H Y R I D A

Представители отряда эндотириды, широко распространенные и доминирующие в комплексах фораминифер нижнего карбона, описаны и изображены в 18 работах. Систематика отряда рассмотрена в ряде статей. Существенные замечания по систематике отдельных родов и видов имеются в монографиях Богуш и Юферев (1966) и Лебедевой (1954, 1962). Соловьевой (1967) подробно изучены эозндотиранописцы, их онтогенез и филогенез, а также систематическое положение (промежуточное между эозндотирями и фузулинидами).

Отряд представлен 21 родом всех трех семейств. Из них в пределах Бореального палеобиогеографического пояса встречено 17, а в Средиземноморском поясе — 11 родов. В Бореальном палеобиогеографическом поясе отсутствуют представители семейства *Bradyinidae* и рода *Endothyranella*. В каменноугольных отложениях Западной Арктики, Северо-Востока СССР и Средней Сибири родовой и видовой состав отряда довольно разнообразен. В пермских отложениях представители отряда вообще редки.

Наиболее полно изучены виды семейств *Endothyridae*, особенно рода *Endothyra* (Богуш, Юферев, 1966, 1970 и др.; Лебедева, 1954, 1962) и *Quasiendothyridae* (Миклухо-Маклай, 1960в; Юферев, 1965а; Богуш, Юферев, 1966 и др.). Хорошо изучены эндотириды, преимущественно роды *Endothyra* и *Planoendothyra*, по материалам, касающимся территории Западной Арктики, Войцеховской (1961), Липиной (1951) и особенно Соловьевой (1967, 1970, 1972). Наибольшего разнообразия эндотириды достигли на Таймыре. Число описаний или изображений в отдельных работах от четырех до десяти. Очень велико число новых видов и подвидов (58 добавлено к 37 известным ранее видам) и мало форм с открытой номенклатурой, что указывает на тщательность изучения этого семейства.

Не менее плодотворно исследованы эндотириды и квазиэндотириды Средней Сибири (Лебедева, 1954, 1962; Богуш, Бушмина, Домникова, 1970). Н.С. Лебедевой отмечены особенности отряда *Endothyrida* в рассматриваемых отложениях Сибири, выраженные в широком развитии планоэндотир, а также описано в двух статьях 25 новых видов, большинство из которых оказалось эндемиками.

Достаточно полно изучены эндотириды Северо-Востока СССР (Богуш, Юферев, 1965, 1966, 1970 и др.), причем большое внимание уделено эндотиродам и квазиэндотиродам (там же, а также Юферев, 1965а): описано около 60 эндотир с подвидами. Значительно полней, чем из других районов, изучены квазиэндотириды, представленные всеми родами; наиболее многочисленны по числу видов квазиэндотир и планоэндотир: первых описано в отдельных статьях до пяти видов и вторых — до восьми. Всего описано и изображено из ранее описанных видов отряда 125 видов с большим числом подвидов. Новых видов относительно мало — всего 18 с двумя подвидами, немного и форм с открытой номенклатурой (18). Возможно, что выделение небольшого числа новых видов объясняется учетом эндемиков, описанных Лебедевой и Войцеховской. Интересно отметить отсутствие омфалот в этом районе.

Слабее изучены каменноугольные эндотириды Дальнего Востока, которым посвящена статья Сосниной и Никитиной (1976). Опубликованы только единичные описания отдельных видов. Несколько полней представлены эндотиры Восточной Арктики (до восьми видов), главным образом, описанные ранее (Соловьева, 1975). Очень слабо исследованы квазиэндотириды. Отмечено, что среди них более широко распространены эндоштаффеллы. Брэдииниды довольно многочисленны, но в основном формы с открытой номенклатурой, за исключением одного известного вида и одного подвида. Интересно описание пяти видов рода *Neoendothyra*, характерного для поздней перми Тетиса (Соснина, Никитина, 1977б; Соснина, 1978). Соснина, Никитина (1977б) указывают на присутствие брэдиин в верхней перми. Описание новых каменноугольных видов отсутствует в указанных статьях и соотношение трех категорий изучения форм выражается числами 30—11—41. Последнее число определенно указывает на слабую изученность каменноугольных эндотирида Средиземноморского палеобиогеографического пояса в пределах Северо-Востока Азии. В сумме по всей территории показатель характера изучения  $\Pi = 228-113-77$ , а  $K = 19,9$ .

#### ОТ Р Я Д FUSULINIDA

Систематика отряда принимается по "Основам палеонтологии" с дополнениями, предложенными С.Е. Розовской (1975). На изучаемой территории отряд представлен видами обоих надсемейств — *Fusulinidea* и *Verbeekinidea*, но далеко не всеми родами этих надсемейств. Представители рода распространены в основном в Средиземноморском палеобиогеографическом поясе, а в Бореальном практически почти отсутствуют.

В каменноугольных отложениях Таймыра, Западной и Средней Сибири (Кузнецкий бассейн), а также Северо-Востока СССР (Хараулах, Омолонский и Колымский массивы) встречаются только представители семейств *Ozawainellidae* и *Staffellidae*, что установлено благодаря работам Соловьевой (1972), Лебедевой (1954, 1962), Богуш и Юферева (1965, 1966, 1970, 1975б и др.). Из озаваинеллид указываются единичные виды родов *Eostaffella*, *Mediocris*, *Eostaffellina* и *Seminovella*, причем виды, широко распространенные в Европейской части СССР. Лишь один новый вид описан Лебедевой. Предположительно определен один новый вид псевдоштаффелл из башкирских отложений Западной Сибири. Штаффеллиды оказались несколько более многочисленными и разнообразными: из нижнего карбона Кузбасса описано девять видов (из них шесть новых) рода *Pseudoendothyra*, единичные псевдоэндотиры указываются во всех регионах.

Широко распространены фораминиферы отряда *Fusulinida* в Средиземноморском палеобиогеографическом поясе. Каменноугольные фузулинидеи описаны Никитиной (1969б), Сосниной и Никитиной (1976) из Приморья и Соловьевой (Рогозов, Васильева, Соловьева и др., 1970; Соловьева, 1975) с Чукотки, о-ва Врангеля и Новосибирских островов. В статье и монографиях этих авторов описаны и изображены виды 17 родов надсемейства *Fusulinidea*, т.е. большинство родов, известных из отложений карбона. Соловьева больше внимания уделила озаваинеллидам, критически отнеслась к объему рода *Eostaffellina*. В монографии Сосниной и Никитиной в основном описаны новые виды (26 видов) семейств *Ozawainellidae*, *Schubertellidae*, *Fusulinidae*, *Schwagerinidae* и *Staffellidae*. Число видов каждого из родов от одного до четырех.

Пермские представители отряда *Fusulinida* известны по работам Дуткевича, Туманской и Сосниной только из Приморья. Из родов надсемейства *Fusulinidea* два рода — *Sichotonella* и *Lantschichites* впервые установлены Туманской (1953). Сосниной (1956а,б, 1968а) описаны два новых рода (*Monodioxodina* и *Ussuriella*, последняя является синонимом *Kahlerina*, 1955) и много новых видов парарейхеллин, раузэрелл, сихотонелл, ланчихитов, минояпанелл, ацервошвагерин и монодиэксодин (всего 27 видов). Пермские вербекинидеи изучены менее полно — всего девять родов из 14 известных (Дуткевич, 1939; Туманская, 1953; Соснина, 1965, 1968а). Описаны 17 новых видов и выделено два новых рода (*Pseudokahlerina* Соснина, 1968 и *Praesumatrina* Туманская, 1953). Новый род *Neosumatrina* предложен Чедия (1978). Дуткевичем и Туманской рассмотрены вопросы систематики, филогении и морфологии вербекинид.

Подводя итоги, можно отметить слабую изученность очень редко встречающихся фузулинид (пять родов, наиболее примитивные) Бореального палеобиогеографического пояса и, наоборот, хорошую изученность их, хотя и еще недостаточную и не повсеместную Средиземноморского пояса (изучено 37 родов, т.е. около половины из встречающихся в разрезах карбона и перми на территории Советского Союза). Хорошая изученность следует из большого числа описаний новых видов, особенно пермских родов.  $\Pi = 72-77-27$ ,  $K = 4,7$ .

## О Т Р Я Д TEXTULARIIDA

Представители этого отряда описаны или изображены всего в четырех работах. Из описанных ранее девяти родов отряда встречены представители семи родов. Почти отсутствуют текстуляриды в изученных отложениях Сибири: только два новых вида рода *Spirorlectamina* из турнейских отложений Кузбасса описаны Лебедевой (1954, 1962). Более полно исследованы текстуляриды Дальнего Востока и Восточной Арктики. В работах Сосниной и Никитиной (1976) и Соловьевой (1975) приводится десять видовых описаний и изображений ранее опубликованных видов и 15 форм с открытой номенклатурой (каменноугольные отложения). Из пермских отложений Дальнего Востока описаны представители только двух родов: *Climacamina* и *Dagmarita* (все виды новые).

Изученность отряда явно слабая. Недостаточно обосновано положение об отсутствии всех палеотекстуляриидей (кроме спироллектаммин) в Бореальном палеобиогеографическом поясе. Слабо изучены текстуляриды Средиземноморского пояса. П = 10—8—16, К = 4,9.

## О Т Р Я Д АТАХОПНРАГМИДА

Представители этого отряда описаны или изображены в девяти работах. Из известных ранее родов семейств *Biseriamminidae* и *Tetrataxidae* встречены виды всех четырех родов. Описаны атаксофрагмиды только из каменноугольных отложений. Наиболее широко изучены представители родов *Globivalvulina* и *Tetrataxis*. Глобивальвулины отсутствуют по всему Бореальному поясу (в одной из работ дано изображение *Globivalvulina* sp.) (Богуш, Бочкарев, Юферев, 1975). Из турнейских отложений Западной Арктики известны представители только рода *Biseriammina* (Липина, 1951). Лебедевой (1962) опубликованы единичные описания видов родов *Tetrataxis* (Средняя Сибирь). Наиболее полно изучены представители отряда, распространенные на Северо-Востоке СССР, благодаря работам Богуш и Юферова (1965, 1966, 1970), Герке и Сосипатровой (1975). Из разных районов Северо-Востока СССР описано и изображено в разных статьях и монографиях более 20 тетратаксисов, в основном видов, ранее опубликованных. Богуш и Юферев (1966) применили метод ориентированных сечений при диагностировании видов тетратаксисов. Кроме того, вальвулинеиллы найдены на Северном Хараулахе (Богуш, Юферев, 1966).

В пределах Средиземноморского пояса широко распространены глобивальвулины и тетратаксисы, единичные вальвулинеиллы (Соловьева, 1975; Соснина, Никитина, 1976). В статьях имеется 27 видовых описаний и изображений и 12 форм с открытой номенклатурой.

На самую начальную стадию изучения представителей данного отряда, распространенных в пределах азиатской части РСФСР, указывают преобладание описаний и изображений только видов, известных вне изучаемой территории, и значительное число форм с открытой номенклатурой при отсутствии новых, местных видов. Почти неизвестны тетратаксисы в Западной Арктике и мало их в Средней Сибири. П = 51—0—15, К = 16,5.

## О Т Р Я Д MILIOLIDA

Представители этого отряда распространены ограниченно на рассматриваемой территории. Отмечаются они во многих работах Герке (1961а и др.), Сосипатровой (1962), Герке и Сосипатровой (1975), Богуш и Юферова (1966), Миклухо-Маклая (1948), Соловьевой (1975), Никитиной (1969а), Сосниной (1978), но обычно в работах описано один-два вида. Из описанных ранее шести родов встречено пять, отсутствует род *Rectocornuspira*.

Представители отряда *Miliolida* из каменноугольных и пермских отложений Западной и Средней Сибири пока не найдены. Из пермских отложений Западной Арктики Герке (1961а) описал два новых вида и две формы ортовертелл с открытой номенклатурой. Ревизия этих родов, сделанная Герке, имеет существенное значение, как и описания видов этих родов. В основном из пермских отложений Северо-Востока СССР происходят роды *Cornuspira*, *Ortovertella* и *Hemigordius* (Богуш, 1970а; Богуш, Юферев, 1966).

Для характеристики фораминифер Средиземноморского пояса интересны описания, приведенные Соловьевой (1975), трех видов рода *Eosigmoilina* из нижнекаменноугольных отложений и ревизия рода *Hemigordiopsis*, осуществленная Никитиной (1969а). Никитиной уточнен диагноз рода, отмечены зачаточные септы и выделено семейство *Hemigordiopsidae*, к которому отнесен и род *Hemigordius*. Сосниной (1978) установлен новый род *Pseudovidalina*. В целом фораминифер этого отряда можно считать довольно обстоятельно изученными в пределах обоих палеобиогеографических поясов, но необходимо их дальнейшее исследование. П = 9—8—6, К = 5,5.

Нодозарииды широко распространены в пермских отложениях обоих палеобиогеографических поясов изученного региона, имеют большое стратиграфическое значение и соответственно лучше известны, чем в других регионах СССР. В каменноугольных отложениях нодозарииды практически отсутствуют, хотя Липина (1951) описала один вид из турнейских отложений Нордвика и протонодозарииды упоминаются в списках фораминифер верхнего карбона.

Систематика отряда принята полностью по "Основам палеонтологии" с изменением лишь его наименования согласно предложению А.А. Григялиса (1977). Высокой степени изученности достигли пермские нодозарииды азиатской части РСФСР благодаря исследованиям Герке, Миклухо-Маклая и Сосниной. Особенно важны работы Герке по морфологии и систематике нодозариид. В статье Герке (1957а) описано 37 видов и установлено сложное, многослойное строение раковин, образование предшовных утолщений и слоев нарастания, функциональное значение структур и пр. Строение стенок раковин и устьев рассматривается им при ревизии рода *Nodosaria* и выделении родов *Protonodosaria* и *Lingulina* (1959), а ревизия родов *Dentalina*, *Lingulina*, *Fronicularia*, *Rectoglandulina* и *Spandolina* и описание более сорока видов излагается в ряде статей и монографий (1960, 1961а, 1962 и др.). В методическом и систематическом отношении очень существенны также статьи и монографии Сосниной. В статьях Сосниной (1960а, 1967, 1968б, 1977б) уточнен метод последовательных пришлифовок. Применяв метод к реконструкции строения раковин нодозариид Дальнего Востока, Соснина упразднила четыре рода, за которые принимались лишь различные сечения пахифлоиды. Соснина значительно расширила систематический состав отряда, выделив два новых рода в семействе *Nodosariidae* — *Wangenella* и *Maichelina*, род *Eomarginulina* в семействе *Lenticulinidae* и род *Partisania* в семействе *Polytomorphinidae*. Ею описано около 50 видов и дан общий обзор состава отряда (Соснина, Никитина, 1977б). Миклухо-Маклай (1948, 1960а) описал впервые нодозариид из Омолонского массива и дал существенные замечания к отдельным родам. Из пермских отложений Бореального палеобиогеографического пояса известно 13 родов из 23 описанных ранее, но более подробно изучены только шесть родов: *Nodosaria*, *Protonodosaria*, *Lingulina*, *Dentalina*, *Fronicularia* и *Rectoglandulina*. Значительно разнообразнее и специфичнее состав отряда из изученных разрезов Дальнего Востока. Только шесть родов из широко распространенных оказались общими в фаунах обоих поясов, девять родов свойственны только Средиземноморскому поясу. Впервые встречены на Дальнем Востоке такие тетические роды, как *Robuloides*, *Ichtyolaria*, *Pachyphloides* и др.

Нодозарииды из Западной Арктики изучались Герке, а также Сосипатровой (1962) (описаны виды пяти родов семейства) и Вороновым (1953а, 1957), описавшим зогуттулин, впервые обнаруженный в палеозое. Соотношение числа описанных и изображенных арктических и пермских нодозариид по трем категориям их изучения выражено очень внушительными числами: 30—73—7. Нельзя не подчеркнуть высокое число новых видов.

Из пермских отложений территории Северо-Востока СССР *Nodosariida* известны по упоминавшимся работам Миклухо-Маклая, а также по монографиям и статьям Богуш и Юферева (1966, 1970), Герке и Сосипатровой (1975). Число новых видов и в этом регионе относительно высокое, соотношение категорий изучения равняется 57—30—30. В отдельных работах указывается большое число видов (часто от трех до шести), опубликованных ранее, и три-четыре новых вида. Следует отметить, что как в Западной Арктике, так и на Северо-Востоке СССР часто отмечаются местные (сибирские и арктические) виды. Приведенные данные указывают на тщательное и полное описание отряда нодозарииды Бореального пояса.

Изученность отряда в пределах Средиземноморского пояса резко возросла за последние пятнадцать лет. В статьях и монографиях Сосниной (1965, 1967, 1968б, 1977а, б, 1978) установлено четыре новых рода и описано около 40 новых видов 10 родов из пермских отложений, причем особое внимание уделено пахифлоям. Отмечено широкое распространение некоторых видов. Соловьевой (1975) приведено изображение одного экземпляра гейнитцины из среднекаменноугольных отложений о-ва Врангеля. Характерен показатель изучения для Средиземноморского пояса, выраженный в числах 0—50—1, и довольно высокое число видов по некоторым родам.

В итоге степень изученности отряда можно считать высокой (систематический состав). Однако, как указывают сами исследователи (Соснина, Никитина, 1977б), многие виды еще предстоит описать. Число описаний новых видов данного отряда наибольшее по сравнению с  $P = 87-155-38$ .  $K = 12,2$ .

## СЕМЕЙСТВО ARCHAEDISCIDAE

Представители этого семейства в каменноугольное время имеют довольно широкое распространение на изучаемой территории. В отложениях пермского возраста архедисциды пока не обнаружены, за исключением одного пермодискуса ? из Омолонского массива (Миклухо-Маклай, 1948). Не описаны архедисциды с территории Средней Сибири. Описаны виды всех родов, встреченных в пределах СССР.

Наиболее полно изучены архедисциды из каменноугольных отложений Северо-Востока СССР. Здесь встречены представители всех родов, кроме рода *Propermodiscus*. Описаны они в работах Герке и Сосипатровой (1975), Сосипатровой (1966), Богуш, Юферева (1965, 1966, 1970), Миклухо-Маклая (19606). Очень подробно описаны архедисциды Сосипатровой, даны замечания к родовым диагнозам и результаты наблюдений об изменении структуры стенок раковин архедисцид в зависимости от биомических условий. Соотношение разных категорий изучения выражается в цифрах 49—11—4. Число описаний в статьях ранее опубликованных видов (в том числе встреченных в Сибири) в среднем три-четыре и только архедискусов, планоархедискусов и неоархедискусов — до шести—десяти. Наибольшее число новых видов отмечено для планоархедискусов (до трех в двух работах).

Архедисциды, происходящие из Западной Сибири, изображены (без описаний) в одной работе (Богуш, Бочкарев, Юферев, 1975). Наиболее многочисленными являются архедискусы, остальные встречаются единично. В Западной Арктике (Таймыр) встречены представители всех родов, кроме рода *Permodiscus* (Сосипатрова, 1962; Соловьева, 1972). Видовой состав бедный, за исключением наиболее полно изученного рода *Archaediscus* (до семи описаний европейских и сибирских видов; два-три новых вида, в статьях).  $P = 19-9-2$ .

Из каменноугольных отложений Дальнего Востока описаны представители архедискусов, астероархедискусов, неоархедискусов (Соснина, Никитина, 1976): из нижнего и среднего карбона Восточной Арктики — все роды семейства, кроме *Propermodiscus* и *Permodiscus* (Рогозов, Васильева, Соловьева, 1970; Соловьева, 1975). Число описаний видов в статьях по Дальнему Востоку и Восточной Арктике в среднем пять—семь, наиболее высокое для родов *Archaediscus* (до 20) и *Asteroarchaediscus* (до 9). Виды в основном европейские, новых видов мало.  $P = 42-3-15$ .

В целом архедисциды изучены довольно полно, но с умеренным учетом местных новых форм. В комплексах в основном представлены европейские виды.  $P = 117-23-22$ .  $K = 23.1$  (высокий, но за счет опубликованных видов).

## СЕМЕЙСТВО LASIODISCIDAE

Представители этого семейства описаны практически только из отложений карбона и перми Дальнего Востока и Восточной Арктики. Лазидисциды из Бореального палеобиогеографического пояса пока неизвестны, за исключением одного экземпляра *Eolasiiodiscus* из верхнекаменноугольных отложений Северо-Востока СССР, изображенного в работе Герке и Сосипатровой (1975).

Из Средиземноморского пояса каменноугольные лазидисциды описаны и изображены (Соловьева, 1975; Рогозов, Васильева, Соловьева, 1970) с Чукотки, о-ва Врангеля и Новосибирских островов (два вида родов *Eolasiiodiscus* и *Howchinia*), а Сосниной и Никитиной (1976) из Приморья (только хаучинии). Виды всех указанных лазидисцид европейские, большая часть приведена с открытой номенклатурой. Позднепермские лазидисциды, представленные новыми видами родов *Lasiiodiscus* и *Lasiotrochus* и одним новым родом (*Glomotrocholina* Никитина, 1977), известны по статье Сосниной и Никитиной (19776).

В общем лазидисциды изучены слабо, недостаточно, не по всему разрезу и только с ограниченной территории.  $P = 4-6-5$ ,  $K = 3.0$ .

Подведем краткие итоги по результатам изучения систематического состава фораминифер: Изученность каменноугольных и пермских фораминифер Сибири и Дальнего Востока достигла достаточно высокой степени; но она неодинакова в отношении уровня исследований, полноты систематического состава и повсеместности материала. На достаточно полном материале установлено распространение представителей всех восьми отрядов, известных из отложений карбона и перми. Наиболее высокую степень изученности можно отметить для отряда *Nodosariida*. Работы по методике исследования морфологии раковин и систематике отряда и по сей день не потеряли своего большого значения для познания фораминифер вообще. На

втором месте по степени изученности можно поставить отряд Endothyrida. Однако только эндотирь и глобозэндотирь семейства Endothyridae и квазиэндотирь, даинеллы и планозэндотирь семейства Quasiendothyridae изучены полнее. Видовая бедность остальных родов, возможно, является показателем общего однообразия фауны, а не степени ее изученности. Существенное место в фауне фораминифер раннего карбона территории Сибири и Дальнего Востока занимают архедисциды (в основном только европейские виды), достаточно полно описанные во многих работах. Довольно высокой можно считать изученность отряда Fusulinida в пределах северо-восточной оконечности Средиземноморского пояса. Более полно изучены позднепермские представители отряда и недостаточно раннепермские и каменноугольные. Отрядами, широко распространенными в Сибири и на Дальнем Востоке и в то же время недостаточно изученными, являются Astrorhizida и Ammodiscida. Представители последних в определенные периоды даже преобладают в комплексах фораминифер. Очень слабо изучен отряд Textulariida, слабо обособлено почти полное отсутствие родов этого отряда в пределах Бореального пояса. Явно недостаточно изучен отряд Ataxophragmiida, в основном представленный только европейскими видами; более полно он изучен в пределах Средиземноморского пояса, а также Северо-Востока СССР. В очень немногих работах описаны представители отряда Miliolida и семейства Lasiodiscidae, вообще малочисленные и редко встречающиеся. Сравнительно большое число новых видов характеризует довольно высокую степень изученности этих форм.

#### ИЗУЧЕННОСТЬ ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ФАУН ФОРАМИНИФЕР

История изучения палеобиогеографии фораминифер Сибири и Дальнего Востока полно изложена в статьях Юферева (1973 и др.), Рейтлингер (1975) и Никитиной (1976, 1977). Первые упоминания о палеобиогеографических особенностях фаун фораминифер, выраженных в таксономическом составе, имеются в ранних работах Миклухо-Маклая (1948), Герке (1951, 1961а), Лебедевой (1954), Максимовой, Ростовцевой (1956). Миклухо-Маклай отметил однообразие и малочисленность пермских фораминифер Северо-Восточной Сибири (только три рода при доминировании лишь трех видов). По данным Герке, пермская фауна Арктики отличается преобладанием гиперамминид (наиболее примитивные формы) и нодозариидей при отсутствии брэдиин, глобивальвулин, фузулинид, палеотекстуляриид, тетраксисов и эндотиридей. В раннекаменноугольных комплексах фораминифер Кузнецкого бассейна Лебедевой, а также Максимовой и Ростовцевой установлена малочисленность видов, таксономическое однообразие родового и видового состава, отсутствие представителей многих родов, эндемизм.

Первую попытку зоогеографического районирования пермских отложений по фораминиферам предпринял Миклухо-Маклай (1955). Он выделял Русско-Европейскую и Колымскую провинции в Сибирской области, а Дальний Восток как Уссурийскую провинцию в Кавказской. Позднее Миклухо-Маклай относит район Корякского края к Кавказской области и выделяет Корякскую провинцию, протягивая значительно севернее северную границу Кавказской области. В то же время Соснина (1960б) считает, что фауна фораминифер Приморья имеет большое сходство с фауной Русской платформы, что позволяет ей отнести район Приморья к Евразийской области. Вдовенко (1961) значительно понижает ранг зоохорий и устанавливает в раннекаменноугольное и башкирское время две провинции в пределах СССР — Европейско-Среднеазиатскую и Казахстано-Сибирскую, принадлежащие к единой палеозоогеографической области. Для каменноугольного периода Миклухо-Маклай (1963) обособил Сибирскую область, отделив ее от Русско-Китайской и Северо-Американской областей. Для пермского периода Миклухо-Маклай выделял в пределах Кавказо-Синийской области те же две провинции — Уссурийскую и Корякскую, оставляя Сибирь подобластью Евро-Сибирской области. С 1962 г. Юферев и Богущ постоянно обращаются к вопросам палеобиогеографии (Юферев, Богущ, 1965; Юферев, 1967, 1968, 1969б, 1973, 1976б и др.). В пределах Сибирской области выделяются зоохории по более дробным отрезкам времени. В турнейский век отличия фаун Сибирской и Евразийской областей фиксируются на уровне родов и видов. В начале визейского времени фауна фораминифер в Сибирской области представлена в основном эндотирами, глобозэндотирами, эндотиранопсисами, архедисцидами (менее многочисленными, чем в Евразийской области) и редкими примитивными фузулинидами; в конце визейского времени и в серпуховском преобладают архедисциды и аммодисциды. С конца раннего карбона и особенно в позднем карбоне отличия в фаунах фораминифер Евразийского и Сибирского типа выражаются на уровне таксонов семейственного ранга. В целом комп-

Таблица 2

Число	Турнейский век		Визейский век		Башкирский век	
	Тянь-Шань	Южное При- морье	Тянь-Шань	Южное При- морье	Тянь-Шань	Южное При- морье
Видов	87	14	252	63	138	54
Родов	30	11	51	32	31	27

лексы фораминифер раннего карбона резко обеднены. Отмечается, что в Сибирской области из родового состава фауны Евразийской области известны представители только 15 родов, редко встречаются виды 15 родов и отсутствуют формы шести родов. Число наиболее широко распространенных видов сокращено вдвое и более (Юферев, 1967, с. 65 и др.). В итоге рассмотрения биогеографических особенностей фораминиферовых фаун позднего палеозоя в планетарном масштабе Юферев и Богуш (1965) приходят к выводу о первенствующем значении климатической зональности. Выделяются три климатические зоны — Сибирская, Средиземноморская и Австралийская и соответственные три планетарные палеобиогеографические одноименные пояса.

Понижают биогеографический ранг Сибирской зоохории в раннем карбоне Липина (1973) и Рейтлингер (1975) Липина отмечает еще слабые палеобиогеографические отличия в фауне турнейских фораминифер. В Сибирской зоохории в визейский и серпуховский века отсутствуют, по данным Рейтлингер, представители 16 родов и малочисленны 26 родов из общего числа 56 родов, известных в Средиземноморской провинции. Наиболее характерные из отсутствующих в визейское время роды: форшиеллы, псевдолитутубеллы, криброспиры, янишевскины, брэдины, монотаксиноиды, золазиодискусы, лебликии, зосигмоилины, планодискусы, миллереллы и эоштаффеллины. Кроме того, отмечается запаздывание в появлении некоторых видов.

Следует особо отметить, что в ряде случаев достигнута большая дробность палеобиогеографического районирования. Примером такой изученности биогеографии мелких зоохорий Сибири можно считать весьма интересное исследование фораминифер позднего турне Тунгусско-Кузнецкой области, осуществленное Богуш и Юферевым с соавторами (Богуш, Ванг и др., 1977). Анализируя систематический состав фораминифер, а также кораллов и брахиопод и учитывая литологический характер отложений, авторы выделяют две провинции с большим числом районов и производят районирование по батиметрическим и ландшафтным зонам. Многочисленность эндемиков Кузнецко-Алтайской провинции признается показателем затрудненности сообщения с морями Урала и Средней Азии.

Акватории Дальнего Востока все исследователи фораминифер относят к Средиземноморскому палеобиогеографическому поясу (или области), выделяя различные провинции: Уссурийскую, Корякскую, Сихотэ-Алиньскую, Тихоокеанскую, Чукотскую. Границы этих зоохорий в ряде случаев резко перемещались, особенно Тихоокеанской провинции. Всеми отмечалась обедненность комплексов фораминифер по сравнению с сообществами Евразийской области. Так, весьма показательны данные сравнения числа видов всех родов из отложений трех ярусов нижнего карбона и башкирского яруса среднего карбона в пределах Южного Приморья и Тянь-Шаня (Воробьева, Губенко, Поярков, Руденко, 1978). По всему разрезу отсутствуют брунзиеллы, вальвулиеллы, даинеллы, слабо представлены турнейеллиды и архедисциды, среди которых отсутствует ряд родов. В турнейских отложениях Южного Приморья не обнаружены туберитиниды, калигеллиды, ирландии, брунзиины, септагломоспиранеллы, чернышинеллы, квазиэндотирисы. В визейском ярусе отсутствуют, кроме указанных, такие характерные роды, как криброспиры, эондотиранописисы, редки тетратаксисы. В башкирских отложениях Южного Приморья неизвестны миллереллы, неоштаффеллы, альютонеллы и вереллы. Малочисленность видов особенно заметна у родов широко распространенных. Приводим (табл. 2) суммированные данные из той же статьи.

Довольно полные данные по палеобиогеографическим отличиям визейских и среднекаменноугольных фаун фораминифер, проявившимся в основном на родовом уровне, приведены и у Сосниной и Никитиной (1977а). Из фузулинид московского яруса в Приморье пока не встречены хемифузулины, дагмареллы, путреллы, ведекинделлины, псевдотритициты. Для экземпляров многих видов других отрядов указаны мелкие размеры, редкая встречаемость.

Большое внимание биогеографии Дальнего Востока уделяет Никитина (1971а, б, 1976, 1977б). Южную часть Приморья Никитина относит к Евразийской (в перми к Кавказо-Синийской) области, а восточные части — к Тихоокеанской области, подчеркивая особое значение Приморья как района, находящегося на границе двух биогеографических областей.

За последние десять лет весьма существенные новые данные получены по изученности фораминифер Чукотки, Новосибирских островов и о-ва Врангеля (Соловьева, 1970, 1975 и др.; Юферев, 1973). В комплексах нижнего и среднего карбона встречены виды родов, свойственных Евразийской области и неизвестных в этих отложениях Сибирского палеобиогеографического пояса, как-то зоштаффеллы, зосигмоилины, глобивальвулины, брэдиины, псевдоштаффеллы, профузулинеиллы, на основании чего акватории этих районов отнесены к Средиземноморскому поясу.

В итоге можно считать, что изученность палеобиогеографии фораминифер в пределах Сибири и Дальнего Востока находится на достаточно высоком уровне.

#### ИЗУЧЕННОСТЬ ПАЛЕОЭКОЛОГИИ ФОРАМИНИФЕР

К вопросу о палеоэкологии каменноугольных и пермских фораминифер азиатской части РСФСР и о связи комплексов с фациями обращались многие исследователи. Статей по экологии отдельных таксонов очень мало. Богуш (1970а) отмечала воздействие внешних факторов на морфологию астроризид и аммодисцид. Подробнее этот вопрос освещен в работе Богуш и Юферова (1974). Ими показано, что прикрепленные фораминиферы отрядов *Astrorhizida* и *Ammodiscida* в позднепалеозойских бассейнах севера и северо-востока Сибири обитали в мелководных частях морских бассейнов с нормальной соленостью и в очень подвижной среде, прикрепляясь к мшанкам, раковинам и иглам брахиопод и другим остаткам организмов. Часто наблюдаются изменения формы раковин и толщины стенки фораминифер в зависимости от характера прикрепления.

Богуш и Юферев (1962), рассматривая архедисцидовый комплекс фораминифер, отмечали мелкие размеры раковин архедисцид вследствие неблагоприятных условий. Тех же архедисцид подробно изучала Сосипатрова (1966) из тиксинской свиты Хараулахских гор. Она считает, что строение стенки раковины (наличие темного зернистого слоя) зависит от фациальных условий и не является таксономически важным признаком.

По экологии фузулинид имеется единственная работа Никитиной (1974б), в которой описываются индивидуальные изменения *Fusulinella boski* в водорослевой фации.

В большом числе работ освещается вопрос влияния изменения экологических условий на систематический состав комплексов. Уже Герке (1951а) указал на влияние внешних условий на формирование особенностей пермской фауны фораминифер. Богуш и Юферев (1962) отмечали в башкирском архедисцидовом комплексе Западно-Сибирской низменности сокращение систематического разнообразия и малые размеры раковин, обусловленные неблагоприятными условиями.

Анализу экологического характера раннекаменноугольных комплексов фораминифер Средней Сибири посвящен ряд работ Богуш (1970а, 1975 и др.) и Богуш с соавторами (Богуш, Ванг и др., 1977; Богуш, Фефелов, 1977; Богуш, Чиликин, 1975). Наиболее детальной и полноценной является статья Богуш и Фефелова, в которой установлено девять основных фациальных комплексов, принадлежащих трем фациальным типам рельефа открытого мелкого моря.

Следует отметить статью Герке и Сосипатровой (1975) по Северо-Востоку СССР. Авторы выявляют изменение состава фораминиферовых комплексов в зависимости от фаций. Указывается, что наиболее эврифациальными формами являются архедисциды и нодозарииды.

В общем изученность палеоэкологии позднепалеозойских фораминифер Сибири и Дальнего Востока слабая, но отдельные статьи имеют существенное значение для познания палеоэкологии фораминифер данной территории и даже вне ее.

#### ИЗУЧЕННОСТЬ ФОРАМИНИФЕР ПО РЕГИОНАМ

Изучение каменноугольных и пермских фораминифер Сибири и Дальнего Востока происходило в основном регионально, в связи с разработкой вопросов регионального значения. Но все же около десятой доли всей литературы посвящено рассмотрению общих проблем, как-то: систематика фораминифер, стратиграфическая шкала, биогеография и пр. Степень изученности фораминифер отдельных регионов наиболее

Таблица 3

Число публикаций с результатами изучения каменноугольных и пермских фораминифер по регионам азиатской части РСФСР

Число публикаций	Бореальный палеобиогеографический пояс				Средиземноморский палеобиогеографический пояс	
	Западная Арктика	Западная Сибирь	Средняя Сибирь	Северо-Восток СССР	Дальний Восток	Восточная Арктика
Общее число публикаций до 1959 г.	16	—	2	7	16	—
За период 1960—1969 гг.	14	1	4	14	23	—
За период 1970—1979 гг.	10	2	12	19	39	5
Всего публикаций	40	3	18	40	78	5
То же в процентах	21,7	1,7	9,8	21,7	42,4	2,7
Число монографий и статей по систематике до 1959 г.	4	—	1	1	4	—
За период 1960—1969 гг.	8	—	2	6	7	—
За период 1970—1979 гг.	3	1	—	5	5	2
Всего публикаций	15	1	3	12	16	2
То же в процентах	30,6	2,0	6,1	24,5	32,7	4,1

ярко выражается в числе публикаций, особенно описательного характера, соотношения числа которых представлены на диаграмме (рис. 5) и на табл. 3.

На первое место по числу описательных работ следует отнести Дальний Восток (см. табл. 3). Особое значение имеют исследования фораминифер Сосниной<sup>1</sup>, а также Миклухо-Маклая, Никитиной и Туманской. Сосниной разработана методика исследования нодозариид, весьма существенны результаты изучения ею отряда фузулинида и фораминифер других отрядов из отложений всего карбона и всей перми. Но в общем фораминиферы Дальнего Востока изучены весьма неравномерно, полнее всего из верхней перми. В статьях и монографиях значительное место занимают описания новых видов и новых родов, в части работ лишь новых таксонов, а ранее описанные виды только изобразжены. Как отмечают сами исследователи, очень большая часть богатой и эндемичной фауны фораминифер Дальнего Востока остается неизученной, на что указывают и высокие значения форм с открытой номенклатурой (см. табл. 4). Следует отметить слабую изученность отряда эндотирида и архедисцид. В работах явно преобладают описания фораминифер Южного Приморья, а фораминиферы остальной большей части территории очень слабо изучены и известны только по спискам, причем в списках формы с открытой номенклатурой составляют до 50 процентов (Терехова, Эпштейн, 1979; Соснина, Никитина, 1977а). Серьезное внимание в статьях Никитиной уделено вопросам биогеографии, но слабо изучена экология фораминифер.

Второе место по числу опубликованных работ занимает Западная Арктика (см. табл. 3). Особое место занимают фундаментальные монографии Герке по морфологии и систематике фораминифер, а также труды Сосипатровой и Соловьевой по фораминиферам опорных разрезов региона. Изучение фораминифер Западной Арктики отличается планомерностью, охватом всех отрядов фораминифер, относительной территориальной полнотой. Детальность исследований, особенно отрядов астроризид, эндотирида, нодозарида и семейства архедисцид, определяется большим числом новых видов и сравнительной немногочисленностью форм с открытой номенклатурой (см. табл. 4).

Довольно полно изучены фораминиферы Северо-Востока СССР, но преимущественно только каменноугольного возраста. Из этого региона известна наиболее богатая и разнообразная каменноугольная фауна Бореального палеобиогеографического пояса. Весьма существенное значение имеют работы Богуш и Юферва (карбон, в основном нижний и нижняя часть среднего) и Миклухо-Маклая (верхняя пермь). Хорошо изучены каменноугольные фораминиферы почти всех отрядов и разных районов. По многим родам и ряду семейств Богуш и Юферв дали критические замечания к ревизии таксонов. Явно нуждаются в тщательном изучении фораминиферы верхней части среднего и верхнего карбона, а также нижней перми. Пермские

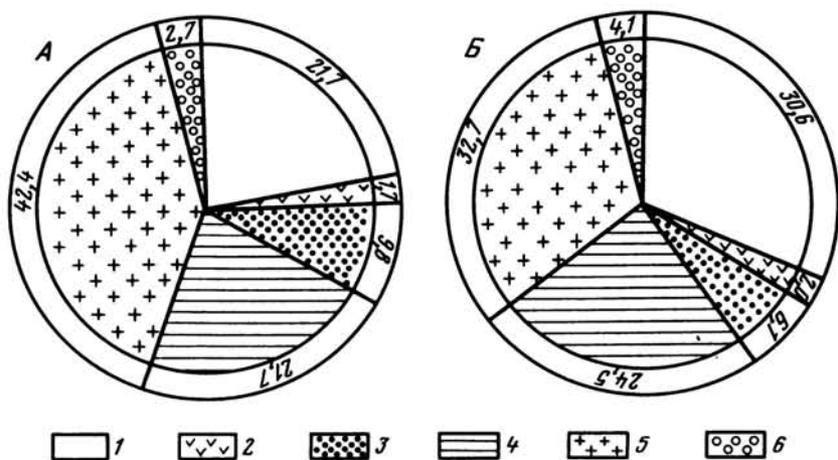
<sup>1</sup> Полные библиографические ссылки даны в предыдущих разделах.

Т а б л и ц а 4

Изученность каменноугольных и пермских фораминифер азиатской части РСФСР по числу видовых таксонов

Отряды	Бореальный палеобиогеографический пояс												Средиземноморский палеобиогеографический пояс						
	Западная Арктика			Западная Сибирь			Средняя Сибирь			Северо-Восток СССР			Дальний Восток			Восточная Арктика			
	а	б	в	а	б	в	а	б	в	а	б	в	а	б	в	а	б	в	
Astrorhizida	С	8	7	3	—	—	—	8	1	3	2	—	3	12	5	3	4	—	—
	Р	4	13	7	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—
Ammodiscida	С	6	3	3	—	—	—	7	7	5	66	4	23	2	2	4	2	—	13
	Р	3	1	1	—	—	—	—	—	—	7	3	3	—	8	—	—	—	—
Endothyrida	С	37	53	9	1	—	2	35	31	7	125	18	18	10	2	20	20	1	21
	Р	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	—	—	—
Fusulinida	С	5	1	—	7	—	4	4	8	1	9	—	2	13	26	7	25	—	11
	Р	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	42*	1	—	—	—
Textulariida	С	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	—	10	—	13	—	—	2
	Р	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—
Ataxophragmiida	С	—	—	1	—	—	1	2	—	—	24	—	1	6	—	3	19	—	9
	Р	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Miliolida	С	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	2	—	1
	Р	—	2	4	—	—	—	—	—	—	5	2	1	1	4	—	—	—	—
Nodosariida	С	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Р	30	73	7	—	—	—	—	—	—	57	30	30	—	52	1	—	—	—
Lasiodiscidae	С	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	3	—	3
	Р	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—
Archaeodiscidae	С	19	9	2	7	—	—	—	—	—	49	11	4	12	3	8	30	—	7
	Р	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

а — число описаний и/или изображений опубликованных видовых таксонов; б — число новых видов; в — число форм с открытой номенклатурой.



Р и с. 5. Число публикаций (в %) по разным регионам азиатской части РСФСР

А — общее число монографий и статей; В — число монографий и статей с описанием или изображением фораминифер; 1 — Западная Арктика, 2 — Западная Сибирь, 3 — Средняя Сибирь, 4 — Северо-Восток СССР, 5 — Дальний Восток, 6 — Восточная Арктика

фораминиферы основательно изучены Миклухо-Маклаем (ранние работы, не потерявшие свое значение и по сей день). Исследования по Северо-Востоку СССР легли в основу палеобиогеографических построений Миклухо-Маклая и затем Богуш и Юферва.

Изученность фораминифер Средней Сибири можно отнести на четвертое место (см. табл. 3). Основными являются до сих пор исследования Лебедевой, в работах которой тщательно описаны преимущественно представители отрядов аммодисцида, эндотирида и фузулинида и выделено много новых видов — эндемиков. Однако описаны фораминиферы только из одного района — Кузнецкого бассейна.

Богуш проводила многочисленные обстоятельные исследования (отдельные районы Средней Сибири), в результате которых опубликованы большие списки фораминифер и рассматриваются вопросы биостратиграфии, экологии и палеобиогеографии.

Однако остается еще много форм с открытой номенклатурой; например, в статье Богуш с соавторами по Горному Алтаю в тексте и в таблице родового состава фациальных комплексов Саяно-Алтайской области используются не виды, а формы, из чего, по-видимому, следует необходимость монографического изучения фораминифер.

Изучение фораминифер Восточной Арктики (Новосибирские острова, о-в Врангеля и Чукотка) началось лишь с 1970 г. и находится на самой начальной стадии. Хотя на табл. 4 приведены довольно высокие значения изученности разных отрядов (преимущественно опубликованные виды), но в основном она отражает данные по работам, содержащим только изображения многочисленных особей небольшого числа видов, к тому же много форм с открытой номенклатурой.

По Западной Сибири имеется только одна работа с изображением фораминифер, относящихся к трем отрядам, и всего три публикации с более основательным рассмотрением этой группы ископаемых.

#### ИЗУЧЕННОСТЬ СТРАТИГРАФИЧЕСКОГО ЗНАЧЕНИЯ ФОРАМИНИФЕР

Уже в первые десять лет планомерного изучения каменноугольных и пермских фораминифер Сибири и Дальнего Востока, т.е. в период 1945—1954 гг., было установлено большое значение этой группы для стратиграфического расчленения пермских отложений Арктики (Герке и др.), Северо-Востока СССР (Миклухо-Маклай) и Дальнего Востока (Туманская), а также карбона Арктики (Войцеховская и др.), Средней Сибири (Лебедева) и Дальнего Востока (Миклухо-Маклай). И уже в 1959 г. Миклухо-Маклай подводит первый итог по значению фораминифер для стратиграфии карбона и перми всей территории, а в 1960 г. появляется первая зональная схема по каменноугольным и пермским фораминиферам, предложенная Сосниной для Дальнего Востока.

Шестидесятые годы и начало семидесятых годов являются периодом усиленного изучения фораминифер со стратиграфическими целями. В Бореальном палеобиогеографическом поясе впервые выделяются местные горизонты с фораминиферами в карбоне (Миклухо-Маклай, Богуш и Юферв), предлагаются более дробные мест-

ные подразделения карбона по комплексам фораминифер для Таймыра, Хараулаха, Северного Верхоянья (Сосипатрова, Соловьева, Богущ, Юферев). В эти годы в многолетнем спорном вопросе о возрасте макаровского горизонта Таймыра — среднекаменноугольный по фораминиферам и пермский по брахиоподам — было признано первенствующее значение фораминифер (Устрицкий, Черняк, 1963). В процессе этой длительной дискуссии стратиграфическое значение фораминифер стало общепризнанным. Юферевым разрабатывается местная биостратиграфическая схема с зональными политаксонными комплексами и ставится вопрос о самостоятельности ярусов среднего и верхнего карбона Бореального пояса.

За эти годы Соснина и Никитина уточняют зональные схемы по фораминиферам Приморья, появляются существенные новые данные по стратиграфии карбона и перми Хабаровского края, Корякского нагорья (Миклухо-Маклай), Чукотки, Новосибирских островов и о-ва Врангеля (Соловьева).

Вторая половина семидесятых годов является временем подведения итогов по стратиграфическому значению фораминифер. Публикуется предложенный Черняком (1975) проект унифицированной стратиграфической схемы для Северо-Востока СССР и в том же сборнике — статья Герке и Сосипатровой, в которой приведено распространение фораминифер по горизонтам. В ряде статей Богущ с соавторами достигнута большая степень дробности подразделений нижнего карбона Средней Сибири. Впервые предлагаются Юферевым монотаксонные зоны по фораминиферам для Сибирского палеобиогеографического пояса и обосновывается сопоставление карбона по зонам и ярусам в межрегиональном и планетарном масштабе. Иная схема стратиграфии карбона (также с учетом фораминифер), отличающаяся более дробными подразделениями ярусов, разрабатывается коллективом НПО "Севморгео" (Черняк и др., 1979).

Для каменноугольных и пермских отложений территории Дальнего Востока и Восточной Арктики стратиграфическое значение фораминифер за последние годы значительно возросло, но пока еще определяется работами регионального характера. Хотя продолжается расширение биостратиграфических исследований и территориально, и по возрастному интервалу (включаются Амурская область, Хабаровский край, Корякское нагорье), однако исследования Приморья остаются ведущими. Наибольшее значение имеют работы Сосниной и Никитиной. Существенно пополнены комплексы зональных схем по фораминиферам, увеличена дробность схем, проводятся широкие корреляции. Изученность пермских фораминифер такова, что позволяет уже ставить общие вопросы, как, например, трехчленное деление пермского отдела (Никитина, 1978). Большим достижением Соловьевой является обоснование выделения серпуховского яруса в пределах Восточной Арктики и межрегиональное сопоставление зональных подразделений серпуховского яруса и нижнебашкирского подъяруса.

В итоге можно сказать, что изученность стратиграфического значения фораминифер нижнего отдела карбона, нижней части башкирского яруса среднего карбона и верхней перми Сибири и Дальнего Востока находится на достаточно высоком уровне.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ числа публикаций по годам указывает на быстрый и непрерывный рост изученности каменноугольных и пермских фораминифер азиатской части РСФСР. Исследования расширяются территориально, по возрастному диапазону фораминифер и по тематике различных научных направлений.

Изучение фораминифер с первых годов и до настоящего времени находится на высоком теоретическом уровне, поскольку оно проводилось крупнейшими специалистами Союза. До начала 60-х годов ведущими исследователями Сибири были сотрудники НИИГА, а Дальнего Востока и частично Северо-Востока СССР — сотрудники ВСЕГЕИ. За последние два десятилетия в авторском составе публикаций преобладают сотрудники институтов Новосибирска и Владивостока.

В общем изученность всего систематического состава фораминифер и систематики отдельных таксонов находится на достаточно высоком уровне. Наиболее основательно изучены отряды нодозарида и эндотирида. Представители отряда Fusulinida практически неизвестны в Сибирском палеобиогеографическом поясе, более полно они изучены в Средиземноморском. Довольно полно изучено семейство архедисциды. Остальные отряды изучены слабее. Результаты исследования систематики ряда таксонов имеют существенное значение.

Исследования фораминифер проводятся преимущественно в биостратиграфическом направлении, особое внимание уделяется видам и родам, важным в стратигра-

фическом отношении, и явно отстает изучение морфологии и систематики фораминифер в целом. Неравномерно изучены фораминиферы разных регионов и районов всей территории, а также разных интервалов стратиграфической шкалы. Наиболее детально исследованы пока лишь отдельные районы — Тунгусско-Кузнецкий район, Таймыр, Омолонский массив, Приморье (последний как ключевой район в разрешении вопросов палеобиогеографии и стратиграфии). Слабо изучены фораминиферы московского яруса среднего карбона, верхнего карбона и нижней перми.

Успешно разрабатываются схемы палеобиогеографического районирования по фораминиферам нижнего карбона и весьма интересны и перспективны эколого-фациальные исследования раннекаменноугольных фораминифер Сибири. Накоплен значительный материал по палеобиогеографическим особенностям фораминифер карбона и перми Сибирского пояса, выявлены характер эндемизма, отсутствие или редкость представителей определенных отрядов, семейств и родов, в том числе преимущественно "возможного" планктона, но пока еще нет попыток обобщить эти материалы.

Корреляционные и унифицированные схемы для карбона и перми Бореального и Средиземноморского палеобиогеографических поясов в значительной степени обоснованы данными по фораминиферам.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева М.А., Богуш О.И., Вышемирская О.П.* и др. Проблема нефтегазоносности палеозоя на юго-востоке Западно-Сибирской низменности. Новосибирск: Наука, 1976, с. 11—26. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; вып. 300).
- Афанасьев М.Г., Богуш О.И., Юферев О.В.* Новые данные по стратиграфии верхнепалеозойских отложений Южного Верхоянья. — В кн.: Биостратиграфия девона и карбона Сибири. Новосибирск: Наука, 1975, с. 79—80. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; вып. 220).
- Беляева Г.В., Никитина А.П., Поярков Б.В., Мишкина Г.Р., Романчук Т.В.* Итоги и перспективы изучения стратиграфии палеозоя Дальнего Востока: Тез. докл. совещ. "Стратиграфия палеозоя Юга Дальнего Востока". Владивосток: Изд-во ДВНЦ СО АН СССР, 1977, с. 5, 6.
- Белянский Г.С., Никитина А.П.* Самаркинская и себучарская свиты главного антиклинория Сихотэ-Алиня (Приморский край). — В кн.: Биостратиграфия юга Дальнего Востока (фанерозой). Владивосток: Изд-во ДВНЦ СО АН СССР, 1978, с. 23—25.
- Бетехтина О.А., Богуш О.И., Юферев О.В.* Сопоставление карбона и перми Верхоянья, Таймыра и Кузбасса. — В кн.: Стратиграфия палеозоя Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 1967, с. 244—248.
- Бетехтина О.А., Богуш О.И., Горелова С.Г.* Стратиграфия карбона Кузнецкого и Минусинского бассейнов. — В кн.: Тр. 8-го Междунар. конгр. по стратигр. и геол. карбона. М.: Наука, 1979, т. 2, с. 117—124.
- Богуш О.И.* Об изменениях состава и структуры стенки некоторых палеозойских фораминифер. — Докл. АН СССР, 1970а, т. 194, № 4, с. 935—938.
- Богуш О.И.* Комплексы фораминифер нижнего карбона Горловского прогиба. — Геология и геофизика, 1970б, № 10, с. 63—68.
- Богуш О.И.* О вторичных изменениях стенки раковин некоторых палеозойских фораминифер. — В кн.: Морфология, систематика и филогения фораминифер. М.: Наука, 1972, с. 19—24. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 15).
- Богуш О.И.* Новые данные о пограничных отложениях турнейского и визейского ярусов в западной части Кузбасса. — В кн.: Биостратиграфия девонских и каменноугольных отложений Сибири. Новосибирск: Наука, 1975, с. 85—93. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 220).
- Богуш О.И., Бочкарев В.С., Юферев О.В.* Палеозой юга Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1975, 44 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 297).
- Богуш О.И., Бушмина Л.С., Домникова Е.И.* О пограничных плечах девона и карбона Ельцовского антиклинория в связи с изучением микрофауны. — В кн.: Общие вопросы изучения микрофауны Сибири, Дальнего Востока и других регионов. Новосибирск: Наука, 1970, с. 49—59. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 71).
- Богуш О.И., Бушмина Л.С., Гравцанова Р.Т., Ермаков В.Л.* Нижний карбон Горного Алтая. — В кн.: Биостратиграфия и палеобиогеография девона и карбона азиатской части СССР. Новосибирск: Наука, 1978, с. 29—66. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 386).
- Богуш О.И., Ванг О.А., Дивина Т.А., Матухин Р.Г., Юферев О.В.* Детальное районирование Тунгусско-Кузнецкой палеобиогеографической области в позднем турне и биостратиграфия. — В кн.: Палеобиогеографическое районирование и биостратиграфия. Новосибирск: Наука, 1977, с. 103—216. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 347).
- Богуш О.И., Герасимов Е.К., Черняк Г.Е., Юферев О.В.* Крестякские конгломераты устья р. Лены и их аналоги. — Докл. АН СССР, 1963, т. 153, № 1, с. 166—169.
- Богуш О.И., Герасимов Е.К., Юферев О.В.* Нижний карбон низовьев Лены. М.: Наука, 1965, 64 с.
- Богуш О.И., Фефелов Г.Г.* Фораминиферы и фацис раннего карбона Саяно-Алтайской области. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Новосибирск: Наука, 1977, с. 74—92. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 302).
- Богуш О.И., Чиликин В.А.* Фораминиферы стратиграфия нижнего карбона Средней Сибири. — Геология и геофизика, 1975, № 7, с. 10—18.
- Богуш О.И., Юферев О.В.* К открытию башкирского архедисидового комплекса фораминифер в центральной части Западно-Сибирской низменности. — Докл. АН СССР, 1962, т. 146, № 5, с. 1150—1152.
- Богуш О.И., Юферев О.В.* К вопросу о возрасте тиксинской свиты и ее аналогов в низовьях р. Лены. — Докл. АН СССР, 1965, т. 165, № 4, с. 891—893.

- Богущ О.И., Юферев О.В.* Фораминиферы карбона и перми Верхоянья. М.: Наука, 1966. 209 с.
- Богущ О.И., Юферев О.В.* О границе турнейского и визейского ярусов в Верхоянье. — *Геология и геофизика*, 1969, № 5, с. 112—117.
- Богущ О.И., Юферев О.В.* Фораминиферы. — В кн.: Карбон Омолонского и юго-западной части Колымского массивов. Новосибирск: Наука, 1970, с. 68—73. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 60).
- Богущ О.И., Юферев О.В.* Некоторые данные о распространении и экологии прикрепленных фораминифер в позднем палеозое Севера и Северо-Востока Сибири. — В кн.: *Среда и жизнь в геологическом прошлом*. Новосибирск: Наука, 1974, с. 41—45. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 84).
- Богущ О.И., Юферев О.В.* Турнейский ярус. — В кн.: Биостратиграфия девона и карбона Сибири. Новосибирск: Наука, 1975 а, с. 58—72. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 220).
- Богущ О.И., Юферев О.В.* Сопоставление зональных схем среднего и верхнего карбона Сибирского и Экваториального биогеографических поясов. — Докл. АН СССР, 19756, т. 224, № 3, с. 651—653.
- Богущ О.И., Юферев О.В.* Этапность развития верхнекаменноугольных фаун биогеографических поясов и проблема планетарных подразделений верхнего карбона. — В кн.: *Прибалхашье — переходная зона биостратиграфических поясов*. Новосибирск: Наука, 1976, с. 48—51. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 285).
- Богущ О.И., Юферев О.В.* Тунгусско-Кузнецкая область в позднем турне: Тез. докл. на VII Всесоюз. микропалеонтол. совещ., М.: Геол. ин-т АН СССР, 1977, с. 31—32. Ротапринт.
- Богущ О.И., Юферев О.В.* О нижней границе каменноугольной системы. — В кн.: Тр. 8-го Междунар. конгр. по стратигр. и геол. карбона. М.: Наука, 1979, т. 2, с. 125—127.
- Бурого В.И., Киселева А.В., Котляр Г.В.* и др. Биостратиграфия пермских отложений Южного Приморья. — В кн.: *Материалы по стратиграфии верхней перми на территории СССР*. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1977, с. 250—268.
- Бурого В.И., Киселева А.В., Котляр Г.В.* и др. Палеонтологическая характеристика пермских отложений Южного Приморья. — В кн.: *Палеозой Дальнего Востока*. Изд-во Хабаров. ун-та, 1974, с. 214—235.
- Бушмина Л.С., Богущ О.И., Юферев О.В.* Новые данные по стратиграфии верхнепалеозойских отложений Южного Верхоянья. — В кн.: Биостратиграфия карбона и девона Сибири. Новосибирск: Наука, 1975, с. 76—79. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 220).
- Васильева Н.М., Соловьева М.Ф.* Стратиграфия каменноугольных отложений Чукотки и о-ва Врангеля. — В кн.: Тр. 8-го Междунар. конгр. по стратигр. и геол. карбона. М.: Наука, 1979, т. 2, с. 128—132.
- Вдовенко М.В.* Спроба зоогеографічного районування території СРСР в кам'яновугільний період по фауні фораминифер. — *Вістн. Київського ун-ту*, 1961, № 3. Сер. геол. та географ., вып. 2, с. 21—29.
- Войцеховская А.А.* Некоторые новые данные о распространении фораминифер в среднем и верхнем палеозое Советской Арктики. Л.: НИИГА, 1954, с. 154—164. (Тр. НИИГА; Т. 43). Ротапринт.
- Войцеховская А.А.* Представители семейства *Endothyridae (Foraminifera)* из нижнекаменноугольных отложений Крайнего Севера. — В кн.: *Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии*. Л.: НИИГА, 1961, с. 16—45. (Тр. НИИГА; Вып. 24). Ротапринт.
- Воробьева Т.Ф., Губенко Т.А., Поярко В.В., Руденко В.С.* Новые данные по стратиграфии среднепалеозойских отложений прибрежного антиклинария Сихотэ-Алиня. — В кн.: Биостратиграфия юга Дальнего Востока (фанерозой). Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 3—22.
- Воронов П.С.* О находке достоверных палеозойских представителей сем. *Polymorphinidae*. — В кн.: *Сборник статей по геологии Арктики*. Л.: НИИГА, 1953а, с. 150—153. (Тр. НИИГА; Вып. 4). Ротапринт.
- Воронов П.С.* Роль деформаций раковин для установления характера внутрислойных движений вещества при тектогенезе и для выявления достоверных видовых признаков. Л.: НИИГА, 1953б, с. 141—146. (Тр. НИИГА; Т. 37; Вып. 2). Ротапринт.
- Воронов П.С.* Новые представители пермских фораминифер района Сындаско на юго-восточном побережье Хатангского залива. — В кн.: *Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии*. Л.: НИИГА, 1957, с. 23—47. (Тр. НИИГА; Вып. 5) Ротапринт.
- Герке А.А.* Краткие данные о составе и распределении микрофауны в пермских отложениях Нордвикского района и ее значении для корреляции разрезов. — В кн.: *Геологический сборник НИИГА*, 1950, № 1, с. 15—20.
- Герке А.А.* О составе и возрасте микрофауны пермских отложений Нордвикского района. Л.: НИИГА, 1951а, с. 80—91. (Тр. НИИГА, т. 17, вып. 1).
- Герке А.А.* Некоторые данные о микрофауне пермских отложений Нордвик-Хатангского района и ее значение для корреляции разрезов. — В кн.: *Сборник статей по геологии Арктики*. Л.: НИИГА, 1951б, с. 27—47. (Тр. НИИГА; Вып. 1).
- Герке А.А.* Микрофауна пермских отложений Нордвикского района и ее стратиграфическое значение. Л.: НИИГА, 1952. 210 с. (Тр. НИИГА; Т. 28).
- Герке А.А.* О методике микропалеонтологических исследований Усть-Енисейской экспедиции Горно-геологического управления Главсевморпути. — В кн.: *Сборник статей по нефтяности Советской Арктики*. Л.: НИИГА, 1953, с. 187—201. (Тр. НИИГА; Т. 37; Вып. 2).
- Герке А.А.* О некоторых важных особенностях внутреннего строения фораминифер из семейства лагенид по материалам из пермских, триасовых и лейасовых отложений Советской Арктики. — В кн.: *Сборник статей по палеонтологии и стратиграфии*. Л.: НИИГА, 1957а, с. 11—26. (Тр. НИИГА; Вып. 4).
- Герке А.А.* О составе и стратиграфическом значении микрофауны пермских отложений северной части Лено-Хатангского междуречья. — В кн.: *Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии*. Л.: НИИГА, 1957б, с. 39—44. (Тр. НИИГА; Вып. 1).
- Герке А.А.* О новом роде пермских нодозариевидных фораминифер и уточнение характеристики рода *Nodosaria*. — В кн.: *Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии*. Л.: НИИГА, 1959, с. 41—59. (Тр. НИИГА; Вып. 17).
- Герке А.А.* Лингулинееллы и лингулины (*Foraminifera*) из пермских и нижнемезо-

- зойских отложений севера Центральной Сибири. — В кн.: Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии. Л.: НИИГА, 1960, с. 29—70. (Тр. НИИГА; Вып. 21).
- Герке А.А. Фораминиферы пермских, триасовых и лейасовых отложений нефтеносных районов севера Центральной Сибири. Л.: Гостоптехиздат, 1961а. 519 с. (Тр. НИИГА; Т. 120)
- Герке А.А. Ректоландулины из пермских и нижнемезозойских отложений севера Центральной Сибири. — В кн.: Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии. Л.: НИИГА, 1961б, с. 3—34. (Тр. НИИГА; Вып. 23).
- Герке А.А. Фрондикулярии из пермских, триасовых и лейасовых отложений севера Центральной Сибири. — В кн.: Проблемы нефтеносности Советской Арктики. Л.: НИИГА, 1962, с. 17—175. (Тр. НИИГА; Т. 127; Вып. 3).
- Герке А.А., Сосипатрова Г.П. Стратиграфическое значение позднепалеозойских фораминифер Северо-Востока СССР. В кн.: Верхний палеозой Северо-Востока СССР. Л.: НИИГА, 1975, с. 26—41.
- Григалис А.А. Классификация и историческое значение надсемейства *Nodosariaceae* (Foraminifera). — Палеонтол. журн., 1977, № 1, с. 8—16.
- Дуткевич Г.А. Атлас руководящих видов ископаемых фаун, Т. VI. Пермь. Фораминиферы. Л.: Гостопгеолиздат, 1939. с. 26—47.
- Елизаров Б.Х., Миклухо-Маклай А.Д. Каменноугольные и пермские отложения Корякского нагорья и Пенжинского кряжа. — В кн.: Материалы по региональной стратиграфии СССР. Л.: Госгеолтехиздат, 1963, с. 124—133.
- Елисеева В.К. Стратиграфия и общие вопросы палеогеографии каменноугольных и пермских отложений Приморского и южной части Хабаровского краев. Автореф. дис. Л.: ВСЕГЕИ, 1957.
- Елисеева В.К., Соснина М.И. Новые данные о верхней перми хребта Сихотэ-Алиня. — Докл. АН СССР, 1952, т. 82, № 6, с. 959—960.
- Елисеева В.К., Соснина М.И. Стратиграфия верхнепалеозойских отложений Приморья: Тез. докл. Совещ. по разработке униф. стратигр. схемы Дальнего Востока. М.: ВНИГНИ, 1956, с. 29—32.
- Елисеева В.К., Соснина М.И. О нахождении верхнепермских отложений на о. Сахалине. — Геология и геофизика, 1964, № 10, с. 159—160.
- Жамойда А.И., Подгорная Н.С., Соснина М.И. О нижнекаменноугольных отложениях Сихотэ-Алиня (бассейн р. Аввакумовки). — Докл. АН СССР, 1958, т. 118, № 6, с. 1166—1168.
- Каширцев А.С. О верхнепалеозойской фауне Западного Верхоянья и о ее стратиграфическом значении. — В кн.: Тр. I сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва, 1955. Л.: Госгеолтехиздат, 1957, с. 179—190.
- Каширцев А.С. Полевой атлас фауны пермских отложений Северо-Востока СССР: Фораминиферы. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 15—19.
- Каширцев А.С. Пермские отложения. — В кн.: Геологическое строение и рудоносность Западного Верхоянья. Якутск: Изд-во АН СССР, 1961, с. 7—59. (Тр. Якутского фил. СО АН СССР. Сер. геол.; Вып. 5).
- Киреева Е.А. Биогермные фауны в позднем палеозое Южного Сихотэ-Алиня. — В кн.: Вопросы геологии, геохимии и металлогении Северо-Западного сектора Тихоокеан-
- ского пояса. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1970, с. 75—77.
- Киреева Е.А. О взаимоотношениях известняков и вмещающих пород в верхнепалеозойских отложениях Южного Сихотэ-Алиня. — В кн.: Вопросы литологии и геохимии вулканогенно-осадочных образований юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1971, с. 42—58.
- Киреева Е.А. К природе известняков Южного Сихотэ-Алиня. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1972, № 3, с. 123—131.
- Киреева Е.А. О стратиграфии верхнего палеозоя Южного Сихотэ-Алиня. — В кн.: Вопросы биостратиграфии Советского Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1974, с. 19—32.
- Киреева Е.А. Верхний палеозой Южного Сихотэ-Алиня. — В кн.: Стратиграфия Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 101—102.
- Киреева Е.А. О стратиграфии и геологии карбона Южного Сихотэ-Алиня. — В кн.: Тр. 8-го Междунар. конгр. стратигр. и геол. карбон. М.: Наука, 1979а, т. 2, с. 185—189.
- Киреева Е.А. Верхнепалеозойская свита Пантового ключа в Южном Сихотэ-Алине. — В кн.: Геология окраин континентов. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979б, с. 59—62.
- Королюк Е.В. К вопросу о состоянии изученности позднепалеозойских фораминифер Сибири и пограничных регионов: Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов". М.: Наука, 1979, с. 71—78.
- Котляр Г.В., Никитина А.П. Абадейский ярус Тихоокеанского кольца. — В кн.: Тез. докл. XIV Тихоокеан. науч. конгр. Хабаровск, 1979. М.: Наука, 1979, с. 35—36.
- Лебедева Н.С. Фораминиферы нижнего карбона Кузнецкого бассейна. — В кн.: Фораминиферы каменноугольных отложений Колво-Вишерского края и Кузнецкого бассейна. Микрофауна СССР, сб. VII. Л.: Гостоптехиздат, 1954, с. 237—295. (Тр. ВНИГРИ. Нов. сер.: Вып. 81).
- Лебедева Н.С. Фораминиферы. В кн.: Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Т. III. Верхний палеозой. Новосибирск: СНИИГГИМС, 1962, с. 100—115. (Тр. СНИИГГИМС; Вып. 21).
- Лев О.М. Новые данные о комплексах фораминифер из пермских отложений Оленекского поднятия. — Учен. зап. НИИГА, 1965, вып. 8, с. 14—23.
- Липина О.А. Фораминиферы турнейского яруса и предположительного девона Нордвика (п-ов Юрунг-Тумус). — В кн.: Сборник статей по нефтеносности Советской Арктики. Л.: НИИГА, 1951, с. 92—120. (Тр. НИИГА; Т. 19; Вып. 1).
- Липина О.А. Зональная стратиграфия и палеогеография турне по фораминиферам. — В кн.: Палеобиогеография, палеоэкология и систематика фораминифер. М.: Наука, 1973, с. 3—35. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 16.).
- Лихарев Б.К., Миклухо-Маклай А.Д. Стратиграфия пермской системы. — В кн.: Докл. сов. геол. Междунар. геол. конгр., 21 сессия. М.: Госгеолтехиздат, 1964, с. 12—24.
- Лихт Ф.Р., Мельников И.Г., Никитина А.П. О некоторых вопросах стратиграфии и особенностях осадконакопления отложений верхней перми в Южном Приморье. — Сов. геология, 1970, № 2, с. 100—103.

- Майборода А.Ф., Никитина А.П., Поляков Б.В., Романчук Т.В.* Основные итоги изучения каменноугольных отложений Дальнего Востока. — В кн.: Стратиграфия Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 77—78.
- Максимова С.В., Ростовцева Л.Ф.* К стратиграфии турнейского яруса Кузнецкого бассейна по фораминиферам. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1956, т. XXXI, № 5, с. 51—62.
- Масленников Д.Ф.* Новые данные по стратиграфии верхнепалеозойских отложений южной части Дальнего Востока. — В кн.: Материалы ВСЕГЕИ по геологии. Общ. сер., 1950, сб. 8, с. 79—84.
- Матухин Р.Г., Богош О.И., Юферев О.В.* Новые данные о верхнедевонских и нижнекаменноугольных отложениях Норильского района. — Геология и геофизика, 1966, № 12, с. 107—109.
- Матухин Р.Г., Богош О.И., Юферев О.В., Глушицкий О.Т.* Нижний карбон восточного побережья озера Пясины (северо-запад Сибирской платформы). — Геология и геофизика, 1969, № 11, с. 148—151.
- Миклухо-Маклай А.Д.* О находке каменноугольных отложений в Сихотэ-Алине. — Докл. АН СССР, 1947а, т. 53, № 8, с. 1749—1750.
- Миклухо-Маклай А.Д.* Значение ископаемых микроорганизмов в познании прошлого Земли. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1947б, № 7, с. 43—54.
- Миклухо-Маклай А.Д.* Пермские фораминиферы из бассейна р. Гижики. — В кн.: Материалы по геол. и полезн. ископ. Сев.-Вост. СССР. Магадан: Советская Колыма, 1948. Перв. сер., № 3, с. 159—166.
- Миклухо-Маклай А.Д.* Некоторые данные о каменноугольных отложениях Приморья. — Докл. АН СССР, 1952, т. 33, № 2, с. 273—275.
- Миклухо-Маклай А.Д.* Некоторые вопросы зоогеографического районирования морской перми СССР и корреляция верхнепалеозойских отложений Средней Азии, Кавказа, Закавказья и Уссурийского края. — Учен. зап. Ленингр. ун-та, 1955. Сер. геол., вып. 6, № 189, с. 3—20.
- Миклухо-Маклай А.Д.* Новое семейство фораминифер — *Tuberitinae*. — Вopr. микропалеонтол., 1958, вып. 2, с. 130—135.
- Миклухо-Маклай А.Д.* О значении фораминифер для стратиграфии карбона и перми северо-восточной Сибири. — В кн.: Тр. Межведомственного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем Северо-Востока СССР. Магадан: Кн. изд-во, 1959, с. 113—116.
- Миклухо-Маклай А.Д.* Пермские фораминиферы Омолонского массива. — В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан: Книжное изд-во, 1960а, № 14, с. 83—96.
- Миклухо-Маклай А.Д.* Новые раннекаменноугольные архидисциды. — В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1960б, ч. 1, с. 146—147.
- Миклухо-Маклай А.Д.* Новые раннекаменноугольные эндотриды. — В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1960в, ч. 1, с. 140—143.
- Миклухо-Маклай А.Д.* Корреляция верхнепалеозойских отложений Средней Азии, Кавказа и Дальнего Востока по данным изучения фораминифер. — В кн.: Доклады советских геологов. Междунар. геол. конгр., 21 сессия. М.: Госгеолтехиздат, 1960, с. 69—77.
- Миклухо-Маклай А.Д.* Комплексы фораминифер среднего палеозоя Северо-Восточной Сибири. — В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан: Кн. изд-во, 1961, № 15, с. 208—213.
- Миклухо-Маклай А.Д.* Верхний палеозой Средней Азии. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1963, 329 с.
- Миклухо-Маклай А.Д., Ершов Ю.П.* Об установлении верхнепермских морских отложений в Корякском хребте. — Науч. докл. Выш. шк., 1959, Сер. геогр. наук, № 2, с. 90—94.
- Миклухо-Маклай А.Д., Русаков И.М.* Комплексы фораминифер палеозоя Корякского хребта. — Докл. АН СССР, 1958, т. 18, № 6, с. 1173—1175.
- Миклухо-Маклай А.Д., Савченко А.И.* К стратиграфии каменноугольных и пермских отложений Хабаровского края. — Докл. АН СССР, 1962, т. 145, № 2, с. 390—393.
- Назаров Б.Б., Поляков Б.В., Руденко В.С.* Микропалеонтология и основные вопросы стратиграфии палеозоя Сихотэ-Алиня. — В кн.: Стратиграфия Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 81—83.
- Никитина А.П.* О выделении верхнего палеозоя в Южном Сихотэ-Алине. — Сов. геология, 1968а, № 2, с. 107—111.
- Никитина А.П.* Стратиграфия и фауны верхнепалеозойских карбонатных отложений горы Зарод (Приморский край). — В кн.: Осадочные и вулканогенно-осадочные формации Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1968б, с. 53—56.
- Никитина А.П.* Род *Hemigordiopsis* (Foraminifera) в верхней перми Приморья. — Палеонтол. журн., 1969а, № 3, с. 63—69.
- Никитина А.П.* Первые представители *Obsoletes*, *Protriticites* и *Fusulina* из верхнего карбона Приморского края. — Палеонтол. журн., 1969б, № 4, с. 3—11.
- Никитина А.П.* К вопросу о положении Приморья в общей схеме палеобиогеографического районирования в карбоне и перми. — Информ. сб. Приморск. геол. упр., № 7. Владивосток: ПТГУ, 1971а, с. 54—57.
- Никитина А.П.* Позднепалеозойские фузулины Кавалеровского и Ольгинского районов Приморья и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. Владивосток: ДВГУ, 1971б, с. 1—22.
- Никитина А.П.* Биостратиграфия верхнего палеозоя Приморья по фузулинидам. — В кн.: Вопросы биостратиграфии Советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974а, с. 5—18.
- Никитина А.П.* К вопросу экологии фузулиновой фауны Приморья. — В кн.: Вопросы биостратиграфии Советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974б, с. 75—80.
- Никитина А.П.* Биогеографическое районирование Приморья в каменноугольном и пермском периодах по фузулинидам. — В кн.: Очерки геологии и палеонтологии Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 5—14.
- Никитина А.П.* Биостратиграфия верхнего палеозоя Приморья: Тез. докл. совещ. Стратиграфия палеозоя юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977а, с. 30—32.
- Никитина А.П.* К вопросу о зоогеографическом районировании морей Тихоокеанского пояса в карбоне и перми по фузулинидам. — В кн.: Эволюция органического мира Тихоокеанского пояса. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977б, с. 40—49.

- Никитина А.П.* О трехчленном делении пермской системы. — В кн.: Стратиграфия Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 96—97.
- Никитина А.П., Киселева А.В., Бураго В.И.* Схема биостратиграфического расчленения барабашской свиты верхней перми Юго-Западного Приморья. — Докл. АН СССР, 1970, т. 191, с. 187—189.
- Никитина А.П., Романчук Т.В.* Итоги изучения пермских отложений Дальнего Востока. — В кн.: Стратиграфия Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 86—87.
- Никитина А.П., Соснина М.И.* Биостратиграфическое расчленение каменноугольных отложений Приморья на основании изучения фораминифер. — Сов. геология, 1977, № 10, с. 76—91.
- Никитина А.П., Соснина М.И.* Биостратиграфия карбона Приморского края. — В кн.: Тр. 8-го Междунар. конгр. по стратигр. и геол. карбона. М.: Наука, 1979, т. 2, с. 211—215.
- Никольская А.В.* Новые находки фораминифер в верхнепалеозойских отложениях Кур-Урмейского междуречья. — В кн.: Геоморфология, палеогеография, геология, полезные ископаемые Приамурья, 1964, с. 100—103.
- Органова Н.М.* Основные черты стратиграфии и палеогеографии верхнепалеозойских отложений Лаолин-Гродековской складчатой области. — Геология и геофизика, 1961, № 2, с. 28—38.
- Органова Н.М.* Стратиграфия пермских отложений области сочленения Сино-Корейской платформы и Сихотэ-Алиня и их корреляция с пермью юго-восточной Азии. — Геология и геофизика, 1964, № 3, с. 58—68.
- Основы палеонтологии. Справочник для геологов и палеонтологов СССР. Общая часть. Простейшие.* /Под ред. Д.М. Раузер-Черноусовой, А.В. Фурсенко. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 109—346.
- Пепеляев Б.В., Юферев О.В., Богуш О.И.* Биостратиграфия каменноугольных отложений юго-западной части Колымского массива. Новосибирск: Наука, 1970, с. 24—60.
- Попов Ю.Н., Соломина Р.В., Сосипатрова Г.П.* Новые данные о каменноугольных отложениях низовьев р. Лены. — В кн.: Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии. Л.: НИИГА, 1964, вып. 6, с. 5—11.
- Путеводитель научной экскурсии по туру IX (Биостратиграфия и фауна пограничных отложений девона и карбона). Приложение № 1, XIV Тихоокеанский научный конгресс. Магадан: Кн. изд-во, 1979. 69 с.*
- Путеводитель экскурсии по Кузнецкому бассейну: 8-й Междунар. конгр. по стратигр. и геол. карбона. М.: Наука, 1975. 172 с.*
- Раузер-Черноусова Д.М.* Визейские и турнейские фораминиферы из глубокой скважины Нордвика. — Недра Арктики, 1946, № 1, с. 203—208.
- Рейтлингер Е.А.* Палеозоогеография визейских и ранненамюрских бассейнов по фораминиферам. — В кн.: Палеобиогеография и палеоэкология фораминифер. М.: Недра, 1975, с. 3—20. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 18)
- Рейтлингер Е.А., Платонов В.А., Меннер В.Вл.* Микропалеонтологические комплексы девона и нижнего карбона Сибирской платформы. — Докл. АН СССР, 1973, т. 210, № 5, с. 1167—1170.
- Рогозов Ю.Г., Васильева Н.М., Соловьева М.Ф.* Каменноугольные отложения севера Центральной Чукотки. — Учен. зап. НИИГА, 1970, вып. 30, с. 26—33.
- Рогозов Ю.Г., Васильева Н.М., Соловьева М.Ф.* Московский ярус севера Центральной Чукотки. — Докл. АН СССР, 1971, т. 147, № 2, с. 422—423.
- Розовская С.Е.* Состав, система и филогения отряда фузулинида. М.: Наука, 1975, с. 1—267.
- Романчук Т.В., Майборода А.Ф.* Некоторые новые данные об отложениях пермской системы Хабаровского края и Амурской области. — В кн.: Стратиграфия Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 88—89.
- Симаков К.В., Юферев О.В., Богуш О.И.* Биостратиграфия каменноугольных отложений Омолонского массива. — В кн.: Карбон Омолонского и юго-западной части Колымского массива. Новосибирск: Наука, 1970, с. 10—23.
- Соловьева М.Ф.* Новые данные о фораминиферах рода *Eoendothyranopsis* из нижнего карбона Восточного Таймыра. — Учен. зап. НИИГА, 1967, вып. 16, с. 24—37.
- Соловьева М.Ф.* Некоторые представители эндоптираций из нижнего карбона Восточного Таймыра. — Учен. зап. НИИГА, 1970, вып. 30, с. 56—73.
- Соловьева М.Ф.* Фораминиферы опорного разреза нижнего карбона Восточного Таймыра. — В кн.: Опорный разрез нижнего карбона Восточного Таймыра. Л.: НИИГА, 1972, с. 16—37.
- Соловьева М.Ф.* Биостратиграфическое расчленение по фораминиферам ниже- и среднекаменноугольных отложений о. Котельного, о. Врангеля и Чукотки. — В кн.: Верхний палеозой Северо-Востока СССР. Л.: НИИГА, 1975, с. 43—53.
- Соловьева М.Ф.* Биостратиграфия пограничных слоев ниже- и среднекаменноугольных отложений Советской Арктики по фораминиферам: Автореф. канд. дис. Л.: Изд. НПО Севморгео, 1977.
- Соловьева М.Ф.* Родовой состав ниже- и верхнесерпуховских фораминифер в Арктике: Тез. докл. XIV Тихоокеан. науч. конгр., Хабаровск. Владивосток: Изд. ДВНЦ АН СССР, 1979. 11 с.
- Соловьева М.Ф., Соболевская Р.Ф., Красиков Э.М.* Новые данные о нижнекаменноугольных отложениях реки Ленивой (Центральный Таймыр). — В кн.: Докембрий и кембрий полуострова Таймыр. Л.: Изд. НПО Севморгео, 1978, с. 33—37.
- Соломина Р.В., Герке А.А.* Новые данные о верхнем карбоне Северного Хараулаха (Приморский край). — Геология и геофизика, 1977, № 10, с. 15—19.
- Соломина Р.В., Сосипатрова Г.П., Попов Ю.Н., Шведов Н.А.* Биостратиграфия каменноугольных и пермских отложений Верхоянья. — В кн.: Стратиграфия каменноугольных и пермских отложений Северного Верхоянья. Л.: НИИГА, 1970, с. 41—55. (Тр. НИИГА; Т. 154).
- Сосипатрова Г.П.* Фораминиферы из верхнепалеозойских отложений Таймыра. — В кн.: Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии. Л.: НИИГА, 1962, вып. 30, с. 35—72.
- Сосипатрова Г.П.* Распределение фораминифер в верхнепалеозойских отложениях Таймыра. — В кн.: Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии. Л.: НИИГА, 1963, вып. 31, с. 52—71.
- Сосипатрова Г.П.* Фораминиферы тиксинской свиты Северного Хараулаха. — Учен. зап. НИИГА, 1966, вып. 11, с. 5—32.
- Сосипатрова Г.П.* Фораминиферы. В кн.: Стратиграфия каменноугольных и пермских отложений Северного Верхоянья. Ч. II.

- Описания фауны и флоры. Фораминиферы. Л.: НИИГА, 1970, с. 56—70. (Тр. НИИГА; Т. 154).
- Соснина М.И.** Стратиграфия и фауна пермских отложений Южного Приморья. — В кн.: Сборник научно-технической информации. Л.: ВСЕГЕИ, 1955, № 1, с. 31—32.
- Соснина М.И.** Род *Monodioxodina* Sosnina, gen. nov. — В кн.: Новые семейства и роды. Л.: Госгеолгиздат, 1956а, с. 24—26. (Материалы по палеонтол.; Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер.; Вып. 12)
- Соснина М.И.** Род *Ussuriella* Sosnina, gen. nov. — В кн.: Новые семейства и роды. Л.: Госгеолгиздат, 1956б, с. 21—22. (Материалы по палеонтол.; Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер.; Вып. 12).
- Соснина М.И.** К методике исследования лагенид. — В кн.: Докл. сов. геол. Междунар. геол. конгр., 21 сессия. М.: Госгеолгиздат, 1960а, с. 32—47.
- Соснина М.И.** Микрофаунистические зоны карбона и перми Сихотэ-Алиня. В кн.: Докл. сов. геол. Междунар. геол. конгр., 21 сессия. М.: Госгеолгиздат, 1960б, с. 65—68.
- Соснина М.И.** Известняки чандалазской свиты верхней перми горы Сенькина Шапка. — В кн.: Информационный сборник ВСЕГЕИ. Л.: Госгеолгиздат, 1960в, № 25, с. 51—57.
- Соснина М.И.** Некоторые пермские фузулиниды и лагениды Сихотэ-Алиня. — В кн.: Биостратиграфический сборник. Л.: Недра, 1965, вып. 1, с. 142—169. (Тр. ВСЕГЕИ; Т. 115).
- Соснина М.И.** Новые виды лагенид Южного Приморья, изученных с применением лаковых пленок. — В кн.: Биостратиграфический сборник. Л.: Недра, 1967, с. 69—70. (Тр. ВСЕГЕИ; Т. 129).
- Соснина М.И.** Новые позднепермские фузулиниды Сихотэ-Алиня. — В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Вып. 2, ч. 1. М.: Недра, 1968а, с. 99—128.
- Соснина М.И.** Новые позднепермские нодозарииды. — В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Вып. 2, ч. 1. М.: Недра, 1968б, с. 146—150.
- Соснина М.И.** Новое название *Eomarginulinella* для рода *Margulinella* Sosnina, 1967. — Палеонтол. журн., 1969, № 4, с. 101.
- Соснина М.И.** Новые позднепермские пахифлои Южного Приморья. — В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Наука, 1977а, вып. 4, с. 7—13.
- Соснина М.И.** Нодозарииды поздней перми Южного Приморья. — В кн.: Ежегодник Всесоюзного палеонтологического общества. Л.: Недра, 1977б, т. 20, с. 10—31.
- Соснина М.И.** О фораминиферах Чандалазского горизонта поздней перми Южного Приморья. — В кн.: Верхний палеозой Северо-Восточной Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 24—43.
- Соснина М.И., Жамойда А.И., Соколов Р.И.** О палеозойских отложениях массива горы Зарод (Приморский край) — В кн.: Палеонтология и стратиграфия. М.: Госгеолгиздат, 1964, с. 153—159. (Тр. ВСЕГЕИ; т. 93).
- Соснина М.И., Никитина А.П.** Каменноугольные фораминиферы Приморья. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология карбона. Л.: Недра, 1976, с. 16—69. (Тр. ВСЕГЕИ; Т. 247).
- Соснина М.И., Никитина А.П.** Биостратиграфическое расчленение каменноугольных отложений Приморья на основании изучения фораминифер. — Сов. геология, 1977а, № 10, с. 76—91.
- Соснина М.И., Никитина А.П.** Мелкие фораминиферы верхней перми Южного Приморья. — В кн.: Ископаемая флора и фауна Дальнего Востока и вопросы стратиграфии фанерозоя. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977б, с. 27—52.
- Терехова Г.П., Эпштейн О.Г.** Новые данные по стратиграфии и литологии кремнисто-вулканогенного палеозоя восточной части Корякского нагорья. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1979, № 3, с. 132—135.
- Терехова Г.П., Эпштейн О.Г., Соловьева М.Н.** Палеозойские отложения левобережья р. Хатырки (Корякское нагорье). Бюл. МОИП. Отд. геол., 1979, т. 54, № 5, с. 81—87.
- Туманская О.Г.** О верхнепермских фузулинидах Южно-Уссурийского края. Л.: Госгеолгиздат, 1953, 53 с.
- Устрицкий В.И., Черняк Г.Е.** Биостратиграфия и брахиоподы верхнего палеозоя Таймыра. — Тр. НИИГА, 1963, т. 134, 185 с.
- Устрицкий В.И., Черняк Г.Е., Сосипатрова Г.П.** Верхняя пермь Северо-Востока СССР. — В кн.: Материалы по стратиграфии казанского яруса на территории СССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1977, с. 234—249.
- Чедия И.О.** Новые данные о позднепермских неошвагеринидах Южного Приморья. — В кн.: Стратиграфия Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 91.
- Черняк Г.Е.** Проект унифицированной схемы стратиграфии верхнего палеозоя Северо-Востока СССР. — В кн.: Верхний палеозой Северо-Востока СССР. Л.: НИИГА, 1975, с. 5—25.
- Черняк Г.Е., Соловьева М.Ф., Rogozov Ю.Г., Дедок Т.А.** Биостратиграфия опорного разреза карбона Восточного Таймыра. — В кн.: Опорный разрез нижнекаменноугольных отложений Восточного Таймыра. Л.: НИИГА, 1972, с. 11—15.
- Черняк Г.Е., Устрицкий В.И., Котляр Г.В., Муромцева В.А., Сосипатрова Г.П., Соловьева М.Ф.** Карбон Боральной палеозоогеографической области. — В кн.: Тр. 8-го Междунар. конгр. стратигр. и геол. карбона, 1975. М.: Наука, 1979, т. 2, с. 249—257.
- Шведов Н.А., Устрицкий В.И., Черняк Г.Е., Герке А.А., Сосипатрова Г.П.** Новая стратиграфическая схема верхнепалеозойских отложений Таймыра. — В кн.: Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии. Л.: НИИГА, 1961, вып. 24, с. 12—15.
- Шнип О.А., Гибшман Н.Б.** Новые данные о возрасте доюрских образований южной части Западно-Сибирской плиты. Докл. АН СССР, 1978, т. 238, № 1, с. 199—202.
- Юферев О.В.** Квазиэндоциты группы *Quasiendothyra communis*. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология палеозоя азиатской части СССР. М.: Наука, 1965а, с. 50—63.
- Юферев О.В.** Комплексы фораминифер карбона хребта Сеттэ-Дабан. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология азиатской части СССР. М.: Наука, 1965б, с. 43—49.
- Юферев О.В.** Фораминиферы и палеобиогеография карбона и перми: Тез. докл. на 5-м микропалеонтол. совещ. М.: Геол. ин-т АН СССР (ротапонт), 1966, с. 45—46.
- Юферев О.В.** Важнейшие задачи палеобиогеографии и значение фораминифер для их решения в карбоне и перми. — В кн.: Новые данные по биостратиграфии девона и верхнего палеозоя Сибири. М.: Наука, 1967, с. 61—76.
- Юферев О.В.** Зональная схема стратиграфии среднего-верхнего карбона Северо-Востока СССР и общепринятые ярусы каменноугольной системы. — Докл. АН СССР, 1968, т. 183, № 4, с. 918—921.

- Юферева О.В.* О важнейших подразделениях каменноугольной системы. — Геология и геофизика, 1969а, № 12, с. 70–77.
- Юферева О.В.* Палеобиогеографические пояса и подразделения ярусной шкалы. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1969б, № 5, с. 77–84.
- Юферева О.В.* Принципы палеобиогеографического районирования и подразделения стратиграфической шкалы. — Геология и геофизика, 1969в, № 9, с. 19–28.
- Юферева О.В.* Карбон Северо-Востока СССР: Автореф. докт. дис. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1969 г., с. 1–51.
- Юферева О.В.* Общие выводы. — В кн.: Карбон Омогонского и юго-западной части Колымского массива. Новосибирск: Наука, 1970, с. 66–67. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 60)
- Юферева О.В.* Карбон Сибирского биогеографического пояса. — Тр. ИГиГ СО АН СССР, 1973, вып. 162. 278 с.
- Юферева О.В.* Некоторые проблемы стратиграфии отложений геократических эпох. — Геология и геофизика, 1974а, № 8, с. 3–10.
- Юферева О.В.* Некоторые проблемы стратиграфии каменноугольной системы. — В кн.: Основные проблемы биостратиграфии и палеогеографии Северо-Востока СССР. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1974б, с. 117–124. (Тр. Сев.-Вост. комплекс. ин-та ДВНЦ АН СССР; Вып. 62).
- Юферева О.В.* Сопоставление верхнекаменноугольных отложений Экваториального и Северного высокоширотного (Сибирского) биогеографического поясов. — В кн.: Прибалхашье — переходная зона биостратиграфических поясов. Новосибирск: Наука, 1976а, с. 42–48. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 285).
- Юферева О.В.* О поясных подразделениях в биостратиграфии. — В кн.: Палеонтология. Морская геология. М.: Наука, 1976б, с. 24–31.
- Юферева О.В.* Палеобиогеографическое районирование и биостратиграфия. — В кн.: Палеобиогеографическое районирование и биостратиграфия. Новосибирск: Наука, 1977, с. 5–7. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 347).
- Юферева О.В.* Проект зональной и ярусной шкал каменноугольной системы. — В кн.: Биостратиграфия и палеобиогеография девона и карбона азиатской части СССР. Новосибирск: Наука, 1978а, с. 146–157. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 386).
- Юферева О.В.* О нижнем намюре и границе между отделами карбона. — В кн.: Тр. Междувед. стратигр. ком. СССР. Л.: Недра, 1978б, т. 6, с. 217.
- Юферева О.В.* К вопросу о биостратиграфии каменноугольных отложений Средней Сибири. — В кн.: Новое в стратиграфии и палеонтологии среднего и верхнего палеозоя Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 1978а, с. 60–65.
- Юферева О.В.* Об основных подразделениях каменноугольной системы. — В кн.: Тр. 8-го Междунар. конгр. по стратигр. и геол. карбона. Москва, 1975, т. 2, М.: Наука, 1979а, с. 278–282.
- Юферева О.В.* Расчленение по фораминиферам пограничных отложений между девоном и карбоном в бассейне руч. Перевального (Омогонский массив). — В кн.: Путеводитель научной экспедиции по туру IX (Биостратиграфия и фауна пограничных отложений девона и карбона). XIV Тихоокеанский науч. конгр. Хабаровск, 1979. Магадан: Кн. изд-во. 1979б, с. 5–11.
- Юферева О.В., Богуш О.И.* Основные закономерности распространения фораминифер в Евразии в нижнекаменноугольную эпоху (фаменский–башкирский века). — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1965, № 1, с. 98–109.

### State of knowledge of Carboniferous and Permian foraminifers of Siberia and Far East

*E. V. Korolyuk*

The analysis of knowledge of Carboniferous and Permian foraminifers of Siberia and Far East showed that the specific composition of Nodosariida and Endothyrida has been most thoroughly studied, whereas representatives of Fusulinida (mostly in the Far East) and Archaeodiscida not evenly enough. Representatives of some orders have been poorly studied. Relative to their regional distribution, the first and the second places by number of publications and importance of papers on systematics and research methods belong to the Far East and Arctic, the third place to the North-East of the USSR.

УДК 563.125.1

С.П. ЯКОВЛЕВА

*Всесоюзный нефтяной научно-исследовательский  
геологоразведочный институт*О СТАТУСЕ ПОДСЕМЕЙСТВА *Harporhagmiinae* CUSHMAN, 1927

Подсемейство *Harporhagmiinae* было выделено Д. Кешмэном (Cushman, 1927) в 1927 г. в объеме шести родов и отнесено к семейству *Lituolidae*. В дальнейшем в течение 25 лет диагноз и положение этого подсемейства в системе оставались неизменными и увеличивалось только число таксонов.

Начиная с 1952 г. появляются существенные изменения в классификации литуолид. Ж. Сигаль (Sigal, 1956) подсемейство *Harporhagmiinae* возвел в ранг семейства. В. Майнк (Maunc, 1952), считая род *Harporhagmium* (типовой род подсемейства *Harporhagmiinae*) синонимом рода *Lituola*, не принял подсемейство *Harporhagmiinae*. Не приняла его и Н.А. Волошинова (Основы палеонтологии, 1959), а также А. Лёблик и Э. Тэппен (Loeblich, Tarpan, 1964, 1974), хотя род *Harporhagmium* эти исследователи считали валидным.

Л.С. Алексейчик-Мицкевич (1973), вслед за Сигалем, повышает ранг подсемейства до семейства. В.М. Подобина (1978) возводит *Harporhagmiinae* в ранг надсемейства.

Кешмэн, выделяя подсемейство *Harporhagmiinae*, отнес к нему формы, обладающие свернутой и развернутой агглютинированной раковиной с простой стенкой. Алексейчик-Мицкевич (1973) и Подобина (1978) уменьшили объем подсемейства, объединив в него только роды, представители которых имеют выпрямленную раковину и простую стенку, а формы без выпрямленной части с простой стенкой отнесли к *Harporhagmoidinae*.

Для подсемейства *Harporhagmiinae* типовым родом является *Harporhagmium*. Статус рода *Harporhagmium*, его диагноз и объем неоднократно обсуждались в многочисленных публикациях (Bartenstein, 1952; Hofker, 1957; Lindenberg, 1967; Подобина, 1978; Яковлева, 1979).

Род *Harporhagmium* был выделен А. Рейсом (Reuss, 1860) без указания типового вида. К этому роду он отнес *Spirolina aequalis* Roemer и *S. irregularis* Roemer (литуолидная раковина с множественными устьями). В 1910 г. Кешмэн установил типовой вид рода *Harporhagmium* — *Spirolina aequalis* Roemer, что и явилось причиной многих разногласий (Cushman, 1910). В настоящее время коллекция Ф. Рёмера (Roemer) утрачена и Г. Бартенштейн (Bartenstein, 1952) выделил и описал неотип *Harporhagmium aequale* (Roemer). Таким образом, теперь мы в своих суждениях о роде *Harporhagmium* должны ссылаться на экземпляры, описанные Бартенштейном. В результате анализа топотипического материала, проведенного Бартенштейном (Bartenstein, 1952), а позднее Х. Линденбергом (Lindenberg, 1967), было обнаружено, что раковина *Harporhagmium aequale* (Roemer) имеет начальную стрептоспиральносвернутую часть, позднюю — выпрямленную, простое устье и альвеолярную стенку. Кстати сказать, и Рейс и Кешмэн, изображая *Spirolina aequalis* Roemer, всегда изображали альвеолярную стенку.

Остановимся подробнее на структуре стенки представителей рода *Harporhagmium*. Бартенштейн (Bartenstein, 1952), описывая структуру стенки *Harporhagmium*, назвал ее "псевдолабиринтовой" в противоположность настоящей лабиринтовой. В работах Г. Хагна и И. Циглера (Hagn, Ziegler, 1957; Ziegler, 1959) сделана попытка доказать, что "псевдолабиринтовая" внутренняя структура в понимании Бартенштейна (Bartenstein, 1952) является лишь результатом изменений, вызванных пиритизацией цемента. Это представление получило общее признание, чем и объясняет-

ся, что в более поздних работах (Loeblich, Tappan, 1964, 1974; Подобина, 1978) подобная внутренняя структура как таксономический признак была обесценена или вообще не принималась во внимание. И. Хофкер (Hofker, 1957) описал структуру стенки *Narphragmium*, *Triplasia* и *Flabelamina* как примитивную разновидность настоящей лабиринтовой структуры. Он отказался от выделения лабиринтовой и псевдолабиринтовой структур. Линденберг (Lindenberg, 1967) употребляет термин "лабиринтовая" стенка в понимании Майнка (Maync, 1952, 1959) "Лабиринтовая внутренняя структура — раковина имеет губкообразную структуру стенки (переплетенный зубчатый рисунок каналов)" (Maync, 1952, с. 48).

Характер и интенсивность "лабиринтовых" структур может резко меняться в зависимости от родовой и видовой принадлежности экземпляров, у которых обнаруживается такая структура. Кстати сказать, Линденберг в использовании терминологии не всегда последователен и часто "лабиринтовую" структуру стенки представителей рода *Narphragmium* называет альвеолярной.

Порой невозможно провести границу между альвеолярной и простой структурами. Многочисленные наблюдения юрских представителей рода *Narphragmium* с территории Русской платформы показали, что у них от ровной стенки отходят маленькие альвеолы в виде перпендикулярных по отношению к стенке каналов; альвеолы в поперечном сечении большей частью округлые, неравномерно распределены по стенке раковины и могут дихотомировать. На этом основании мы в своих определениях структуры стенки представителей рода *Narphragmium* пользуемся термином — альвеолярная. Следует также добавить, что такой тип стенки наблюдался как у раковин с карбонатной стенкой (цемент и агглютинант карбонатный), так и у раковин с кремнистой стенкой (цемент и агглютинант кремнистый). Линденберг (Lindenberg, 1967) отмечал, что раковины *Narphragmium* с кремнистой и известковой стенкой могут быть в одной популяции. С территории Русской платформы представители рода *Narphragmium* известны из оксфордских [*N. elenae* (Dain)], кимериджских [*N. monstratus* (Dain), *N. subaequalis* (Mjatl.), *N. petroplicatum* Jakovl.], волжских [*N. disseptum* (E. Вукова)] и валанжинских отложений [*N. aequale* (Roemer)]. Раковины их хорошей сохранности (часто полье), стенка раковины кремнистая или карбонатная, очень четко альвеолярная; когда раковины заполнены пиритом, кроме альвеолярности, хорошо выражена пористость стенки.

Таким образом, к роду *Narphragmium* следует относить формы, у которых раковины стрептоспирально-свернутые на ранней стадии и выпрямленные в позднем отделе, с простым устьем и альвеолярной стенкой. Экземпляры, характеризующиеся подобным строением раковины, но с простой стенкой, относимые ранее к роду *Narphragmium*, следует помещать в род *Vulbobaculites* Maync, 1952 (Яковлева, 1979).

На основании изложенного выше видно, что представители рода *Narphragmium* имеют альвеолярное строение стенки и не могут быть помещены в одну группу (семейство или подсемейство) с формами, характеризующимися простым строением стенки (например, род *Ammobaculites*). В таком случае подсемейство *Narphragmiinae* не может относиться к семейству *Lituolidae*, поскольку его представители имеют простую агглютинированную (не микрогранулярную) стенку. Утверждение, что *Lituola nautiloidea* Lamarck (тип рода *Lituola*) обладает микрогранулярной стенкой (Алексейчик-Мицкевич, 1973; Подобина, 1978) имеет, на наш взгляд, недостаточное обоснование.

Ф. Беннер (1966) литуолидные фораминиферы со сложной стенкой относил к семейству *Spirocyclinidae* Munier-Chalmas, 1887, подразделяющееся на пять подсемейств: *Choffatellinae* Maync, 1958, *Hemicyclammininae* Banner, 1966; *Loftusiinae* Brady, 1884, *Cyclammininae* Marie, 1941 и *Spirocyclininae* Munier-Chalmas, 1887. А. Лёблик и Э. Тэппен (Loeblich, Tappan, 1974) в надсемейство *Lituolacea* включили 14 семейств, в том числе *Lituolidae* de Blainville, 1825, *Berkerinidae* Smout, 1956, *Loftusiidae* Brady, 1884 (= *Spirocyclinidae* Munier-Chalmas, 1887). К семейству *Loftusiidae* эти исследователи отнесли те же подсемейства, что и Беннер, и еще подсемейство *Mesendothyriinae* Voloshinova, 1958.

Род *Narphragmium* по структуре стенки раковины его представителей и строению устья близок к представителям родов подсемейства *Hemicyclammininae*, но хаплофрагмиумы отличаются стрептоспиральным навиванием. Отнесению *Narphragmium* к подсемейству *Hemicyclammininae* противоречит приоритет *Narphragmiinae* Cushman, 1927: в таком случае *Hemicyclammininae* попадает в синонимику *Narphragmiinae*. Предложенная Беннером (1966) схема филогенетических связей родов подсемейства *Hemicyclammininae* выявляет несомненную их связь с более примитивной группой, по всей вероятности, юрско-меловых *Narphragmiinae*.

Таким образом, мы признаем самостоятельность подсемейства *Haplophragmiinae* и относим его к семейству *Loftusiidae*. К подсемейству *Haplophragmiinae* мы относим фораминиферы, имеющие начальную часть стрептоспиральную, позднюю — развернутую, простое устье и альвеолярную стенку. В состав подсемейства включены роды: *Haplophragmium* Reuss, 1860 (синоним *Orbignynoides* Dain, 1971) и *Triplasia* Reuss, 1854 (синонимы *Flabellamina* Cushman, 1928 и *Flabellaminopsis* Malecki, 1954).

В заключение следует сказать, что при выделении любого таксона, особенно таксонов высокого ранга, необходимо прежде всего очень тщательное изучение типовых родов и видов, иначе неизбежны многочисленные ошибки.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексейчик-Мицкевич Л. С. К классификации фораминифер семейства *Haplophragmiidae*. — В кн.: Исследования в области систематики фораминифер. Л.: ВНИГРИ, 1973, с. 12—44. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 343).
- Беннер Ф. Ф. Г. Морфология, классификация и стратиграфическое значение спироциклинид. — В кн.: Фораминиферы как основа детальной стратиграфии. М.: Наука, 1966, с. 201—219. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 10).
- Основы палеонтологии. Общая часть. Простейшие. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 184—189.
- Подобина В. М. Систематика и филогения гаплофрагмиидей. Изд-во Томского ун-та, 1978. 61 с.
- Сигаль Ф. Фораминиферы /Под ред. Н. Н. Субботиной. Л.: Гостоптехиздат, 1956. 222 с.
- Яковлева С. П. К систематике юрских литуолин. — Палеонтол. журн., 1979, № 1, с. 12—21.
- Bartstein H. Taxonomische Bemerkungen zu den *Ammobaculites*, *Haplophragmium*, *Lituola* und verwandten Gattungen (For.). — Senckenbergiana, 1952, Bd. 33, S. 313—342.
- Cushman J. A monograph of the Foraminifera of the North Pacific Ocean. Pt I. Astorhizidae and Lituolidae. — Bull. U.S. Nat. Mus., 1910, N 71, pt I, 203 p.
- Cushman J. Some Foraminifera from the Cretaceous of Canada. — Proc. and Trans. Roy. Soc. Canada, 1927, vol. 21, sect. 4, p. 127—131.
- Hagn H., Ziegler J. Zur Entstehung "pseudolabyrinthischer" Strukturen bei sandschaligen Foraminiferen. — Paläontol. Z., 1957 Bd. 31, N 1/2, S. 66—77.
- Hofker J. Foraminiferen der Oberkreide von Nordwestdeutschland und Holland. — Geol. Jahrb., 1957, Beihefte 27, S. 1—464.
- Lindenberg H. Die Arten von *Haplophragmium* und *Triplasia*. — Abhandl. Senckenberg. naturforsch. Ges., 1967, Bd. 514, 74 S.
- Loeblich A., Tappan H. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt C, Protista 2. Sarcodina chiefly "Thecamoebians" and Foraminiferida, vol. 1. — Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 1964, C 510a p.
- Loeblich A., Tappan H. Recent advances in the classification of the Foraminifera. In: Foraminifera, vol. 1. Acad. Press, London, New York, San Francisco, 1974, p. 1—53.
- Maync W. Critical taxonomic study and nomenclatural revision of the Lituolidae, based upon the prototype of the family *Lituola nautiloidea* Lamarck, 1804. — Contribs Cushman Found. Foraminiferal Res., 1952, vol. 3, p. 2, p. 35—56.
- Maync W. Bemerkungen zur systematik der Lituolidae. — Paläontol. Z., 1959, Bd. 33, N 4, S. 199—210.
- Reuss A. Die Foraminiferen der westphällischen Kreideformation. — Sitzungsber. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl., 1960, Bd. 40, S. 147—238.
- Ziegler J. *Lituola grandis* (Reuss) aus dem Senon der Bayerischen Alpen. Ein Beitrag zur Systematik und Stammesgeschichte der Lituolidae (Foram.). — Palaeontographica A, Bd. 112, 1959, S. 59—132.

#### On the status of subfamily *Haplophragmiinae* Cushman, 1927

S. P. Yakovleva

As result of the revision of genus *Haplophragmium* Reuss, 1860, it is necessary to attribute foraminifers (streptospirally coiled at the early stage and rectilinear with a simple aperture and alveolar wall at the later one) to the subfamily *Haplophragmiinae* Cushman. Subfamily is considered in the volume of two genera: *Haplophragmium* Reuss and *Triplasia* Reuss and is included in the family *Loftusiidae* Brady, 1884 according to the classification suggested by Loeblich and Tappan (1974).

УДК 56 (116) : 563.125

А.А. ГРИГЯЛИС

*Литовский научно-исследовательский  
геологоразведочный институт***ОТРЯД ФОРАМИНИФЕР НА ПРИМЕРЕ NODOSARIIDA  
(опыт сравнительной морфологии)**

В статье обсуждается два вопроса: система высших таксонов фораминифер вообще (принципы выделения, оценка таксономических признаков) и отряда фораминифер как такового (критерии выделения, пределы морфогенетического разнообразия, границы отряда) на примере *Nodosariida*.

После выхода в свет "Основ палеонтологии" (1959) и "Treatise on Invertebrate Paleontology" (Loeblich, Tappan, 1964) в микропалеонтологии произошел резкий скачок в ультрамикроскопическом изучении строения и состава стенок и в исследовании сравнительной морфологии фораминифер. В связи с этим в последние годы вновь возрос интерес к системе фораминифер в целом, появились новые предложения по классификации их высших таксонов (Поярков, 1969, 1979; Волошинова и др., 1970; Маслакова, 1974; Друшиц, 1974; Саидова, 1975; Григялис, 1978; Loeblich, Tappan, 1974; Hohenegger, Piller, 1975, 1977; Hansen, 1979).

В настоящее время наиболее известны две системы высших таксонов фораминифер: советская и американская. Автор приводил их сравнительный анализ, рассмотрел основные принципы построения, дал критическую оценку принятых таксономических признаков (Григялис, 1978). Предпочтение отдается системе А.В. Фурсенко, окончательно разработанной им в 1958 г. (Фурсенко, 1958) и принятой коллективом авторов в "Основах палеонтологии" (1959). Важнейшие особенности этой системы можно сформулировать так: 1) в основу системы высших таксонов фораминифер (отрядов) принимается диада признаков — тип стенки и тип строения раковины, несущих основные защитную и опорную функции, 2) ранг подкласса определяют биологические особенности фораминифер (высокий уровень организации, сложный жизненный цикл, многообразие типов строения, широкая специализация) и их положение в иерархической системе Protozoa. Принятая иерархия подкласс — отряд — надсемейство — семейство позволяет выразить единство всей группы (подкласс) и вместе с тем разнообразие путей ее эволюционного развития (отряды). При этом отряд рассматривается как естественная группа семейственных таксонов, отражающая определенное специфическое направление их развития (таблица). При выделении надсемейств учитываются основные эволюционные признаки в отрядах, характеризующие более частные направления филогенетического развития. Высокий таксономический ранг систематических признаков должен соответствовать критерию биологического прогресса (Раузер-Черноусова, 1972).

Таковы краткие определения принципов построения системы высших таксонов.

При оценке важнейших таксономических признаков — типа стенки и типа строения — возникают некоторые вопросы, а именно: 1) значение типа строения и структуры стенки, 2) границы высших таксонов по данным морфогенеза.

В системе, предложенной Лёбликом и Тэппен (Loeblich, Tappan, 1964, 1974), фораминиферы рассматриваются в ранге отряда. Важнейший признак в классификации подотрядов один — состав и строение стенки. Такой подход как будто бы строго логичен, но авторы этой системы не учли относительного значения морфологического критерия в разных филумах (собственно состава и строения стенки). Это привело в ряде случаев к формальному подходу в обосновании таксонов и недоучету онтофилогенетических и геохронологических данных. На это указывали А.В. Фурсенко, Н.А. Волошинова и др. (1970). В системе Лёблика и Тэппен принятый ими единственный критерий состава стенки при выделении подотрядов (их

Тип стенки	Тип строения раковины				
	Неправильная	Одноосная прямая, изогнутая и спирально-плоскостная, также правильно-клубковидная	Трохиодная	Винтовая	
Псевдохитиновая	Allogromiida				
Известковая секрционная	Агглютинированная	Astrorhizida	Ammodiscida	Ammodiscida	
		Ammodiscida	Miliolida?	Textulariida	Textulariida
	Микрогранулярная	Astrorhizida	Endothyrida	Endothyrida?	Endothyrida?
		Endothyrida	Fusulinida		
	Фарфоровидная		Nodosariida?		
			Miliolida		
Стеклово-лучистая		Nodosariida	Nodosariida	Nodosariida	
Стекловатая		Nummulitida	Rotaliida Globigeri ida	Buliminida Heterohelicida	
Зернистая			Cassidulinida Rotaliida		

пять) явно ее схематизировал, сузил возможности детализации первоначальных этапов развития фораминифер. Это автор (Григалис, 1978) показал на конкретных примерах рассмотрения отрядов *Astrorhizida*, *Ammodiscida*, *Rotaliida* (sensu Фурсенко).

Таким образом, таксономическое значение типа строения и структуры стенки следует признать относительным в разных стволах развития фораминифер.

В связи с этим необходимо коснуться вопроса о выделении надотрядов. В системе А.В. Фурсенко надотряды не выделялись.

Впервые это предложила сделать Н.И. Маслакова (1974), что было принято В.В. Друщицем в учебнике палеонтологии беспозвоночных (1974). Жаль, что с того времени мы не обратили внимания на этот важный вопрос. В.В. Друщицем в качестве надотрядов были введены подотряды системы Лёблика и Тэппен, выделенные, как показано, исключительно по признаку состава и строения стенки. Соответственно этому были приняты пять надотрядов: *Allogromioidea*, *Textularioidea*, *Fusulinoidea*, *Miliolidea* и *Rotalioidea*.

Попытки возвести тип строения или состав стенки во главу угла системы фораминифер делались и раньше. Так, З. Райсс (Reiss, 1958) высокое таксономическое значение придавал слоистости стенки фораминифер. О.С. Вялов (1966) на основе химического состава стенок выделил *Tectinifera*, *Calcifera* и *Silicifera*. Хохенеггер и Пиллер (Hohenegger, Piller, 1977) возвели в ранг подотрядов (sensu Loeblich et Tappan) *Involutinina* и *Spirillinina*, первый на основании наличия зернистой арагонитовой стенки, второй — раковины с кальцитовой стенкой, построенной как монокристалл. Отряд *Spirillinida* выделила В.Н. Манцутова (1979).

Безусловно, в последние годы очень быстро накапливаются данные о строении и составе стенок различных групп фораминифер, причем число изученных родов со времени появления сводки Лёблика и Тэппен значительно возросло. Полученные новейшие результаты обстоятельно рассмотрены Д.М. Раузер-Черноусовой (1972), Х.И. Хансеном (Hansen, 1979). Автор пока придерживается мнения, что включать эти данные в таксономическую систему фораминифер на самом высоком иерархическом уровне преждевременно. Дело в том, что, во-первых, на первоначальных этапах развития фораминифер возможно независимое возникновение в разных стволах секрционной стенки, что, следовательно, снижает таксономический вес этого признака, и, во-вторых, пока неясен ранг и границы высших таксонов в случае, когда один тип строения раковины реализуется с двумя типами стенки (например, *Ammodiscida*, *Miliolida*?, *Spirillinacea*).

Второй вопрос — о границах высших таксонов.

Важнейшие события в эволюции типов формирования стенки и строения раковины расцениваются нами как ступени развития у фораминифер (Григялис, 1978). Это в определенной мере показывает особенности выделенных А.В. Фурсенко (1958, 1963) этапов развития подкласса, становление и нарастающее усложнение морфогенезов фораминифер как следствие развития их биологической структуры (Фурсенко, 1967). Казалось бы, этими критериями можно было бы обосновать границы высших таксонов. Однако более детальный анализ показывает широкое развитие у фораминифер явлений гетерохронного параллелизма и гомеоморфии в разных их стволах (например, спиральное строение раковин у *Ammodiscidae* и *Spirillinidae*, винтовые многорядные раковины у *Textulariida* и *Buliminida*, сложный внутренний скелет у *Fusulinida* и *Nummulitida*, лабиринтовая стенка у *Pseudocyclamina* и *Botellina*, циклические камеры у *Orbitolina*, *Peneroplis*, *Discocyclina*, шеврообразные камеры у *Pseudopalmula*, *Ichtyolaria*, *Citharinella* и т.п.) (Григялис, 1978). Следовательно, сходные морфогенетические преобразования в разных стволах фораминифер затушевывают границы высших таксонов, поэтому опираться на них можно лишь в пределах ограничения той же диадой основных признаков — типа стенки и типа строения раковины.

Анализ этих данных показывает следующее:

1) наиболее простой случай, когда один тип строения раковины реализуется с одним типом стенки, наблюдается у высокоспециализированных отрядов — *Fusulinida*, *Nummulitida*, *Globigerinida* и др.;

2) один тип строения реализуется с двумя типами стенки — *Ammodiscida*, *Miliolida*?, *Spirillinacea*;

3) один тип стенки реализуется с двумя-тремя типами строения раковины — *Ammodiscida*, *Endothyrida*, *Textulariida*, *Nodosariida*.

Последние два случая ставят вопросы о границах некоторых отрядов, которые пока являются открытыми. Их решение позволило бы создать более стройную, лучше обоснованную систему фораминифер. Это дело будущего.

Критерии выделения и границы отряда попытаемся рассмотреть на примере анализа *Nodosariida*.

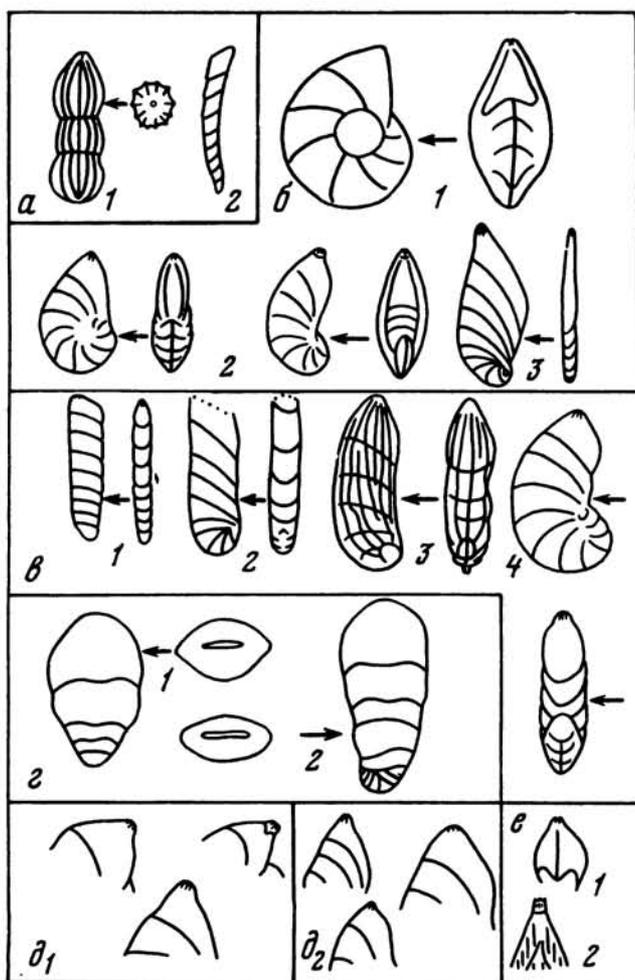
Отряд *Nodosariida* в целом представляет некое морфологическое единство при наличии стекловато-лучистой первично однослойной (или слоистой) стенки и терминального первично-лучистого устья. Указанный тип стенки возник в перми и развился из микрогранулярной стенки, что показано в работе Д.М. Раузер-Черноусовой (1972). Терминальное устье — единый для всех представителей отряда морфологический признак. Поэтому, рассматривая пермские, мезозойские и кайнозойские *Nodosariida*, мы можем довольно четко очертить его границы, установить целостность этого таксона.

Для выделения надсемейств и семейств автор основным признаком принимает тип строения раковины. По этому признаку мы выделяем два надсемейства: *Nodosariacea* — симметричные одноосные (трех — многолучевые и двухлучевые) и билатерально-симметричные (прямые, изогнутые и спиральные; как исключение — трохоидные) раковины; *Polymorphinacea* — несимметричные спирально-винтовые, в том числе и вторично прикрепленные раковины (Григялис, 1980).

Особенности типов строения, как показано на рисунке, обуславливают чрезвычайно разнообразные формы раковины у представителей отряда, особенно у нодозариацей. Немалое значение в этом имеет широко развитое у них явление циклового полиморфизма и гетероморфизм. Полиморфинации в этом отношении менее разнообразны, но у них имеются вторично прикрепленные формы. По морфогенезу и форме раковины *Nodosariacea* разделяются автором на четыре семейства: *Nodosariidae* Ehrenberg, 1838; *Lenticulinidae* Chapman, Parr et Collins, 1934; *Vaginulinidae* Reuss, 1860 и *Lingulinidae* Loeblich et Tappan, 1961. Подразделение *Polymorphinacea* на семейства пока затруднительно, и единого мнения нет. Лёблик и Тэппен (Loeblich, Tappan, 1964) выделяют семейства *Polymorphinidae* d'Orbigny, 1839 и *Glandulinidae* Reuss, 1860. Подразделение также оспаривает В.И. Кузина (1976), которая выделяет лишь одно семейство — *Polymorphinidae*, на наш взгляд, явно сборное.

В отряде *Nodosariida* один тип строения стенки реализуется с двумя типами строения раковины (одноосная прямая, изогнутая и спирально-плоскостная раковина; винтовая раковина). Один род — *Darbyella* обладает раковинной трохоидного строения, что рассматривается как исключение.

Если проанализировать дальше определения и объемы семейств и подсемейств, то увидим, что, например, у *Nodosariacea* выделяются отчетливые филумы, трактуемые нами в ранге подсемейств (Григялис, 1977). Сравнительный анализ их исторического развития позволяет выявить некоторые интересные закономерности. Преж-



**Типы строения раковины и устья у представителей Nodosariaceae (Григалис, 1977)**

а — однорядная одноосная раковина: с осью высшего порядка (1), род *Nodosaria*, билатерально-симметричная (2), род *Dentalina*; б — билатерально-симметричная мономорфная раковина: спирально-плоскостная плотно свернутая (1), род *Lenticulina*, разворачивающаяся (2), роды *Astaculus*, *Saracenaria*, развернутая (3), род *Planularia*; в — билатерально-симметричная раковина: прямая мономорфная (1), род *Vaginulina*, развернутая гетероморфная (2), род *Vaginulinopsis*, развернутая мономорфная (3), род *Marginulina*, разворачивающаяся гетероморфная (4), род *Marginulinopsis*; г — однорядная билатерально-симметричная раковина со щелевидным устьем: прямая мономорфная (1), род *Lingulina*, развернутая гетероморфная (2), род *Lingulinopsis*; д — устье краевое: в продолжении сериальной оси (1), род *Lenticulina*, вертикальное по отношению к основанию раковины (2), род *Astaculus*; е — устье конечное лучистое, роды *Tristix* (1), *Citharina* (2).

Фигуры г 1, 2 по Лёблику и Тэппен (Loeblich, Tappan, 1964)

де всего, развитие типов строения и морфогенез позволяют признать параллельное и независимое возникновение однорядных и спиральных форм от разных палеозойских предков, как предполагал А.В. Фурсенко (1959), и, следовательно, независимое возникновение лучистого устья в ряде параллельных стволов *Nodosariida* (в частности, для одноосных и спиральных форм). Эти предковые формы — представители семейств *Nodosinellidae* и *Nanicellidae* в "Основах палеонтологии" были включены в отряд *Lagenida* (= *Nodosariida*). Однако роды этих семейств *Nodosinella*, *Nanicella*, *Robuloides*, *Eocristellaria*, рассматриваемые как предковые, имели лишь тип строения, свойственный наиболее древним (пермским) родам нодозариаций — *Nodosaria*, *Dentalina*, *Lenticulina*, *Astaculus*, но еще обладали позднепалеозойским типом стенки и простым нелучистым устьевым отверстием. Поэтому, исходя из определения признаков отряда *Nodosariida*, автор эти семейства не включает в него, а относит к отряду *Endothyrida*, что принято и в сводке Лёблика и Тэппен (Loeblich, Tappan, 1964). В данном случае тип строения раковины как таксономический признак имеет меньший систематический вес.

Если кратко коснуться сравнительного морфологического анализа семейств, то оказывается, что у *Nodosariidae*, *Lenticulinidae* и *Vaginulinidae* (нами детально рассмотренных) главные типы строения раковины: однорядность, одноосность, билатеральная симметрия, наличие спиральной или изогнутой оси — сохраняются в процессе эволюционного развития почти неизменными. Развитие семейств же в целом происходит, по-видимому, путем адаптивной радиации и выражается, главным образом, у *Nodosariidae*, изменением поперечного сечения раковины от округлого до уплощенного или трехгранного с появлением шевроновидных камер, или появлением объемлющих камер, или различными морфологическими вариациями изменения формы камер и швов, что особенно проявилось в кайнозойское время; у *Lenticulinidae* — усложнением морфологии раковины или устья путем изменений чаще всего на конечных стадиях развития, появлением в поздней стадии онтогенеза шевронообразных камер или изменения формы поперечного сечения раковины; у *Vaginulinidae* — также возникновением в поздней стадии онтогенеза шевронообразных или виллообразных камер, или двух камер в ряду, или неправильного однорядного расположения камер и фистулозных устьевых образований.

Таким образом, границы отряда *Nodosariida* как высшего таксона фораминифер определяются его морфологическим, а также и генетическим единством, исходя из двух в этом случае важнейших таксономических признаков — типа стенки и типа устья. Тип строения раковины имеет ведущее значение для выделения надсемейств и семейства.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Волюшинова Н.А., Кузнецова В.Н., Леоненко Л.С.* Фораминиферы неогеновых отложений Сахалина. Л.: Недра, 1970. 303 с.
- Вялов О.С.* Замечания о фораминиферах с кремневой раковинкой. — В кн.: Палеонтологический сборник. Изд-во Львов. ун-та, 1966, № 3, вып. 1, с. 3—11.
- Григалис А.А.* Классификация и историческое развитие надсемейства *Nodosariacea* (Foraminifera). — Палеонтол. журн., 1977, № 1, с. 8—16.
- Григалис А.А.* О высших таксонах фораминифер. — Палеонтол. журн., 1978, № 1, с. 3—12.
- Григалис А.А.* Отряд фораминифер на примере *Nodosariida* (опыт сравнительной морфологии). — В кн.: Материалы VIII микропалеонтологического совещания "Систематика и морфология микроорганизмов". Баку: Элм, 1980, с. 39—40.
- Друщиц В.В.* Палеонтология беспозвоночных. Изд-во Моск. ун-та, 1974. 528 с.
- Кузина В.И.* Фораминиферы семейства *Polymorphinidae* СССР. Л.: Недра, 1976. 191 с.
- Манцурова В.Н.* Берриасские и валанжинские спираллиниды (фораминиферы) Крыма: Автореф. дис.... канд. геол.-минерал. наук. М.: МГУ, 1979. 24 с.
- Маслакова Н.И.* Состояние изученности систематики фораминифер. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., 1974, № 6, с. 145—146.
- Основы палеонтологии. Общая часть. Простейшие /Отв. ред. Д.М. Раузер-Черноусова, А.В. Фурсенко. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 482 с.
- Поярков Б.В.* Стратиграфия и фораминиферы девонских отложений Тянь-Шаня. Фрунзе: Илим, 1969. 183 с.
- Поярков Б.В.* Развитие и распространение девонских фораминифер. М.: Наука, 1979. 172 с.
- Раузер-Черноусова Д.М.* Основные моменты в историческом развитии строения стенки раковины фораминифер. — В кн.: Морфология, систематика и филогения фораминифер. М.: Наука, 1972, с. 3—18. (Вопросы микропалеонтол.; Вып. 15).
- Свидова Х.М.* Бентосные фораминиферы Тихого океана. Ч. 1—3. М.: Ин-т океанол. АН СССР, 1975. 875 с.
- Фурсенко А.В.* Основные этапы развития фауны фораминифер в геологическом прошлом. — Тр. /Ин-т геол. наук АН БССР, 1958, вып. 1, с. 10—29.
- Фурсенко А.В.* Общая характеристика простейших. Фораминиферы: Общая часть. — В кн.: Основы палеонтологии: Общая часть. Простейшие /Отв. ред. Д.М. Раузер-Черноусова, А.В. Фурсенко. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 111—168.
- Фурсенко А.В.* Основные вопросы микропалеонтологии фораминифер (в связи с задачами стратиграфии). Минск: Изд-во АН БССР, 1963. 37 с.
- Фурсенко А.В.* Морфогенез фораминифер и оценка их систематических признаков. — В кн.: Тез. докл. к XIII сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1967, с. 56—60.
- Hansen H.J.* Test structure and evolution in the Foraminifera. — *Lethaia*, 1979, vol. 12, p. 173—182.
- Hohenegger J., Piller W.* Wandstrukturen und Grossgliederung der Foraminiferen. — *Sitzungsber. oesterr. Akad. Wiss. Math. — naturwiss. Kl.*, 1975, Abt. I, Bd. 184, S. 67—96.
- Hohenegger J., Piller W.* Die Stellung der Involutinidae Bütschli und Spirillinidae Reuss im System der Foraminiferen. — *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*, 1977, H. 7, S. 407—418.
- Loeblich A.R., Jr., Tappan H.* Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. C. Protista 2, Sarcodina chiefly "Thecamoebians" and Foraminifera. *Geol. Soc. America, Univ. Kansas Press*, 1964. 900 p.
- Loeblich A.R., Tappan H.* Recent advances in the Foraminifera. — In: *Foraminifera*, vol. 1. Academic Press: London; New-York; San-Francisco, 1974, p. 1—53.
- Reiss Z.* Classification of lamellar Foraminifera. — *Micropaleontology*, 1958, vol. 4, N 1, p. 51—70.

**Order of foraminifers as exemplified by Nodosariida  
(Experience of comparative morphology)**

*A.A. Grigelis*

Two main problems are considered: system of higher taxa of foraminifers in general, and system of the Foraminifera order on the example of Nodosariida. Comparison of two systems of higher foraminiferal taxa (Soviet and American) is presented preference being given to the system suggested by A.V. Fursenko in "Osnovy paleontologii" The system of higher taxa should be based on two features: type of the wall and type of the test structure. The possibility of establishing foraminiferal superorders is discussed in this context. Two superfamilies are regarded within the Nodosariida order — Nodosariacea and Polymorphinacea, the latter being distinguished for the first time.

УДК 563.125.1

А.А. АЗБЕЛЬ, В.И. КУЗИНА

*Всесоюзный нефтяной научно-исследовательский  
геологоразведочный институт***О МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКАХ  
ВЫСОКОГО ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАНГА У НОДОЗАРИИД**

Первые представители нодозариид были описаны еще в конце XVIII столетия, а в 1862 г. в работах А. Рейса (Reuss, 1862), У. Карпентера, У. Паркера и Т. Джонса (Carpenter, Parker, Jones, 1862) были сформулированы те основные признаки, по которым "нодоразииды"<sup>1</sup> выделяются среди остальных фораминифер. Это известковая раковина, тонкопористая, без каких-либо дополнительных каналов и конечное, в основном, лучистое устье. Таким образом, уже в то время учитывался состав стенки раковин (признак, который зависит от свойств цитоплазмы животного), тонкая структура стенки, отражающая секреторную способность, и характер устья. Эти основополагающие признаки нодозариид были приняты абсолютным большинством более поздних исследователей, хотя представление о ранге выделяемого по этим признакам таксона, его объеме и подразделении на более мелкие систематические единицы менялось по мере накопления нового материала.

Насколько различны взгляды исследователей на объем и содержание таксонов, к которым относятся нодозарииды, видно из сравнения последних по времени фундаментальных сводок по классификации фораминифер.

В системе фораминифер, принятой в "Основах палеонтологии" (1959), А.В. Фурсенко выделил отряд Lagenida (= Nodosariida). В составе отряда А.В. Фурсенко, Е.В. Быкова и Л.Г. Даин установили четыре семейства: Lagenidae Shlutz, 1854, Polymorphinidae d'Orbigny, 1846, Enantiomorphinidae Marie, 1941 и Pseudotextulariidae E. Vykova, 1959. Эти авторы широко трактовали радиально-лучистый тип микроструктуры стенки, относя к нему как раковины с собственно стекловатой радиально-лучистой стенкой, свойственной мезозойским и кайнозойским нодозаридам, так и раковины со слоистой стенкой с внутренним зернистым и внешним радиально-лучистым слоем, характерным для некоторых палеозойских форм. Эти исследователи уделяли большое внимание не только морфологическим признакам, но и филогенетическому критерию. Они сильно расширили объем семейства Lagenidae, включив в его состав палеозойские нодозариевидные и лентикулиноподобные формы (подсемейство Colaniellinae и Nanicellinae), причем последние предполагались в качестве наиболее вероятных предков спирально-свернутых мезозойских и кайнозойских Lenticulininae. Одновременно считалось, что общим предком, дающим начало двум параллельным стволам (спирально свернутых и одноосных лагенид), являются однокамерные формы, известные с ордовика (подсемейство Umbellinae). Несомненно прогрессивными были сформулированные Фурсенко принципы подразделения нодозариид на два подсемейства: в одно из них (Lageninae) были включены фораминиферы с одноосными, в другое (Lenticulininae) — со спирально-плоскостными раковинами.

Критерии выделения семейства Polymorphinidae были традиционными. К нему отнесены фораминиферы со спирально-винтовыми (подсемейство Polymorphininae) и неправильной формы раковинами (подсемейство Ramulininae). Семейство Enantiomorphinidae Marie, 1941 объединяет роды, раковины представителей которых состоят из чередующихся камер, расположенных вокруг прямой или спиральной

<sup>1</sup> Название взято в кавычки потому, что в течение долгого времени таксон назывался у разных авторов по-разному и лишь в 1964 г. приоритет названия был восстановлен А. Лёбликом и Е. Тэппен (Loeblich, Tappan, 1964).

Признаки семейств и подсемейств отряда Nodosariida

Семейство	Nodosariidae			Vaginulinidae	
Тип строения раковины	Однорядная, одноосная, обычно многокамерная, мономорфная; реже двухрядная, гетероморфная			Билатерально-симметричная, спирально-плоскостная, в разной степени свернутая (от трех оборотов до изогнутой), мономорфная или гетероморфная	
Тип устья	Конечное, лучистое, круглое, щелевидное, овальное, редко множественное; иногда с дудкой			Периферическое, лучистое, округлое, редко ситовидное или щелевидное	
Подсемейство	Nodosarrinae	Fron-dicula-riinae	Plectofron-diculariinae	Lenticuli inae	Vaginuli inae
Тип строения раковины	Одноосная, радиально-симметричная, мономорфная	Одноосная, двусимметричная, мономорфная	Гетероморфная с двухрядной начальной частью; резко выражен триморфизм	Плотно свернутая, или разворачивающаяся	Мономорфная с изогнутой осью или гетероморфная с небольшой спиральной частью. Характерно отсутствие спиральной стадии, хотя бы у генерации A <sub>2</sub>
Форма раковины	Прямая или слабо изогнутая, с круглым или многогранным сечением	Клиновидная, уплощенная, с поперечным сечением от овального до лентовидного	Вытянутая, в разной степени уплощенная	Линзовидная, овальная с линзовидным, овальным или треугольным поперечным сечением	Выпрямленный отдел с округлым, овальным или линзовидным поперечным сечением
Форма швов	Прямые, горизонтальные	Изогнутые от дуговидных до шевроновидных		Радиальные, прямые или изогнутые в спиральном отделе, косые в выпрямленном отделе	
Форма устья	Конечное, лучистое или округлое, реже ситовидное	Конечное, щелевидное, овальное, лучистое	Конечное, множественное	Периферическое, лучистое или округлое	

оси. К семейству Pseudopalmulidae E. Вукова, 1959 отнесены палеозойские формы с двухрядным расположением камер и ситовидным устьем.

Таким образом, Фурсенко, Быкова и Даин в качестве признаков ранга отряда считали состав и микроструктуру стенки и наличие лучистого устья; для разграничения семейств учитывался в основном тип строения раковины. При выделении подсемейств в семействе Lagenidae принимались во внимание строение раковины, особенности микроструктуры стенки, временной фактор.

Систематика нодозариид, предложенная А. Лёбликом и Е. Тэппен (Loeblich, Tarran, 1964), отличается от систематики, разработанной в "Основах палеонтологии" в первую очередь тем, что к надсемейству Nodosariacea в "Treatise..." отнесены только фораминиферы с известковой, стекловатой радиально-лучистой стенкой, свойственной мезозойским и кайнозойским фораминиферам. В "Treatise..." не признается самостоятельность семейства Enantiomorphinidae, поскольку относящиеся к нему роды считаются синонимами уже известных ранее родов из семейств Nodosariidae и Polymorphinidae.

К выделению семейств в этом издании обнаруживается двойкий подход. С одной стороны, семейство Nodosariidae отличается от семейства Polymorphinidae строением раковин (одноосные или спирально свернутые у первых и спирально-винтовые и неправильные — у вторых); с другой стороны, представители семейства Glandulinidae определяются по особой черте строения устья — наличию у них устьевой дудки.

В семействе Nodosariidae было установлено (Loeblich, Tarran, 1964) три под-

Polymorphinidae

Многокамерная или однокамерная, свободная, навивание спирально-коническое или спирально-винтовое, реже неправильное расположение камер; прикрепленная, обычно неправильно навитая

Конечное, в виде канальцев в толще устьевого бугорка, открывающееся на поверхности, как лучистое, щелевидное, ситовидное; с дудкой или без нее

Polymorphininae	Guttulinae	Webbinellinae	Ramulinae	Ooli
Многокамерная, спирально-винтовая с двумя камерами в обороте, иногда с одной рядной последней частью	Многокамерная, спирально-коническая, спирально-винтовая; начальная часть построена по квинквелокулиновому типу	Приклепленная, однокамерная, многокамерная	Состоит из отдельных камер, соединенных столонами или примыкающих друг к другу	Однокамерная, свободная, радиальная или билатерально-симметричная
Овальная, веретеновидная, удлиненная	Округлая, овальная, гроздевидная	Камеры округлые, вздутые, часто соединены столонами	Камеры вздутые, неправильной формы	Округлая или сдавленная с боков

Не имеют систематического значения

Конечное, лучистое, реже ситовидное	Конечное, лучистое, щелевидное, ситовидное, фистулозное	Открытый конец трубки	Открытый конец трубок, часто фистулозное	Конечное, лучистое, щелевидное, с дудкой
-------------------------------------	---------------------------------------------------------	-----------------------	------------------------------------------	------------------------------------------

семейства. Основной признак, разграничивающий их — строение устья: *Nodosariinae* имеют лучистое, *Lingulininae* — щелевидное, *Plectofrondiculariinae* — множественные устья. К первым двум подсемействам относятся как спирально-плоскостные, так и одноосные нодозарииды, к третьему — с двухрядным расположением камер, хотя бы и на ранней стадии.

Разделение нодозариид на семейства и подсемейства по одному признаку строения устья оказалось неудачным, в особенности неоднородными оказались подсемейство *Nodosariinae* и семейство *Glandulinidae*.

В следующей сводке Лёблик и Тэппен (Loeblich, Tappan, 1974) внесли некоторые изменения в предыдущую классификацию нодозариид. Они выделили из бывшего подсемейства *Nodosariinae* роды, представители которых имеют спирально-плоскостную раковину, в особое семейство *Vaginulinidae*, подразделив его, опять-таки по строению раковины, на три подсемейства: *Lenticulininae* Champan, Parr et Collins, 1934 (формы полностью спиральные), *Vaginulininae* Reuss, 1862 и *Marginulininae* Wedekind, 1937 (представители обоих семейств имеют разворачивающиеся раковины).

Таким образом, в качестве основного признака при выделении семейств *Nodosariidae*, *Vaginulinidae* и *Polymorphinidae* в этой классификации принимается строение раковин, а семейство *Glandulinidae* по-прежнему характеризуется только наличием устьевой дудки. Такая же двойственность остается и в оценке ведущих признаков таксонов подсемейственного ранга: в семействах *Vaginulinidae*, *Glandulinidae*

и Polymorphinidae они выделяются по типу строения раковины, а в семействе Nodosariidae — по характеру строения устья. В этом, на наш взгляд, основная слабость рассматриваемой системы.

Подобный двойной подход к выделению семейств имеется и в классификации, предложенной А. Григялисом (1977).

Микроструктура стенки отражает секреторную способность организма и, вероятно, является ведущим признаком самого высокого ранга. Поэтому, вслед за Лёбликом и Тэппен, мы считаем, что из нодозариид должны быть исключены все нодозариевидные палеозойские формы, обладающие двухслойной стенкой, и оставлены только формы с радиально-лучистой стенкой. Так же, как В.А. Догель и Фурсенко, мы принимаем нодозариид в ранге отряда.

При выделении семейств основным морфологическим признаком является тип строения раковины. На учете этого признака основано выделение семейств Nodosariidae, Vaginulinidae и Polymorphinidae (таблица). Признание в качестве признака семейственного ранга деталей строения устья, как указано выше, представляется ошибочным. Устьевая дудка была обнаружена у таких представителей Nodosariidae, как Nodosaria, Pseudoglandulina и многих Polymorphinidae — Globulina, Pyulina и других (Кузина, 1973). Наблюдения В.И. Кузиной (1964, 1973, 1976) над изменчивостью устьевого аппарата у Polymorphinidae (данных такого рода об устьях прочих нодозариид очень мало: Кузнецова, 1960; Norling, 1972) заставляют нас с большей осторожностью относиться к признаку строения устья как ведущему признаку при выделении таксонов высокого ранга.

Вполне возможен единый подход и к выделению подсемейств. По признакам меньшего таксономического веса современные исследователи (Loeblich, Tappan, 1974; Кузина, 1976) выделяли подсемейства в семействах Vaginulinidae и Polymorphinidae. По типу строения раковины хорошо группируются и одноосные Nodosariidae, среди которых можно выделить три подсемейства: Nodosariinae с радиально-симметричными раковинами, Frondiculariidae с билатерально-симметричными раковинами и (с некоторой долей условности) Plectofrondiculariinae с двухрядным расположением камер на ранней стадии.

С основным признаком, как правило, сопряжены такие, как лучистое или округлое устье и прямые швы для первого подсемейства и преимущественно овальное или щелевидное устье и изогнутые швы — для второго, множественное устье — для третьего (см. таблицу).

В то же время нужно всегда помнить, что выделяемые нами ведущие признаки бесспорны для большинства родов, а в сомнительных случаях необходимо привлекать всю совокупность морфологических признаков, филогенетический и прочие критерии.

Самым сложным вопросом систематики Nodosariidae и в особенности Vaginulinidae является вопрос о разграничении родов. До сих пор недостаточно разработаны морфологические критерии их выделения. Объемы многих родов принимаются различными исследователями неоднозначно.

В настоящее время для некоторых родов разработана система и градация видовых признаков (Sellier de Civrieux, Dessauvage, 1955; Герке, 1967; Проблемы систематики..., 1975). Но это только начало работы. По разработанной системе описаны лишь единичные виды. Необходимо работа по переописанию в таком же единообразном плане всех известных нам нодозариид. И только после этого будут значительно уточнены наши представления об их систематике.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Герке А.А. О морфологических признаках двусимметричных нодозариид (фораминиферы) и содержании видовых описаний. — Учен. зап. НИИГА. Палеонтол. и биостратигр., 1967, вып. 19, с. 5—34.
- Григялис А.А. Классификация и историческое развитие надсемейства Nodosariacea (Foraminifera). — Палеонтол. журн., 1977, с. 8—16.
- Кузина В.И. Род *Ammoscalaria*. Отряд Lagenida. — В кн.: Фораминиферы меловых и палеогеновых отложений Западно-Сибирской низменности. Л.: Недра, 1964, с.150—152, 222—237.
- Кузина В.И. Новые в систематике фораминифер семейства Polymorphinidae. — В кн.: Исследования в области систематики фораминифер. Л.: ВНИГРИ, 1973, с. 32—43.
- Кузина В.И. Фораминиферы семейства Polymorphinidae СССР. Л.: Недра, 1976. 153 с.
- Кузнецова К.И. Таксономическое значение некоторых морфологических признаков юрских лентикулин. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1960, вып. 4, с. 102, 103.
- Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР: Общая часть. Простейшие /Под ред. Д.М. Раузер-Черноусовой, А.В. Фурсенко. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 482 с.
- Проблемы систематики спиральных нодозариид. /Под ред. А.А. Герке, Вильнюс: Минтис, 1975. 115 с.
- Carpenter W.B., Parker W.K., Jones T.R. Introduction to the study of the Foraminifera. London. Publ. Roy. Soc., 1862. 319 p.

- Loeblich A.R., Tappan H.* Treatise on Invertebrate Paleontology. Part C. Protista 2. Sarcodina chiefly "Thecamoebians" and Foraminiferida. Vol. 2. Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 1964. C900 p.
- Loeblich A.R., Tappan H.* Recent advances in classification of the Foraminiferida. — In: Foraminifera, vol. 1. London; New-York; San-Francisco: Acad. Press, 1974, p. 1–53.
- Norling E.* Jurassic stratigraphy and Foraminifera of western Scania, Southern Sweden. — Sver. geol. undersökn., 1972, ser. Ca, N 47. 120 p.
- Reuss A.* Entwurf einer systematischen Zusammenstellung der Foraminiferen. — Sitzungsber. Acad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 1862 (1861), Bd. 44, S. 355–336.
- Sellier de Cirieux J.M., Dessauvage T.F.J.* Reclassification de quelques Nodosariidae, particulièrement du Permien au Lias. — Publ. Inst. d'Études Rech. Mineres Turquie, Ankara, 1965, N 124. 178 p.

### On morphological features of high taxonomic rank in Nodosariida

*A. Ya. Azbel', V. I. Kuzina*

The paper deals with features of supergeneric rank that serve the basis of Nodosariida systematics in "Osnovy paleontologii" and "Treatise..." The authors suggest to distinguish families and subfamilies in Nodosariida by the type of test structure only. Following this principle, three families can be identified: Nodosariidae with subfamilies Nodosariinae, Frondiculariinae and Plectofrondiculariinae; Vaginulinidae with subfamilies Vaginulininae and Lenticulininae; Polymorphinidae with subfamilies Polymorphininae, Guttulininae, Webbinellinae, Ramulininae and Oolininae.

УДК 563.125.5.01:591.4

Т.А. МАМЕДОВ

*Азербайджанский институт нефти и химии им. М. Азизбекова*

Ш.А. БАБАЕВ

*Институт геологии Академии наук АзССР*

### ТИПЫ СПИРАЛИ И ИХ СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ У НУММУЛИТОВ

Палеонтологи, изучающие нуммулиты, по-разному оценивают значение внешних признаков и элементов внутреннего строения раковин для систематики. Одни отдают предпочтение внешним признакам раковин, а другие — элементам ее внутреннего строения.

Признавая необходимым изучение как внешних признаков, так и внутреннего строения раковин нуммулитов, мы считаем, что для систематики решающее значение имеют элементы внутреннего строения раковин. Это обусловлено тем, что внешняя поверхность раковины подвержена гораздо большей изменчивости, чем внутреннее строение.

Одним из важных элементов внутреннего строения раковины нуммулитов является его нуклеоконх, форма и размеры которого имеют определенное значение для систематики нуммулитов.

Мы, вслед за Ф. Бьедой (Bieda, 1963) у мегасферических форм нуммулитов различаем два типа нуклеоконха: изолепидиновый и анизолепидиновый. Первый тип характеризуется одинаковыми или почти одинаковыми размерами протоконха и дейтерококонха. В разрезе они образуют форму, напоминающую цифру 8. Этот тип нуклеоконха наблюдается, начиная с древних палеоценовых и нижнеэоценовых видов: *Nummulites fraasi* de la Harpe, *N. pernotus* Schaub, *N. exilis* H. Douville и др. и кончая верхнеэоценовыми и олигоценовыми видами: *N. striatus* (Brug.), *N. rectus* Curry, *N. incrassatus* de la Harpe, *N. budensis* Hant., *N. bouillei* de la Harpe, *N. concinnus* Jart.

Анизолепидиновый тип нуклеоконха характеризуется тем, что протоконх довольно крупный, а дейтерококонх маленький, имеющий иногда вид узкого серпа или полумесяца. Такой тип нуклеоконха свойствен видам, представители которых имеют раковину с тесно нависшей спиралью; эти виды отвечают более поздней стадии эволюции нуммулитов. Такой нуклеоконх фиксируется в основном в раковинах таких среднеэоценовых видов, как *Nummulites distans* Desh., *N. millescaput* Boubée, *N. gizensis* (Fors.), *N. perforatus* (Montf.), *N. puschi* d'Archiac, *N. brongniarti* d'Archiac et Haime, *N. polygyratus* Desh. и верхнеэоценового вида *N. paradaschensis* Mamed.

Между диаметром раковины и величиной нуклеоконха имеется прямая пропорциональная зависимость: у видов, представители которых имеют крупную раковину, нуклеоконх мегасферической формы крупнее, чем у видов, представители которых имеют раковину малых размеров.

Среди признаков внутреннего строения раковины первостепенное значение для систематики имеет тип спирали. Другие признаки могут быть близкими у видов, принадлежащих к различным группам и ветвям. Известно, что элементам внутреннего строения раковины, и в первую очередь характеру навивания спирали, придавалось важное значение Р. Аббаром (Abgard, 1928), П. Розложником (Rozloznsnik, 1929), Г. Шаубом (Schaub, 1951), Ф. Бьедой (Bieda, 1963), М.В. Ярцевой (1964), А. Блондо (Blondeau, 1965), Т.А. Мамедовым (1967), Г.И. Немковым (1967), М.И. Мревлишвили (1978) и др.

Нами различаются два основных типа спирали: свободно навитая спираль и тесно навитая спираль. В зависимости от высоты оборотов и их числа на единицу

радиуса в миллиметрах, каждый из указанных типов делится на два подтипа. В первом типе со свободно навитой спиралью выделяются: подтип с очень свободно навитой спиралью и подтип со свободно навитой спиралью. Во втором типе с тесно навитой спиралью выделяются: подтип с навитой спиралью и подтип с очень тесно навитой спиралью. Кроме того, установлено небольшое число раковин нуммулитов, сочетающих в себе признаки обоих типов спирали, которые условно относятся нами к переходному типу.

Среднее число оборотов раковины для обеих генераций (А и В) нуммулитов со свободной и тесной спиралью приводится ниже.

Свободно навитая спираль		Тесно навитая спираль	
Очень свободно навитая	Свободно навитая	Тесно навитая	Очень тесно навитая
(А) —от 2 до 4	(А) —от 33 до 4	(А) —от 3 до 5	(А) —от 3 до 10
(В) —от 4 до 5	(В) —от 4 до 6	(В) —от 5 до 8	(В) —от 6 до 35 и более

В качестве уточняющего и дополняющего элемента при классификации нуммулитов нами учтена также форма септ и камер. На основе предложенной классификации характера спирали составлена схема филогенетического развития (эволюции) нуммулитов по материалам с территории Азербайджана и сопредельных районов (рис. 1), в котором получили дальнейшее развитие положения, взятые в основу филогенетической схемы, предложенной одним из авторов ранее (Мамедов, 1967).

Для выяснения филогенетических связей между видами отдельных групп нуммулитов построены кривые роста диаметра оборотов спирали для каждой группы, которые показывают, что каждый вид имеет определенную направленность в развитии спирали. Подобные кривые были впервые построены П. Разложником (Rozložnik, 1929) для отдельных видов нуммулитов.

Схема филогении (см. рис. 1) может служить свидетельством того, что в процессе эволюции возникли два пучка видов нуммулитов, уходящие корнями к палеоценовым видам *N. fraasi de la Harpe* и *N. deserti de la Harpe*. Эти виды (особенно *N. fraasi*), по-видимому, связаны с верхнемаастрихтским видом *N. princeps Mamedov* (найден в органогенных орбитоидовых известняках верхнего сенона окрестностей кочевья Мустафа Кельбаджарского района, Центральная часть Малого Кавказа). Нуммулиты со свободно навитой спиралью берут свое начало от *N. fraasi*, а нуммулиты с тесно навитой спиралью — от *N. deserti*. Среди нуммулитов с очень свободно навитой спиралью выделяются: группа *N. exilis* и группа *N. murchisoni*.

Группа *N. exilis* ведет начало от *N. fraasi* и состоит из филогенетического ряда: *N. fraasi de la Harpe* → *N. praexilis Mamedov* → *N. exilis Douv.* → *N. exilis involutus Schaub* → *N. exilis robustus Schaub.* → *N. praelitoralis Mamedov* → *N. litoralis Zernetzky*.

Раковины представителей видов этого ряда небольшие по размерам, состоящие из малого числа возрастающих оборотов и камер значительной высоты; раковины уплощенные, септальные линии у представителей ряда (*N. fraasi*, *N. praexilis*, *N. exilis*) радиальные прямые, изменяющиеся до слегка S-образно изогнутых (*N. praelitoralis*, *N. litoralis*). Частота септ в спиральном канале увеличивается у представителей этого ряда до *N. exilis robustus* включительно, затем она равномерно уменьшается до конечного представителя *N. litoralis*. Септы у форм начала ряда почти прямые, к концу ряда становятся сильно изогнутыми в своей верхней части; они перпендикулярны у основания к поверхности предыдущих оборотов. Ширина спиральной полосы у представителей этого ряда постепенно увеличивается, начиная с *N. praelitoralis*. Высота оборотов велика у начальных членов ряда, а затем, начиная с *praelitoralis*, спираль становится более тесной.

Кривые роста диаметров оборотов (рис. 2) *N. fraasi* (А), *N. praexilis* (А), *N. exilis* (А), *N. exilis robustus* (В), *N. exilis involutus* (В) очень близки друг к другу. Также довольно близки эти кривые для *N. praelitoralis* (В) и *N. litoralis* (А и В), что наряду с другими признаками свидетельствует о тесной филогенетической связи между этими видами. Однако кривые роста диаметра оборотов *N. exilis* и *N. praelitoralis* отличаются друг от друга, что позволяет высказать предположение о наличии между ними пока еще не установленной промежуточной формы.

Для характеристики скорости навивания спирали раковин нуммулитов, кроме построения кривых роста диаметра оборотов спирали, для каждого вида устанавливается отношение диаметра раковины к числу оборотов, которое обозначено как  $\frac{D_{\text{рак.}}}{N_{\text{об.}}}$ . Цифровые значения  $\frac{D_{\text{рак.}}}{N_{\text{об.}}}$  для каждого вида нанесены на схему филогении

(см. рис. 1). Как видно из схемы, для группы *N. exilis* это отношение в палеоцене равно 1,0, в нижнем эоцене оно увеличивается и достигает 1,4–2,0, а в среднем и верхнем эоцене уменьшается до 0,9. Таким образом, в начальном и завершающем

Возраст	Слабо навитая спираль				Переходный тип
	Очень слабо навитая спираль		Слабо навитая спираль		
Группа нуммулитов	Группа <i>N. exilis</i>	Группа <i>N. murchisoni</i>	Группа <i>N. subplanulatus</i>	Группа <i>N. bolcensis</i>	Группа <i>N. nitidus</i>
Эоцен	Верхний	<i>prestwichianus</i> 0.8 <i>litoralis</i> 0.9	<i>pulchellus</i> 1.2		<i>formosus</i> 2.0
	Средний		<i>murchisoni</i> 2.0		<i>irregularis</i> 1.7
	Нижний	<i>praelitoralis</i> 0.9 <i>exilis involutus</i> 1.5 <i>exilis</i> 1.4 <i>exilis robustus</i> 2.0	<i>praemurchisoni</i> 1.5	<i>rapidus</i> 0.7 <i>azerbaidjanensis</i> 0.7	<i>bolcensis</i> 1.1 <i>spilacensis</i> 0.8
Палеоцен	Верхний	<i>praexilis</i> 1.0		<i>subplanulatus</i> 1.0	<i>djulfensis</i> 1.2 <i>planulatus</i> 1.1
	Нижний		<i>fraasi</i> 1.0		
К <sub>2</sub>	Верхний маастрихт				

Р и с. 1. Схема классификации и эволюции палеогеновых нуммулитов (по материалам территории Азербайджана и сопредельных регионов)

этапе развития у членов этой группы фиксируется более тесная спираль, а в средней стадии (нижний эоцен) спираль отличается более свободным навиванием.

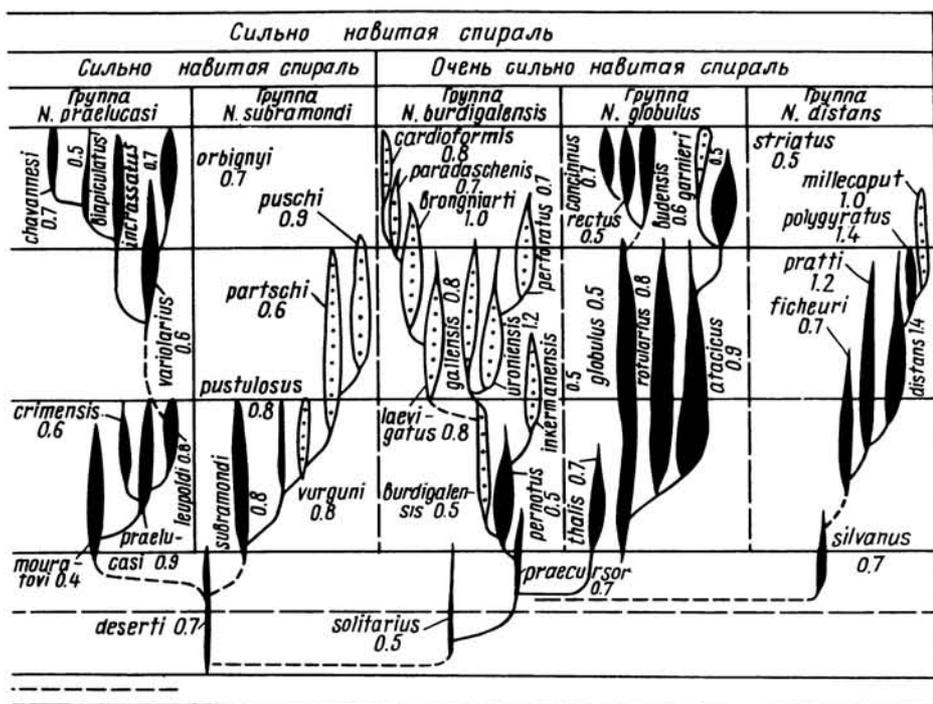
Группа *N. murchisoni* образует один ряд: *N. praemurchisoni* Nemk. et Barkh. → *N. murchisoni* Rütim. → *N. pulchellus* de la Harpe → *N. prestwichianus* Zones. *N. praemurchisoni* филогенетически связан с *N. exilis*. Представителям указанного ряда свойственны плоские дисковидные раковины небольших размеров с сигмоидальными септальными линиями, немногочисленными оборотами и довольно высокими узкими камерами. Скорость навивания спирали у первых двух членов этого ряда значительная, а у верхнеэоценовых видов она гораздо меньше. Так, например, у *N. praemurchisoni*  $\frac{D_{\text{рак.}}}{N_{\text{об.}}} = 1,5$ , у *N. murchisoni* это отношение достигает 2,0, в то время как

у верхнеэоценовых членов этой группы оно меняется в пределах 0,8–1,2. Таким образом, в данном случае спираль становится более тесной в завершающем этапе развития; у ниже- и среднеэоценовых членов описываемого ряда частота распределения септ по спиральному каналу гораздо больше, чем у верхнеэоценовых. Аналогичное явление было отмечено и для группы *N. exilis*. Отсюда можно предположить, что в процессе эволюции происходит постепенное и закономерное уменьшение числа септ в спиральном канале и, как следствие этого, расширение камер.

У конечных членов ряда фиксируется слабое выпрямление септ. Кривые роста диаметра оборотов спирали (см. рис. 2) видов этого ряда близки друг другу.

Среди нуммулитов со свободно навитой спиралью выделяются две группы: группа *N. subplanulatus* и группа *N. bolcensis*. Виды, входящие в первую группу, составляют филогенетический ряд: *N. subplanulatus* Hantk. et Madar. → *N. azerbaijanensis* Mamedov → *N. rapidus* Mamedov. *N. subplanulatus* берет свое начало от *N. djulfensis* Mamedov. Представители видов этой группы характеризуются малыми размерами раковины. Ее форма изменяется от уплощенной для начальных членов ряда до слабовздутой для конечных. В процессе эволюции радиальные, почти прямые септальные линии постепенно утолщаются, появляется большой бугорок в центральной части раковины.

Обороты, свободные у *N. subplanulatus* — начального члена ряда, уплотняются у *N. azerbaijanensis* и становятся еще более плотными у *N. rapidus* (у представителей последнего вида только конечный оборот имеет большой шаг спирали), также увеличивается ширина спиральной полосы, септы же становятся менее изогнутыми и более наклонными.



Значения  $\frac{D \text{ пак.}}{N \text{ об.}}$ , вычисленные для представителей этой группы, могут служить

подтверждением сказанному. Так, у *N. djulfensis* это отношение равно 1, 2, у *N. subplanulatus* — 1,0, а у *N. rapidus* и *N. azerbaijanensis* — 0,7.

Кривые роста диаметра оборотов спирали (рис. 3) также могут служить свидетельством того, что развитие шло в направлении от *N. sibplanulatus* к *N. rapidus*.

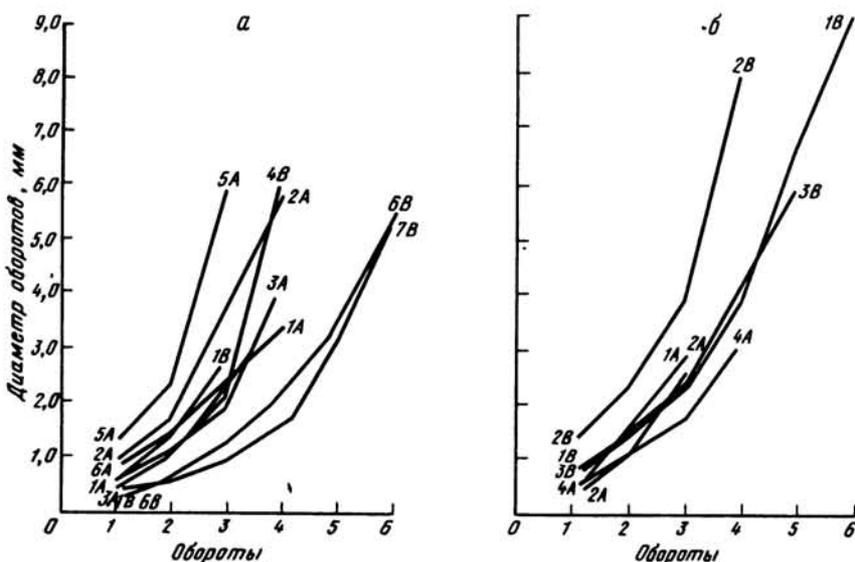
Нуммулиты, входящие в группу *N. bolcensis*, образуют один филогенетический ряд: *N. djulfensis* Mamedov → *N. bolcensis* Mun. Chalm. → *N. spileccensis* Mun. Chalm. → *N. irregularis* Desh. → *N. formosus* de la Harpe. Представители видов, составляющих этот ряд, обладают относительно большой величиной раковины, на поверхности которой видны S-образно изогнутые септальные линии и небольшой бугорок в центре; раковины их уплощенные, негранулированные. В процессе эволюции обороты и камеры становятся менее высокими, более неправильными, частота распределения септ в спиральном канале и их изогнутость заметно возрастают. Кривые роста диаметра оборотов спирали (см. рис. 3) у членов вышеуказанного ряда довольно близки друг к другу.

Отношение  $\frac{D \text{ пак.}}{N \text{ об.}}$  у начальных членов этого ряда (*N. bolcensis*, *N. spileccensis*)

достигает 9,8—1,1, а у последних членов (*N. irregularis*, *N. formosus*) оно увеличивается до 1,7—2. Учитывая установленную нами закономерность, выражающуюся в том, что спираль становится более тесной у большинства родов нуммулитов в завершающей стадии развития, мы полагаем, что рассматриваемый ряд не завершен и конечные члены его пока не обнаружены. Исходя из анализа фактического материала и литературных данных, можно установить, что нуммулиты, обладающие свободно навитой спиралью, в основном, имеют изолепидиновый тип нуклеоконха малого размера. У этих нуммулитов грануляция на поверхности раковин отсутствует.

Группа *N. nitidus* занимает промежуточное положение между нуммулитами со свободно навитой спиралью и нуммулитами с тесно навитой спиралью. Виды, входящие в эту группу, составляют филогенетический ряд: *N. nitidus* de la Harpe → *N. planulatus* (Lam.) → *N. jacquotide* de la Harpe. К этой же группе относится и *N. aquitanicus* Benoist, отличающийся от *N. planulatus* (Lam.) гранулированностью раковин.

Раковины представителей этой группы небольшие, плоские, септальные линии радиальные, изогнутые, вплоть до меандровидных. Судя по экваториальным сечениям, в процессе эволюции от *N. nitidus* к *N. jacquoti* спираль становится более тес-



Р и с. 2. Кривые роста диаметров раковин нуммулитов

а — группа *Nummulites exilis*: 1 — *N. fraasi*, 2 — *N. exilis*, 3 — *N. praexilis*, 4 — *N. exilis involutus*, 5 — *N. exilis robustus*, 6 — *N. praelitoralis*, 7 — *N. litoralis*;  
 б — группа *Nummulites murichisoni*: 1 — *N. praemurichisoni*, 2 — *N. murichisoni*, 3 — *N. pulchellus*, 4 — *N. prestwichianus*

ной, спиральная полоса — более широкой, септы утолщаются и выпрямляются, частота распределения септ по спиральному каналу и высота камер уменьшаются.

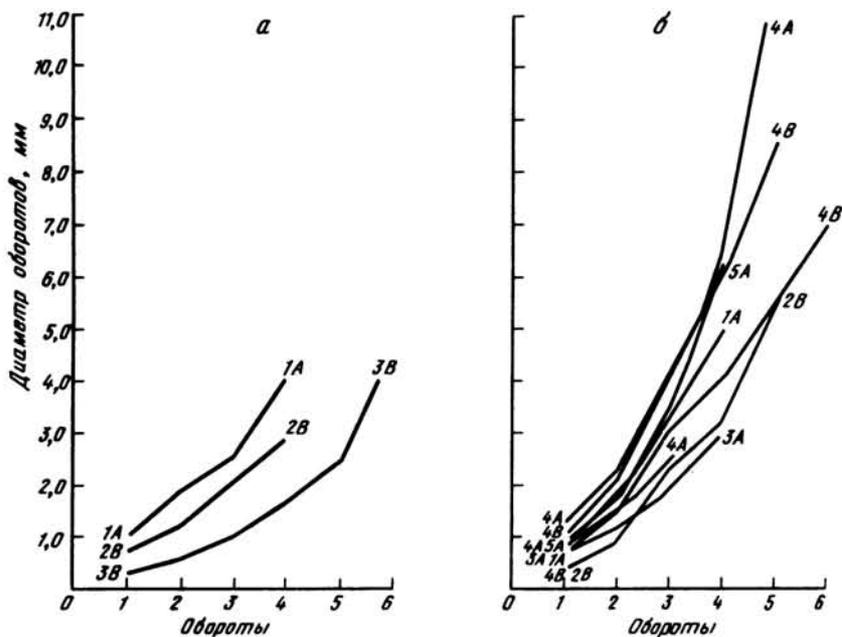
Кривые роста диаметра оборотов (рис. 4) могут служить свидетельством того, что навивание спирали в первых трех оборотах у всех трех видов идет аналогично. Так, например, у *N. jacquoti* в первых трех оборотах повторяются стадии развития предковой формы, а затем эволюция вида происходит в ином направлении. У

*N. jacquoti*  $\frac{D \text{ рак.}}{N \text{ об.}} = 0,8$ , а у остальных трех членов этого ряда — 1,1.

Нуммулиты с тесно навитой спиралью объединены в две группы: *N. praelucasi* и *N. subramondi*. Виды, входящие в группу *N. praelucasi*, составляют филогенетический ряд: *N. praelucasi* Douv. → *N. leupoldi* Schaub → *N. variolaris* (Lam.) → *N. incrassatus* de la Harpe → *N. biapiculatus* Doncieux → *N. chavanneside* de la Harpe. Сюда относится и *N. orbigny* (Galeotti), который филогенетически связан с *N. variolaris* (Lat.). *N. praelucasi* Douv. происходит от *N. deserti* de la Harpe. Представители видов этой группы характеризуются небольшими размерами их раковин, иногда узлообразными утолщениями на септальных линиях в краевой части раковины, S-образно изогнутыми септальными линиями, небольшим числом оборотов, относительно широкой спиральной полосой. При переходе от *N. praelucasi* к *N. leupoldi* камеры становятся более высокими, септы более изогнутыми, частота их в спиральном канале несколько уменьшается, размеры раковины увеличиваются. Размеры раковины у последних членов этого ряда близки к размерам раковины *N. leupoldi*. Кривые роста диаметра оборотов раковин представителей этих видов (см. рис. 4) достаточно сходны между собой, что может указывать на их филогенетические связи.

Отношение  $\frac{D \text{ рак.}}{N \text{ об.}}$  у начальных членов этого ряда достигает 0,6–0,8; в завершающей стадии развития у конечных членов ряда спираль становится более тесной и  $\frac{D \text{ рак.}}{N \text{ об.}}$  колеблется в пределах 0,5–0,7.

Виды, входящие в группу *N. subramondi*, объединяются в один филогенетический ряд: *N. subramondi* de la Harpe → *N. pustulosus* H. Douv. → *N. vurguni* Mamedov → *N. partschii* de la Harpe → *N. puschi* d'Arch. Раковины двух начальных членов этого ряда характеризуются небольшими размерами, вздутостью и почти прямыми толстыми септальными линиями на поверхности. В процессе эволюции увеличиваются размеры раковины, камеры становятся более высокими и относительно прямоугольными, септы выпрямляются и частота их в спиральном канале увеличивается. Спираль у этих видов менее сжатая, число оборотов в процессе эволюции увеличивается.



Р и с. 3. Кривые роста диаметров раковин нуммулитов

а — группа *Nummulites subplanulatus*: 1 — *N. subplanulatus*, 2 — *N. azerbaijanensis*, 3 — *N. rapidus*; б — группа *Nummulites bolcensis*: 1 — *N. dijulfensis*, 2 — *N. bolcensis*, 3 — *N. spileccensis*, 4 — *N. irregularis*, 5 — *N. formosus*

Спиральная полоса широкая. Усложняется орнаментация на поверхности раковины (септальные линии от радиально-прямых изменяются до меандровидных).

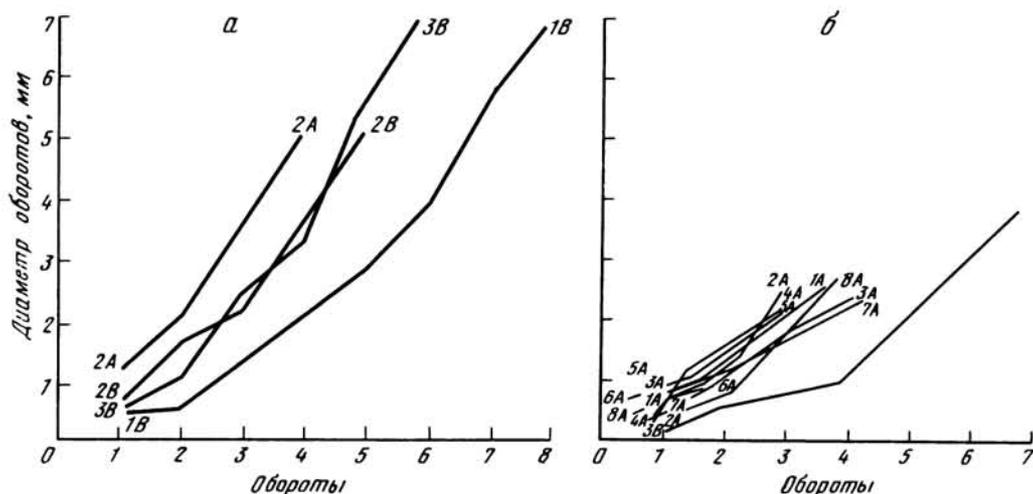
Начиная со второго члена этого ряда на поверхности раковины появляются гранулы, которые у последующих членов ряда становятся более обильными. Кривые роста диаметров оборотов (рис. 5) отражают определенную направленность развития спирали членов этого филогенетического ряда. Значения  $\frac{D \text{ раk.}}{N \text{ об.}}$  близки и достигают 0,6—0,9.

Нуммулиты с очень тесно навитой спиралью составляют три группы.

Первая группа — *N. burdigalensis* берет начало от *N. praecursor de la Harpe*, который филогенетически связан с *N. solitarius de la Harpe*; к этой же группе относится *N. inkermanensis Schaub*, который филогенетически связан с *N. pernotus Schaub*. Первая группа состоит из двух филогенетических рядов. Один из них составляет: *N. praecursor de la Harpe* → *N. pernotus Schaub* → *N. burdigalensis de la Harpe* → *N. gallensis Heim* → *N. uroniensis Heim* → *N. perforatus (Montf.)*; другой ряд представлен: *N. laevigatus (Brug.) N. brongniarti d' Arch. et Haime* → *N. paradascensis Mamedov* → *N. cardioformis Mamedov*.

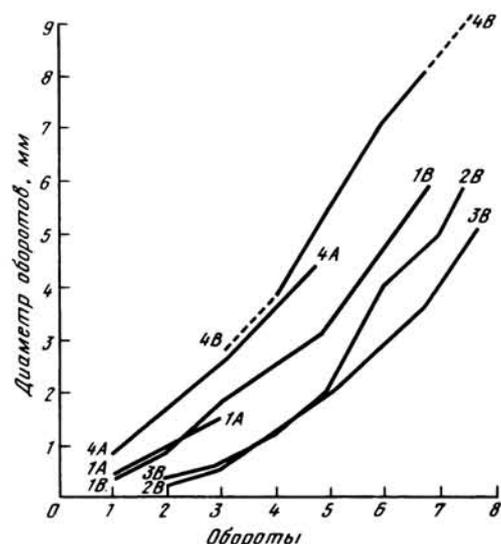
Раковины представителей видов первого ряда, кроме двух первых членов, сильно гранулированы. В процессе эволюции они становятся более крупными, вздутыми, увеличивается толщина их стенки, септальные линии изменяются от простых—радиальных до сложных—меандровидных, постепенно увеличивается длина камер и уменьшается частота септ в спиральном канале. Септы становятся более изогнутыми, спираль более тесной, число оборотов увеличивается. Кривые роста диаметра оборотов (рис. 6) по форме очень близки друг к другу и могут служить свидетельством существования филогенетических связей между членами этого ряда.

У *N. praecursor* с относительно свободной спиралью  $\frac{D \text{ раk.}}{N \text{ об.}} = 0,9$ ; спираль становится более тесной у *N. pernotus*, *N. burdigalensis* и *N. inkermanensis* (последний вид ответвляется от *N. pernotus*) и  $\frac{D \text{ раk.}}{N \text{ об.}} = 0,4-0,5$ , а у *N. gallensis*  $\frac{D \text{ раk.}}{N \text{ об.}} = 0,8$ , *N. uroniensis*  $\frac{D \text{ раk.}}{N \text{ об.}} = 1,2$ , т.е. у последних двух видов спираль становится более свободной. В завершающей стадии развития этого ряда — у *N. pernotus* спираль становится более тесной и  $\frac{D \text{ раk.}}{N \text{ об.}} = 0,7$ .



Р и с. 4. Кривые роста диаметров раковин нуммулитов

а — группа *Nummulites nitidus*: 1 — *N. jacquoti*, 2 — *N. planulatus*, 3 — *N. nitidus*; б — группа *Nummulites praelucasi*: 1 — *N. deserti*, 2 — *N. leopoldi*, 3 — *N. praelicasi*, 4 — *N. incrassatus*, 5 — *N. chavannesi*, 6 — *N. biapiculatus*, 7 — *N. variolarius*



Р и с. 5. Кривые роста диаметров раковин нуммулитов

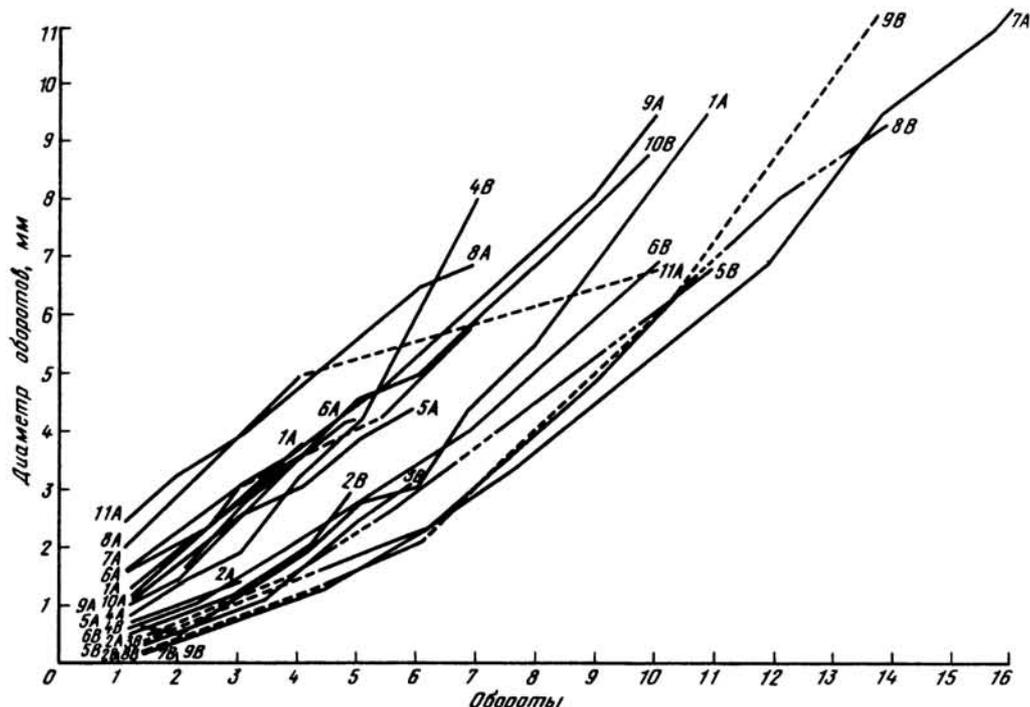
Группа *Nummulites subramondi*: 1 — *N. subramondi*, 2 — *N. vurguni*, 3 — *N. part-schi*, 4 — *N. puschi*

Раковины представителей второго ряда также сильно гранулированные. В процессе эволюции увеличиваются размеры раковин, они становятся сильно вздутыми, почти сферическими, камеры — более длинными. Число оборотов заметно увеличивается, они сближаются, частота септ в спиральном канале уменьшается. Все члены этого ряда характеризуются сложной сетчатостью септальных линий. Увеличиваются размеры нуклеоконха, растет его объем и в раковинах представителей конечного члена этого ряда — *Nummulites cardioformis* фиксируется очень крупный нуклеоконх (до 2,1 мм в диаметре). Кривые роста диаметра оборотов (см. рис. 6) у представителей этих видов по своей конфигурации очень близки друг к другу, что может служить указанием на филогенетические связи между ними.

У начального члена ряда — *N. laevigatus* спираль более тесная, отношение  $\frac{D \text{ раков.}}{N \text{ об.}} = 0,8$ , у *N. brongniarti* она становится более свободной,  $\frac{D \text{ раков.}}{N \text{ об.}} = 1,0$ , а в конце ряда у видов *N. paradaschensis* и *N. cardioformis* спираль становится более тесной и  $\frac{D \text{ раков.}}{N \text{ об.}} = 0,7-0,8$ .

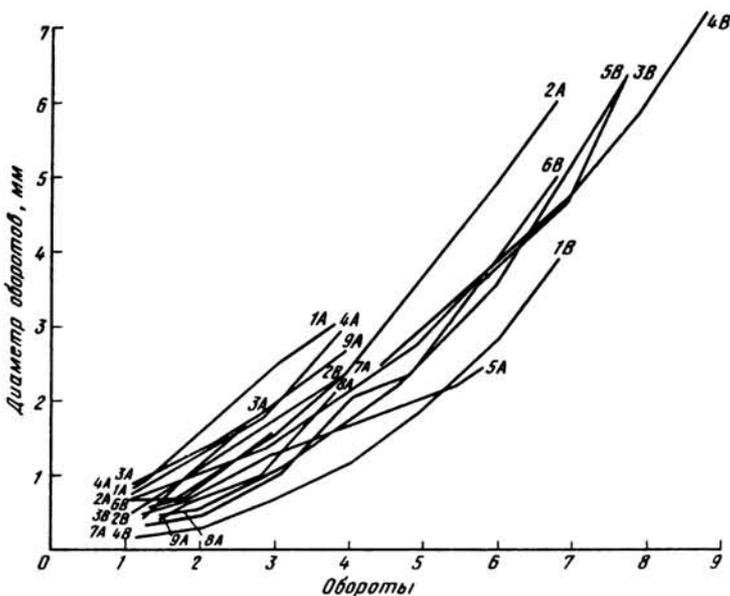
Следует подчеркнуть, что большинство нуммулитов с гранулированной раковиной относятся к группе *N. burdigalensis*. При изучении *N. laevigatus*, *N. brongniarti*, *N. perforatus* и *N. paradaschensis*, входящих в рассматриваемую группу, был применен биометрический метод исследования (Мамедов, Бабаев, 1972). В результате было установлено, что между видами *N. laevigatus*, *N. brongniarti*, *N. paradaschensis* и *N. laevigatus*, *N. perforatus*, *N. paradaschensis* существуют тесные связи.

Группа *N. globulus* ведет начало от *N. praecursor de la Harpe* и состоит из двух фи-



Р и с. 6. Кривые роста диаметров раковин нуммулитов

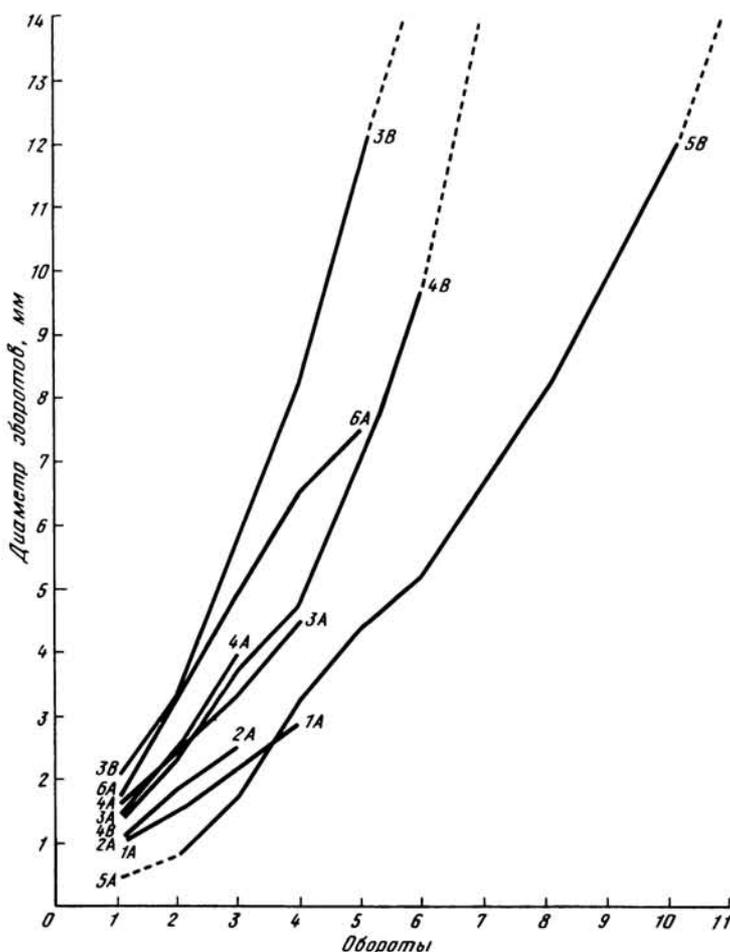
Группа *Nummulites burdigalensis*: 1 — *N. praecursor*, 2 — *N. pernotus*, 3 — *N. burdigalensis*, 4 — *N. inkermanensis*, 5 — *N. gallensis*, 6 — *N. uroniensis*, 7 — *N. perforatus*, 8 — *N. laevigatus*, 9 — *N. brongniarti*, 10 — *N. paradashchensis*, 11 — *N. cardioformis*



Р и с. 7. Кривые роста диаметров раковин нуммулитов

Группа *Nummulites globulus*: 1 — *N. thalicus*, 2 — *N. globulus*, 3 — *rotularius*, 4 — *N. atacicus*, 5 — *N. striatus*, 6 — *N. garnieri*, 7 — *N. budensis*, 8 — *N. rectus*, 9 — *N. concinnus*

логенетических рядов: ряда *N. thalicus* Davies → *N. globulus* Leym. → *N. rotularius* Desh. → *N. atacicus* Leym. → *N. striatus* [Brug.] → *N. garnieri* Vous. и ряда *N. budensis* Hantken → *N. rectus* Curry → *N. concinnus* Jartzeva. Раковины представителей всех видов этой группы негранулированные, за исключением *N. garnieri*. В процессе эволюции видов этой группы увеличивается число оборотов, спираль становится более тесно навитой, изменяется форма камер — от ромбической до почти прямоуголь-



Р и с. 8. Кривые роста диаметров раковин нуммулитов

Группа *Nummulites distans*: 1 — *N. silvanus*, 2 — *N. fischeuri*, 3 — *N. pratti*, 4 — *N. distans*, 5 — *N. polygyratus*, 6 — *N. millecaput*

ной. Конечный член первого ряда — *N. garnieri* характеризуется гранулированной раковиной. Кривые роста диаметров оборотов (рис. 7) могут служить свидетельством сходства характера навивания спирали членов первого ряда. Сходны между собой также и кривые роста диаметров оборотов членов второго ряда (см. рис. 7).

У представителей двух первых членов первого ряда — *N. thalicus* и *N. globulus* спираль тесно навитая, отношение  $\frac{D \text{ рак.}}{N \text{ об.}} = 0,6-0,7$ , у следующих членов ряда — *N. rotularius* и *N. atacicus* она более свободна, отношение  $\frac{D \text{ рак.}}{N \text{ об.}} = 0,8-0,9$ , а у последних — *N. striatus* и *N. garnieri* спираль становится более тесно навитой и  $\frac{D \text{ рак.}}{N \text{ об.}} = 0,5$ .

Группа *N. distans* ведет начало от *N. silvanus* Schaub и образует филогенетический ряд: *N. silvanus* Schaub → *N. fischeuri* (Prev.) → *N. pratti* d'Arch. et Haime → *N. distans* Desh. → *N. polygyratus* Desh. → *N. millecaput* Voub. В процессе эволюции членов этого ряда уплощенно-чечевицеобразная раковина малых размеров изменяется до крупной уплощенной. Резко возрастает число оборотов, спираль становится тесно навитой, увеличивается частота септ в спиральном канале. Последним в этом ряду является вид *N. millecaput*, представители которого характеризуются гранулированной раковиной. Септы в раковинах всех членов указанного ряда резко серповидно изогнутые, кроме септ *N. polygyratus*. Сходство кривых роста диаметров оборотов (рис. 8) также служит свидетельством наличия филогенетических связей между видами этого ряда.

Анализ значений  $\frac{D \text{ рак.}}{N \text{ об.}}$  показывает, что у начальных членов ряда — *N. silvanus*

и *N. ficheri* спираль более тесная,  $\frac{D \text{ рак.}}{N \text{ об.}} = 0,7$ , в середине ряда у *N. distans* и *N. polygyratus* она становится более свободной, а у конечных членов ряда — *N. millescaput* более тесной и  $\frac{D \text{ рак.}}{N \text{ об.}} = 1,0$ . Раковины представителей всех видов, входящих в группу *N. distans*, за исключением двух первых членов ряда, являются настоящими гигантами среди нуммулитов.

Ход эволюционного развития и характер стратиграфического распределения нуммулитов могут служить свидетельством того, что виды, представителям которых присуща тесно навитая спираль, возникли позже нуммулитов со свободной спиралью. Следовательно, первичной исходной формой среди нуммулитов является вид, представителям которого свойственно свободное навитие спирали.

Все нуммулиты с гранулированной раковиной характеризуются тесно навитой спиралью. Появление гранулированных форм, по-видимому, обусловлено изменениями условий обитания; устанавливается, что в ходе исторического развития некоторые негранулированные формы нуммулитов с тесно навитой спиралью давали начало гранулированным. Призматические столбики, концы которых образуют гранулы различной формы на поверхности оборотов, являлись средством укрепления раковины. В процессе дальнейшего развития нуммулитов этот признак приобрел эволюционный характер.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Мамедов Т.А.* Нуммулиты и орбитоиды эоценовых отложений Азербайджана и их стратиграфическое значение. Автореф. докт. дис. Баку: Азерб. ин-т нефти и химии, 1967.
- Мамедов Т.А., Бабаев Ш.А.* 1972. Филогенетические соотношения видов *Nummulites laevigatus* (Brugière), *N. brongniarti* d'Archiac et Haime, *N. perforatus* (Montf.) на основе математической статистики. — В кн.: Морфология, систематика и филогения фораминифер. М.: Наука, 1972, с. 125–136. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 15)
- Мревлишвили Н.И.* Нуммулиты Грузии и их стратиграфическое значение. Тбилиси: Изд-во Тбилис. ун-та, 1978, с. 241.
- Немков Г.И.* Нуммулиты Советского Союза и их биостратиграфическое значение. М.: Наука, 1967, 318 с.
- Ярцева М.В.* О некоторых видовых критериях нуммулитов. — В кн.: Морфология, систематика и состояние изученности фораминифер и остракод. М.: Наука, 1964, с. 168–174. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 8).
- Abrard R.* Contribution a l'étude de l'évolution des Nummulites. — Bull. Soc. géol. France, 1928, sér. 4, t. 28, N 3–5, p. 161.
- Bieda F.* Duze otworowice eocenu tatrzańskiego. Warszawa: Wydawnictwa geologiczne, 1963, 215s. (Prace Inst. Geol., t. 37).
- Blondeau A.* Étude biométrique de *Nummulites laevigatus* Brugière dans les bassins de Paris et du Hampshire. Implication stratigraphiques. — Bull. Soc. géol. France, 1965, ser. 7, N 2, p. 268–272.
- Rozlozsnik P.* Studien über Nummulinen. — Geologica Hungarica, 1929, ser. paleontol., fasc. 2, 164 p.
- Schaub H.* Stratigraphie und Paleontologie des Schlierenflysches mit besonderer Berücksichtigung der paleocaenen und untereocaenen Nummuliten und Assilinen — Schweiz. Paleontol. Abh., Bd. 68, S. 1–222.

#### Types of spiral and their systematic importance in nummulites

*T.A. Mamedov, Sh.A. Babayev*

Types of spiral in nummulites and their systematic importance are considered. Two main types of spiral have been established. They, in their turn, are subdivided into two subtypes. The suggested classification of the character of spiral served the basis for compiling a scheme of phylogenetic development of nummulites using the materials from the Azerbaijan and adjacent regions.

In order to elucidate phylogenetic bonds between species of separate nummulitic groups, the curves of growth of diameter of spiral whorls for each group were plotted; they show that each species has a certain orientation in development of a spiral. Relationships between diameter of a test and number of whorls of each species type were estimated. The values obtained enabled to determine the degree of uncoiling a spiral at various stages of development of species of some groups.

УДК 563.12:551.763

В.Н. МАНЦУРОВА

*Волгоградский научно-исследовательский  
и проектный институт нефтяной промышленности*

Т.Н. ГОРБАЧИК

*Московский государственный университет***НОВЫЕ ДАННЫЕ О СТРОЕНИИ РАКОВИН ТРОХОЛИН  
(фораминиферы)**

В результате изучения раковин трохоллин из берриасских и валанжинских отложений Крыма и оксфордских отложений территории Литовской ССР и Рязанской области получены следующие данные. Рентгеноструктурным методом установлено, что минеральный состав раковин трохоллин различен, у *T. burlini* раковина состоит из кальцита, у *T. transversarii* — из арагонита. В проходящем свете, в шлифах, у *T. transversarii* отмечено двухслойное строение стенки раковины с внутренним тонким светлым слоем и наружным — толстым и темным. У представителей других видов эта закономерность четко не прослеживается. Обнаружена умбиликальная система каналов с простым строением у *T. burlini* и сложно устроенная у *T. gigantea*.

Таким образом, о систематическом положении рода *Trocholina* существует много различных точек зрения; его включают в семейства: *Spirillinidae* (Paalzow, 1922; Матлюк, 1953; Митянина, 1957; Основы палеонтологии, 1959; Горбачик, 1959; Каптаренко-Черноусова, 1961; Reiss, 1963; Даин и др., 1972; Дулуб, 1972), *Rotaliidae* (Cushman, 1940; Bielecka, Pozaryski, 1954; Oberhauser, 1957), *Ophthalmidiidae* (Henson, 1947; Kristan, 1957; Pokorny, 1958), *Trocholionidae* (Kristan-Tollman, 1963), *Archaeodiscidae* (Oberhauser, 1964), *Involutinidae* надсемейства *Cassidulinacea* (Loeblich, Tappan, 1964a), *Involutinidae* надсемейства *Nonionacea* (Loeblich, Tappan, 1964b) и *Involutinidae* надсемейства *Involutinacea* (Zaninetti, 1975).

К истории изучения рода *Trocholina*. Впервые род *Trocholina* был выделен Р. Паальцовым (Paalzow, 1922) из батских отложений Вюртемберга (ФРГ), но за типовой вид он принял формы, описанные Шлюмберже (Schlumberger, 1898) под названием *Involutina conica* из батских отложений Кальвадоса (Франция). Впоследствии идентичность форм из этих двух местонахождений подтвердил М. Рейхель (Reichel, 1955). На основании общности морфологических признаков автор отнес установленный им род к семейству *Spirillinidae*. Характерные признаки рода, по данным Паальцова, следующие: раковина трохлоидная, состоит из двух камер, начальной — сферической и второй — трубчатой, иногда частично подразделенной. Спинная сторона выпуклая коническая или дуговидная (купол); брюшная сторона плоская, пупочная область заполнена бугорками или столбиками и с внешнего края окаймлена последним оборотом спирали. Стенка известковая, шероховатая, иногда грубопористая. Устье находится в конце последнего оборота. Паальцов отмечает, что спинная сторона раковины пронизана порами, но не упоминает о перекристаллизации стенки, возможно допуская, что раковина сохранила первичную структуру. Однако в описании Шлюмберже пористость стенки не отмечается и он называет ее фарфоровидной.

Д. Кешмэн (Cushman, 1940) в своей системе фораминифер отнес род *Trocholina* к подсемейству *Turrispirillininae* семейства *Rotaliidae*.

Ф. Хенсон (Henson, 1947) расирил диагноз рода, включив в него наряду с трохлоидными коническими и двояковыпуклыми формами с более или менее плоско-спиральным навиванием как пористые, так и непористые, поместив его в подсемей-

ство *Cornuspirinae* семейства *Ophthalmidiidae*. Экземпляры из юрских и меловых отложений Ближнего Востока, которые он изучал, сильно перекристаллизованы. Им отмечено наличие пор на некоторых экземплярах (они хорошо видны на фиг. 1 табл. XIII его работы), но он полагает, что этот признак не является несовместимым с фарфоровидной структурой.

К. Вихер (Wicher, 1952) в работе, посвященной *Involutina*, *Trocholina* и *Vidalina*, придает строению стенки раковины лишь второстепенное значение. Он объединяет трохолин с корнуспирами, предполагая их близкое родство с *Cornuspira* Schultze, *Involutina* Terquem и *Vidalina* Schlumberger, и полагает, что пористость конических форм, возможно, связана с их приспособлением к жизни в рифах.

Р. Оберхаузер (Oberhauser, 1956) отнес трохолин, вслед за Кешмэном, к семейству *Rotaliidae*, учитывая стекловидность и пористость своих экземпляров; раковины более или менее линзовидной формы с плоскоспиральным навиванием были выделены им в подрод *Paratrocholina*, относящийся к роду *Trocholina* s.l. (Henson, 1947).

Э. Кристан (Kristan, 1957) и В. Покорный (Pokorny, 1958) относят род *Trocholina*, вслед за Хенсоном, к подсемейству *Cornuspirinae* семейства *Ophthalmidiidae*.

В работах советских исследователей Е.В. Мятлюк (1953; Основы палеонтологии, 1959), И.В. Митяниной (1957), Т.Н. Горбачик (1959), О.К. Каптаренко-Черноусовой (1961), В.И. Левиной (1972) и ряда других род *Trocholina* рассматривается в составе подсемейства *Spirillininae* семейства *Spirillinidae*.

З. Райс (Reiss, 1963) объединяет *Trocholina*, *Neotrocholina*, *Paratrocholina* и другие роды в семейство *Spirillinidae*, но оговаривается, что это семейство "представляет собой полифилетическую и, возможно, гетероморфную группу".

Э. Кристан-Тольман (Kristan-Tollman, 1963) предложила для фораминифер данного типа новое семейство *Trocholiniidae*, объединяющее *Trocholina*, *Neotrocholina*, *Aulotortus* и другие, в то же время она включила в него *Involutina* — типовой род семейства *Involutinidae*. В таком случае название семейства *Trocholiniidae* должно рассматриваться как младший синоним семейства *Involutinidae*.

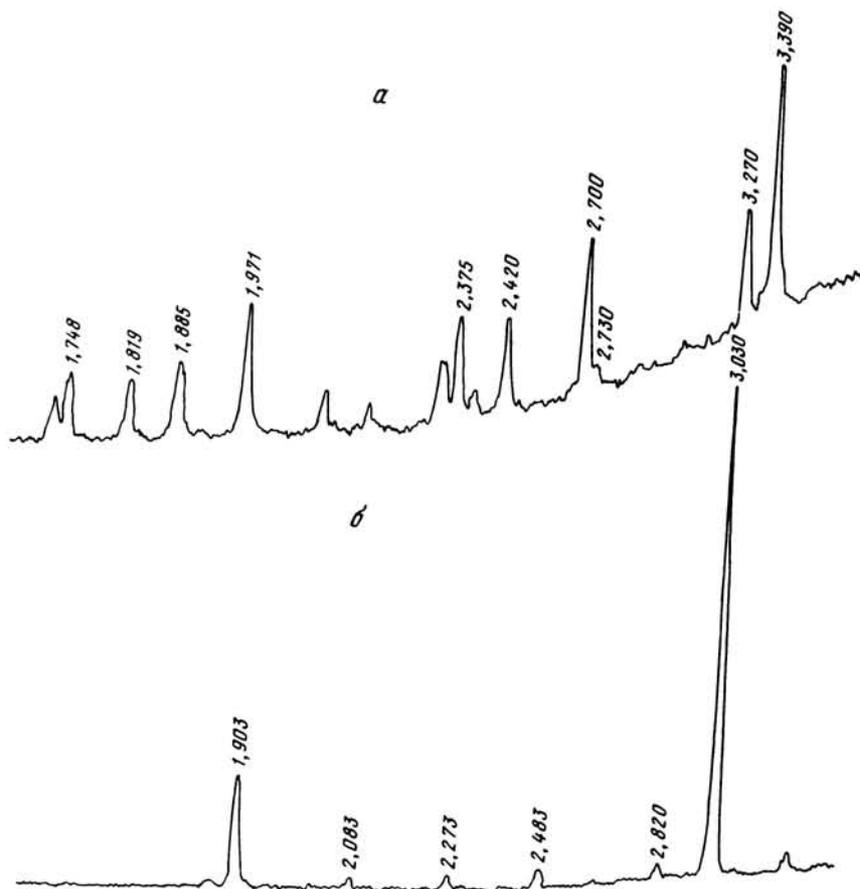
Р. Оберхаузер (Oberhauser, 1964) пришел к выводу о том, что *Trocholina* имеет первично двухслойную стенку и происходит от рода *Permodiscus*; на этом основании автор помещает трохолин в семейство *Archaeidiscidae*.

А. Лёблич и Э. Тэппен в своей системе фораминифер (Loeblich, Tappan, 1964a) поместили род *Trocholina* в семейство *Involutinidae* надсемейства *Cassidulinacea*, считая, что *Trocholina* имеет микрозернистую стенку и поэтому не может быть помещена вместе со *Spirillina*, у которой стенка состоит из монокристалла кальцита, и с *Rotalia*, имеющей радиально-лучистую стенку с системой каналов. В следующей работе этих авторов (1964b, с. 34) семейство *Involutinidae*, в составе которого рассматривается род *Trocholina*, отнесено к надсемейству *Nonionacea*, однако сделана оговорка, что "хорошо сохранившиеся экземпляры *Trocholina*, *Involutina* и других родственных родов пока еще никем не исследовались, а изучение перекристаллизованных раковин не позволяет с уверенностью определить, какими они были у живых организмов: кальцитовыми или арагонитовыми, радиально-лучистыми или гранулярными. Мы даже не можем установить, относятся ли они к фарфоровидному или гиалиновому типу. Пока не будут опубликованы данные о хорошо сохранившихся экземплярах, принадлежность этих форм к надсемейству *Nonionacea* останется чисто условной". Впоследствии вышеназванные авторы (Loeblich, Tappan, 1974), пересмотрев свою систему, включили семейство *Involutinidae* в надсемейство *Spirillinacea*, основываясь, по-видимому, только на морфологическом строении раковины.

Л. Занинетти (Zaninetti, 1975) предложено новое надсемейство *Involutinacea* Büttschli; 1880, not. transl., выделенное на основании арагонитового состава (?) и двухкамерного строения раковины, включающее одно семейство *Involutinidae* в составе пяти родов, в том числе, *Trocholina* Paalzow.

**Минеральный состав и структура стенки раковины.** Типовой вид рода *Trocholina* — *Involutina conica* Schlumberger яведен его автором лишь в виде общего схематического наброска (Schlumberger, 1898). Впоследствии фотографии топотипов *T. conica* были опубликованы Хенсоном (Henson, 1947, табл. XII, рис. 9) и М. Рейхелем (Reichel, 1955, табл. XIV, фиг. 3, рис. 1 в тексте), по мнению которых, раковина нацело перекристаллизована и темные пятна по ее периферии вызваны железистыми отложениями. На продольных шлифах топотипов из коллекции Д. Шлюмберже местами, на боковой поверхности конуса, видны полосочки, перпендикулярные к поверхности раковины, по-видимому, следы тончайших пор.

На основании того, что раковины трохолин обычно перекристаллизованы, Рейхель (Reichel, 1955) пришел к выводу о том, что при жизни раковина трохолин была, вероятно, арагонитовой. Арагонит же, являясь неустойчивым минералом, пере-

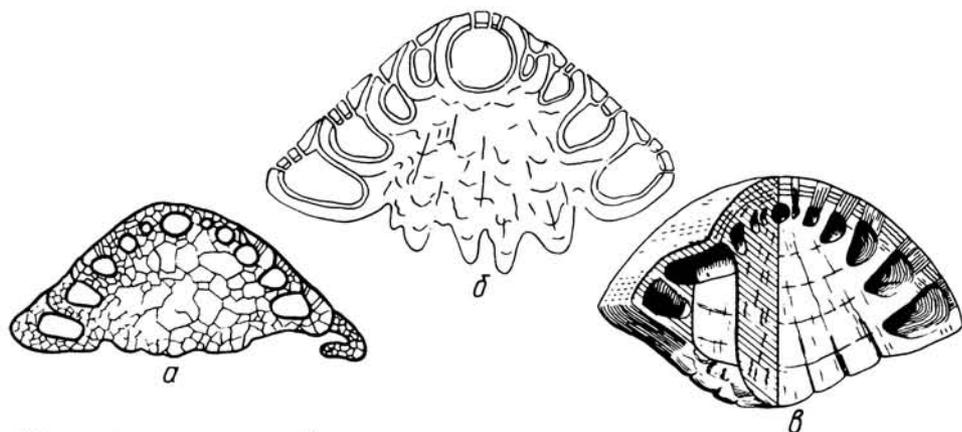


Р и с. 1. Экспериментальные дифрактограммы раковин  
 а — *Trocholina transversarii* — арагонит; б — *T. burliini* — кальцит

ходит в кальцит, поэтому первичная структура почти всегда искажена интенсивной перекристаллизацией. Для стекловидных форм с сохранившейся первичной внутренней структурой, обнаруженных им в мергелистых известняках известного местонахождения валанжина — Арзье, М. Рейхель устанавливает новый род *Neotrocholina*, считая, что раковина у представителей этого рода первично кальцитовая с радиально-лучистой структурой стенки, в отличие от арагонитовой раковины рода *Trocholina*. Однако данные о подтверждении кальцитового состава раковин неотрохолин не приведены.

Изучение трохолин из берриасских и валанжинских отложений Крыма показало, что их раковины также в той или иной степени перекристаллизованы. В большинстве случаев раковина трохолин изменена диагенезом с образованием неправильной мозаики кристаллов кальцита с различной крупностью зерен (табл. I, фиг. 1). Иногда они совсем мелких размеров, или, наоборот, центральная часть раковины образует лишь одно сплошное зерно (табл. I, фиг. 2). В ряде случаев при изучении шлифов с помощью поляризационного микроскопа МИН-4 удается заметить участки с остатками первичной структуры, вероятно, радиально-лучистой.

Исследование хорошо сохранившихся раковин *Trocholina* из оксфордских отложений территории Литовской ССР и Рязанской области показало, что их внутренняя структура, судя по описанию, приведенному Рейхелем, идентична таковой у *Neotrocholina valdensis* Reichel, типового вида рода *Neotrocholina* из валанжинских отложений местонахождения Арзье. В связи с этим были проведены исследования раковин трохолин на рентгеновском дифрактометре ДРОН-2 с целью диагностики минерального состава раковин *Trocholina transversarii* из оксфордских отложений Рязанской области и *T. burliini* из берриасских отложений Крыма. В каждом случае анализу было подвергнуто более 500 раковин. В результате для *T. transversarii* получена серия рефлексов (рис. 1, а), позволяющая диагностировать минерал карбонатной группы — арагонит. В полученной дифрактограмме раковин *T. burliini* отчетливо выделяется серия рефлексов, характерных для кальцита (рис. 1, б)



Р и с. 2. Схемы продольных сечений раковин

а — *Trocholina conica* (Schlumberger) (no M. Reichel) — однослойная стенка; б — *T. transversarii* Paalzow — двухслойная стенка; в — *Neotrocholina friburgensis* Guillaume et Reichel (no H. Guillaume et M. Reichel) — вторично многослойная стенка

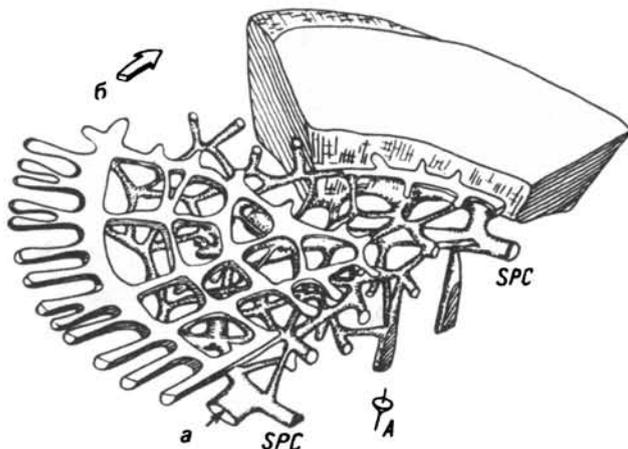
Как известно, арагонит является неустойчивым минералом и может быть только первичным. Возможно, что у раковин *T. burlini*, имеющих следы перекристаллизации, кальцитовый состав вторичен. Однако мнение Рейхеля о существовании форм как с первично арагонитовой (род *Trocholina*), так и с первично кальцитовой раковиной (род *Neotrocholina*) пока не может быть исключено. Окончательное решение этого вопроса возможно только после тщательного изучения топотипов типовых видов *T. conica* (Schlumberger) и *N. valdensis* Reichel.

**Строение второй камеры и стенки раковины.** Изученные виды трохолин имеют однослойную стенку и ложнотрубчатое строение второй камеры (рис. 2, а; табл. I, фиг. 1, 2). Такое же строение свойственно, по-видимому, и типовому виду этого рода *T. conica*, судя по приведенным изображениям (Henson, 1947, табл. XII, фиг. 9; Reichel, 1955, табл. XIV, фиг. 3, рис. 1 в тексте). Только у хорошо сохранившихся раковин *T. transversarii* из оксфордских отложений Литвы и Рязанской области установлено первично двухслойное строение стенки раковины (рис. 2, б; табл. I, фиг. 3, 4, 6) с внутренним тонким и наружным толстым слоями. В проходящем свете в шлифах внутренний слой выглядит более светлым, а наружный — темным (табл. I, фиг. 3). В отраженном свете на аншлифах — картина обратная: внутренний тонкий слой кажется темным, а наружный толстый слой — светлым (табл. I, фиг. 4), причем внутренний слой полностью выстилает полости оборотов и присутствует в месте частичного перекрытия оборотов, а наружный — отсутствует в месте перекрытия предыдущего оборота. Следует отметить, что в литературе описано двухслойное строение стенки раковины у *T. permodiscoides* из рэтских отложений Альп (Oberhauser, 1964). На этом основании Oberhauser отнес род *Trocholina* к семейству *Archaeodiscidae*, считая предком трохолин род *Permodiscus*. Само по себе это предположение заслуживает внимания, однако, на наш взгляд, этот вопрос требует специального изучения.

Интересен тот факт, что у большинства двухслойных раковин с неравнозначными слоями более тонкий слой обычно бывает внутренним, причем, иногда он прерывистый, непостоянный. Например, такое соотношение имеет место у ряда палеозойских нодозариид (Герке, 1957, 1959; Kristan-Tollman, 1963; Миклухо-Маклай, 1956). У *T. transversarii* наоборот: внутренний тонкий слой светлый и постоянный, а наружный толстый слой — темный и прерывается в местах перекрытия оборотов (табл. I, фиг. 3).

Таким образом, интерпретация полученных данных может быть двоякой: либо все трохолины были первично двухслойными и один из слоев, скорее всего внутренний, исчез при перекристаллизации, либо мы имеем дело с двумя самостоятельными родами, у которых сходство в строении стенки возникло в результате гомеоморфии. Решение этого вопроса возможно только после накопления достоверных данных о внутреннем строении, структуре стенки и минеральном составе хорошо сохранившихся раковин трохолин из триасовых, юрских и нижнемеловых отложений.

Следует заметить, что указания некоторых исследователей на наличие септ у *T. transversarii* (Мятлюк, 1953) на нашем материале не подтвердилось. Обломанные раковины с полностью снятой стенкой на спинной стороне (табл. II, фиг. 7) или с частично вскрытыми оборотами (табл. II, фиг. 8) обнаруживают полное отсут-



Р и с. 3. Схематическая модель умбиликальной системы каналов у *Trocholina chouberti* Hottinger (Hottinger, 1976, p. 819)

SPC — спиральный канал; а — проходы из полости оборотов к спиральному каналу; б — направление роста раковины; А — ось навивания раковины

ствии септ. Вероятно, за зачаточные септы Е.В. Мятлюк были приняты радиальные пережимы, не достигающие до периферического края на брюшной стороне, связанные с наличием радиальных маргинальных каналов.

У изученных видов трохоллин не отмечается вторичное утолщение стенки раковины, имеющее место у *T. permoldiscoides* Oberhauser, *Neotrocholina friburgensis* Guillaume et Reichel и некоторых других видов (рис. 2в), причем в составе каждого из этих родов (*Trocholina* и *Neotrocholina*) есть формы с вторичным утолщением стенки и без него.

Вторичное утолщение стенки раковины образуется за счет облекания каждым последующим оборотом предыдущего; в этом случае спинная коническая сторона раковины будет инволютной. Характер вторичного утолщения стенки обычно считается признаком родового или более высокого ранга. По-видимому, формы с вторичным утолщением стенки и без него должны относиться к разным родам.

Необходимо отметить, что род *Neotrocholina* не получил признания среди ряда палеонтологов, в том числе большинства советских, так как основные признаки (минеральный состав и структура стенки), положенные в основу его выделения, не являются достоверными. Известно, что арагонит может переходить в кальцит с сохранением первоначальной структуры, т.е. нет достаточных оснований для разделения трохоллин на два самостоятельных рода по этим признакам.

**Умбиликальная система каналов.** Как известно, наличие системы каналов, находящихся внутри раковины, является особенностью наиболее высокоорганизованных фораминифер из семейства *Rotaliidae*, *Elphidiidae*, *Nummulitidae* и др. (Фурсенко, 1978).

Детальное изучение трохоллин позволило обнаружить у *T. burlini* и *T. gigantea* умбиликальную систему каналов, имеющую у представителей первого вида довольно простое строение. Она состоит из спирального канала и ответвляющихся от него радиальных проходов, открывающихся в полости оборотов (табл. I, фиг. 5, 7), а также радиальных маргинальных каналов, располагающихся по периферии пупочной области, с чем связан характерный радиальный рисунок на брюшной поверхности раковины. Более сложно устроена система каналов у *T. gigantea*. Она состоит из спирального канала, радиальных проходов к оборотам и обширной полигональной трехмерной сети каналов, расположенных как бы "слоями" в центральной части пупочной области и представленных многочисленными вертикальными и косыми переходами между этими "слоями".

На приведенной фотографии (табл. I, фиг. 7) виден участок спирального канала, закрученного в трохлоидную спираль, и отходящие от него радиальные проходы; центральная часть раковины заполнена полигональной анастомозирующей сетью пупочных каналов. Геометрическая схема умбиликальной системы каналов у *T. gigantea*, по-видимому, близка или совпадает с таковой у *T. chouberti* из валанжинских отложений Марокко (рис. 3; Hottinger, 1976). Это единственный, описанный в литературе случай нахождения умбиликальной системы каналов у двухкамерных форм. В ряде случаев такая схема системы каналов напоминает "орнаментацию" брюшной поверхности раковины. У обоих видов умбиликальные каналы могли

образовываться частично "слоями", покрывающими существующие "скульптурные желоба" брюшной поверхности, и частично — благодаря резорбции. Радиальные проходы из полости оборотов к системе каналов, вероятно, образовывались частичной резорбцией вещества раковины между радиальными маргинальными каналами по мере нарастания нового оборота. Такой процесс мог бы быть аналогичным процессу, отмечаемому для роталиид, у которых межсептальные каналы нередко преобразуются в проходы из полости камеры к системе каналов во время образования последующей камеры.

По-видимому, умбиликальная система каналов у двухкамерных трохолин имеет те же функции, что и у современных многокамерных форм: 1) транспортировка частиц или растворенного вещества из окружающей среды ко всем оборотам раковины и обратно; 2) обеспечение быстрого втягивания протоплазмы в результате механического или химического раздражения. Выполнение этих функций вызвало бы наличие более или менее постоянной дифференциации протоплазмы в раковине фораминифер, начиная с юрского или даже с триасового времени (Kristan, 1957). У современных фораминифер, имеющих систему каналов, наблюдается более или менее постоянная дифференциация протоплазмы на вакуолярную эндоплазму, заполняющую полости камер, и псевдоподиальную эктоплазму, распространяющуюся по системе каналов. Средства сообщения между эндоплазмой камер и эктоплазмой системы каналов обычно располагаются в умбиликальной стенке камер. У трохолин это сообщение осуществлялось, по-видимому, через радиальные проходы. Система каналов открывается между бугорками, расположенными в пупочной области, и в бороздке, окружающей бугорки и проходящей вдоль пупочного края последнего оборота (табл. II, фиг. 3—6). У других изученных видов трохолин обнаружить систему каналов не удалось.

О "септациях". Следует отметить, что род *Ichnusella* с "перегородками" во второй камере, установленный И. Диени и Ф. Массари (Dieni, Massari, 1966), по нашему мнению, является младшим синонимом рода *Trocholina*, а вид *I. trocholinaeformis* — синонимом вида *T. burlini*. За "перегородки", по-видимому, были приняты радиальные проходы от оборотов к спиральному каналу. В подтверждение этого можно привести тот факт, что на последнем обороте "перегородки" не доходят до периферического края, а на предыдущих — доходят, что есть результат проекции радиальных проходов разных оборотов на одну плоскость при исследовании наиболее плоских раковин в глицерине в проходящем свете (табл. I, фиг. 5). Изученные топотипы *I. trocholinaeformis* из валанжинских отложений Италии из коллекции Диени и Массари и *T. burlini* из берриасских и валанжинских отложений Крыма, по нашему мнению, идентичны.

Анализ всех имеющихся данных о трохолинах дает возможность высказать предположение о том, что род *Trocholina* представляет собой гетерогенную группу, так как включает в себя представителей с арагонитовой и кальцитовой (?) раковинной и с первично двухслойной и с однослойной (?) стенкой, с вторичным утолщением стенки и без него, с системой каналов и без нее.

Все перечисленные признаки довольно высокого таксономического ранга, во всяком случае, не ниже родового. Однако нет доказательств первичности кальцитового состава раковин, хотя Рейхель и установил по этому признаку новый род *Neotrocholina*. Нельзя доказать пока и первичность однослойной стенки, которая могла возникнуть в результате перекристаллизации из первично двухслойной стенки. Бесспорным является только факт наличия среди трохолин раковин как с вторичным утолщением стенки, так и без него. Авторы не исключают возможности того, что в дальнейшем удастся обнаружить систему каналов и у других видов трохолин. Интересен тот факт, что система каналов в настоящее время обнаружена у трех видов трохолин, имеющих наиболее плоскую раковину, поэтому можно предположить, что высококонические формы тем более должны обладать системой каналов.

Следует заметить, что вопрос о систематическом положении рода *Trocholina* остается открытым. Его однозначное решение пока едва ли возможно. Можно говорить о двух вариантах: 1) все трохолины были первично двухслойными арагонитовыми; в этом случае род *Trocholina* должен относиться к семейству *Involutinidae*, как это принято большинством зарубежных исследователей для собственно рода *Trocholina* (исключая род *Neotrocholina*); 2) род *Trocholina* объединяет два или три разных рода, являющихся гомеоморфными. В последнем случае говорить о систематическом положении этих родов пока преждевременно. В связи с этим в настоящее время мы условно рассматриваем род *Trocholina* в составе семейства *Involutinidae*.

В дальнейшем большое внимание следует уделить изучению хорошо сохранив-

шихся раковин трохолин из различных отложений с целью получения достоверных данных об их строении и минеральном составе.

Авторы пользуются возможностью поблагодарить А.А. Григялиса за предоставление раковин *Trocholina transversarii* из оксфорда Литвы и Рязанской области и И. Диени за присланную коллекцию топотипов различных видов фораминифер из валанжина Италии.

## СЕМЕЙСТВО INVOLUTINIDAE BÜTSCHLEI, 1880

### Род *Trocholina* Paalzow, 1922

*Trocholina*: Paalzow, 1922, с. 10.

*Neotrocholina*: Reichel, 1955, с. 404.

*Ichnusella*: Di i, Massari, 1966, с. 171.

**Типовой вид** — *Involutina conica* Schlumberger, 1898; Франция, Кальва-дос; юра, бат.

**Диагноз.** Раковина спирально-коническая; спинная сторона выпуклая, брюшная уплощенная, реже слегка вогнутая или выпуклая. Начальная камера и все обороты второй длинной камеры обычно видны на спинной стороне, на брюшной стороне может быть виден только последний оборот, окаймляющий пупочную область, заполненную скульптурными образованиями — бугорками. На продольных сечениях в пупочной области отмечается послынное расположение бугорков, отвечающее последовательному нарастанию каждого оборота второй камеры. Последний оборот на брюшной стороне может иметь радиальные пережимы, более глубокие с внутреннего края, обычно не достигающие до периферического края. Наблюдаемые радиальные пережимы являются скульптурными образованиями и не могут быть отождествлены с намечающейся септацией; внутренняя поверхность оборотов гладкая.

У более специализированных форм может быть развита умбиликальная система каналов, состоящая из спирального канала, радиальных проходов от него к оборотам и радиальных маргинальных каналов, а также трехмерной анастомозирующей сети пупочных каналов.

Стенка однослойная или двухслойная, известковая, пористая на спинной стороне и у некоторых видов с открывающимися отверстиями каналов на брюшной. Устье — открытый конец второй камеры, от округлого до округло-треугольного.

**Видовой состав.** Около 20 видов.

**Возраст и распространение.** Верхний триас — юра Австрии и ФРГ; юра — нижний мел (берриас) Швейцарии; средняя юра — нижний мел Европейской части СССР (Русская платформа, Крым, Кавказ); верхняя юра Западной Сибири; валанжин — баррем Франции и Румынии.

### *Trocholina transversarii* Paalzow, 1932

Табл. I, фиг. 3, 4, 6; табл. II, фиг. 1—8; табл. III, фиг. 1

*Trocholina transversarii*: Paalzow, 1932, с. 141, табл. II, фиг. 8—10; Мятлюк, 1953, с. 30, табл. I, фиг. 11а—в; Митянина, 1957, с. 226, табл. II, фиг. 3а—в.

**Голотип** — происходит из слоев с *Peltoceras transversarium* (оксфорд) Шёнберга (ФРГ); место хранения неизвестно.

**Описание.** Раковина коническая со спинной стороны, плоская или слегка выпуклая с брюшной стороны, округлая в очертании. Вершина конуса округлая, иногда немного усеченная. Начальная камера сферической формы, вторая камера состоит из трех—шести оборотов спирали, видимых на спинной стороне. Сечение оборотов от полулунного на ранней стадии до округло-треугольного на поздних стадиях. Каждый оборот перекрывает предыдущий примерно на половину его ширины. На спинной стороне раковины отчетливо видны поры, иногда вторично отсутствующие в местах перекрытия оборотов. На брюшной стороне виден только последний оборот, который со стороны пупочной области несет радиальные пережимы, не достигающие до периферического края. Пупочная область брюшной стороны заполнена девятью—пятнадцатью бугорками, возвышающимися над брюшной поверхностью последнего оборота. Спиральный шов отчетливый, широкий. Периферический край узкий закругленный. Стенка раковины первично двухслойная (рис. 2, б) с внутренним тонким и наружным толстым слоями. Поверхность стенки слабо шероховатая из-за наличия пор, гладкая только в местах частичного перекрытия оборотов, непрозрачная.

**Изменчивость.** Варьируют размеры раковины и степень выпуклости спинной стороны.

Размеры, мм

Экземпляр	Д (диаметр раковины)	В (высота раковины)	Д/В	Апикаль- ный угол, град.	Число оборотов
Наибольший	0,532	0,266	2,2	93	6
Наименьший	0,280	0,126	1,8	90	3
Изображенны № 220—30	0,490	0,266	2,84	90	4

**С р а в н е н и е.** От *Trocholina conica* Schlumberger из среднеюрских отложений ФРГ отличается меньшей величиной отношения диаметра основания к высоте — от 1,8 до 2,2 (у типового вида оно изменяется от 2,08 до 2,68).

От близкой по внешнему виду *T. molesta* отличается меньшим числом бугорков на брюшной стороне (9—15 против 15—50 у *T. molesta*) и более широким спиральным швом.

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний оксфорд ФРГ и Белоруссии (Брестская область); верхний келловей — верхний оксфорд Литвы; верхний келловей — кимеридж (?) Грузии: оксфорд Русской платформы (Рязанская область).

**М а т е р и а л.** Более 600 раковин хорошей сохранности из оксфордских отложений Рязанской области (дер. Никитино) и 17 раковин очень хорошей сохранности из верхнего оксфорда Литвы (Стонишкяй); 25 шлифов.

*Trocholina elongata* (Leupold), 1935

Табл. III, фиг. 2

*Coscinoconus elongatus*: Leupold, Bigler, 1935, 617, табл. XVIII, фиг. 12—14; Дулуб, 1972, с. 48, табл. IX, фиг. 6а, б, в.

*Coscinoconus oblongus*: Маслов, 1958, с. 547, рис. 3в в тексте.

*Trocholina elongata*: Guillaume, 1963, с. 262, табл. 5, фиг. 64—71, 76, 78—82; Горбачик, 1971, с. 127, табл. 27, фиг. 10.

**Г о л о т и п** — происходит из титонских отложений Швейцарии; место хранения неизвестно.

**О п и с а н и е.** Раковина коническая, очень высокая, состоит из шести—девяти оборотов спирали. Внешняя часть стенки раковины обычно разрушена полностью. или частично, как правило, бывает вскрыта полость второй ложнотрубчатой камеры. Ширина оборотов обычно возрастает постепенно, по мере роста раковины, но иногда наблюдается быстрое увеличение первых двух-трех оборотов с последующим очень слабым возрастанием ширины остальных оборотов, в связи с этим апикальный конец раковины бывает округлым. Апикальный угол обычно не превышает 60°. Брюшная сторона выпуклая; иногда на ней видна часть последнего оборота раковины в виде узкой полосы различной ширины, окаймляющей пупочную область, заполненную множеством мелких бугорков. Четкой границы между последним оборотом и пупочной областью не наблюдается. В ряде случаев вместо бугорков на брюшной стороне видна сетчатая "скульптура", образованная веществом дополнительного скелета, находящимся между бугорками и выступающим на поверхность в виде переплетенных валиков, вследствие разрушения бугорков. Периферический край раковины закругленный, поверхность ее шероховатая, непрозрачная.

**И з м е н ч и в о с т ь.** У *Trocholina elongata* изменчивость проявляется в колебании величины отношения диаметра раковины к высоте, варьирующей в пределах 0,45—0,65, а также формы апикального конца раковины, зависящей от степени увеличения ширины ранних оборотов. Различия во внешнем облике раковины связаны с формами сохранности.

Размеры, мм

Экземпляр	Д	В	Д/В	Апикаль- ный угол, град.	Число оборотов
Наибольший	0,840	1,40	0,60	60	9
Наименьший	0,283	0,63	0,45	50	6
Изображенны № 220—32	0,840	1,40	0,60	60	9

**С р а в н е н и е.** От близкого вида *Trocholina alpina* отличается величиной отношения диаметра к высоте, которая изменяется от 0,45 до 0,65 (у *T. alpina* она близка к 1,0 или превышает ее).

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Титон-берриас Швейцарии и Крыма; кимеридж Крымской Яйлы; кимеридж—титон Вольно-Подольской окраины Рус-

ской платформы и Предкарпатского прогиба; валанжин Франции.

**М а т е р и а л.** Более 200 раковин плохой сохранности; 15 шлифов; отложения титона и берриаса Крыма.

### *Trocholina alpina* (Leupold), 1935

Табл. III, фиг. 3

*Coscinoscopus alpinus*: Leupold, Bigler, 1935, с. 610, табл. XVIII, фиг. 1–11; Маслов, 1958, с. 547, рис. 8д в тексте; Дулуб, 1972, с. 50, табл. IX, фиг. 7а, б, в; табл. XI, фиг. 7.

*Trocholina alpina*: Guillaume, 1963, с. 260, табл. 3, фиг. 38–48, табл. 4, фиг. 69–83; Горбачик, 1971, с. 127, табл. 27, фиг. 9.

**Г о л о т и п** — Геологический институт Бернского университета, номер не указан; верхний валанжин; Швейцария.

**О п и с а н и е.** Раковина коническая от высокой до низкой; отношение диаметра к высоте близко к единице или больше. На спинной стороне различимы шесть–десять оборотов, поверхность стенки раковины обычно частично разрушена. Брюшная сторона в различной степени выпуклая. Последний оборот спирали на брюшной стороне неотчетливо обособлен от пупочной области, заполненной многочисленными мелкими бугорками различной формы. Периферический край раковины закругленный. Апикальный угол изменяется от 60 до 90°. Поверхность стенки раковины шероховатая или грубошероховатая. Различия во внешнем облике раковины связаны с формами сохранности.

**И з м е н ч и в о с т ь.** Колеблется величина апикального угла (от 60 до 90°) и величина отношения диаметра основания к высоте (от 0,8 до 1,6).

**Р а з м е р ы,** мм

Экземпляр	Д	В	Д/В	Апикальный угол, град.	Число оборотов
Наибольший	0,975	0,852	1,6	90	9
Наименьший	0,350	0,400	0,8	60	6
Изображенный, № 220–43	0,532	0,472	1,2	90	6

**С р а в н е н и е.** От наиболее близкого вида *Trocholina elongata* отличается меньшей высотой раковины при большем диаметре основания (отношение Д/В близко к единице или больше, а у *T. elongata* оно всегда меньше единицы), большей величиной апикального угла (60–90°, *T. elongata* 50–70°).

**В о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е.** Верхний титон Швейцарии; кимеридж Крымской Яйлы; кимеридж–титон Волыно-Подольской окраины Русской платформы и Предкарпатского прогиба; верхний титон–берриас Крыма; валанжин Франции.

**М а т е р и а л.** Свыше 150 раковин удовлетворительной и плохой сохранности из отложений титона и берриаса Крыма.

### *Trocholina burlini* Gorbachik, 1959

Табл. III, фиг. 4; табл. I, фиг. 5, 8

*Trocholina burlini*: Горбачик, 1959, с. 82, табл. IV, фиг. 3а, б, в; 4, 5; Guillaume, 1963, с. 263, табл. 6, фиг. 84–94; Горбачик, 1971, табл. 27, фиг. 12; Дулуб, 1972, с. 46, табл. IX, рис. 1а, б, в; 2а, б, в; Neagu, 1975, с. 116, табл. XCVI, фиг. 31–34, 39–40, табл. XCVII, фиг. 3, 4, 7.

*Ichnusella trocholinaeformis*: Dieni, Massari, 1966, с. 171, табл. VIII, фиг. 20а–21с; табл. X, фиг. 17а, в.

**Г о л о т и п** — Кафедра палеонтологии МГУ, № VI–52; нижний мел, берриас; Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха.

**О п и с а н и е.** Раковина низкоконическая, округлая в очертании. Начальная камера шаровидная, вторая ложнотрубчатая камера образует обычно пять оборотов спирали, хорошо видимых на спинной стороне. Ширина оборотов возрастает постепенно, только у последнего оборота она значительно больше; это связано с тем, что последний оборот не имеет зоны перекрытия с последующим оборотом. Сечение оборотов округло-треугольное. Спиральный шов на спинной стороне имеет вид узкой темной линии. Брюшная сторона плоская или вогнутая, на ней видно основание последнего оборота, рассеченное с внутреннего края радиальными пережимами, не доходящими до периферического края. Пупочная область брюшной стороны заполнена многочисленными (20–30) бугорками, форма и размеры которых различны, и отделена от последнего оборота раковины отчетливо выраженной бороздкой. Присутствует умбиликальная система каналов, состоящая из спираль-

ного канала, радиальных проходов к оборотам и радиальных маргинальных каналов (табл. I, фиг. 5, 8). Периферический край раковины узкий закругленный. Поверхность стенки раковины шероховатая, непрозрачная, пористая.

**Изменчивость.** У *Trocholina burlini* варьирует число оборотов второй ложнотрубчатой камеры от трех до шести и размеры раковины. Внутривидовая изменчивость проявляется и в некоторых различиях в характере брюшной стороны, которая может быть плоской или вогнутой.

**Размеры, мм**

Экземпляр	Д	В	Д/В	Апикальный угол, град.	Число оборотов	Д начальной камеры
Наибольший	0,64	0,15	4,2	130	6	0,035
Наименьший	0,32	0,11	2,9	120	4	0,032
Изображенный, № 220—39	0,59	0,20	3,0	120	4	—

**Сравнение.** От всех других видов рода отличается наибольшей уплотненностью раковины (отношение Д/В изменяется от 2,5 до 4,2). От близкой *T. valdensis* Reichel из отложений валанжина Франции отличается рядом признаков: меньшей высотой раковины (0,10—0,15 мм против 0,21—0,35 мм у *T. valdensis*), большей величиной апикального угла (120 против 117°), а также наличием бороздки вокруг центральной части брюшной стороны, занятой бугорками.

**Возраст и распространение.** Берриас, валанжин и баррем Северо-Западного Кавказа (бассейн р. Пшехи); берриас и валанжин Крыма; валанжин Франции; верхний валанжин—готерив Румынии; нижний мел Вольно-Подольского региона Русской платформы и Предкарпатского прогиба.

**Материал.** Более 600 раковин хорошей и удовлетворительной сохранности из берриасских и валанжинских отложений различных местонахождений Крыма (р. Бельбек, р. Сары-Су, р. Тонас, мыс Ильи и др.).

### *Trocholina molesta* Gorbachik, 1959

Табл. III, фиг. 5; табл. I, фиг. 1, 2

*Trocholina molesta*: Горбачик, 1959, с. 81, табл. IV, фиг. 1 а, б, в, 2; Guillaume, 1963, с. 258, табл. I, фиг. 13—18; Горбачик, 1971, табл. 27, фиг. 11; Дулуб, 1972, с. 46, табл. IX, фиг. 3, 4; Neagu, 1975, с. 116, табл. XCV, фиг. 29, 30; табл. XCVI, фиг. 27, 28; табл. XCVII, фиг. 1, 2, 5, 6.

**Голотип** — Кафедра палеонтологии МГУ, № VI—51; нижний мел, валанжин, Крым, р. Сары-Су.

**Описание.** Раковина коническая, округлая в очертании. На спинной стороне видны четыре—семь оборотов второй ложнотрубчатой камеры, образующие сравнительно высокий конус. Ширина оборотов возрастает постепенно, по мере роста раковины. Спиральный шов имеет вид довольно широкой, обычно темной линии. Брюшная сторона плоская, на ней виден только последний оборот раковины, несущий со стороны пупочной области многочисленные радиальные пережимы, не достигающие до периферического края. Пупочная область заполнена многочисленными округлыми или овальными бугорками, окруженными довольно глубокой бороздкой. Число бугорков изменяется от 15 до 50, расположение их часто незакономерное, но иногда они располагаются по раскручивающейся спирали. Периферический край раковины узкий, слегка закругленный. Поверхность раковины шероховатая, непрозрачная.

**Изменчивость.** Отдельные экземпляры этого вида отличаются друг от друга размерами раковины, степенью выпуклости спинной стороны и величиной апикального угла (от 90 до 110°), а также числом бугорков на брюшной стороне, изменяющимся от 15 до 40—50.

**Размеры, мм**

Экземпляр	Д	В	Д/В	Апикальный угол, град.	Число оборотов
Наибольший	0,69	0,36	1,9	100	7
Наименьший	0,20	0,10	2,0	90	4
Изображенный, № 220—40	0,532	0,334	1,6	90	6

**Сравнение.** По числу оборотов и размерам раковины этот вид близок к *Trocholina transversarii* Paalzow, описанной из оксфорда ФРГ, но отличается от нее значительно большим числом бугорков на брюшной стороне (15—50, у

T transversarii 9—15) и более узкими швами между отдельными оборотами на спинной стороне.

**Возраст и распространение.** Берриас, валанжин (редко готерив) Крыма и Северо-Западного Кавказа; валанжин Франции; верхний валанжин и нижний баррем Румынии; нижний мел Вольно-Подольской окраины Русской платформы и Предкарпатского прогиба.

**Материал.** Более 500 раковин хорошей и удовлетворительной сохранности из берриасских и валанжинских отложений Крыма (р. Тонас, р. Сары-Су, р. Мокрый Индол и др.)

*Trocholina micra* Dulub, 1972

Табл. III, фиг. 6

*Trocholina micra*: Дулуб, 1972, с. 47, табл. IX, рис. 5а, б, в.

**Голотип** — УкрНИГРИ, № 300; Львовская область, село Подлубы; нижний мел.

**Описание.** Раковина низкокониическая, округлая в очертании. Вторая камера образует пять—семь оборотов. Последние один—два оборота заметно увеличиваются в ширину и высоту. Брюшная сторона выпуклая, на ней виден последний оборот спирали, несущий с внутреннего края короткие мелкие радиальные пережимы, окружающие пупочную область в виде валика. Пупочная область заполнена сравнительно мелкими, приблизительно одинаковыми бугорками. Спиральный шов не всегда отчетливый. Периферический край закругленный, с едва заметной радиальной штриховкой. Поверхность раковины шероховатая.

**Изменчивость.** Незначительно колеблются размеры раковины и число бугорков на брюшной стороне.

**Размеры, мм**

Экземпляр	Д	В	Д/В	Апикальный угол, град.	Число оборотов
Наибольший	0,280	0,180	2,2	140	7
Наименьший	0,224	0,180	1,2	120	5
Изображены № 220—47	0,224	0,180	1,2	125	5

**Сравнение.** От всех других видов данного рода отличается двояковыпуклой формой раковины; по характеру пупочной области близок к *Trocholina solecensis* Bielecka et Poz., но отличается от нее большим апикальным углом и выпуклой брюшной стороной.

**Возраст и распространение.** Нижний берриас Крыма; нижний мел Вольно-Подольской окраины Русской платформы и Предкарпатского прогиба.

**Материал.** 14 раковин из отложений нижнего берриаса Крыма.

*Trocholina gigantea* Gorbatchik et Mantsurova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1, 2; табл. I, фиг. 7

**Название вида** от *giganteus*, лат. — гигантский.

**Голотип** — Кафедра палеонтологии МГУ, № 220—50; нижний берриас; Крым, р. Бельбек (табл. IV, фиг. 1а, б, в).

**Диагноз.** Крупная низкокониическая раковина, состоящая обычно из четырех оборотов спирали, хорошо видимых на спинной стороне. Спиральный шов на спинной стороне выпуклый, отчетливый, с мелкой радиальной штриховкой. Брюшная сторона полностью покрыта бугорками.

**Описание.** Раковина низкокониическая, в очертании неправильно округлая, обычно с частично разрушенным периферическим краем. Вершина конуса на спинной стороне плавная, округлая. Вторая камера образует четыре оборота, хорошо видимых на спинной стороне. Спиральный шов между оборотами выпуклый, отчетливый, с мелкой радиальной штриховкой, ясно видимой в просветляющей жидкости. Брюшная сторона слабо выпуклая, полностью покрыта бугорками, имеющими вид агглютированных гранул почти одинакового размера и равномерно распределенных. Иногда заметно, что бугорки располагаются по раскручивающейся спирали, причем более крупные из них — в центре; нередко два—три бугорка сливаются вместе, образуя причудливые наросты. Число бугорков обычно велико, больше 50; изредка, в случае срастания бугорков, их число может уменьшаться до 20. Имеется сложная умбиликальная система каналов (табл. I, фиг. 7), подробно описанная в первой части настоящей статьи. Периферический край узкий, закругленный. Поверхность раковины шероховатая, обычно в той или иной степени эродированная.

**Изменчивость.** Варьируют размеры раковины, а также число бугорков и характер их расположения на брюшной стороне.

**Размеры, мм**

Экземпляр	Д	В	Д/В	Апикальный угол, град.	Число оборотов
Наибольший	1,40	0,588	2,75	145	4
Наименьший	0,770	0,350	2,0	130	4
Голотип	1,022	0,420	2,4	135	4
№ 220—50					
Паратип	1,120	0,588	2,0	140	4
№ 220—49					

**Сравнение.** От всех видов трохолин отличается характером спинной стороны с выпуклым спиральным швом; от сходных "косциноконусных" форм *Trocholina alpina* отличается сильно уплощенной спинной стороной и агглютинированным обликом бугорков на брюшной стороне.

**Возраст и распространение.** Нижний берриас Крыма.

**Материал.** 32 раковины удовлетворительной сохранности из нижнеберриасских отложений Крыма.

*Trocholina involuta* Mantsurova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 3; табл. III, фиг. 7

**Название вида** от *involutus*, лат. — скрытый.

**Голотип** — Кафедра палеонтологии МГУ, № 220—53; верхний берриас; Крым, р. Тонас (табл. IV, фиг. 3).

**Диагноз.** Раковина с выпуклой спинной стороной, на которой не видны обороты; может проследиваться только спиральный шов последнего оборота. Брюшная сторона слабовыпуклая, почти полностью покрыта бугорками.

**Описание.** Раковина куполовидная, состоит из округлой начальной камеры и второй длинной, образующей обычно пять оборотов, спиральный шов между которыми не виден. Иногда может проследиваться спиральный шов между последним и предпоследним оборотами. Брюшная сторона слабовыпуклая, почти полностью заполненная бугорками; в центре расположены восемь—тринадцать крупных бугорков, к периферии они уменьшаются в диаметре. У большинства — вокруг бугорков проходит едва заметная бороздка, отделяя узкую периферическую зону без радиальных пережимов. Поверхность раковины шероховатая, пористая на спинной стороне. Периферический край закругленный, иногда в той или иной степени отогнут кверху.

**Изменчивость.** Незначительно меняется величина апикального угла, характер периферического края и число крупных бугорков на брюшной стороне.

**Размеры, мм**

Экземпляр	Д	В	Д/В	Апикальный угол, град.	Число оборотов
Наибольший	1,00	0,60	1,7	100	5
Наименьший	0,65	0,42	1,6	90	4
Голотип	0,77	0,448	1,7	90	5
№ 220—53					
Паратип	0,854	0,518	1,65	100	5
№ 220—52					

**Сравнение.** От всех видов трохолин отличается инволютной спинной стороной; наиболее близок к *Trocholina* (*Trochonella*) *laevis* Kristan из рэтских отложений Австрии, но отличается от него более выпуклой спинной стороной (Д/В равно 1,6—1,7 против 2,6—3,0 у рэтского вида) и изометричным характером бугорков.

**Возраст и распространение.** Берриас и нижний валанжин (редко) Крыма.

**Материал.** Более 50 экземпляров хорошей и удовлетворительной сохранности; большинство раковин встречены в разрезе р. Тонас.

ЛИТЕРАТУРА

Герке А.А. О некоторых важных особенностях внутреннего строения фораминифер из семейства лягенид по материалам из пермских, триасовых и лейасовых отложений Советской Арктики. — В кн.: Палеонто-

логия и биостратиграфия. Л.: НИИГА, 1957, вып. 4, с. 11—26. Ротапринт.  
Герке А.А. О новом роде пермских нодозариевых фораминифер и уточнение характеристики рода *Nodosaria*. — В кн.: Палеонто-

- логия и биостратиграфия. М.: НИИГА, 1959, вып. 17, с. 41—59. Ротапринт.
- Горбачик Т.Н.** Новые виды фораминифер из нижнего мела Крыма и Северо-Западного Кавказа. — Палеонтол. журн., 1959, № 1, с. 78—83.
- Горбачик Т.Н.** О раннемеловых фораминиферах Крыма. — В кн.: Систематика, палеобиогеография и стратиграфическое значение фораминифер. М.: Наука, 1971, с. 125—139. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 14).
- Дулуб В.Г.** Фораминиферы верхнеюрских и нижнемеловых отложений Вольно-Подольской окраины Русской платформы и Предкарпатского прогиба. М.: Недра, 1972, с. 5—54. (Тр. УкрНИГРИ; Вып. XXVIII).
- Каптаренко-Черноусова О.К.** До питания эволюции юрских трохолин. — Докл. АН УССР, 1961, № 6, с. 806—811.
- Левина В.И.** Надсемейство *Spirillinidea*. — В кн.: Фораминиферы верхнеюрских отложений Западной Сибири. Л.: Недра, 1972, с. 153—163. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 317).
- Маслов В.П.** Находка в юге Крыма рода *Coscinosopos* Leupold и его истинная природа. — Докл. АН СССР, 1958, т. 121, № 3, с. 545—548.
- Миклухо-Маклай А.Д.** К систематике палеозойских фораминифер. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1956, № 6, с. 57—66.
- Митянина И.В.** О фораминиферах юрских отложений юго-востока Белоруссии. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия БССР, сб. 2. Минск: Изд-во АН БССР, 1957, с. 210—239.
- Мятлюк Е.В.** Спириллиниды, роталииды, эпистоминиды и астеригериниды. Л.: Гостоптехиздат, 1953, 273 с. (Тр. ВНИГРИ, Нов. сер.; Вып. 71; Ископаемые фораминиферы СССР).
- Основные палеонтологические. Общая часть. Простейшие/Под ред. Д.М. Раузер-Черноусовой, А.В. Фурсенко. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 482 с.
- Фурсенко А.В.** Введение в изучение фораминифер. Новосибирск: Наука, 1978. 215 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 391).
- Bielecka W., Pozaryski W.** Stratigraphia micropaleontologica z górnoego malmu w Polsce Srodkowej. Institut geologiczni. Prace. Tom. XII, 1954, Warszawa, Wydawnictwa Geologiczne. 203 s.
- Cushman J.A.** Foraminifera. Their classification and economic use. 3-d ed. (Cambridge, Mass.), Harvard Univ. Press, 1940. 535 p.
- Dieni I., Massari F.** I foraminiferi del valangiano superiore di Orosei (Sardegna). — Palaeontol. Italica, 1966, vol. 61, n. ser. 31, Pisa, p. 75—186.
- Guillaume S.** Les Trocholines du Cretace inferior du Jura. — Rev. micropaleontol., 1963, v. 5, N 4. Paris, p. 257—276.
- Henson F.R.** Foraminifera of the genus *Trocholina* in the Middle East. — Ann. and Mag. Natur. History, 1947, N 115, ser. II, vol. 14, London, p. 445—449.
- Hottinger L.** An early umbilical canal system in *Trocholina chouberti* n. sp. from the lower cretaceous of North-Eastern Marocco. — Eclogae geol. helv., 1976, vol. 69, N 3, p. 815—820.
- Kristan E.** Ophthalmidiidae und Tetrataxinae (Foraminifera) aus dem Rhat der Hohen Wand in Nieder-Osterreich. — Geol. Bundesanstalt, Jahrb. 1957, Bd. 100, N 2, S. 269—298.
- Kristan-Tollman E.** Entwicklungsreihen der Triasforaminiferen. — Paläontol. Z., 1963, Bd. 37, N 1/2, Stuttgart, S. 147—154.
- Leupold W., Bigler H.** *Coscinosopos*, eine neue Foraminiferen aus Tithon-Unterkreide-Gesteinen der Helvetischen Zone der Alpen. — Eclogae geol., helv., 1935, Bd. 28, N 2.
- Loeblich A., Tappan H.** Treatise on Invertebrate Paleontology. Part C, Protista 2. Sarcodina chiefly "Thecamoebians" and Foraminiferida. Vol. 1, 2. Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 1964a, p. C 900.
- Loeblich A., Tappan H.** Foraminiferal classification and evolution. — J. Geol. Soc. India, 1964b, vol. 5, p. 5—40.
- Loeblich A., Tappan H.** Recent advances in the classification of the Foraminiferida. — In: Hedley R.H., Adams C.G. (ed.): Foraminifera I, 1974, p. 1—53. London; New York (Academic Press).
- Neagu T.** Monographie de la faune des Foraminifères éocènes du couloir de Dimbovicioare, de Codlea et des Monts Persani (Couches de Carhaga). — Institut de Géologie et de Géophysique, 1975, Mémoires vol. XXV, Bucarest. 141 p.
- Oberhauser R.** Neue mesozoische Foraminiferen aus dem Turkei. — R. V. Klebelsberg-Festschrift, Mitt. Geol. Gesell. Wien, 1956, Bd. 48, S. 193—200.
- Oberhauser H.** Ein Vorkommen von *Trocholina* und *Paratrocholina* in der ostalpinen Trias. — Jahrb. Geol. Bundesanst., 1957, Bd. 100, N 2, S. 257—268.
- Oberhauser R.** Zur Kenntniss der Foraminiferengattungen *Periodiscus*, *Trocholina* und *Triasina* in der alpinen Trias und ihre Einordnung zu den Archaedisciden. — Verhandl. Geol. Bundesanst., 1964, N 1/3, H. 2, S. 196—210.
- Paalzow R.** Die Foraminiferen des Parkinsoni-Mergel von Hedenheim am Hahnenkamm. — Abhandl. naturhist. Ges. Geol. Nürnberg, 1922, Bd. 22, H. 1, S. 1—10.
- Paalzow R.** Die Foraminiferen aus dem Transversariumschichten und Impressa-Tonen der nordostlichen Schwabischen. — Abhandl. Jahrb. Ver. Vaterl. naturhist. Wurtenberg, 1932, Bd. 88, S. 81—142.
- Pokorny V.** Grundzüge der Zoologischen Mikropaleontologie. Bd. I. Berlin, veb. Dent. verlag Wissensch., 1958. 580 S.
- Reichel M.** Sur une trocholine du valanginien d'Arzier. — Eclogae geol. helv., 1955, vol. 48, N 2, S. 396—408.
- Reiss Z.** Reclassification of perforate foraminifera. — Bull. Geol. Sur. Israel, 1963, vol. 35. 111 p.
- Schlumberger J.** Note sur *I. volitina conica* sp. nov. — Feuille Jeunes naturalistes, 1898, (Ser. 3), ann. XXVIII. 151 p.
- Wicher C.A.** *Involutina*; *Trocholina* und *Vidalina*—Fossilien des Ribbereichs. — Geol. Jahrb., 1952, Bd. 66, S. 257—284, Hannover—Celle.
- Zaninetti L.** *Involutinacea* Bütschli, 1880, nom. transl., une nouvelle super-famille de Foraminifères du sous-ordre des Rotaliina Delage et Hérouard, 1896. — Compt. rend. Soc. phys. Hist. natur., Geneve, 1975 (1976), vol. 10, N 2/3, p. 130—132.

## **New data on structure of Trocholina tests (foraminifers)**

*V.N. Mantsurova, T.N. Gorbabik*

As result of studying Trocholina tests from Berriasian and Valanginian deposits of the Crimean and Oxfordian deposits of Lithuania and Ryazan region, the following new data were obtained. It was established by X-ray method that the Trocholina burlini test consists of calcite, and T. transversarii one – of aragonite. The latter species showed in translucent light, in thin sections a double layer structure of the test wall with an inner thin light lamina and outer thick and dark one. In other Trocholina species this regularity is not well pronounced. The umbilical system of canals with simple structure was recognized in T. burlini and with complicated one in T. gigantea. Possible variants of interpretation of these data are given.

УДК 565.33

Е.Н. ПОЛЕНОВА

*Геологический институт Академии наук СССР*

### К СИСТЕМАТИКЕ PRIMITIOPSACEA И ПОЛОЖЕНИЮ В НИХ GRAVIIDAE (OSTRACODA)

Обилие среди палеозойских остракод таксонов различного ранга и разноречивость представлений об их систематическом положении, объеме и валидности вызывают настоятельную необходимость пересмотра этих таксонов. В первую очередь, очевидно, следует рассматривать группы с четкой палеонтологической характеристикой и важные в биостратиграфическом отношении. К одной из таких групп относятся примитиопсацеи, являющиеся важной составной частью силурийских и девонских комплексов остракод.

Довольно обширная литература по примитиопсацеям показывает отсутствие единообразия в понимании объема и ранга таксонов, их соподчиненности друг другу, что в значительной степени связано с различной оценкой таксономического значения признаков.

В статье рассмотрены вопросы морфологии и терминологии, истории развития представлений о составе и характеристике примитиопсацей (включая гравииды), их наиболее заметные изменения во времени, а также возможные родственные связи и значение для биостратиграфии этой группы остракод.

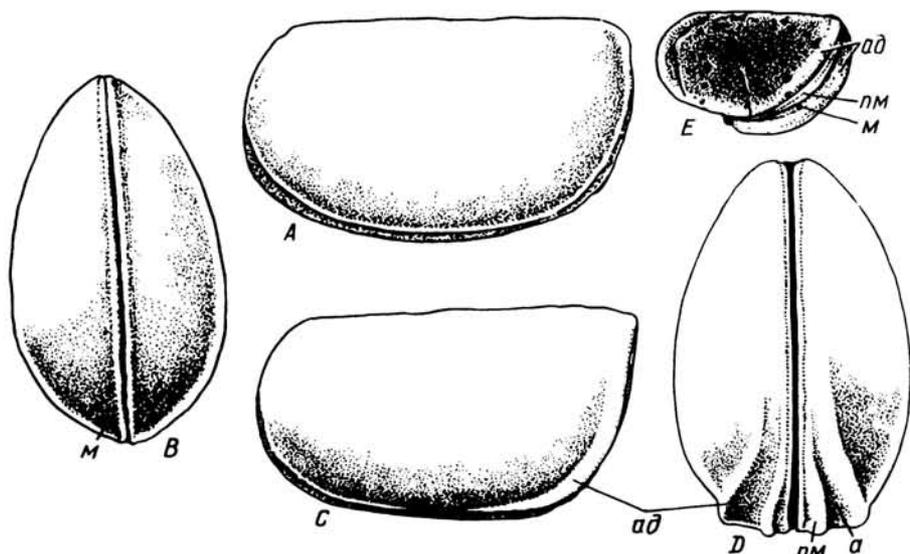
**Морфология и терминология.** Примитиопсацеи принадлежат к отряду палеокопид и соответственно их морфологические признаки и термины, их обозначающие, во многом совпадают с принятыми для отряда. Специфичны только морфологические признаки и термины, связанные с особым типом проявления полового диморфизма, так называемой перимаргинальной структурой.

Примитиопсацеи характеризуются так называемым орнаментальным (внедомицилярным, антральным) диморфизмом, выражающимся в различии строения брюшной части раковины у разнополох представителей<sup>1</sup>.

В брюшной и задней частях створок примитиопсацей более или менее параллельно свободному краю расположены разного типа выступы: каймы, ребра, шипы, бугорки. В зависимости от положения относительно линии соединения створок выделяют: адвентральная, перимаргинальная и маргинальная структуры (рис. 1, 2). Термины адвентральная и перимаргинальная структуры принадлежат Ф. Адамчаку (Adamczak, 1968). Понятие "адвентральная" структура было введено им взамен понятия "хистиальная" и "велярная" структуры, часто трудно разграничиваемых, особенно у многих палеокопид. У примитиопсацей положение адвентральной и велярной структур практически совпадает, и поэтому, признавая в целом правильность введения термина адвентральная структура, автор иногда пользуется и привычным термином велярная структура, понимая под ней любого рода образование (велярное ребро, велум) на поверхности створок вдоль свободного края, наиболее далеко расположенное от линии соединения створок по сравнению с другими структурами. Адвентральные структуры диморфны, проявляются различно (Adamczak, 1968), могут присутствовать у обоих или у одного из полов. У гетероморф бывает развит так называемый долон, т.е. открытая или замкнутая полость, образованная расширенной и выгнутой в задней части раковины адвентральной структурой (см. рис. 2). Кроме того, адвентральная структура у представителей разных полов может различаться степенью выраженности (вплоть до редукции), протяженностью.

Перимаргинальная структура в виде ребрышек или бугорков свойственна только

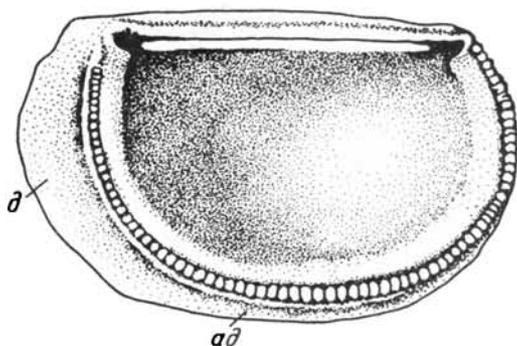
<sup>1</sup> Для обозначения полов принимаются нейтральные термины: текноморфа и гетероморфа (Jaanusson, Martinsson, 1956).



Р и с. 1. Структуры брюшной части раковины

А, В, С, Д — *Clavofabellina tenuis* (Adamczak), 1968, х 40 по Адамчаку, 1968); Е — *Clavofabellina abunda abunda* Polenova, 1968, х 20 (по Поленовой); А — раковина текноморфы со стороны левой створки; В — та же раковина со стороны брюшного края; С — раковина гетероморфы со стороны левой створки; Д — та же раковина со стороны брюшного края; Е — раковина гетероморфы со стороны левой створки и заднего конца; аа — адвентральная структура; лм — перимаргинальная структура (в виде ребра); м — маргинальная структура (в виде ребра)

Р и с. 2. Адвентральная и маргинальная структуры *Lysogorella lysica* Adamczak, 1968, х (по Адамчаку, 1968); левая створка гетероморфы с внутренней стороны; д — долон; аа — адвентральная структура



гетероморфам; она расположена вдоль заднего конца (между адвентральной структурой и линией соединения створок) (см. рис. 1, 2; рис. 3).

До введения термина Адамчаком структура описывалась (Sohn, 1962; Рождественская, 1966) как морфологический элемент, связанный с диморфизмом. Перимаргинальная структура, как было правильно отмечено позже Бекером (Becker, 1970), является особой формой проявления орнаментального или антрального диморфизма, представляя собой внутреннее ограждение так называемого антрума<sup>1</sup>, т.е. полости, локализованной на заднем конце раковины гетероморф (долональная полость) (см. рис. 1), тогда как адвентральная (велярная) структура представляет собой наружное ограждение антрума. Рядом исследователей (Becker, 1964; Henningsmoen, 1965) антрум или долональная полость считается одним из типов выводковой камеры. Морфология и функциональное назначение антрума, а также других диморфных структур палеозойских остракод обстоятельно рассмотрены в монографии В.А. Ивановой (Иванова, 1979).

Маргинальная структура, представленная бугорками, ребрышками и шипиками, расположенными вдоль линии соединения створок, недиморфна (см. рис. 1, 3).

Кроме типичного для примитиопсацей орнаментального диморфизма у них изредка проявляется домицилярный диморфизм, выражающийся в различных очертаниях

<sup>1</sup> Термины, относимые к структурам, связанным с антральным диморфизмом, введены Хеннингсмуеном (Henningsmoen, 1965).

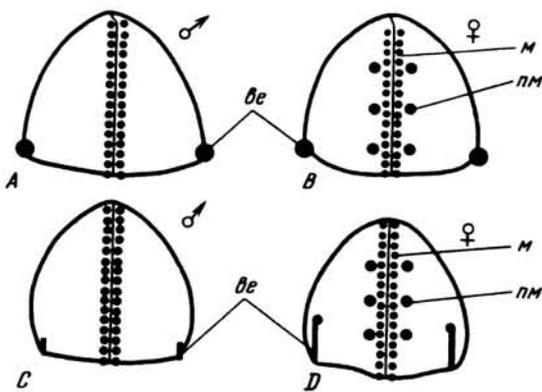


Рис. 3. Схематическое изображение проявлений полового диморфизма у родов *Gravia* Polenova, 1952 и *Parapribylites* Pokorný, 1950 (по Бекеру, 1970). А, В — *Gravia schallreuteri* Becker, 1970; С, D — *Parapribylites hanaicus* Pokorný, 1950; раковины со створны заднего конца (без масштаба); А, С — текноморфы; В, D — гетероморфы; ве — велярная (адвентральная) структура; пм — перимаргинальная структура (в виде бугорков); м — маргинальная структура (в виде бугорков)

и различной ширине створок у текноморф и гетероморф (Поленова, 1968; Becker, 1970).

К признакам, имеющим значение для классификации как примитиопсацей, так и других представителей остракод, относятся: особенности очертания, расчлененности, охвата, поверхности створок, а также строения их замочной части.

Таксономическое значение морфологических признаков. Орнаментальный (скульптурный, внемаргинальный) диморфизм с двумя формами его проявления (диморфные адвентральные структуры и перимаргинальная структура) относится к признакам таксонов надсемейственного ранга. Отметим, что у современных остракод аналоги орнаментального диморфизма неизвестны. Если же у них имеются диморфные различия на поверхности раковины, то они выражены иначе, чем у ископаемых остракод, и мало значат для классификации. Это обстоятельство надо иметь в виду при сравнении той роли, которая придается признакам проявления полового диморфизма при классификации ископаемых и современных остракод. Как известно, различные типы диморфизма позволяют обосновывать разделение ископаемых остракод на группы различного таксономического ранга, от рода до подотряда, в зависимости от масштаба проявления диморфных признаков, конечно, наряду с другими морфологическими особенностями.

К признакам надсемейственного ранга примитиопсацей, помимо особых форм проявления орнаментального диморфизма, относятся: преплетное (скошенное вперед), реже — амплетное (с симметричными концами) очертание раковины; большей частью незначительная неравностворчатость (правая створка больше левой) и расчлененность раковины; однотипная замочная структура, состоящая из валика и желобка с выступами и ямками на концах. К признакам семейственного ранга относятся присутствие или отсутствие перимаргинальной структуры. Признаками подсемейственного ранга являются: детали проявления диморфных структур внутри семейств (имеется ли адвентральная структура у одного или обоих представителей полов, как она выражена, представлена ли перимаргинальная структура ребрами или бугорками), общее очертание створок и степень их расчлененности. К признакам родового ранга относятся: различие в строении и положении долона или иных форм адвентральных структур, разница в очертаниях створок (меньшая, чем у представителей подсемейств), особенности поверхностной скульптуры створок (гладкая, мелко- или крупномчатая со спинными ребрами или без них). К признакам видового ранга относятся: более мелкие, чем у представителей подсемейств, отличия в очертаниях створок, особенностях адвентральной структуры и поверхности раковины.

Таким образом, набор признаков в основном один и тот же для таксонов разного ранга; таксономический ранг определяется уровнем дифференциации признаков: чем больше степень дифференциации, тем меньший таксономический ранг она определяет.

Обзор представлений о составе и характеристике примитиопсацей (включая гравииды). Интересующая нас группа первоначально была отграничена от других палеокопидных остракод Ф.М. Сверцом (Svartcz, 1936) в ранге семейства Primitiopsidae, включающем только номинативный род *Primitiopsis* Jones, 1889. В качестве отличительной особенности семейства рассматривались диморфные каймы, образующие при соединении вдоль заднего конца створок гетероморф замкнутую камеру (долон). Кроме того, по Сверцу, характерными признаками примитиопсид считались прямой спинной край, аддукторная ямка и, видимо, ячеистая поверхность

раковины. В дальнейших исследованиях примитиопсид основное внимание и значение для систематики придавалось именно диморфным структурам группы.

Следующим заметным этапом в изучении примитиопсацей были работы А. Мартинсона (Martinsson, 1955; 1956, 1960). Продолжая рассматривать примитиопсид в ранге семейства, Мартинсон устанавливает среди них новые роды, которые объединяются им в пять подсемейств (Primitiopsinae Swartz, 1936; Leiocyaminae Martinsson, 1965, Anisocyaminae Martinsson, 1960; Polenovulinae Martinsson, 1960; Sulcineinae Martinsson, 1960).

Основными признаками классификации были: присутствие адвентральной структуры у представителей одного или обоих полов, форма этой структуры, если она имеется (закрытый или открытый долон), ее положение только вдоль заднего конца или и вдоль брюшного края и т.д. Дополнительными признаками родового и подсемейственного ранга Мартинсон считал присутствие аддукторной ямки и переднего бугорка перед ней и отчасти скульптуру поверхности створок. Его представления базировались на материале, происходящем главным образом из силура и в меньшей степени из ордовика и среднего девона. Классификация, предложенная Мартинсоном и признаки, на которых она построена, были приняты в работах Л.К. Гайлите (Гайлите, 1966; Гайлите, Рыбникова, Ульст, 1967) по остракодам позднего силура Прибалтики (одна из работ, посвященная только примитиопсидам, содержит и историю их изучения). Гайлите расширила объем семейства Primitiopsidae, включив в него несколько новых родов и новое подсемейство Venzavellinae, установленное по присутствию особой, состоящей из нескольких велярных ребер, адвентральной структуры. Однако нет уверенности в правильности отнесения этим исследователем рода *Scipionis* Gailite, 1966 к подсемейству Polenovulinae и соответственно изменения диагноза подсемейства, так как присутствие у представителей рода *Scipionis* открытого, отграниченного от поверхности долона, противоречит характерной для поленовулин особенностью, заключающейся в присутствии закрытого, не выделяющегося на поверхности раковины долона. Видимо, введение Гайлите изменений в диагноз подсемейства связано с отмеченной ею изменчивостью характера долона у другого рода *Orcofabella* Gailite, 1967, для которого указан как открытый, так и закрытый долон. Представляется, что подобное изменение характера долона в пределах одного рода требуют дальнейшего изучения.

Впервые категория надсемейственного ранга для примитиопсид была предложена И. Хессландом (Hessland, 1961). Основанием для этого послужило то обстоятельство, что примитиопсацей резко отграничены от других групп остракод морфологически, особенно своеобразием проявления диморфизма. Примитиопсацей представляют одну из основных ветвей развития внутри отряда палеокопид и по крайней мере равны по рангу другим его надсемействам (Martinsson, 1962; Adamczak, 1968). Надсемейственный ранг примитиопсацей признается почти всеми исследователями, но его таксономическая структура трактуется по-разному. Так, Адамчак (Adamczak, 1968) относит к примитиопсацям только семейство примитиопсид, считая при этом, что для подразделения его на подсемейства в настоящее время нет достаточных филогенетических данных. Бекер (Becker, 1970), напротив, повышает ранг одного из подсемейств, выделенных Мартинсоном, — Polenovulinae, до семейственного, что, очевидно, относится и к другим подсемействам примитиопсид (их представители в работе Бекера не описываются). Кроме того, в состав примитиопсацей Бекер впервые включает семейства *Pribylytidae* Pokorny, 1958 (= *Graviidae* Polenova, 1952, по Бекеру), а также *Urtellidae* Becker, 1970. В систему примитиопсацей И. Грюндель (Driindel, 1977) включил два семейства. В составе одного из них — семейства Primitiopsidae, сохраняются все подсемейства, выделенные Мартинсоном, однако одно из них — Anisocyaminae рассматривается в качестве трибы и дополнительно включается в подсемейство *Bubbnoffiopsinae* Schallreuter, 1964. Другое семейство примитиопсацей — *Graviidae* Polenova, 1952 (= *Pribylytidae* Pok., 1958, по Грюнделю) подразделяется Грюнделем на подсемейства *Graviinae* Pol., *Urtellinae* Becker, 1970 и *Venzavellinae* Gail., 1967; в классификацию примитиопсацей введено несколько триб. Позже Л.М. Мельникова (1979) принимает с небольшими изменениями классификацию Грюнделя: так, трибы Грюнделя возводятся ею в ранг подсемейств, а подсемейство *Venzavellinae* из-за особенностей строения адвентральной структуры справедливо переносится из гравиид в примитиопсиды; помимо этого в состав примитиопсид включается установленное Мельниковой на материале из ордовика подсемейство *Bugarikellinae* Melnikova, 1979. Р. Шальройтер (Schallreuter, 1979) считает классификационную систему Грюнделя состоящей из естественной группировки гравиид (без вензавеллин) и довольно гетерогенной — примитиопсид, представляющей скорее всего объединение нескольких семейств. Поскольку нет достаточной ясности относительно филогенетических соотношений

внутри примитиопсид, то, по мнению Шальройтера, лучше было бы выделить среди них просто семейственные категории без указанной Грюнделем иерархической последовательности.

Одна из классификаций примитиопсид принадлежит Вану (Wang, 1979); ее наиболее заметные отличия от других классификаций относятся к представлению о систематике семейства Primitiopsidae: в нем выделяются только два подсемейства, что обосновывается признаком присутствия у гетероморф закрытого (или почти закрытого) долона (Primitiopsinae Swartz) или открытого долона (Clavofabellinae Wang, 1979). Другое семейство примитиопсид, по Вану, — Urftellidae Becker emend. Wang, 1979, объединяет роды, гетероморфы которых имеют перимаргинальную структуру (ребро, бугорки) и открытый долон сзади. Таким образом, в этом семействе объединены представители семейств Urftellidae Becker, 1970 и Pribylitidae Pokorny, 1958 в понимании Бекера (Becker, 1970). Урфтеллиды делятся Ваном на два подсемейства: Urftellinae Becker, 1970 (с перимаргинальным ребром или с открытым долоном) и Pribylitinae Pok. emend. Wang, 1979 (с перимаргинальными бугорками).

Необходимо остановиться на вопросе о валидности и систематическом положении семейства Graviidae Pol., 1952, поскольку и в вышеприведенных классификациях и в литературе вообще существуют противоречивые точки зрения на это семейство. В последние годы гравиид, с объяснениями или без объяснений, относят к примитиопсидам, то определяя их как Graviidae Polenova, 1952, то как синоним семейства Pribylitidae Pokorny, 1958. Следует иметь в виду и то обстоятельство, что состав и систематическая принадлежность обоих семейств, особенно гравиид, существенно изменились с момента их установления, так как возникли новые представления о таксономическом значении их признаков, ранее не принимавшихся во внимание или неизвестных (прежде всего это относится к перимаргинальной структуре).

Первоначально было установлено подсемейство Graviinae Polenova, объединяющее роды: Gravia Pol., 1952 с четырьмя подродами, Lunularia Pol. (= Fellerites Gründel, 1962), Acronotella Ulrich et Bassler, 1923, Monoceratella Teichert, 1937 и Tricornina Boucek, 1936. Хотя первая публикация с характеристикой, составом и замечаниями по подсемейству относится к 1950 г. (Поленова, 1950), датой его установления стал 1952 г. (Поленова, 1952), в котором был описан номинативный род и дано современное название подсемейства; его первое название оказалось преокупированным. Описание одного из подродов Cravia-G. (Sulcatia) так и не было опубликовано и, следовательно, он является nomen nudum; подрод G. (Russia) Pol., 1952 оказался субъективным синонимом Pribylites (Parapribylites) Pokorny, 1950; два других подрода — G. (Gravia) Pol., 1952 и G. (Selebratina) Pol., 1953 позже стали рассматриваться как самостоятельные роды и одновременно подсемейственный ранг гравиид был повышен до семейственного (Поленова в "Основах палеонтологии", 1960, с. 299) и состав семейства изменен. В него были включены Gravia Polenova, 1952, Selebratina Pol., 1953, Coryellina Bradfield, 1935, Monoceratella Teichert, 1937, Saccelatia Kay, 1940, Boucekites Pribyl, 1951, условно — Tricornina Boucek, 1937, Acronotella Ulrich et Bassler, 1923, Ceratocypris Poulsen, 1934, Pinnaulites Hessland, 1949. Сейчас такой состав семейства кажется весьма гетерогенным. Принимаемый автором его объем приведен ниже.

В. Покорный (Pokorny, 1958) установил семейство Pribylitidae, диагностировав его сходно с гравиидами, и включил в него роды: Pribylites Pok., 1950, [не указывая в последнем двух подродах, выделенных ранее (Pokorny, 1950)], Russia Pol., 1952, Boucekites Pr., 1951, Sphenicybysis Kesling, 1951, Mirochilina Bouc., 1936, Trubinella Bouc., 1936 и условно — Novakina Bouc., 1936. Под Gravia Pol. Покорный считал, возможно, тождественным или близким Pribylites Pok., но невалидным, поскольку типовой вид рода Gravia, G. aculeata Pol., по мнению Покорного, представляет собой nomen nudum. При установлении рода действительно не был описан указанный в качестве типового вид G. (Gravia) aculeata Pol.<sup>1</sup> Однако одновременно с публикацией описания рода был описан вид G. (Gravia) volgaensis Pol., 1952, который по правилам "Международного кодекса зоологической номенклатуры" автоматически переходит в ранг типового вида (см. также Becker, 1964) и соответственно название рода Gravia валидно. Под Gravia Pol. Бекером (Becker, 1964) рассматривается не выше, чем таксон подродового ранга рода Pribylites Pok. Однако с этим нельзя согласиться, так как представители гравий характеризуются особым типом адвентральной структуры, выраженной крупным заднебрюшным шипом, что является особенностью, позволяющей четко их отграничивать от

<sup>1</sup> Он был описан годом позже (Поленова, 1953).

пржибилитесов, и потому указание Бекера на большую изменчивость адвентральной структуры лишь отчасти справедливо.

Представляется также более правильным считать *Parapribylites* Pok., 1950 самостоятельным родом: у него четкие признаки — всегда хорошо выраженная адвентральная структура в виде велярного ребра и характерные очертания створок со скосом вперед; его представителям свойственно проявление перимаргинального диморфизма (три бугорка у гетероморф) и домицилярного диморфизма (значительно большая ширина в задней части створок гетероморф по сравнению с текноморфами). Редко встречающийся *Pribylites* (*Pribylites*) Pok. отличается и по очертанию створок и по присутствию спинного бугра от *Parapribylites*, и, может быть, относится даже к другому семейству.

Семейства *Graviidae* Pol., 1952 и *Pribylitiidae* Pok., 1958 близки между собой как по морфологическим особенностям их представителей, так отчасти и по составу входящих в них родов; но если их считать адекватными, то по правилу приоритета названию *Graviidae* Pol. должно отдаваться предпочтение перед названием *Pribylitiidae* Pok. (см. Gründel, 1977).

Отнесение семейства *Graviidae* Pol., 1952 к надсемейству *Primitiopsacea* Swartz, 1936 самым тесным образом связано с установлением у гравиид перимаргинального и орнаментального диморфизма. Перимаргинальные бугорки по три на каждой створке гетероморф были описаны у представителей родов *Coryellina* Brad. (Sohn, 1962; Рождественская, 1966), *Selebratina* Pol. (Рождественская, 1966), *Parapribylites* Pok., *Gravia* Pol. (Becker, 1970); по два и по четыре перимаргинальных бугорка были отмечены Ваном (Wang, 1979) для *Perimarginella* Wang, 1979 и *Yingtangia* Wang, 1979 (из среднего девона Китая). Перимаргинальные ребра (по ребру на каждой створке вдоль заднего конца гетероморф) впервые были отмечены Адамчаком (Adamczak, 1968) для группы установленных им родов из среднего девона Польши и отнесенных им к семейству *Primitiopsidae*; позже перимаргинальные ребра описываются Бекером (Becker, 1970) у рода *Urtella* Becker, 1970, из среднего и верхнего девона, отнесенного им к семейству *Urtellidae* Becker, 1970.

Перимаргинальная диморфная структура, по мнению Адамчака, присуща примитиопсацам в целом и не является основанием для выделения особого семейства (имелось в виду семейство *Pribylitiidae* Pok.). Однако другие исследователи (Becker, 1970; Рождественская, 1972; Gründel, 1977; Мельникова, 1979; Schallreuter, 1979) считают возможным обособление в семейственную группировку именно тех остракод, у которых выражен перимаргинальный диморфизм, хотя по другим признакам они сходны с примитиопсидами. Такая точка зрения представляется логичной, так как образование перимаргинальных диморфных структур характеризует определенный, более поздний этап в истории развития примитиопсацей, коррелирующийся с другими изменениями в этой группе. Этими изменениями являются: менее выраженная, чем у более древних примитиопсацей, адвентральная структура, не образующая закрытый долон, однако диморфная, и почти не расчлененные створки. Принадлежность гравиид к примитиопсацам подтверждается, помимо присутствия адвентральной структуры, сходным по свойственным примитиопсидам очертанием створок, соотношением их величин и строением поверхности раковины.

**Принимаемая система примитиопсацей.** При рассмотрении надсемейства примитиопсацей естественно обратиться прежде всего к считающимся наиболее древними представителям, известным из ордовика (Schallreuter, 1964, 1979; Gründel, 1977; Мельникова, 1979). При этом возникают трудности, касающиеся неуверенности в отнесении некоторых из них к примитиопсацам. Так, род *Ventrigyrus* Kanygin, 1971, являющийся номинативным для трибы *Ventrigyrini* Gründel, 1977 и подсемейства *Ventrigyrinae* Gründel, 1977, автором рода считается отнесенным к примитиопсацам "по чистому недоразумению" (устное сообщение); в принадлежности венстригин к примитиопсацам сомневается и Шальройтер (Schallreuter, 1979) в связи с их отличиями от последних в строении долона и в соотношениях створок. Включение в состав примитиопсацей *Bubnoffiopsinae* Sch., 1964 также небесспорно, особенно если это подсемейство связывать с венстригинами, как это делает Грюндель. Весьма возможно, что бубнофиопсины представляют собою самостоятельное семейство, может быть, близкое холлиацеям (Schallreuter, 1979). Соответственно и семейственная принадлежность подсемейства *Bugariktellinae* Melnikova, 1979 тоже должна быть пересмотрена, поскольку Мельникова указывает на его большую близость к венстригинам.

Неясность систематического положения этих ордовикских групп остракод заставляет пока отказаться от рассмотрения их в качестве предковых для примитиопсацей, хотя именно на них построены рассуждения Грюнделя и Мельниковой о происхожде-

нии и связях примитиопсацей. С наибольшей очевидностью ордовикскими примитиопсацеями можно считать только анизотиамин.

Автором статьи принимается следующий, в значительной мере совпадающий с принятым другими исследователями состав примитиопсацей:

- Надсемейство Primitiopsacea Swartz, 1936  
Семейство Primitiopsidae Swartz, 1936  
Подсемейства: Anisocyaminae Martinsson, 1960  
Leiocyaminae Mart., 1960  
Primitiopsinae Mart., 1960  
Polenovulinae Mart., 1960  
Venzavellinae Gailite, 1967  
? Sulcicuneinae Mart., 1960  
Семейство Graviidae Poleno, 1952  
Подсемейство Urfellinae Becker, 1970  
Трибы: Urfellini Becker, 1970  
Lysogorellini Gründel, 1977  
Подсемейство Graviinae Pol., 1952

#### НАДСЕМЕЙСТВО PRIMITIOPSACEA SWARTZ, 1936

Primitiopsidae: Swartz, 1936, p. 555; Martinsson, 1955, p. 17; 1956, p. 25; 1960, p. 148; Гайлите, 1966, с. 103; 1967, с. 95; Занина, Нацкая, Поленова (в "Основах палеонтологии"), 1960, с. 304; Primitiopsacea: Hessland, 1961, Q 173; Martinsson, 1962, p. 128; Adamczak, 1968, p. 31; Schallreuter, 1975; Gründel, 1977, S. 1224; Wang, 1979, p. 35.

**Д и а г н о з.** Палеокопидные остракоды с раковиной большей частью преплетного очертания, нерасчлененной или со срединной ямкой, бороздой, понижением, иногда с передним бугорком; правая створка обычно больше левой; орнаментальный, перимаргинальный, изредка домицилярный типы полового диморфизма; поверхность раковины от гладкой до крупноячеистой, могут быть спинные шипы и ребро, заднебрюшной шип.

**С о с т а в.** Семейства Primitiopsidae Swartz, 1936 и Graviidae Poleno, 1952.  
**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Ордовик—пермь; повсеместно.

#### СЕМЕЙСТВО PRIMITIOPSIDAE SWARTZ, 1936

Primitiopsidae: Swartz, 1936, p. 555; Martinsson, 1955, p. 17; 1956, с. 25; Гайлите, 1966, с. 103; 1967, с. 95; Hessland, 1961, Q. 173; Adamczak, 1968, p. 311; Gründel, 1977, S. 1224; Wang, 1979, p. 35.

**Д и а г н о з.** Примитиопсацей с орнаментальным диморфизмом; открытый или закрытый долон вдоль задней или заднебрюшной части створок гетероморф; различно выраженная адвентральная структура у разных полов, иногда отсутствующая у текноморф.

**С о с т а в.** Подсемейства Anisocyaminae Martinsson, 1960; Primitiopsinae Swartz, 1936; Leiocyaminae Martinsson, 1956; Polenovulinae Martinsson, 1960; Venzavellinae Gailite, 1967, ? Sulcicuneinae Martinson, 1960.

**З а м е ч а н и я.** Весьма вероятно, что прав Шальройтер (Schallreuter, 1979), полагающий, что два семейства примитиопсацей имеют неравнозначный таксономический объем и что примитиопсиды слишком большая и разнообразная группа для одного семейства; при этом Шальройтер включает в примитиопсиды, хотя и с оговоркой, два вышеупомянутых ордовикских подсемейства (Ventrigrinae Kap., Vubnoffiopsinae Schal.). Однако пока автор принимает примитиопсид в ранге семейства, объем которого почти полностью совпадает с объемом, приданным ему Мартинсоном (Martinsson, 1960), поскольку его подсемейственные группировки представляются достаточно четкими и тесно связанными друг с другом.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Ордовик—средний девон. Азия, Европа, Северная Америка.

#### СЕМЕЙСТВО GRAVIIDAE POLENOVA, 1952

Graviinae; Поленова, 1952, с. 82; Pribylitidae; Pokorny, 1958, S. 147; Graviidae: Поленова (в "Основах палеонтологии"), 1960, с. 299; Рождественская, 1972, с. 34; Gründel, 1977, S. 1228; Pribylitidae: Hessland, 1961, p. Q 173; Becker, 1964, S. 54; Urfellidae: Wang, 1979, p. 37.

**Д и а г н о з.** Примитиопсацей с перимаргинальным диморфизмом, может быть орнаментальный, изредка — домицилярный тип диморфизма.

**С о с т а в.** Подсемейства Graviinae Poleno, 1952 и Urfellinae Becker, 1970.  
**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Поздний силур—пермь. Повсеместно.

## ПОДСЕМЕЙСТВО URFTELLINAE BECKER, 1970

Urtellidae: Becker, 1970, S. 57; Urtellinae: Wang, 1979, p. 36; Gründel, 1977, S. 1226.

**Диагноз.** Раковина нерасчлененная или со срединной бороздой, отчетливой аддукторной ямкой; перимаргинальная структура представлена ребром, адвентральная структура в виде велярного ребра, иногда с открытым долоном, может и отсутствовать.

**Замечания.** Среди урфтеллин выделяются две группы родов, хотя и объединенные одной и той же формой проявления перимаргинальной структуры, но различающиеся между собой степенью расчлененности и особенностями скульптуры, а также адвентральной структуры. Этим группам, появившимся одновременно, придается, вслед за Грюндем, ранг триб.

**Распространение.** Поздний силур — поздний девон. Азия, Европа, Северная Африка.

### Триба URFTELLINI BECKER, 1970

Urtellidae: Becker, 1970, S. 57; Urtellini: Gründel, 1977, S. 1226; Wang, 1979, p. 36.

**Диагноз.** Раковина нерасчлененная, со срединной бороздой, понижением, адвентральная структура нерезко выражена в виде велярного ребра, может отсутствовать; поверхность гладкая, мелкоячеистая, мелкобугристая.

**Состав.** Роды *Clavofabellina* Polenova, 1968; *Guerichella* Adamczak, 1968; *Skalyella*: Adamczak, 1968; *Urtella* Becker, 1970; ? *Phlyctiscaphella* Krandievsky, 1963; ? *Sulcatiella* Polenova, 1968; *Tjazhevaella* Rozhdestvenskaja, 1972.

**Распространение.** Поздний силур—поздний девон. Азия, Европа, Северная Африка.

### Триба LYSOGORELLINI GRÜNDEL, 1977

Lysogorellini: Gründel, 1977, S. 1226.

**Диагноз.** Раковина с отчетливой срединной ямкой, иногда с передним бугорком; адвентральная структура хорошо развита, иногда в виде открытого долона; поверхность обычно четко скульптурированная, может быть со спинным ребром.

**Состав.** Роды *Undulirete* Martinsson, 1964; *Lysogorella* Adamczak, 1968; *Bodzentia* Adamczak; *Kielciella* Adamczak, 1968; *Perunus* Adamczak, 1968; *Triglavus* Adamczak, 1968.

**Распространение.** Поздний силур—средний девон. Азия, Европа.

## ПОДСЕМЕЙСТВО GRAVIINAE POLENOVA, 1952

Graviinae: Поленова, 1952, с. 82; Gründel, 1977, S. 1226/ Pribylitinae: Wang, 1979, p. 37, Selebratinidae (part.): Грамм, 1979, с. 18.

**Диагноз.** Раковина нерасчлененная, со слабовыраженной срединной бороздой; перимаргинальная структура в форме бугорков в числе от двух до четырех; адвентральная структура в виде велярного ребра или редуцирована иногда до заднебрюшного шипа; поверхность створок гладкая, мелкоячеистая или бугорчатая, могут быть спинные шипы.

**Состав.** Роды *Gravia* Polenova, 1952; *Parapribylites* Pokorny, 1950; *Perimarginella* Wang, 1979; *Jingtangia* Wang, 1979; *Selebratina* Polenova, 1953; *Coryellina* Bradfiel, 1935.

**Замечания.** Для родов *Coryellina* и *Selebratina* М.Н. Граммом (1979) было предложено семейство *Selebratinidae* Gramm, 1979 на основании нахождения у них так называемой изоплатной внутренней пластинки. Однако представляется, что по одному этому признаку вряд ли можно изменять систематическую принадлежность родов. К тому же сам Грамм не считает дубликатуру "непреодолимым барьером" в отношении связи селебратин с гравиями, поскольку у гравий тоже можно предполагать нечто вроде внутренней пластинки. Несомненно, изучение внутренних структур у ископаемых остракод, в частности у палеокопидных, представляет интерес при выяснении значения этих признаков для классификации. Возможно, однако, что таксономическое значение одних и тех же признаков у современных и ископаемых остракод различно.

**Распространение.** Девон—пермь. Азия, Европа, Северная Америка.

**Возможные родственные связи** *Primitiopsacea*. Родственные связи представителей примитиопсацей были намечены Грюндем (Gründel, 1977) и проиллюстрированы предложенной им филогенетической схемой; в этих представлениях еще много

неясного из-за неполноты сведений по истории группы, что усугубляется также сомнением в принадлежности ордовикских вендригин и бубнофиопсин к примитиопсацеям. Некоторые из положений Грюнделя представляются правильными. Единой линией можно считать развитие Anisocyaminae и Leiocyaminae; однако существует пробел в находках между последними анизоциаминами (средний ордовик) и первыми лейоциаминами (силур). Представители этих групп характеризуются преимущественно нерасчлененными створками со сравнительно коротким замочным краем, адвентральной структурой только у гетероморф, с открытым у Anisocyaminae и рода *Amygdalella* из Leiocyaminae и закрытым (у *Laiocyamus*) долоном; с появлением лейоциамин возникает неравносторчатость и усложненное строение спинной части раковины.

Представители Primitiopsinae — роды *Primitiopsis* и *Clavofabellina*, известные с силура<sup>1</sup>, сходны с анизоциаминами и дейоциаминами по общему очертанию створок, особенностям долона (закрытый у *Primitiopsis* и открытый у *Clavofabella*), но отличаются присутствием адвентральной структуры у представителей обоих полов, слабо выраженных аддукторной ямки или борозды, переднего бугорка, ячеистости створок.

Видимо, мнение Грюнделя о самостоятельном происхождении Primitiopsinae справедливо, хотя вряд ли одним из оснований для этого можно считать присутствие у них борозды, так как этот признак вообще изменчив и неустойчив. *Polenovulipinae*, возможно являющиеся наиболее молодыми представителями Primitiopsidae, могут быть связаны, по мнению Грюнделя, с Leiocyaminae; так, на раковинах представителей обеих групп наблюдается редукция адвентральной структуры, иногда ее распространение и на брюшной край, слабая расчлененность; только у представителей родов *Polenovulini* — *Polenovula* и *Primitiopsella* адвентральная структура представлена долоном, не выраженным в рельефе раковины.

В целом изменение примитиопсид во времени шло в направлении упрощения адвентральных структур (они делаются менее выраженными, короче) и появления закрытых долонов у гетероморф наряду с продолжающими существовать формами с открытыми долонами.

Существенные изменения среди примитиопсацей возникают с появлением в позднем силуре представителей Graviidae (роды *Clavofabellina* и *Undulirete*), характеризующихся особым перимаргинальным типом диморфизма. Большое морфологическое сходство представителей родов *Lysogorella* (подсемейство *Urftellinae*) и *Clavofabella* (подсемейство *Primitiopsinae*) допускает связь, а может быть, и происхождение гравиид от примитиопсин, но возможные их более далекие родственные связи и происхождение от какой-то особой предковой формы. Существовали две линии в развитии Graviidae. Более ранняя — *Urftellinae* характеризовалась родами, представители которых имели перимаргинальную структуру в виде ребра вдоль заднего конца гетероморф, а также в ряде случаев хорошо выраженную адвентральную структуру; другая линия, более поздняя — *Graviinae*, включающая роды, представители которых имеют перимаргинальную структуру в виде бугорков; у представителей некоторых родов *Graviinae* (*Gravia*, *Selebratina*) к тому же обычно слабо выражена адвентральная структура. Интересна находка в нижнедевонских отложениях Китая представителей вида гравиид со слегка подразделенным на бугорки перимаргинальным ребром. Вид был описан Ваном (Wang, 1979, с. 37, фиг. 1) как *Svislinella ertangensis* Wang, 1979. Весьма вероятно, однако, что этот вид относится к новому роду, что дает основание высказать предположение о происхождении *Graviinae* от *Urftellinae*. *Graviinae* являются наиболее поздними представителями Graviidae, известными от среднего девона до карбона.

В целом изменение гравиид во времени выразилось появлением родов с перимаргинальными бугорками наряду с продолжавшими существовать формами с перимаргинальными ребрами; кроме того, уменьшалась расчлененность створок.

Исходя из принимаемого состава Primitiopsacea возникает представление, что наиболее заметные изменения касались формы проявления орнаментального диморфизма; в адвентральных структурах замкнутый долон появился позже открытого, хотя формы с открытым долоном и продолжали существовать; происходила редукция адвентральных структур; более поздней является особая форма орнаментального диморфизма — перимаргинальные структуры, которые вначале были представлены ребрами, позже — бугорками.

Насколько известно по немногочисленным данным, замочная структура была постоянной, так же как и незначительно большая величина правой створки (не-

<sup>1</sup> Ранее существовавшее представление об их более древнем ордовикском возрасте было основано на отнесении в состав *Primitiopsis* видов других родов (Martinsson, 1955).

равносторчатость появилась с силура, более древние примитиопсаеи были равностворчатыми). В очертании створок наиболее заметно менялась длина их спинного края среди примитиопсин — от более короткого к более длинному. Расчлененность створок известна с силура; проявлялась как среди Primitiopsidae, так и среди Graviidae и была выражена у Primitiopsinae, у некоторых Urftellinae, почти отсутствовала у Polenovulinae и Graviinae. Скульптурированность поверхности раковин наблюдалась у представителей разных подсемейств примитиопсид и гравиид на разных временных уровнях.

Проявление, хотя и спорадическое, домицилярного диморфизма пока известно лишь среди девонских примитиопсаеи.

**Биостратиграфическое значение примитиопсаеи.** В общем виде значение этой группы остракод в биостратиграфии представляется следующим. Поздний силур характеризуется расцветом среди Primitiopsidae представителей Primitiopsinae, Leiocyammina, Venzavellinae с долоном открытым (более древние формы) и закрытым (более молодые формы; долом выражен в наружном рельефе створок). Конец силура (постлудлов) знаменуется появлением групп с перимаргинальным диморфизмом — представителей Graviidae (Urftellinae), распространенных преимущественно в раннем и среднем девоне. Начало девона характеризуется существенным изменением состава Primitiopsacea: в основном они представлены Graviidae, а среди них — Urftellinae; из Primitiopsidae сохраняются Polenovulinae, известные с позднего силура; в среднем девоне особенно характерны их роды Polenovula и Primitiopsella; они морфологически отличаются от других примитиопсид закрытым, не выраженным снаружи долоном. Для среднего девона наряду с продолжающимися существовать и широко распространенными Urftellinae с перимаргинальными ребрами типично появление родов Graviinae с перимаргинальными бугорками.

В дальнейшем внимание должно быть сосредоточено на изучении примитиопсаеи, в основном на видовом уровне; это, несомненно, позволит дать более точную картину их роли в биостратиграфии.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гайлите Л.К.* Примитиопсиды позднего силура Латвии. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия Прибалтики и Белорусским. Сб. I (VI). Вильнюс: Минтис, 1966, с. 97—125.
- Гайлите Л.К., Рыбникова М.В., Ульст Р.Ж.* Стратиграфия, фауна и условия образования силурийских пород Средней Прибалтики. Рига: Зинатне, 1967. 304 с.
- Грам М.Н.* Проблема Graviidae. — В кн.: Эволюция, систематика, экология остракод и вопросы биостратиграфии: Тез. докл. IV Всесоюз. симпозиум по остракодам. Кишинев: Штинеза, 1979, с. 16—19.
- Иванова В.А.* Остракоды раннего и среднего ордовика. М.: Наука, 1979. 216 с.
- Мельникова Л.М.* Вопросы филогении надсемейства Primitiopsacea (Ostracoda) и некоторые ордовикские их представители из Средней Сибири. — Палеонтол. журн., 1979, № 4, с. 47—59.
- Основы палеонтологии: Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Членистоногие, трилобитообразные и ракообразные / Отв. ред. Н.Е. Чернышова. М.: ГОНТИ, 1960, с. 299, 300.
- Поленова Е.Н.* Остракоды девона Волго-Уральской области. Подсемейство Wenjukovinae и род Viregia и их стратиграфическое значение в живецких и франских отложениях Русской платформы. — Тр. Всесоюз. нефт. науч.-исслед. геол.-развед. ин-та: Рефераты работ, 1950.
- Поленова Е.Н.* Остракоды верхней части живецкого яруса Русской платформы. — В кн.: Фораминиферы и остракоды ордовика и девона Русской платформы. Микрофауна СССР. Сб. V. Л.: Гостоптехиздат, 1952. с. 66—156. (Тр. Всесоюз. нефт. науч.-исслед. геол.-развед. ин-та. Нов. сер.: Вып. 60).
- Поленова Е.Н.* Остракоды девонских отложений Центрального девонского поля и Среднего Поволжья. Л.: Гостоптехиздат, 1953. 156 с. (Тр. Всесоюз. нефт. науч.-исслед. геол.-развед. ин-та. Нов. сер.: Вып. 68).
- Поленова Е.Н.* Семейство Graviidae Polenova, 1952. — В кн.: Основы палеонтологии: Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Членистоногие, трилобитообразные и ракообразные. М.: ГОНТИ, 1960, с. 299, 300.
- Поленова Е.Н.* Остракоды нижнего девона Салаира. Томьчумышский горизонт. М.: Наука, 1968. 154 с.
- Рождественская А.А.* Диморфизм и триморфизм у девонских родов *Selebratina* Polenova, 1953 и *Pribylites* (*Parapribylites*) Pokorny, 1950. — В кн.: Ископаемые остракоды (Материалы Первого всесоюзного коллектива по ископаемым остракодам, Львов, 1963 г.). Киев: Наукова Думка, 1966. с. 24—28.
- Рождественская А.А.* Остракоды верхнего девона Башкирии. М.: Наука, 1972. 194 с.
- Adamczak F.* Palaeocopa and Platycopa (Ostracoda) from Middle Devonian Rocks in the Holy Cross Mountains, Poland. — Stockholm Contr. Geol., vol. 17, 1968. 109 p.
- Becker G.* Palaeocopida (Ostracoda) aus dem Mitteldevon der Sötenicher Mulde (N.-Eifel). — Senckenberg. Iethaea, Bd. 45, N 1—4, 1964. S. 43—113.
- Becker G.* Primitiopsacea (Ostracoda, Palaeocopida) aus dem Rheinischen Devon. — Senckenberg. Iethaea, 1970, Bd. 51, N 1, S. 49—65.
- Gründel I.* Bemerkungen zur Taxonomie und Phylogenie der Primitiopsacea Swartz, 1936 (Ostracoda). — Z. Geol. Wiss. Berlin, Jahrg. 5, H. 10, 1977. S. 1223—1233.
- Henningsmoen G.* On certain features of Palaeocope Ostracodes. — Geol. Fören. Stockh. Förhandl., vol. 86, 1965. p. 329—334.
- Hessland G.* Superfamily Primitiopsacea. In: Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. O. Arthro-

- poda 3, Crustacea, Ostracoda. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press, 1961, Q. 173-177.
- Jaanusson V., Martinsson A.* Two Hollinid Ostracode from the Silurian Mulde Marl of Gotland. — Bull. Geol. Inst. Uppsala, vol. 36, 1956, p. 401-409.
- Martinsson A.* Studies on the Ostracode Family Primitiopsidae. — Bull. Geol. Inst. Uppsala, vol. 36, 1955, p. 1-33.
- Martinsson A.* Ontogeny and Development of Dimorphism in some Silurian Ostracodes. A study in the Mulde Marl Fauna of Gotland. — Bull. Geol. Inst. Uppsala, vol. 37, 1956, p. 1-42.
- Martinsson A.* The Primitiopsid Ostracodes from the Ordovician of Oklahoma and the Systematics of the Family Primitiopsidae. — Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, vol. 38, 1960, p. 139-154.
- Martinsson A.* Ostracodes of the family Beyrichiidae from the Silurian of Gotland. — Publ. Paleontol. Inst. Univ. Uppsala, 1962, vol. 41, 369 p.
- Pokorny V.* The Ostracods of the Middle Devonian Red Coral Limestone of Celechovice. Sbor. Stat. Geol. Ust. Ceskosl. Rep., 1950, Sv. XVII, od. paleontol., 120 str.
- Pokorny V.* Grundzüge der zoologischen Mikropaläontologie. Bd. II, Ostracoda. Veb Dtsch. Verl. Wiss., Berlin, 1958, S. 66-322.
- Schallreuter R.* Eine neue Ostracoden unter familie, Gattung und Art der Familie Primitiopsidae aus einem mittelordovizischen Geschiebe Norddeutschlands. — Ber. geol. Ges. DDR, 1964, Sonderh. 2. S. 95-101.
- Schallreuter R.* Palaeocopida Ostracoden aus Backsteinkalk — Geschieben (Mittelordoviz) Norddeutschlands (mit Ausnahme der Tværenellidae, Ctenontellidae und Tetradellidae). — Paleontographica (A), Bd. 149 (4/6), 1975, S. 139-192.
- Schallreuter R.* Ordovizische primitiopsoid Ostracoden. — Neues Jahrb. Geol. und Palaontol. Monatsh. 12, 1979, S. 734-748.
- Sohn J.G.* Stratigraphic Significance of the Paleozoic Ostracode genus *Coryellina* Bradfield, 1935. — J. Paleontol., vol. 36, N 6, 1962, p. 1201-1213.
- Swartz F.M.* Revision of the Primitiidae and Beyrichiidae with new Ostracoda from the lower Devonian of Pennsylvania. — J. Paleontol., vol. 10, 7, 1936, p. 541-586.
- Wang Shang gi.* On the classification of the superfamily Primitiopsacea. Proc. VII Intern. Symp. on Ostracodes. Taxonomy, Biostratigraphy and Distribution of Ostracodes. Beograd: Serbian Geol. Soc. 1979, p. 35-39.

## On taxonomy of Primitiopsacea and Graviidae

*E.N. Polenova*

Morphology and terminology of Primitiopsacea are considered; the taxonomic value of its features is given. When making a review of ideas concerning classification of this group, much emphasis is placed on the history of establishing the families Graviidae Polenova, 1952 and Pribylitiidae Pokorny, 1958. Pribylitiidae are included in synonymy of Graviidae as it was already done by some investigators. The accepted system of Primitiopsacea coincides to a large extent with those of A. Martinsson and J. Gründel. The most important changes in morphology and content of Primitiopsacea from Ordovician to Devonian including are considered. The significance of their representatives for biostratigraphical researches is shown.

УДК 565.33

Н.П. КАШЕВАРОВА

*Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт*

И.Ю. НЕУСТРУЕВА

*Институт озераведения Академии наук СССР*

**СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ  
И ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ ОСТРАКОД  
НАДСЕМЕЙСТВА DARWINULACEA BRADY ET NORMAN, 1889**

Представители надсемейства Darwinulacea имеют большое значение при расчленении континентальных толщ верхнего карбона, перми и триаса — отложений, имеющих широкое развитие на территории Советского Союза (на севере и востоке Европейской части СССР, в Казахстане, Западной и Восточной Сибири и других регионах). Значительно реже встречаются дарвинулацеи в более молодых мезозойских отложениях, при изучении которых им обычно отводится лишь роль индикаторов внешней среды, в то время как для разработки стратиграфии они почти не используются. Эти особенности в распространении дарвинулацей и определили интерес исследователей к их пермо-триасовым представителям. Именно из отложений перми и триаса описано наибольшее число родов и видов дарвинулацей. В составленном проф. Е.К. Кемпфом "Указателе и библиографии неморских остракодов" (Kempf, 1980) зарегистрировано 355 видов рода Darwinula, 11 видов рода Gerdalia, 13 видов рода Suchonella и 20 видов рода Darwinuloides. По предварительным данным около 100 видов рода Darwinula, три вида Gerdalia, 45 видов Suchonella и 10 видов Darwinuloides, известных по опубликованным работам, не вошло в этот "Указатель".

Семейство Darwinulidae, установленное в 1889 г. (Brady, Norman, 1889), долгое время включало лишь один род — Darwinula Brady et Robertson, 1885, типовой вид которого D. stvensoni (Brady, Robertson, 1870) был описан из современных пресноводных озер Англии. Только с середины XX в. семейство Darwinulidae стало пополняться новыми таксонами, выделенными главным образом на ископаемом материале. Позднее они вошли в классификации дарвинулацей, обзор которых мы приводим ниже (табл. 1).

В начале шестидесятых годов одна за другой были опубликованы сводные работы по систематике остракодов: отечественная — "Основы палеонтологии" (1960) и американская — "Treatise on Invertebrate Paleontology", Part Q (1961).

В "Основах палеонтологии" семейство Darwinulidae рассматривается в составе надсемейства Healdiaceae Harlton на основании морфологического сходства раковин представителей родов Healdianella и Darwinula. В семейство Darwinulidae были включены три рода: Darwinula Brady et Robertson, 1885, Suchonella Spizharsky, 1937, Darwinuloides Mandelstam, 1956. В синонимику рода Darwinula вошли роды Cyprione Jones, 1885 и Suchonellina Spizharsky, 1937. Род Cyprione был установлен на материале из пурбека Англии (Jones, 1885). Основным его отличием от рода Darwinula, как указывал Т. Джонс, является характер смыкания створок по свободному краю с помощью валиков и желобков, в отличие от простого налегания створок у представителей рода Darwinula. Г. Мартин (Martin, 1940) описал отпечатки аддуктора рода Cyprione, сходные с "розеткой" дарвинулид; сходны также и очертания раковины представителей этих родов, что послужило основанием для включения рода Cyprione последующими исследователями в синонимику рода Darwinula.

Роды Suchonellina и Suchonella, описанные Т.Н. Спизарским (1937, 1939) по коллекциям из верхнепермских отложений, были отнесены им к семейству Cypridi-

Основы палеонтологии, 1960	Treatise on Invertebrate Paleontology, 1961	Е.М. Мишина, 1972
<p><b>Надсемейство</b> Healdiacea Harlton, 1933 <b>Семейство</b> Darwinulidae Brady et Norman, 1889 Darwinula Brady et Robertson, 1885 [(pro Polycheles Brady et Robertson, 1870, pro Darwinella Brady et Robertson, 1872)=Cyprione Jones, 1885 =Suchonellina Spizharsky, 1937] Suchonella Spizharsky, 1937 Darwinuloides Mandelstam, 1956 ?Whipplella Holland, 1934, emend. Scott, 1944 ?Pruvostina Scott et Summerson, 1943</p>	<p><b>Надсемейство</b> Darwinulacea Brady et Norman, 1889 <b>Семейство</b> Darwinulidae Brady et Norman, 1889 Darwinula Brady et Robertson, 1885 [(pro Polycheles Brady et Robertson, 1870, pro Darwinella Brady et Robertson, 1872)=Cyprione Jones, 1885] Darwinuloides Mandelstam, 1956 <b>Надсемейство</b> Cypridacea Baird, 1845 <b>Fam. incertae</b> Carbonita Strand, 1928 (pro Carbonia Jones, 1870) Suchonella Spizharsky, 1937 Suchonellina Spizharsky, 1937 Whipplella Holland, 1934 и др.</p>	<p><b>Надсемейство</b> Darwinulacea Brady et Norman, 1889 <b>Семейство</b> Darwinulidae Brady et Norman, 1889 Darwinula Brady et Robertson, 1885 Подроды: D. (Darwinula) Brady et Robertson, 1885; D. (Neudarwinula) Mischina, 1972 Gerdalia Belousova, 1961 ? Darwinuloides Mandelstam, 1956 <b>Семейство</b> Suchonellidae Mischina, 1972 Suchonella Spizharsky, 1937 Tatariella Mischina, 1967</p>

дае. Позднее Г.Ф. Шнейдер (1939, 1948) установила, что отпечатки аддуктора у представителей этих родов сходны с отпечатками на раковинах Darwinula. На этом основании роды Suchonellina и Suchonella были включены ею в синонимику рода Darwinula (Шнейдер, 1948). Н.П. Кашеварова (1958) восстановила род Suchonella Spizharsky, учитывая различие между ним и родом Darwinula по форме раковины, характеру выпуклости створок, типу охвата и характеру проявления полового диморфизма.

Род Darwinuloides, установленный М.И. Мандельштамом (1956) на материале из нижнего триаса Кузнецкого бассейна, отличается от других родов дарвинулид овальной, выпуклой формой раковины, своеобразным охватом и смыканием створок на спинном крае в щелевидном углублении. Мускульные отпечатки на раковинах рода Darwinuloides, как отмечает М.И. Мандельштам, сходны с отпечатками у других представителей семейства Darwinulidae.

Условно к семейству Darwinulidae в "Основах палеонтологии" отнесены также роды Whipplella Holland, 1934, emend. Scott, 1944 и Pruvostina Scott et Summerson, 1943, описанные из верхнепалеозойских отложений США и сходные по форме раковины с раковинами представителей рода Darwinuloides. Таким образом, в "Основах палеонтологии" в качестве главных родовых признаков были приняты: форма раковины, характер перекрывания створок и различия в проявлении полового диморфизма.

В "Treatise" (1961) остракоды рассматриваемой группы на основании своеобразного строения отпечатков замыкательных мышц были объединены в самостоятельное надсемейство — Darwinulacea Brady et Norman, 1889, в состав которого входило одно семейство — Darwinulidae Brady et Norman, 1889, включавшее два рода:

G. Hartmann, H. Puri, 1974	И.И. Молостовская, 1979, 1980	Предлагаемая классификация
<p><b>Надсемейство</b> Darwinulaceae Brady et Norman, 1889</p> <p><b>Семейство</b> Darwinulidae Brady et Norman, 1889</p> <p>Darwinula Brady et Robertson, 1885 (pro Polychaetes Brady, 1870=pro Darwinella Brady, 1872=Cyprione Jones, 1885=Gerdalia Belousova, 1961)</p> <p>Подроды: Darwinula Brady et Robertson, 1885</p> <p>Paradarwinula Kozur, 1970</p> <p>Darwinuloides Mandelstam, 1956</p> <p>Microdarwinula Danielopol, 1968</p> <p>Suchonella Spizharsky, 1937 (=? Placidea Schneider, 1956 (=? Volganella Sharapova et Mandelstam, 1956)</p>	<p><b>Надсемейство</b> Darwinulacea Brady et Norman, 1889</p> <p><b>Семейство</b> Darwinulidae Brady et Norman, 1889</p> <p>Darwinula Brady et Robertson, 1885</p> <p>Suchonellina Spizharsky, 1937</p> <p>Gerdalia Belousova, 1961</p> <p><b>Семейство</b> Suchonellidae Mischina, 1972</p> <p>Suchonella Spizharsky, 1937</p> <p>Tatariella Mischina, 1967</p> <p>Prasuchonella Molostovskaja, 1979</p> <p><b>Семейство</b> Darwinuloididae Molostovskaja, 1979</p> <p>Darwinuloides Mandelstam, 1956</p> <p>Whipplella Holland, 1934</p>	<p><b>Надсемейство</b> Darwinulacea Brady et Norman, 1889</p> <p><b>Семейство</b> Darwinulidae Brady et Norman, 1889</p> <p>Darwinula Brady et Robertson, 1885 (pro Polychaetes Brady et Robertson, 1870, pro Darwinella Brady et Robertson, 1872)=? Cyprione Jones, 1885)</p> <p>Подроды: Darwinula (Darwinula) Brady et Robertson, 1885; D. (Gerdalia) Belousova, 1961</p> <p>Suchonellina Spizharsky, 1937</p> <p>[=? Darwinula (Paradarwinula) Kozur, 1970 (part.) = Darwinula (Neudarwinula) Mischina, 1972]</p> <p><b>Семейство</b> Microdarwinulidae Kashevarova et Neustrueva, fam. nov.</p> <p>Microdarwinula Danielopol, 1968</p> <p><b>Семейство</b> Suchonellidae Mischina, 1972</p> <p>Suchonella Spizharsky, 1937</p> <p>[= Tatariella Mischina, 1967=? Darwinula (Paradarwinula) Kozur, 1970 (part.)]</p> <p>Prasuchonella Molostovskaja, 1979</p> <p><b>Семейство</b> Darwinuloididae Molostovskaja, 1979 (=Panxianiidae Wang, 1980, part.)</p> <p>Darwinuloides Mandelstam, 1956</p> <p>Whipplella Holland, 1934, emend. Scott., 1944</p> <p>? Panxiania Wang, 1978</p> <p>Роды неясного систематического положения</p> <p>Vymella Kalis et Mischina, 1975</p> <p>Predarwinula Jiang, 1978</p>

Darwinula Brady et Robertson, 1885 и Darwinuloides Mandelstam, 1956. В синонимику рода Darwinula, как и в "Основах палеонтологии", был включен род Cyprione Jones, 1885. Роды Suchonella, Suchonellina, Whipplella, Pruvostina и некоторые другие были включены в Fam. incertae надсемейства Cypridacea Baird, 1845. За основные признаки при выделении родов дарвинулаций были приняты так же, как и в "Основах палеонтологии", форма раковины и характер перекрытия створок.

В годы, последовавшие за этими двумя крупными изданиями, среди дарвинулаций был установлен ряд новых таксонов в ранге семейств, родов и подродов, а также множество новых видов. В обзоре мы ограничимся рассмотрением таксонов только надвидового ранга.

З.Д. Белоусова (1961) выделила род Gerdalia на материале из нижнего триаса Русской платформы. Основными отличиями его от рода Darwinula, как указывает автор, являются "сильная удлиненность раковины, равномерная выпуклость створок, характерное их перекрытие и часто одинаковая высота концов раковины" (Белоусова, 1961, с. 141)<sup>1</sup>. Позднее Белоусова (1963), впервые применив методику ориентированной расшлифовки раковин дарвинулаций, установила, что стенки створок раковин родов Darwinula, Gerdalia, Suchonella и Darwinuloides имеют различное строение и разный характер смыкания створок в области замка и по свободному краю.

Н.Н. Старожилова изучила мускульные отпечатки и строение замков на раковинах

<sup>1</sup> Перечисленные признаки, за исключением первого, не всегда учитывались разными авторами. Практически при отнесении раковин к роду Gerdalia использовался лишь один признак — удлиненность створок.

родов *Darwinula*, *Gerdalia* и *Suchonella* из нижнетриасовых отложений Прикаспийской впадины (Липатова, Старожилова, 1968). Оказалось, что отпечатки мускула аддуктора на раковинах рода *Gerdalia* "... располагаются в форме "розетки", типичной для семейства, причем количество бугорков (не более восьми) и их очертания несколько отличные от таковых у родов *Darwinula* и *Suchonella*. Замок простой, имеет то же строение, что и у представителей рода *Darwinula*" (Липатова, Старожилова, 1968, с. 91, рис. 25. 26).

Е.М. Мишина описала новый род *Tatariella* по материалам из верхнепермских отложений Русской платформы, отличающийся от рода *Suchonella* "овально-удлиненной формой раковины, значительно большей длиной и слабевыпуклым спинным краем" (Мишина, 1967, с. 109).

Большое значение для систематики дарвинулацей имеет работа Д. Даниелополя (Danielopol, 1968), в которой описан новый род *Microdarwinula* с типовым видом *M. zimmeri* (Menzel), распространенным в современных озерах Европы (Румыния), экваториальной Африки и Зондских островов. К ископаемым формам этого рода отнесен вид *M. brevis* (Straub), известный из олигоцена и миоцена ФРГ (Straub, 1952), а также из плейстоцена Италии (Devote, 1965). Автор приводит детальное описание не только конечностей и мягкого тела, представителей рода *Microdarwinula*, но и дает очень подробную характеристику их раковины: очертание створок, тип охвата, строение мускульного отпечатка, замка, порово-канальной зоны и краевых приконтактных структур.

Проведенное Даниелополем исследование роста раковины и мягкого тела в процессе онтогенеза у особей родов *Darwinula* и *Microdarwinula* является очень важным для корреляции некоторых морфологических признаков строения раковины и тела рачков, поэтому мы считаем целесообразным привести здесь цитату из этой работы: "Выводковая камера у дарвинул появляется только у половозрелых самок: она возникает благодаря разнице в росте между раковинной и телом, которая проявляется после последней линьки. Действительно, амплитуда роста задней половины раковины [например, у *D. stevensoni* Br. et Rob. (Danielopol, 1968, фиг. 30—32)] после последней линьки больше, чем после трех предыдущих линек, тогда как амплитуда роста тела остается почти постоянной. Последующее развитие раковины происходит как за счет удлинения, так и за счет слабого расширения задней части. При таких условиях тело и отпечатки аддуктора оказываются расположенными в передней части створок.

У *Microdarwinula* амплитуда роста створок и тела после последней линьки почти равна предыдущим, вследствие чего тело половозрелой самки занимает всю полость раковины. Поэтому отпечатки мускулов аддуктора остаются в средней части створок" (Danielopol, 1968, с. 163—165). Из этого наблюдения следует, что местоположение отпечатков аддуктора и положение наибольшей выпуклости раковины коррелятивно связано с наличием или отсутствием выводковой камеры у дарвинулацей и обусловлено всем ходом онтогенеза, протекающего различно у этих двух родов остракод. Даниелополь отмечает, что основанием для выделения рода *Microdarwinula* является необходимость отделения дарвинулид без выводковой камеры от тех, которые ее имеют.

Е.М. Мишина (1969) рассматривает значение признака охвата створок у дарвинулид со стороны брюшного края и выделяет четыре типа перекрывания. Однако таксономический вес этого признака пока остается невыясненным.

Х. Коцур (Kozur, 1970), изучая остракод из верхнетриасовых отложений территории ГДР, установил в составе рода *Darwinula* два подрода: *D. (Darwinula)* и *D. (Paradarwinula)*. Основным различием между этими подродами является присутствие у представителей последнего из них шипа в заднебрюшной части левой створки. Строение мускульных отпечатков и замка у этих подродов, как отмечает автор, не отличается от таковых рода *Darwinula*.

Одной из наиболее важных работ, касающихся систематики дарвинулацей, является статья Мишиной "О систематике ископаемых дарвинулид (остракоды)" (1972). Детально изучив большой материал из верхнепермских отложений Русской платформы, Мишина убедительно показала существенные различия в морфологии раковин родов *Darwinula* и *Suchonella*.

Учитывая различия у них в характере проявления полового диморфизма и в строении отпечатков мускула аддуктора, Мишина устанавливает новое семейство *Suchonellidae* и подтверждает целесообразность выделения надсемейства *Darwinulacea*, объединяющего теперь уже два семейства: *Darwinulidae*, включающего роды *Darwinula* Br. et Rob., 1885, *Gerdalia* Belousova, 1961, и условно — *Darwinuloides* Mand., 1956 и семейство *Suchonellidae*, в состав которого входят роды *Suchonella* Spizharsky, 1937 и *Tatariella* Mischina, 1967. Под *Darwinula* Мишина предлагает разделить на

два подрода: *Darwinula* (*Darwinula*) и *D.* (*Neudarwinula*) на основании различий в очертании раковин со стороны створки (форме переднего конца и степени наклона спинного края) и в развитии порово-канальной зоны. Типовым видом для нового подрода Мишина указывает *D. parallela* (Spizh.), относившийся Т.Н. Спижарским к роду *Suchonellina* (Шнейдер, 1948).

В новейшей сводной классификации ископаемых и современных остракод, опубликованной Г. Хартманном и Х. Пури в 1974 г. (Hartmann, Puri, 1974), в составе надсемейства *Darwinulacea* указывается одно семейство — *Darwinulidae* Brady et Norman, 1889 с одним родом — *Darwinula* Brady et Robertson, 1885. В синонимику рода *Darwinula* вошли роды *Cyprione* Jones, 1885 и *Gerdalia* Belousova, 1961.

В качестве подродов *Darwinula* в классификации, предложенной Хартманном и Пури, указаны следующие таксоны: *Darwinula* Brady et Robertson, 1885, *Paradarwinula* Kozur, 1970, *Darwinuloides* Mandelstam, 1956, *Microdarwinula* Danielopol, 1968, *Suchonella* Spizharsky, 1937 (= ?*Placidea* Schneider, 1956, = ?*Volganella* Scharapova et Mandelstam, 1956).

К сожалению, авторы не указывают критериев установления таксонов в пределах семейства *Darwinulidae*, но отмечают, что описания ископаемых дарвинул в большинстве случаев недостаточно детальны, что затрудняет правильное сравнение таксонов. Однако в 1974 г. уже были известны диагностические признаки родов *Suchonella*, *Darwinuloides* и *Microdarwinula*, указывающие на их различия в проявлении полового диморфизма, типе охвата створок и строении замочного края. Эти особенности свидетельствуют о принадлежности перечисленных таксонов не только к разным родам, но даже и к разным семействам.

В синонимику рода *Suchonella* условно были включены роды *Placidea* Schneider, 1956, и *Volganella* Sharapova et Mandelstam, 1956. Как известно, эти роды характеризуются совершенно иным типом строения раковины и мускульных отпечатков и относятся соответственно к семействам *Placideidae* Schneider, 1956 и *Volganellidae* Mandelstam, 1956, объединенным в надсемейство *Volganellacea* Mandelstam (Основы палеонтологии, 1960). Род *Suchonellina* Spizharsky, 1937 отнесен Хартманном и Пури к *Fam. incertae* в надсемействе *Cypridacea* Baird, 1845.

Е.М. Мишина и А.Э. Калис (1975) отнесли к семейству *Darwinulidae* новый род *Vymella*, отличающийся от других дарвинулид особенностями строения отпечатков аддуктора, наличием порово-канальной зоны на обоих концах раковины и своеобразным смыканием створок вдоль свободного края.

В работе И.Г. Зона (Sohn, 1975), посвященной анализу пресноводных позднелпалеозойских остракод США, наиболее важными для родовой диагностики ископаемых пресноводных остракод (в том числе родов *Darwinula* и *Whipplella*) автор считает тип охвата створки и особенности смыкания створок на замочном крае, а также характер полового диморфизма и строение мускульного отпечатка. Последний признак, являясь признаком семейства, как отмечает автор, может использоваться и при диагностике ископаемых пресноводных родов остракод.

Специальному изучению отпечатков мускула аддуктора современных и ископаемых видов рода *Darwinula* посвящена другая статья Зона (Sohn, 1976). Мускульные отпечатки типового вида рода *Darwinula* — *D. stvensoni* Br. et Rob. (современный) были изучены им на раковинах различных возрастных стадий из культуры, взятой из образца озерного ила. Исследование показало, что число мускульных отпечатков на раковинах рода *Darwinula* колеблется от 9 до 12 (по литературным данным — от 6 до 12), причем их число может быть разным на правой и левой створках одной и той же раковины. Подобное явление отмечено также и у палеозойских дарвинул (Sohn, 1976, pl. 1, fig. 5, 7). Кроме того, было установлено, что число, расположение и очертание отдельных бугорков мускула аддуктора у *D. stvensoni* не зависит от стадии роста индивидуума в онтогенезе. Полученные данные привели этого исследователя к выводу, что число бугорков в отпечатке мускула аддуктора у представителей рода *Darwinula* не может рассматриваться как видовой признак.

Ф.М. Свэн (Swain, 1976) установил новое семейство *Carbonitidae* в надсемействе *Cypridacea*. В это семейство вошли преимущественно позднелпалеозойские пресноводные роды остракод, известные из США и Западной Европы — *Carbonita*, *Gutdchickia*, *Hilboldtina*, *Pruvostina*, *Whipplella*, а также — *Darwinuloides*.

В работе Зона (Sohn, 1977), посвященной анализу материалов по строению мускульных отпечатков позднелпалеозойских остракод Западной Виргинии, впервые приводится описание и изображение отпечатков мускула аддуктора на раковинах рода *Whipplella* Holland, 1934. Они состоят из 11 бугорков, имеющих двухрядное расположение, с двумя отпечатками, замыкающими эти ряды сверху и снизу. Общее очертание отпечатка имеет вид овала, несколько вытянутого по высоте створки в передней ее половине. Один удлиненный бугорок расположен впереди и немного

ниже основной группы (Sohn, 1977, fig. 2, a, b, h—k). Автор отмечает общее сходство отпечатка мускула аддуктора рода *Whipplella* с мускульными отпечатками рода *Suchonella*, описанными Мишиной (1972).

В Китае был опубликован IV том ("Микрофоссилии") большого сводного труда "Палеонтология Центральных и Южных районов" (1978), в котором описан новый род *Predarwinula* Jiang, 1978 на материале из среднего ордовика провинции Хубэй. В составе рода установлено три новых вида: *P. elliptica* Jiang, *P. porrecta* Jiang и *P. cuneata* Jiang. К сожалению, мы имели возможность ознакомиться лишь с фотографиями этих видов, помещенными на палеонтологических таблицах. Судя по изображениям раковин, можно предположить, что указанные виды принадлежат не к одному роду, а к разным родам, и, возможно, даже к разным семействам, так как они значительно отличаются друг от друга очертанием раковины как со стороны спинного края, так и со стороны створок. По-видимому, род *Predarwinula* Jiang является сборным таксоном, но по имеющимся в нашем распоряжении неполным данным трудно судить о его положении в системе дарвинулацев.

Важное значение для систематики дарвинулацев имеют работы И.И. Молоствовской (1979, 1980), в которых впервые анализируются коррелятивные связи различных признаков строения раковин и дается оценка их таксономического значения. На материале из верхнепермских отложений Русской платформы Молостовской удалось помимо известных ранее морфологических признаков выявить ряд дополнительных, важных для таксономии дарвинулацев. К числу последних относятся: степень асимметрии створок, углы смыкания створок на переднем и заднем концах, очертание мускульного отпечатка и др.

К признакам семейства Молостовская (1979) относит: 1) очертание раковины со спинной стороны, 2) общий контур раковины в поперечном сечении, 3) тип охвата створок, 4) форму мускульного пятна, форму бугорков для прикрепления замыкательных мышц и конкретный порядок их расположения, 5) характер проявления полового диморфизма.

По этим признакам среди дарвинулацев обособляются три группировки, соответствующие семействам *Darwinulidae*, Brady et Norman, 1889, *Suchonellidae* Mischina, 1972 и *Darwinuloididae* Molostovskaja, 1979.

Признаками рода этот автор предлагает считать следующие: 1) особенности очертания раковины со спинной стороны, 2) особенности формы раковины в поперечном сечении, характер асимметрии, 3) смыкание створок на концах раковины и брюшном крае, 4) строение замка, 5) число бугорков замыкательных мышц, 6) степень развития порово-канальной зоны, 7) характер проявления возрастного метаморфоза.

На этом основании Молостовская на материале из пермских отложений предлагает для названных семейств следующий родовой состав: в семействе *Darwinulidae* — роды *Darwinula*, *Suchonellina*, *Gerdalia*, в семействе *Suchonellidae* — роды *Suchonella*, *Tatarrella*, *Prasuchonella*, в семействе *Darwinuloididae* — род *Darwinuloides*.

За видовые признаки для дарвинулацев автор принимает детали контура раковины с ее боковой стороны, а также рекомендует при этом учитывать экологический и стратиграфический критерии. Молостовская установила семейство *Darwinuloididae* и дала описание характерного для его представителей мускульного отпечатка. Интересно отметить, что строение мускульного отпечатка почти идентично таковому мускула аддуктора, описанному и изображенному Зоном (Sohn, 1977) для рода *Whipplella*, который и был ею включен в это семейство (Молостовская, 1980). Кроме того, Молостовская убедительно доказала валидность рода *Suchonellina* Spizharskyi, 1937 и значительно расширила его характеристику, а также описала новый род *Prasuchonella*.

Одной из последних публикаций, касающихся систематики дарвинулацев, является работа Ван Шэн-ки (Wang Shang-qi, 1980) в которой надсемейство *Darwinulacea* принимается в составе двух семейств: *Darwinulidae*, включающего и род *Darwinula*, и семейство *Panxianiidae* fam. nov., объединяющее роды *Panxiania* Wang, *Whipplella* Holland, *Paradarwinula* Kozur, *Vymella* Kalis et Mischina, *Darwinuloides* Mandelstam. Однако, как указывалось выше, роды *Darwinuloides* и *Whipplella* на основании сходства мускульных отпечатков выделены ранее в семейство *Darwinuloididae* (Молостовская, 1979, 1980). Род *Vymella* Kalis et Mischina и подрод *Darwinula* (*Paradarwinula*) не могут быть отнесены к тому же семейству, так как отличаются строением мускульных отпечатков и морфологическими особенностями раковин. Таким образом, семейство *Panxianiidae* Wang включает представителей разных семейств и частично является младшим синонимом семейства *Darwinuloididae* Molostovskaja, 1979, что свидетельствует о нецелесообразности выделения нового семейства. Род *Panxiania* Wang условно отнесен нами к семейству *Darwinuloididae*,

но в дальнейшем необходимо более детальное изучение его морфологических признаков для уточнения его положения среди дарвинулацей.

Как видно из обзора, таксономический состав дарвинулацей в последние годы значительно расширился. В настоящее время в надсемействе *Darwinulacea* выделяется три семейства, в семействе *Darwinulidae* — шесть родов и три подрода рода *Darwinula*, в семействе *Suchonellidae* — три рода, в семействе *Darwinuloididae* — три рода.

Но вследствие того, что разные исследователи при установлении таксонов одного и того же ранга использовали различные морфологические признаки раковин, не все из перечисленных таксонов имеют достаточное обоснование, а положение некоторых родов в системе дарвинулацей требует пересмотра. Для устранения указанных недостатков классификация дарвинулацей должна быть построена по единым признакам, с помощью которых возможно было бы обосновать таксоны различного ранга.

Наиболее четкой в этом отношении представляется классификация признаков раковин остракод этого надсемейства, предложенная Молостовской (1979). Однако и эта классификация нуждается в некоторых уточнениях при распространении ее на все надсемейство в целом.

Как известно ("Основы палеонтологии", 1960; "Treatise", 1961; Van Morkhoven, 1962, и др.) строение раковин остракод, принадлежащих к различным отрядам и надсемействам, характеризуется для каждого из них столь различными признаками, что единых критериев выделения таксонов разного ранга для всего подкласса *Ostracoda* не может быть установлено. Каждое надсемейство характеризуется присутствием только его представителям морфологическими особенностями, хотя значение некоторых признаков для систематизации остракод признано универсальным. Несомненно, что и классификация остракод надсемейства *Darwinulacea* требует специфического подхода, тем более, что представители этого надсемейства обладают, как правило, гладкой раковиной и лишены каких-либо бросающихся в глаза признаков, облегчающих задачу выделения отдельных таксонов. Высокий таксономический ранг признака отпечатков аддуктора признан всеми остракодологами (Основы палеонтологии, 1960; Treatise... , 1961, Van Morkhoven, 1962; Hartmann, Puri, 1974; и др.). По этому признаку среди подокопид выделено надсемейство *Darwinulacea*, характеризующееся 6—12 мускульными бугорками, расположенными в форме розетки.

Наиболее высокий таксономический вес имеют те признаки строения раковины, которые отличаются наибольшей устойчивостью и непосредственно связаны со способом размножения животного и определяют его главные жизненные функции. Такими признаками для дарвинулацей являются: строение отпечатка мускула аддуктора, форма раковины и особенно местоположение наибольшей выпуклости, связанная, как правило, с наличием или отсутствием выводковой камеры. Отсюда следует важное таксономическое значение для дарвинулацей, как и для других групп остракод, характера проявления полового диморфизма (наличие или отсутствие внутренней перегородки, отделяющей выводковую камеру).

Как свидетельствуют исследования Кашеваровой (1958) и Молостовской (1979), тип охвата створок также является весьма устойчивым признаком, коррелятивно связанным с формой раковины. Характер выпуклости створок, наличие внутренней перегородки, тип охвата и другие особенности четко наблюдаются в продольных и поперечных срезах раковин.

На основании сказанного можно согласиться с мнением Молостовской, что признаками для выделения семейств среди дарвинулацей являются: очертание мускульного пятна аддуктора, форма бугорков и порядок их расположения; общий контур раковины в продольном и поперечном сечениях, тип охвата створок; характер проявления полового диморфизма (наличие или отсутствие выводковой камеры, внутренней перегородки). По-видимому, к этим признакам можно добавить и местоположение отпечатка аддуктора, которое, как указывалось выше, на основании исследования Д. Даниелополя коррелятивно связано у дарвинулацей с наличием или отсутствием выводковой камеры и характером выпуклости створок.

В связи с непостоянством числа мускульных бугорков у дарвинулацей (Sohn, 1976) следует сделать некоторые замечания, относящиеся к этому признаку. Колебание числа мускульных бугорков отмечается главным образом для представителей рода *Darwinula* как современных, так и ископаемых. Однако для других родов дарвинулацей их число довольно устойчиво. Так, для рода *Microdarwinula* характерно семь бугорков (редко — восемь) (Danielopol, 1968; Sohn, 1976); для рода *Gerdalia* — восемь (Липатова, Старожилова, 1968), для *Suchonella* — девять (Мишина, 1972, 1980), для *Darwinuloides* и *Whipplella* 10—11 (Молостовская, 1979, 1980; Sohn, 1977). Эти данные показывают возможность обособления по названному признаку определенных групп, в большинстве случаев соответствующих рангу семей-

ства. Исключение составляет группа гердалий, имеющая более низкий таксономический ранг и обособляющаяся от представителей рода *Darwinula* только по постоянному числу мускульных бугорков (не более восьми) и удлинённости раковины. Поэтому окончательную оценку таксономического ранга этого признака (число мускульных бугорков) сейчас дать затруднительно, но его можно использовать в качестве дополнительного при характеристике семейств или более низких категорий дарвинулацей, за исключением рода *Darwinula*.

В соответствии с принятыми для семейств признаками в надсемействе *Darwinulacea* выделяются четыре семейства: *Darwinulidae* Brady et Norman, 1889; *Microdarwinulidae* Kashevarova et Neustrueva, fam. nov.; *Suchonellidae* Mischina, 1972; *Darwinuloididae* Molostovskaja, 1979 (= *Panxianiidae* Wang, 1980, part.).

Семейство *Microdarwinulidae* устанавливается авторами на основании анализа морфологических признаков раковины и особенностей развития рачка, описанных Д. Даниелополем (*Danielopol*, 1968); приводим ниже краткое описание нового семейства.

#### СЕМЕЙСТВО MICRODARWINULIDAE KASHEVAROVA ET NEUSTRUEVA, FAM. NOV.

**Диагноз.** Раковина со спинной стороны имеет овальное очертание с наибольшей выпуклостью в средней части. Левая створка охватывает правую кругом (?) ("по всему контуру", *Danielopol*, 1968, p. 154).

Мускульный отпечаток аддуктора округлый, находится в центральной части створок, состоит из семи (редко — 8) удлинённых и клиновидных бугорков, расположенных в форме розетки.

Половой диморфизм в строении раковины не проявляется: внутренняя перегородка и выводковая камера отсутствуют. Тело половозрелой самки заполняет всю внутреннюю полость раковины<sup>1</sup>.

**Родовой состав.** *Microdarwinula* *Danielopol*, 1968.

**Распространение.** Континентальные водоемы; олигоцен—ныне; южная Европа, экваториальная Африка, Юго-Восточная Азия.

**Сравнение.** От представителей семейств *Darwinulidae* и *Suchonellidae* микродарвинулиды отличаются отсутствием выводковой камеры и внутренней перегородки, контуром раковины со спинной стороны, местоположением и числом бугорков аддуктора. От семейства *Darwinuloididae* новое семейство отличается строением мускула аддуктора, характером выпуклости раковины и смыкания створок на замочном крае. Для более полной характеристики семейства *Microdarwinulidae* требуется уточнение типа охвата створок и контура раковины в поперечном сечении.

Сравнительная характеристика признаков разных семейств дарвинулацей приведена в табл. 2.

В качестве родовых признаков, согласно Молостовской (1959), принимаются особенности контуров раковин со стороны спинного края и в поперечном сечении, особенности смыкания створок на концах и брюшном крае, степень асимметрии створок, строение замка, степень развития порохово-канальной зоны, а также строение краевых приконтактных структур. Как показал огромный коллективный опыт исследований, наиболее легко наблюдаемый признак у дарвинулацей — очертание раковины с боковой стороны створки — оказывается наиболее подверженным изменчивости и не может, отдельно взятый, служить для диагностики рода. Действительно, весьма сходны по боковому очертанию створок представители родов *Darwinula*, *Suchonellina* и некоторые *Suchonella* (последние относятся к другому семейству); близки по очертанию створок представители родов *Microdarwinula* и *Darwinuloides*, но по мускульным отпечаткам и другим признакам они бесспорно относятся к разным семействам. Сходство контура створки с боковой стороны обнаруживается даже для представителей разных надсемейств — роды *Darwinula* и *Healdianella*. В пределах одного рода очертание створок может сильно варьировать, что дало основание некоторым исследователям выделить по этому признаку среди дарвинул и дарвинулоидес ряд морфогрупп (Кашеварова, 1967; Неуструева, 1970).

Из приведенных данных ясно, что использовать очертание раковины со стороны створки для родовой диагностики возможно лишь в сочетании с другими, указанными выше родовыми признаками.

<sup>1</sup> Описание особенностей строения мягкого тела и конечностей микродарвинулид см. в работе Д. Даниелополя (*Danielopol*, 1968). В данной статье при характеристике семейства главное внимание уделяется признакам строения раковины, которые необходимы для диагностики не только современных, но и ископаемых микродарвинулид.

В связи с этим следует еще раз остановиться на вопросе о роде *Gerdalia*. Как указывалось выше, первоначально (Белоусова, 1961) он был выделен в основном по удлинённому очертанию створок. Позднее было установлено, что его представители отличаются от дарвикул характером смыкания створок (Белоусова, 1963) и числом мускульных бугорков (не более восьми) (Липатова, Старожилова, 1968). Однако первый из указанных признаков требует проверки, поскольку в связи с восстановлением рода *Suchonellina* Spizharsky, 1937 (Молостовская, 1979, 1980) оказывается неясным, относятся ли эти различия к родам *Gerdalia* и *Darwinula* или к родам *Gerdalia* и *Suchonellina*, так как в работе З.Д. Белоусовой не указано, какие именно виды рода *Darwinula* были исследованы ею в ориентированных шлифах.

Таким образом, в настоящее время можно считать, что различия между представителями родов *Gerdalia* и *Darwinula* сводятся к большей удлинённости створок гердалий и меньшему числу у них мускульных бугорков аддуктора. Поскольку таксономическое значение этих признаков остается невыясненным, а различия в других признаках между этими родами точно не установлены, гердалии пока не могут быть признаны в ранге самостоятельного рода. Многие исследователи (Кашеварова, 1967; Danielopol, 1968; Hartmann, Puri, 1974) рассматривали род *Gerdalia* в качестве синонима рода *Darwinula*. Учитывая отмеченные отличия от рода *Darwinula* и приуроченность представителей *Gerdalia* в основном к раннему триасу, считаем целесообразным выделить эту группу в качестве подрода *Darwinula*. Возможно, что дальнейшие исследования морфологии раковин гердалий позволят решить этот вопрос более определенно.

Согласно с изложенной позицией в отношении таксономического значения морфологических признаков в составе семейства *Darwinulidae* выделяются следующие таксоны:

Род *Darwinula* Brady et Robertson, 1885

(=? *Cyprione* Jones, 1885)

Подроды *Darwinula* (*Darwinula*) Brady et Robertson, 1885

*Darwinula* (*Gerdalia*) Belousova, 1961

Род *Suchonellina* Spizharsky, 1937

(=? *Darwinula* (*Paradarwinula*) Kozur, 1970 (part.)

=*Darwinula* (*Neudarwinula*) Mischina, 1972)

Род *Cyprione* Jones, 1885 помещается нами в синонимику рода *Darwinula* условно, так как, по указанию Т. Джонса (Jones, 1885), он отличается от *Darwinula* строением краевых приконтактных структур. Последний признак вообще слабо изучен у дарвиулацеей и до сих пор почти не учитывался в диагнозах родов. Между тем в других надсемействах подокопид, и в частности в наиболее близком к дарвиулацеям надсемействе *Cypridacea*, строению краевых приконтактных структур придается определяющее таксономическое значение для диагностики родов и даже семейств (Швейер, 1940; Morkhoven, 1962; Мандельштам, 1965; Szczuchura, 1978; De Deckker, 1979 и др.).

В связи с этим в настоящее время становится необходимым изучение этого признака на раковинах дарвиулацеей вообще и особенно у тех видов дарвикул, которые первоначально относились к роду *Cyprione* [*Darwinula* *bristovi* (Jones), *D. oblonga* (Roemer)].

В синонимику рода *Suchonellina* мы частично включаем подрод *Darwinula* (*Paradarwinula*) Kozur, 1970, установленный по единственному признаку — наличию шипа в заднебрюшной части левой створки. Эта особенность, встречающаяся и у некоторых представителей рода *Suchonella*, обычно рассматривается как видовой признак. Кроме того, есть основания предполагать, что описанные Коцуром два вида — *D. (Paradarwinula) dreyeri* Kozur, 1970 и *D. (P.) spinosa* Kozur, 1968 относятся к разным родам, так как они различаются способом охвата створок на спинном крае и характером выпуклости. Возможно, что вид *D. (P.) dreyeri* Kozur на основании этих признаков принадлежит к роду *Suchonellina* Spizh., а вид *D. (Paradarwinula) spinosa* Kozur к роду *Suchonella*, в синонимику которых мы их условно и помещаем. Подрод *D. (Neudarwinula)* был установлен Мишиной (1972), для отделения от других дарвикул группы видов, сходных с *D. parallela* (Spizharskyi). Поскольку теперь восстановлен род *Suchonellina*, к которому первоначально и относился указанный вид, подрод *D. (Neudarwinula)* Mischina, 1972 оказался младшим синонимом рода *Suchonellina* Spizharsky, 1937.

Семейство *Microdarwinulidae* fam. nov. представлено одним родом *Microdarwinula* Danielopol, который и является типовым для этого семейства.

В состав семейства *Suchonellidae* Mischina, 1972 включены роды *Suchonella* Spizharsky, 1937; [= *Tatariella* Mischina, 1967; =? *Darwinula* (*Paradarwinula*) Kozur, 1970, part.] и *Prasuchonella* Molostovskajae, 1979.

Род *Tatariella* Mischina, 1967, если исходить из принятых здесь для установления

Таблица 2

## Признаки семейств надсемейства Darwinulacea

Семейство	Отпечатки аддуктора				
	Положение мускульного пятна на створке	Очертание	Форма бугорков	Расположение бугорков	Число бугорков
Darwinulidae Brady et Norman, 1889	В передней части створок	Округло-овальное, вытянутое по длине створки	Продолговато-клиновидная	Радиальное в форме "розетки", нижний бугорок (закрывающий) клиновидный	6-12
Microdarwinulidae Kashevarova et Neustrueva, fam. nov.	В средней части створок	Округлое	Продолговато-овальная, клиновидная	В форме "розетки", нижний бугорок (закрывающий) клиновидный	7 (редко 8)
Suchonellidae Mischina, 1972	В передней части створок	Округло-овальное, вытянутое по высоте створки	Неправильно овальная	Кулисообразное, нижний бугорок (закрывающий) клиновидный	9
Darwinuloididae Molostovskaja, 1979	В передней части створки	Овальное, вытянутое по высоте створки	Овальная, ланцетовидная	Расположены двумя рядами вдоль длинной оси овала, два бугорка закрывают ряды сверху и снизу	10-11
Fam. incertae Род неясного систематического положения (род <i>Vymella</i> Kalis et Mischina, 1975)	В передней части створки	Округлое	Удлиненно-овальная, клиновидная	Расположены в два ряда, плотно прилегают друг к другу; сверху закрывающий клиновидный бугорок	11

\* Контур раковины с боковой стороны створки приводится здесь для общей характеристики изменчивости этого признака в пределах разных семейств, но не рассматривается нами как признак семейственного ранга.

рода признаков, не имеет достаточных отличий от рода *Suchonella*, которые по данным автора рода (Мишина, 1967) сводятся лишь к большей удлинённости раковин тата-риелл и слабой выпуклости у них спинного края.

В состав семейства Darwinuloididae входят роды *Darwinuloides* Mandelstam, 1956, *Whipplella* Holland, 1934, emend. Scott, 1944 и условно род *Panxiania* Wang,

Контур раковины			Тип охвата	Половой диморфизм	Выводковая камера	Внутренняя перегородка
со спинной стороны	в поперечном сечении	с боковой стороны створки*				
Удлиненный, линзовидный или цилиндрический, сужающийся к переднему концу	Овально-округлый, вытянутый по высоте	Удлиненно-овальный, ланцетовидный, закругленно-трапециевидный, округленно-прямоугольный; наибольшая высота в задней половине	Большая створка охватывает меньшую по свободному краю, на спинном крае плотно сочленяются на одном уровне	Выражен слабо	Имеется	Слабо выражена
Овальный, выпуклый, равномерно закругленный к концам	Нуждается в уточнении	Округлый, овальный, наибольшая высота в средней части	Левая створка охватывает правую кругом (?)	Не выражен	Отсутствует	Отсутствует
Удлиненно-клиновидный или грушевидный, расширенный в задней половине, сужается к переднему концу	Овально-округлый, вытянутый по ширине	Неправильно овальный, удлиненно-овальный; наибольшая высота в передней или в середине	Большая створка охватывает меньшую по свободному краю; на спинном крае — меньшая охватывает большую	Отчетливо выражен, раковины самок более выпуклые в задней половине	Имеется	Хорошо развита у самок
Грушевидно-овальный, выпуклый или яйцевидный	Округлый с V-образной выемкой у спинного края	Овальный, неправильно овальный; наибольшая высота в передней, или задней части, иногда в середине	Большая створка охватывает меньшую вдоль брюшного края и заднего конца; меньшая створка возвышается над спинным краем		Не изучены	
Удлиненно-овальный, уплощенный линзовидный, равномерно сужающийся к концам	Овальный, вытянутый по высоте	Овально-трапециевидный	Левая створка охватывает правую на брюшном крае		Не изучены	

1978. Первые два из названных рода характеризуются сходным строением мускульных отпечатков, значительно выпуклой раковиной и типом охвата створок. Но надо отметить, что система этого семейства требует дальнейшей разработки и ревизии включенных в него родов. В настоящее время в состав рода *Darwinuloides* входят формы, обладающие округлой раковиной с наибольшей шириной в средней

части (например, *Darwinuloides tataricus* (Posner) и формы, у которых, наибольшая ширина приурочена к задней части раковины, например *Darwinuloides svijazhicus* (Sharap.). Следует выяснить, чем обусловлены эти различия и связаны ли они коррелятивно с другими признаками. До сих пор неясным остается и объем рода *Whipplella* Holland, 1934, часть видов которого различными исследователями относится к разным родам (Scott, 1944; Cooper, 1946; Kremp, Grebe, 1955; Anderson, 1970; Bless, Pollard, 1973; Sohn, 1977).

Требуют уточнения и морфологические признаки рода *Panxiania* Wang, 1980.

Особое место в предлагаемой классификации занимает род *Vymella* Kaliset Mischina, 1975. Мускульные отпечатки на раковинах этого рода, хотя и напоминают "розетку" дарвинулацей, не могут быть полностью отождествлены ни с одним из известных отпечатков для родов этого надсемейства (а следовательно, и семейств). Раковины *Vymella* отличаются от раковин представителей других семейств и родов дарвинулацей также развитием пороно-канальной зоны на обоих концах раковины и своеобразием краевых приконтактных структур; описание этих особенностей авторами рода дано не вполне ясно. По-видимому, для более точной диагностики рода требуется дополнительное изучение деталей внутреннего строения раковин *Vymella* и уточнение расположения и очертания отдельных бугорков в отпечатке мускула аддуктора.

Таким образом, в настоящее время род *Vymella* по своим особенностям не может быть причислен ни к одному из семейств дарвинулацей, и его систематическое положение остается пока неясным. Также неопределенным является и положение в системе дарвинулацей рода *Predarwinula* Jiang, 1978.

В качестве видовых признаков для дарвинулацей могут быть приняты: очертание раковины с боковой стороны створки, соотношение длины и высоты створок, скульптурные образования в виде ячеек, шипов, бугорков.

Предлагаемая система дарвинулацей основывается на анализе публикаций последних лет и отражает современный уровень изученности этой группы. Она, конечно, не лишена недостатков. Как видно из приведенного обзора, не все таксоны охарактеризованы достаточно полно. В частности, необходимо выяснить, являются ли валидными таксоны, выделение которых недостаточно обосновано и поэтому включенные нами в синонимику тех или иных родов [Cyprione Jones, 1885; *Tatariella* Mischina, 1967; *Darwinula* (*Paradarwinula*) Kozur, 1970]. Следует также уточнить родовой состав семейства *Darwinuloididae* Molostovskaja, 1979 и определить место родов *Vymella* и *Predarwinula* в системе дарвинулацей.

Предложенные критерии для установления таксонов различного ранга могут служить основой для проведения ревизии выделенных ранее родов и видов дарвинулацей. В этой области предстоит очень большая работа, в которой должны принять участие по возможности специалисты, изучающие дарвинулацей того или иного возраста. Несомненно, что дальнейшие исследования во многом уточнят, дополнят и исправят изложенные представления о системе этой трудной для изучения группы остракод, большую роль при этом сыграет совершенствование методов исследования. Нет необходимости доказывать важность фотографирования деталей строения раковины на сканирующем электронном микроскопе. К сожалению, мы еще не используем его возможности в широком масштабе.

Прекрасные результаты принесло применение метода изготовления ориентированных шлифов раковин дарвинулацей, в которых стало возможным увидеть и оценить ряд важных в таксономическом отношении признаков. Эта методика должна быть использована и в дальнейшем. При этом необходимо углубить и детализировать интерпретацию наблюдаемых в шлифах признаков строения и смыкания створок, имея в виду, что они отражают также и строение внутренней пластинки, зоны сращения, каймы и т.п.

Особенное внимание следует уделить изучению строения внутренней пластинки дарвинулацей и краевых приконтактных структур (каймы, валиков и борозд, пороно-канальной зоны и т.п.), которые до сих пор очень слабо исследованы не только у ископаемых, но и у современных дарвинулацей. Важное значение этих структур для систематики пресноводных остракод убедительно показано на примере остракод надсемейства *Cypridacea*. Требуется уточнение строения замков почти у всех родов дарвинулацей. Долгое время считалось, что все они относятся к группе так называемых беззамковых остракод. Однако исследования последних лет (Danielopol, 1968; Мишина, 1972; Молостовская, 1979) убедительно показали, что это не так.

Углубление наших знаний в области морфологии раковин ископаемых дарвинулацей и сравнение их с современными представителями надсемейства несомненно позволит раскрыть функциональное значение признаков и создать более совершенную классификацию этого надсемейства.

- Белоусова З.Д.* Остракоды нижнего триаса. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. Нов. сер., 1961, т. 36, № 1, с. 127—147.
- Белоусова З.Д.* Странные раковины дарвинулид в ориентированных шлифах — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., 1963, т. 38, № 3, с. 146—147.
- Кашеварова Н.П.* Новые виды остракод верхнепермских отложений (уфимских и татарских) Южного Тимана и Волго-Уральской области. — В кн.: Вопросы систематики и описание новых видов, родов и подсемейств фораминифер и остракод. Л.: Гостоптехиздат, 1958, с. 301—348.) Микрофауна СССР, сб. IX. Тр. Всесоюз. нефтян. науч.-исслед. геол.-развед. ин-та, Вып. 115).
- Кашеварова Н.П.* К методике изучения остракод из семейства *Darwinulidae*. Материалы конференций, семинаров, совещаний. — В кн.: Материалы IV семинара по микрофауне. М.: Гостоптехиздат, 1967, с. 104—107.
- Липатова В.В., Старожилова Н.Н.* Стратиграфия и остракоды триасовых отложений Саратовского Заволжья. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1968. 190 с.
- Мандельштам М.И.* Остракоды угленосных отложений Кузнецкого бассейна. — В кн.: Атлас руководящих форм ископаемой флоры и фауны пермских отложений Кузнецкого бассейна. М.: Госгеолтехиздат, 1956. с. 58—109.
- Мандельштам М.И.* Оценка морфолого-систематических признаков на раковинах ископаемых остракод и методика их изучения. — Изв. АН ТаджССР. Отд-ние физ.-тех. и хим. наук, 1965, № 3 (16), с. 61—85.
- Мишина Е.М.* Новый род остракод татарских отложений. — В кн.: Сборник статей по геологии и инженерной геологии. М.: Недра, 1967, вып. 4, с. 108—120.
- Мишина Е.М.* Значение охвата в таксономии дарвинулид (*Ostracoda*). — В кн.: Систематика, палеоэкология и биостратиграфическое значение фораминифер, остракод и радиолярий. М.: Наука, 1969, с. 195—208. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 12).
- Мишина Е.М.* О систематике ископаемых дарвинулид (остракоды). — В кн.: Палеонтологический сборник. Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1972, вып. 1, № 9, с. 44—51.
- Мишина Е.М., Калус А.Э.* Новый род остракод северо-востока Русской платформы. — Палеонтол. журн., 1975, № 1, с. 76—81.
- Молостовская И.И.* О систематике и принципах классификации позднепермских *Darwinulaceae*. — В кн.: Эволюция, систематика, экология остракод и вопросы биостратиграфии. (Тез. докл. IV Всесоюз. симпозиум по остракодам). Кишинев, 1979, с. 51—54. Ротапринт.
- Молостовская И.И.* Уточнение систематического состава позднепермских остракод надсемейства *Darwinulaceae*. — В кн.: Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья: Межвуз. науч. сб. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1980, вып. 19, с. 19—34.
- Неуструева И.Ю.* Позднепермские и раннетриасовые остракоды Кузнецкого бассейна (развитие, экология и стратиграфическое значение): Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Л.: Ин-т геол. и геохрон. докембрия АН СССР, 1970.
- Основы палеонтологии. Членистоногие, трилобитообразные и ракообразные. М.: ГОНТИ, 1960. 515 с.
- Палеонтология Центральных и Южных районов. Т. IV Микрофоссилии. Пекин: Геология, 1978. 765 с. (На кит. яз.).
- Спижарский Т.Н.* *Ostracoda* кольчугинской свиты угленосных осадков Кузнецкого бассейна. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия Кузбасса. Л.; М.: ОНТИ НКТП СССР, 1937, с. 139—172. (Тр. ЦНИГРИ, Вып. 97).
- Спижарский Т.Н.* Отряд *Ostracoda*. Раковинчатые раки. — В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, Пермская система. Л.; М.: ГОНТИ НКТП СССР, 1939, т. VI, с. 193—196.
- Швейер А.В.* К систематике и классификации ископаемых *Ostracoda*. — Докл. АН СССР, 1940, т. 29, № 2, с. 172—176.
- Шнейдер Г.Ф.* Остракоды миоцена Крымско-Кавказской области. — В кн.: Проблемы палеонтологии. М.: Палеонтол. лаб. МГУ, 1939, т. 5, с. 179—208.
- Шнейдер Г.Ф.* Фауна остракод верхнепермских отложений (татарский и казанский ярусы) нефтеносных районов СССР. — В кн.: Микрофауна нефтяных месторождений СССР, сб. 1, Л.; М.: Гостоптехиздат, 1948, с. 21—36. (Тр. ВНИГРИ. Нов. сер.; Вып. 31).
- Anderson F.W.* Carboniferous *Ostracoda* — the genus *Carbonita* Strand. — Bull. Gr. Brit. Geol. Survey, 1970, N 32, p. 69—121.
- Blees M.J.M., Pollard J.E.* Paleocology and ostracode Faunas of Westphalian *Ostracode* Bands from Limburg, the Netherlands, and Lancashire, Great Britain. Med. Rijks Geol. Dienst, 1973, n. s., N 24, s. 21—53.
- Brady G.S., Robertson D.A.* *Ostracoda* — and Foraminifera of Tidal Rivers. Part I—II. — Ann. and Mag. Natur. History, 1870, ser. IV, vol. 6, p. 10—25.
- Brady G.S., Robertson D.A.* On the distribution of the British *Ostracoda*. Contributions to the study of the Entomostraca. — Ann. and Mag. Natur. History, 1872, ser. IV, vol. 9, p. 48—70.
- Brady G.S., Norman A.M.* A monograph of the marine and freshwater ostracoda of the North Atlantic and of North-Western Europe. Section, I, Podocopa. — Scient. Trans. Roy. Dublin Soc., 1889, New., ser. II, vol. 4, p. 121—123.
- Cooper C.L.* Pennsylvanian ostracodes of Illinois: Illinois State. — Geol. Survey, 1946, Bull 70, 177 p.
- Danielopol D.L.*, *Microdarwinula* n.g. et quelques remarques sur la répartition de la famille *Darwinulidae* Br. et Norm. — Ann. Limnologie, 1968, t. 4, fasc. 2, p. 153—174.
- De Deckker P.* Evaluation of features distinctive in the taxonomy of the Cypridacea, above the generic level. Proc. of the VII International Symposium on ostracodes. Taxonomy, Biostratigraphy and Distribution of Ostracodes. Belgrade: Tipography: Grafičko preduzeće "Radisa Timotic", 1979, p. 9—17.
- Devoto G.* Lacustrine Pleistocene in the lower Liri Valley (Southern Latium). — Geol. Romana, Proprietà Dell' Università degli Studi di Roma, 1965, vol. 4, p. 291—368.
- Hartmann G., Puri H.* Summary of Neontological and Paleontological Classification of *Ostracoda*. — Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst., 1974, Bd. 70, 7—73 S.
- Holland W.C.* The ostracodes of the Nineveh Limestone of Pennsylvania and West Virginia. — Ann. Carnegie Museum. 1934, vol. 22, p. 343—350.
- Jones T.R.* On the ostracoda of the Purbeck Formation with Notes on the Wealden species. — Quar. J. Geol. Soc. London, 1885, vol. 41, p. 311—353.
- Kempff E.K.* Index and Bibliography of Nonmarine ostracoda. — Geol. Inst. der Univ. zu Köln. Zonderver, 1980. 1, Index A, N 35, 188 p.; 3, Index C, N 37, 204 p.; 4, Bibliography A, N 38, 186 p.

- Kozur H.* Einige seltene Ostracoden Arten aus der Germanischen Trias. — Monatsher. Deutschen Akad. Wiss. Berlin, 1968, Bd. 10, H. 11, p. 848–872.
- Kozur H.* Neue Ostracoden aus der germanischen Mittel und Obertrias. — Geologie, 1970, Jg. 19, H. 4, p. 434–455.
- Kremp G., Grebe H.* Beschreibung und stratigraphischer Wert einiger Ostracodenformen aus dem Ruhrkarbon. — Geol. Jahrb., 1955, Bd. 71, S. 145–170.
- Martin G.* Ostracoden des norddeutschen Purbeck und Wealden. — Senckenbergiana, 1940, Bd. 22, N 5/6, p. 275–361.
- Scott H.W.* Permian and Pennsylvanian fresh-water ostracodes. — Journ. Paleontology, 1944, vol. 18, N 2, p. 141–147.
- Sohn I.G.* Dunkard Ostracoda an Evaluation In Barlov, J.A., ed. Proceedings of the First I.C. White Memorial Symposium. The age of the Dunkard: Morgantown, West Virginia. Geol. Survey, 1975, p. 265–280.
- Sohn I.G.* Antiquity of the Adductor Muscle Attachment Scar in *Darwinula* Brady et Robertson, 1885, Abhandl. Verh. naturwiss. Ver Hamburg, 1976, (NF) 18/19 (Suppl.), p. 305–308.
- Sohn I.G.* Muscle scars of late paleozoic fresh-water ostracodes from West Virginia. — Journ. Res., U.S. Geol. Survey, 1977, vol. 5, N 1, p. 135–141.
- Straub E.W.* Micropaläontologische Untersuchungen im Tertiär zwischen Ehingen und Ulm a. d. Donau. — Geol. Jahrb., 1952, Bd. 66, p. 433–524.
- Swain F.M.* Evolutionary development of Cypriidopsid Ostracoda. Proc. 5-th Intern. Sympos. on Evolution of Post-Paleozoic Ostracoda. — Abhandl. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg, 1976, (NF) 18/19 (Suppl.), p. 103–118.
- Szczechura J.* Fresh-water ostracodes from the Nemegt formation (Upper cretaceous) of Mongolia. — Palaeontologia Polonica, 1978, N 38, p. 65–121.
- Tretise on Invertebrate Paleontology, Part Q. Arthropoda 3, Crustacea, Ostracoda. Geol. Soc. America, Univ. Kansas Press, 1961.
- Van Morkhoven F.P.* Post-paleozoic Ostracoda. Amsterdam, Elsevier Pub., 1962, vol. 1, 204 p.
- Wang Shang-qi.* New family of nonmarine Ostracoda. — Acta paleontol. Sinica, 1980, vol. 19, N 4, p. 302–310.

**The present state of the problem and classification  
principles of ostracod superfamily Darwinulacea,  
Brady et Norman, 1889**

*N.P. Kashevarova, I. Yu. Neustrueva*

The classifications of Darwinulacea proposed by various authors for the period from 1960 to 1979 have been considered. A more precise definition of the principles of Darwinulacea classification is based on analysis of criteria for distinguishing taxa of different range. The system of Darwinulacea superfamily compiled according to these principles includes four families: Darwinulidae Brady et Norman, 1889; Suchonellidae Mischina, 1972; Microdarwinulidae Kashevarova et Neustrueva fam. nov.; Darwinulididae Mokstovskaja, 1979. The characteristic of indicated families is given; general problems of further study of Darwinulacea are outlined.

УДК 565.33:551.736.3

И.И. МОЛОСТОВСКАЯ

*Научно-исследовательский институт геологии  
при Саратовском университете***О НЕКОТОРЫХ ПРИНЦИПАХ СИСТЕМАТИКИ  
ПОЗДНЕПЕРМСКИХ DARWINULACEA**

Семейство Darwinulidae было установлено Г. Бреди и А. Норманом (Brady, Norman, 1889) в составе подотряда Podocorina. В дальнейшем одни исследователи рассматривали их как надсемейство (Treatise, 1961; Мандельштам, Андреев, 1964; Мишина, 1972), другие — как семейство и относили или к Cypridacea Dana (Mertens, 1958), или к Healdiacea Harlton (Основы палеонтологии, 1960). Некоторые палеонтологи (Горак, 1965) считают неясным, надо ли признавать самостоятельность семейства Darwinulidae или правильнее включать их в качестве подсемейства в Cyprididae. В статье эта группа остракод, вслед за М.И. Мандельштамом и Е.М. Мишиной, рассматривается как самостоятельное надсемейство Darwinulacea.

Вначале надсемейство Darwinulacea было представлено лишь родом Darwinula Brady et Robertson, 1885. Т.Н. Спизарский (1937) по форме раковины и особенностям охвата створок выделил среди пермских остракод два новых рода — Suchonella и Suchonellina и отнес их к семейству Cypridae. Позднее Г.Ф. Шнейдер (1939) на основании строения замка и мускульных отпечатков, имеющих сходство с таковыми современного рода Darwinula, упразднила роды Suchonella и Suchonellina, рассматривая их как один род Darwinula в составе семейства Darwinulidae. Мандельштам (1956) включил в Darwinulidae новый род Darwinuloides, который отличался от рода Darwinula эллипсоидной выпуклой раковиной с неглубокой продольной бороздкой на спинном крае. Кашеварова (1958) по сочетанию охвата створок и формы раковины, дополнительно охарактеризовала роды Darwinula, Darwinuloides и восстановила род Suchonella. З.Д. Белоусова (1961) по особенностям тех же признаков выделила среди триасовых дарвинулид новый род Gerdalia, а позднее (1963), выявив при помощи ориентированного шлифования существенные различия в строении концов и краев створок, расширила диагнозы родов Darwinula, Gerdalia, Suchonella и Darwinuloides. Мишина (1967) описала род Tatarrella, который отличался от близкого по морфологии Suchonella более низкой и удлиненной раковиной.

Д. Даниелополь (Danielopol, 1968) установил среди современных остракод род Microdarwinula. В отличие от Darwinula максимальные высота, ширина и мускульное пятно раковин представителей нового рода располагаются не в краевых участках раковины, а в ее средней части.

Е.М. Мишина и А.Э. Калис (1975) при изучении позднепермских дарвинулид выделили род Vymella, при характеристике которого наиболее важными признаками были очертание раковины, характер охвата и смыкания створок, наличие порово-канальной зоны на переднем и заднем концах и строение мускульного пятна.

Мишина (1972) по наличию или отсутствию порово-канальной зоны обосновывает подроды Darwinula и Neodarinula. В этой же работе роды Suchonella и Tatarrella были объединены в самостоятельное семейство по особенностям внутренней расчлененности раковины, строению замка и отпечатка мускулов аддуктора.

В "Основах палеонтологии" (1960) к семейству Darwinulidae предположительно отнесены Whipplella Holland, 1934, emend. Scott, 1944 и Pruvostina Scott et Summerston, 1943.

История исследования дарвинулацей показывает, что отдельные роды выделялись зачастую по разным признакам, и степень их обоснования была неодинаковой. Вследствие этого среди исследователей возникли разногласия относительно объема и

Признаки	Семейство	Род	Вид	
Форма раковины	Контур раковины со спинной и боковой стороны (в полярной и боковой проекциях)	Контур раковины со спинной стороны	Особенности контура раковины со спинной стороны (характер перехода выпуклости к концам и краям раковины, отношение ширины раковины к ее длине — $d/l$ , углы смыкания створок на переднем конце — $\alpha_1$ и на заднем конце — $\alpha_3$ , отношение $\alpha_1/\alpha_3$ )	Особенности контура раковины с боковой стороны (степень округлости или приостренности концов, степень выпуклости или вогнутости краев, характер и величина скосов и пр.)
	Контур раковины в поперечном сечении	Контур раковины в поперечном сечении (конфигурация раковины, соотношение высоты и ширины)	Особенности контура раковины в поперечном сечении (характер асимметрии створок)	
Замыкающее устройство	Соотношение створок	Тип охвата створок (внешние проявления соотношения створок)	Строение замка	Смыкание створок на концах раковины и брюшном крае
	Отпечатки замыкательных мышц	Очертание мускульного пятна, очертание и порядок расположения бугорков для прикрепления замыкательных мышц	Число бугорков для прикрепления замыкательных мышц	
Поровоканальная зона			Степень развития порово-канальной зоны	
Характер онтогенетических изменений	Половой диморфизм	Характер проявления полового диморфизма (степень выпуклости раковины, внутренняя расчлененность раковины)		
	Возрастной метаморфоз:		Характер проявления возрастного метаморфоза (изменение положения наибольшей выпуклости в процессе онтогенеза)	

систематической принадлежности отдельных родов (Основы палеонтологии, 1960; Treatise, 1961; Hartman, Puri, 1974, и др.). В частности, роды *Darwinula* и *Suchonella*, в их современном понимании, содержат очень большое число видов; есть много оснований предполагать, что в этих стратиграфически важных родах объединено несколько самостоятельных родовых группировок.

В статье изложены результаты исследований по систематике дарвинулацеей. В их основу положены авторские коллекции позднепермских неморских остраков, а также коллекции дарвинулацеей, безусловно представленные Н.П. Кашеваровой, Е.М. Мишиной, Н.Н. Старожиловой и И.Ю. Неуструевой, и литературные данные.

В процессе работы была проведена систематизация и переоценка известных и выявлен ряд новых систематических признаков. Внешние морфологические особенности раковин анализировались во взаимосвязи с деталями их внутреннего строения и с учетом тех изменений, которые вносят различия пола и возраста. Все эти черты рассматривались в порядке их устойчивости и корректировались стратиграфическими и экологическими данными. Принцип устойчивости, или "взвешивание таксономических категорий" (Рауп, Стэнли, 1974, с. 137), позволил разделить все признаки на три соподчиненные группы, характеризующие соответственно виды, роды и семейства.

В выборе признаков в таблице сделаны отступления от общепринятого набора

признаков для более полного отражения биологических особенностей ископаемых остракод. Последовательно рассматриваются признаки, связанные с формой тела животного, которая у ископаемых остракод определяется формой раковины, способом существования животного, о чем косвенно свидетельствует замыкающее устройство и порово-канальная зона, и характером изменения организма в онтогенезе, связанным с различиями пола и возраста.

### ПРИЗНАКИ ТАКСОНОВ ВИДОВОГО РАНГА

В результате многочисленных исследований ископаемых *Darwinulacea* среди остракодологов утвердилось единое мнение о том, что наиболее важным морфологическим признаком вида являются особенности контура раковины с боковой стороны. За самостоятельные виды нами, согласно общепринятой концепции принимались популяции форм, сходные морфологически по особенностям контура раковин с боковой стороны и обособленные по этому признаку от других популяций (морфологический критерий), а также занимающие определенные ареалы и однотипные экологические ниши (экологический критерий) и встречающиеся в достаточно длительном временном интервале (стратиграфический критерий). При решении спорных вопросов о самостоятельности видов проводилось исследование раковин в онтогенезе.

### ПРИЗНАКИ ТАКСОНОВ РОДОВОГО РАНГА

К признакам таксонов родового ранга отнесены: особенности контура раковины со спинной стороны, особенности контура раковины в поперечном сечении (характер асимметрии створок), строение замка, смыкание (сочленение) створок на концах раковины и брюшном крае, число бугорков для прикрепления замыкательных мышц, степень развития порово-канальной зоны и характер проявления возрастного метаморфоза. Пятый и шестой признаки используются при диагностике родов не во всех семействах.

**Особенности контура раковины со спинной стороны**, наиболее четко видные в сагиттальном сечении, определяются местоположением и морфологией наибольшей выпуклости. Местоположение наибольшей выпуклости считается обычно признаком для семейств и надсемейств (Bassler, Kellett, 1934; Treatise..., 1961; Пленова, 1965, и др.). Морфология выпуклости рассматривается, как правило, при выделении родов. У дарвинулацей особенности контура раковины со спинной стороны были описаны Спичарским (1937) и Кашеваровой (1958) для обоснования родов *Suchonella*, *Suchonella* и *Darwinuloides*.

Анализ имеющегося материала показал, что различия в контуре раковины со спинной стороны определяются не только величиной и местоположением выпуклости, но также крутизной смыкания створок на переднем и заднем концах. Изученные дарвинулацей подразделяются по этим признакам на пять групп, каждая из которых объединяет виды с определенным контуром раковины: линзовидным, цилиндрическим, каплевидным, грушевидным и яйцевидным (рисунок). В дальнейшем для удобства изложения раковины различных групп будут называться линзовидными, цилиндрическими и т.д. Линзовидные и цилиндрические раковины характерны для видов рода *Darwinula*, каплевидные и грушевидные — для видов, относимых обычно к *Suchonella*, яйцевидные раковины свойственны представителям *Darwinuloides*.

Для получения численных характеристик были проведены массовые измерения углов смыкания створок на переднем конце ( $\alpha_n$ ), заднем конце ( $\alpha_3$ ), длины раковины ( $l$ ), максимальной ширины ( $d$ ) и вычислены соотношения  $\alpha_n/\alpha_3$  и  $d/l$ .

У линзовидных раковин максимальная выпуклость расположена в задней трети, откуда она уменьшается постепенно к переднему концу и более резко — к заднему ( $d/l = 0,37-0,40$ ;  $\alpha_n = 70-80^\circ$ ;  $\alpha_3 = 94-101^\circ$ ;  $\alpha_n/\alpha_3 = 0,74-0,79$ ). У раковин цилиндрического контура, в отличие от предыдущих, выпуклость падает к переднему концу более полого. Створки субпараллельны в средней части, смыкаются на концах под тупыми углами ( $d/l = 0,42-0,45$ ;  $\alpha_n = 104-105^\circ$ ;  $\alpha_3 = 119-121^\circ$ ;  $\alpha_n/\alpha_3 = 0,87-0,88$ ). Каплевидные раковины наиболее выпуклы в задней трети. Выпуклость полого опускается к переднему концу и круто уменьшается к заднему ( $d/l = 0,43-0,52$ ;  $\alpha_n = 76-82^\circ$ ;  $\alpha_3 = 101-111^\circ$ ;  $\alpha_n/\alpha_3 = 0,74-0,76$ ). У грушевидных раковин максимальная выпуклость расположена в задней части. Она круто обрывается к заднему концу и сравнительно полого спускается к переднему ( $d/l = 0,62$ ;  $\alpha_n = 82^\circ$ ;  $\alpha_3 = 138^\circ$ ;  $\alpha_n/\alpha_3 = 0,60$ ). Яйцевидные раковины наиболее выпуклы в задней половине. Створки сильно выпуклые, полого смыкаются на концах ( $d/l = 0,51-0,73$ ;  $\alpha_n = 100-108^\circ$ ;  $\alpha_3 = 125-150^\circ$ ;  $\alpha_n/\alpha_3 = 0,70-0,76$ ).

Сущест-вующие таксоны	Контур раковины в сагитальном сечении		Контур раковины в поперечном сечении		Строение замка	Строение отпечатка з.м.	Предлагаемая классификация
<i>Darwinula</i> Brady et Robertson, 1885		Цилиндрические		Асимметричные		8-9	<i>Suchonellina</i> Spitzharskij, 1937 <i>Darwinula</i> Brady et Robertson, 1885 <i>Darwinulidae</i> Brady et Norman, 1889
		Линзовидные		Сравнительно симметричные		10-12	
<i>Suchonella</i> Spitzharskij, 1937		Грушевидные		Асимметричные		9	<i>Suchonella</i> Spitzharskij, 1937 <i>Proscio-nella</i> Mojsisovics, 1960 <i>Suchonellidae</i> Mishina, 1972
		Каплевидные		Сравнительно симметричные			
<i>Darwinuloides</i> Mandelstam, 1956		Яйцевидные		Сравнительно симметричные	Не изучен	10	<i>Darwinuloides</i> Mandelstam, 1956 <i>Darwinuloides</i> Mojsisovics, 1960

#### Морфология раковин позднепермских *Darwinulacea*

$h$  — высота;  $d$  — ширина;  $\alpha_n$  — угол смыкания створок на переднем конце;  $\alpha_3$  — угол смыкания створок на заднем конце; ВПС — вертикальная плоскость симметрии; ГПС — горизонтальная плоскость симметрии; ЗМ — замыкательная мышца; 8—12 число мускульных бугорков

#### Особенности контура раковины в поперечном сечении (характер асимметрии).

Сведения об асимметрии раковин остракод до последнего времени ограничивались описаниями право- и левостороннего охвата створок. Таксономический вес этого признака трактовался неоднозначно — от полного отрицания (Мандельштам, 1964) до признания его значения при обосновании семейств (Горак, 1965). Анализ имеющегося материала показывает, что право- или левосторонность охвата створок у *Darwinulacea* теряет диагностическое значение уже на видовом уровне, поскольку многие виды имеют раковины и с право-, и левосторонним перекрыванием.

При массовой расшлифовке раковин пермских дарвинулаций в поперечном сечении выявились новые особенности асимметрии, имеющие таксономическое значение. Удаётся наметить определенные типы расположения плоскости сочленения створок на брюшном и спинном краях относительно условной плоскости симметрии. Поскольку асимметричные фигуры, к каковым относятся раковины остракод, не имеют ни линий, ни плоскостей симметрии, под условной "вертикальной плоскостью симметрии" подразумевается плоскость, проходящая в месте наибольшей высоты раковины и разделяющая ее на две почти равные части: правую и левую. "Вертикальная плоскость симметрии" перпендикулярна "горизонтальной плоскости", которая проходит в месте максимальной ширины раковины.

Положение "вертикальной плоскости симметрии" у дарвинулаций коррелятивно связано с контуром раковины со спинной стороны (см. рисунок). У линзовидных раковин она проходит через замочный край и середину брюшного края; у цилиндрических — относительно вертикальной плоскости симметрии смещена зона охвата створок на брюшном крае, а у каплевидных и грушевидных раковин — смещен замочный край. Каплевидные формы делятся "горизонтальной плоскостью симметрии" на две почти равные части, у грушевидных — верхняя половина значительно больше нижней. У яйцевидных раковин "вертикальная плоскость симметрии" проходит через середину зоны охвата створок на брюшной стороне и середину V-образной депрессии на спинном крае.

Следует отметить, что в неонтологии асимметрии животных уделяется большое внимание при филогенетических построениях. Считается, что все виды асимметрии вторичны и налагаются на основной симметричный план (Бродский, 1948; Вейль, 1968; Спасский, Кравцов, 1971). С этими положениями в известной мере согласуются данные по асимметрии позднепермских дарвинулаций. Представители с относительно симметричными раковинами (линзовидные и каплевидные) приурочены к уфимско-нижнетатарским отложениям; формы с асимметричными раковинами (цилиндрические и грушевидные) принадлежат верхнетатарскому подъярусу.

**Строение замка.** Долгое время предполагалось, что замок всех *Darwinulacea* однотипен по строению и представлен желобком на одной створке и валиком на другой (Шнейдер, 1948; Кашеварова, 1958, и др.). Однако Даниелополь (Danielopol, 1968) описал у представителей современного рода *Microdarwinula* трехчленный замок, а Мишина (1972) установила двучленный замок у рода *Suchonella*.

Замочное устройство позднепермских дарвинулацей имеет более разнообразное строение, чем предполагалось ранее. Оказалось, что у сухонелл с каплевидными раковинами замок разноэлементный двучленный желобково-валиковый; он представлен на меньшей створке в передней части коротким валиком, сменяющимся длинным узким желобком; на большей — соответственно расположены короткий желобок и длинный узкий валик. Подобный замок был описан у сухонелл Мишиной (1972).

У сухонелл с грушевидными раковинами замок разноэлементный двучленный желобково-валиковый. На меньшей створке в передней краевой части замочного края располагается широкий уплощенный валик, расчлененный вдоль узким желобком, которому соответствует приостренный валик большей створки. На остальной части замочного края створки смыкаются в ступенеобразном уступе, причем меньшая створка налегает на большую. Подобное строение передней краевой части замка у *Suchonella typica* описал Спизарский (1937), предполагая, видимо, что оно отвечает всему замку.

Две группы видов, отличающихся по строению замка, выявлены и у дарвинул. У видов с линзообразными раковинами на большей створке в передней краевой части имеется короткий приостренный валик, переходящий в длинный узкий желобок, на меньшей — им соответствуют короткий желобок и длинный валик. У видов с цилиндрическими раковинами замок разноэлементный трехчленный желобково-валиковый. На большей створке в краевых частях расположены короткие валики, соединенные длинным узким желобком, на меньшей створке им соответствуют короткие краевые желобки и длинный узкий валик в средней части замочного края. Одночленный замок, который описывается обычно при диагностике семейства *Darwinulidae* (Шнейдер, 1948; Кашеварова, 1958; Липатова, Старожилова, 1968), у ископаемых позднепермских дарвинулацей нами не наблюдался.

**Смыкание створок на концах раковины и брюшном крае** у представителей дарвинулацей неоднотипно. Булоусова (1963), впервые изучая остатки этих остракод в ориентированных шлифах, обратила внимание на различную форму утолщений концов и краев створок и рассматривала эти особенности в качестве родовых признаков.

Автору удалось несколько пополнить сведения о морфологии концов и краев раковины, определить связь этих особенностей с другими признаками и выявить их функциональную роль. Утолщения створок на концах и брюшном крае оказались сложными приспособлениями для их плотного смыкания. Смыкание створок у дарвинулацей имеет довольно сложный характер. В определенных частях свободного края створки могут налегать одна на другую, примыкать друг к другу или же соединяться с помощью желобков и валиков. Сочетание различных видов сочленения в одной раковине и создает определенный тип смыкания створок по свободному краю (см. рисунок).

У дарвинул с линзовидными раковинами створки на переднем конце примыкают друг к другу, а на брюшном крае и заднем конце они соединены с налеганием. Дарвинулы с цилиндрическими раковинами отличаются плотным смыканием створок на переднем конце и брюшном крае, где в утолщенной части, охватывающей створки, имеется широкий низкий желобок, а на охватываемой створке ему соответствует пологий широкий валик; на заднем конце створки соединены с налеганием. Сухонеллы с каплевидными и грушевидными раковинами отличаются простым смыканием створок; большая створка налегает на меньшую на заднем конце, брюшном крае и несколько нависает над нею на переднем конце. У яйцевидных раковин дарвинулоидесов утолщения на концах створок также приспособлены для плотного смыкания; на брюшном крае створки смыкаются с налеганием.

При оценке роли этого признака для классификации следует учесть, что аппарат сочленения створок по свободному краю в совокупности с замком рассматривается как единая система замыкания раковин. У дарвинулацей эти взаимосвязи еще не рассматривались, но у других остракод им придается большое значение при обособлении родов и даже отдельных семейств (Швейер, 1940; Morris, 1959; Treatise..., 1961).

**Число бугорков для прикрепления замыкательных мышц** у позднепалеозойских, мезозойских и кайнозойских остракод является одним из важнейших таксономических признаков. При незначительном числе бугорков разница даже на один бугорок иногда считается основанием для выделения семейств (Основы палеонтологии, 1960; Мандельштам, 1964).

Таксономическая оценка числа бугорков у *Darwinulacea* до сих пор не проводилась. Одни исследователи не придавали ему особого значения и при описании родов и семейств ограничивались лишь указанием на наличие 9–12 бугорков, расположенных в форме розетки (Шнейдер, 1948; Мандельштам, 1956; Кашеварова, 1958 и др.). Другие рассматривали этот признак в качестве родового (Липатова, Старожилова, 1968; Мишина, Калис, 1975) или семейственного (Мишина, 1972).

При детальном исследовании позднепермских дарвинулацей удалось в какой-то мере выявить относительную устойчивость числа бугорков. Оказалось, что этот признак иногда коррелируется с рассмотренными выше родовыми признаками. У *Suchonella* с каплевидными и грушевидными раковинами число бугорков одинаковое и равно девяти. У дарвинулоидесов мускульный отпечаток представлен десятью бугорками.

**Степень развития порово-канальной зоны**, согласно принципам систематики древних остракод, изложенным в "Основах палеонтологии" (1960), является критерием для характеристики семейств или же родов (Мандельштам, Шнейдер, 1963). Мишина (1972) по различию в проявлении этого признака разделила род *Darwinula* на два подрода: *Darwinula* и *Neodanwinula*. В подрод *Darwinula* ею были включены виды остракод с высоким задним и низким передним концами раковины без порово-канальной зоны. К подроду *Neodanwinula* отнесены виды с высокими, одинаковыми концами раковины и хорошо развитой порово-канальной зоной на переднем крае.

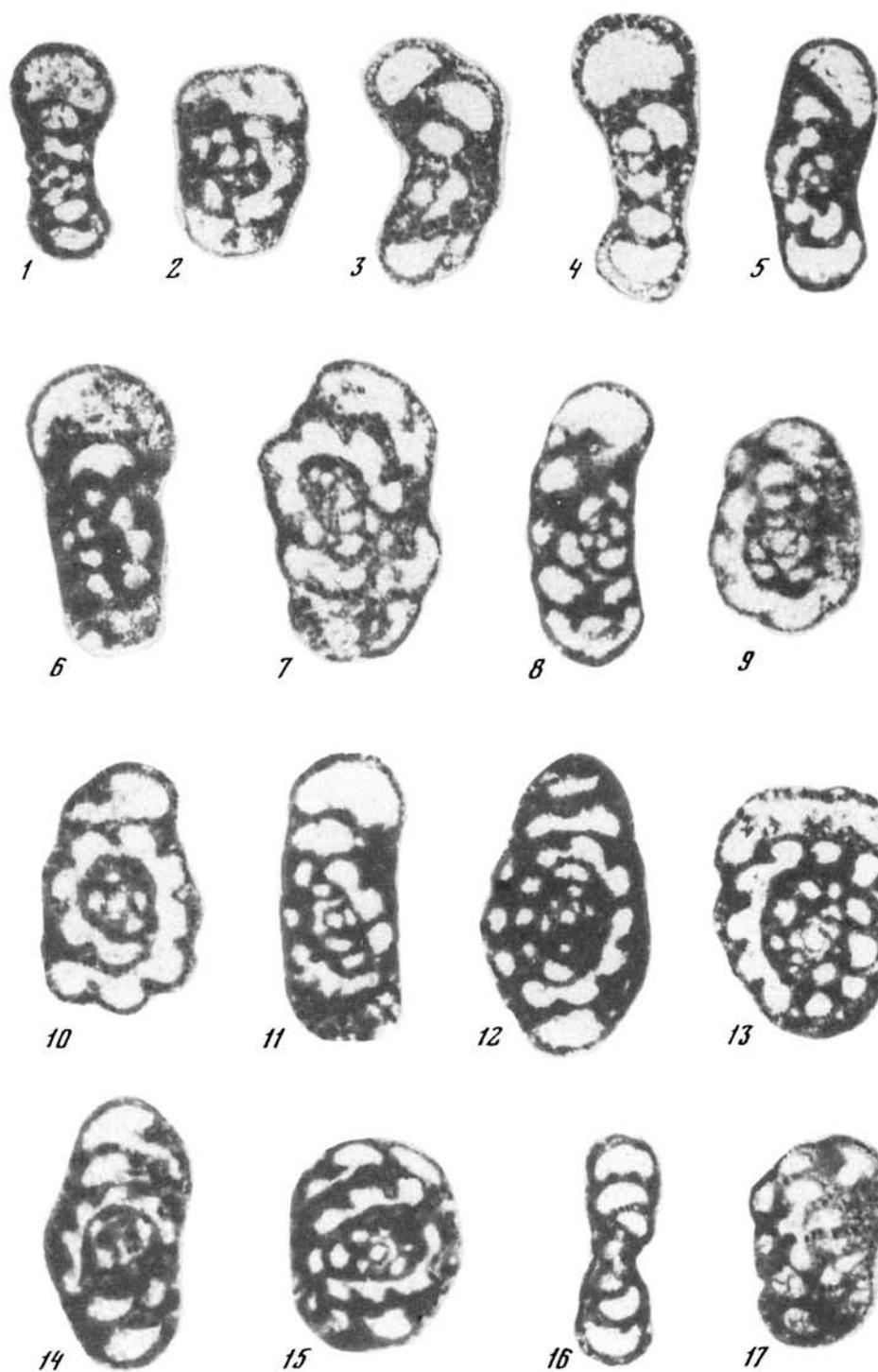
По нашим наблюдениям, подрод *Darwinula* Мишина представлен видами с линзовидными, а подрод *Neodanwinula* Мишина — с цилиндрическими раковинами. При этом оказалось, что развитая порово-канальная зона имеется у всех раковин цилиндрического контура, независимо от высоты их переднего конца. На каплевидных и грушевидных раковинах *Suchonella* порово-канальная зона развита слабо, у яйцевидных дарвинулоидесов она не изучена.

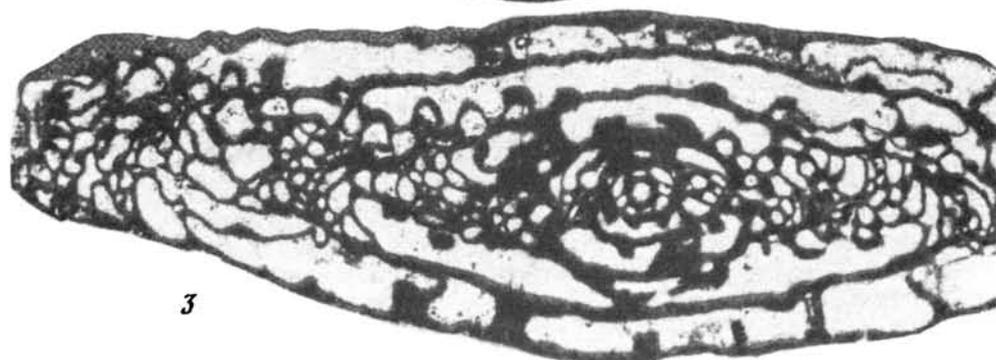
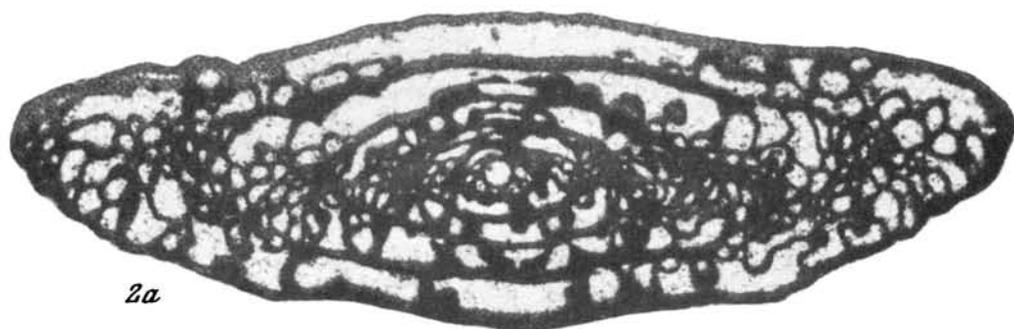
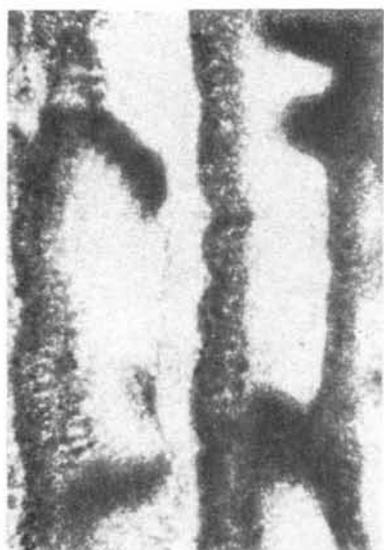
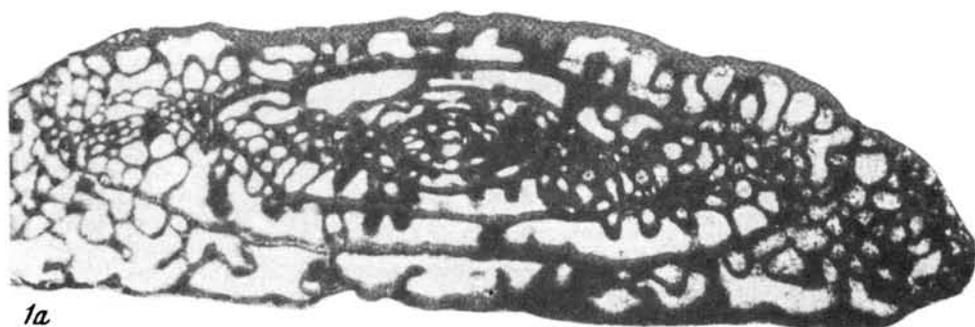
**Характер проявления возрастного метаморфоза** у дарвинулацей как родовой признак отмечен Кашеваровой (1958) при характеристике *Darwinula*, *Suchonella* и *Darwinuloides*. Наиболее ярко он выражен у *Suchonella*, проявляясь в различном положении выпуклости раковины на отдельных возрастных стадиях. Автором статьи установлена связь этого признака с формой раковины в различных группах *Suchonella*. У видов, представители которых имеют грушевидную раковину, максимальная выпуклость на всех стадиях развития особей располагается в задней половине раковины, ближе к брюшному краю и смещается по мере роста от задней трети к заднему концу. При этом угол смыкания створок на заднем конце на всех стадиях роста больше угла смыкания створок на переднем конце. У *Suchonella* с каплевидными раковинами наибольшая выпуклость последовательно смещается от средней части раковины к ее задней трети. Характерно, что углы смыкания створок на переднем и заднем концах у личиночных форм почти равны, в то время как у взрослых особей задний угол значительно больше переднего.

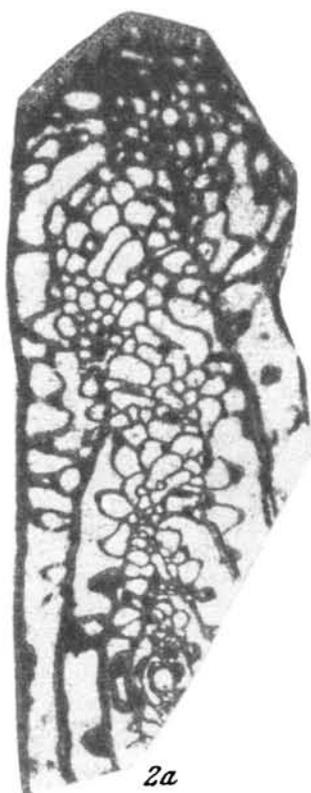
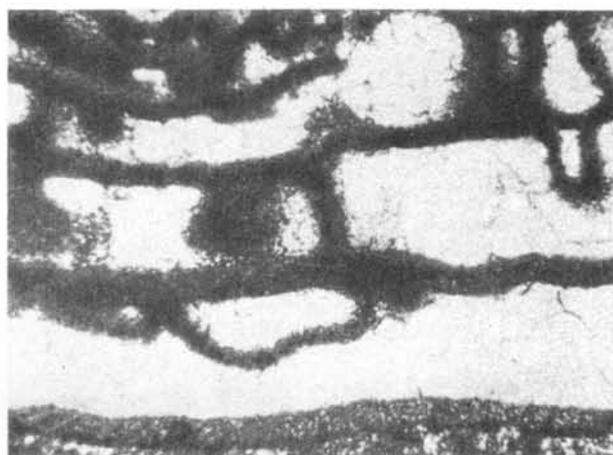
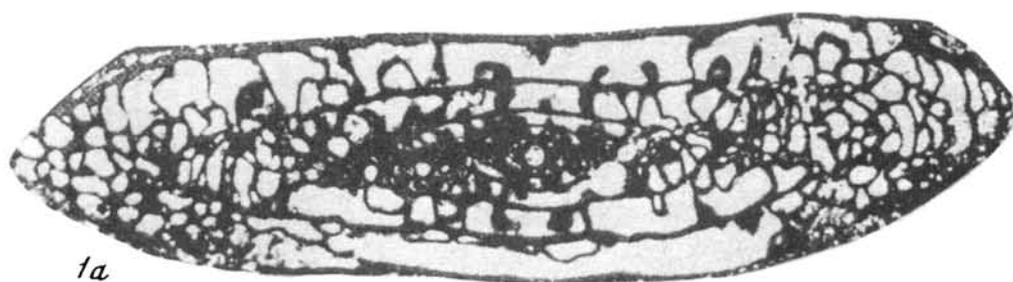
В соответствии с вышеизложенным роды *Darwinula* и *Suchonella* являются сборными таксонами, объединяющими виды с разными родовыми признаками, и должны быть подразделены на два самостоятельных рода каждый. Род *Darwinula* в современном его объеме подразделяется на роды *Suchonellina* и *Darwinula*; род *Suchonella* подразделяется на роды *Suchonella* и *Prasuchonella*. Род *Darwinuloides* оставлен в прежнем объеме.

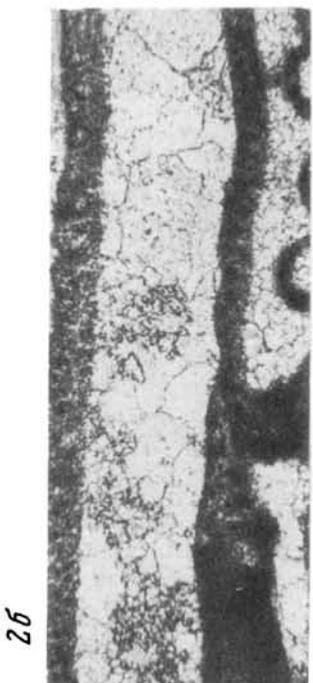
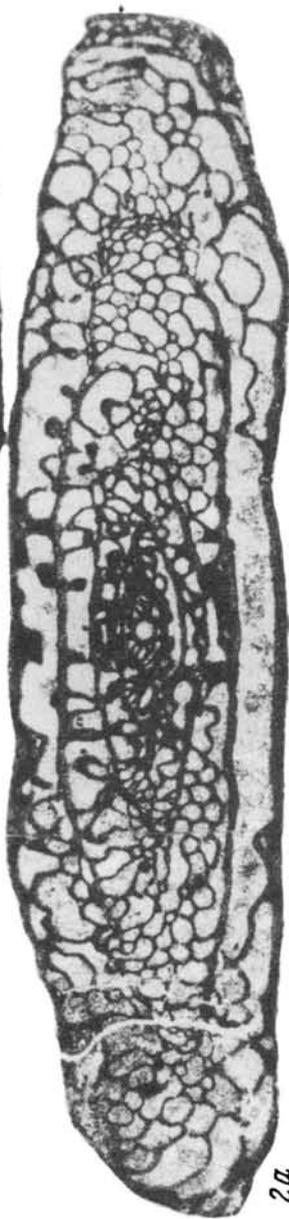
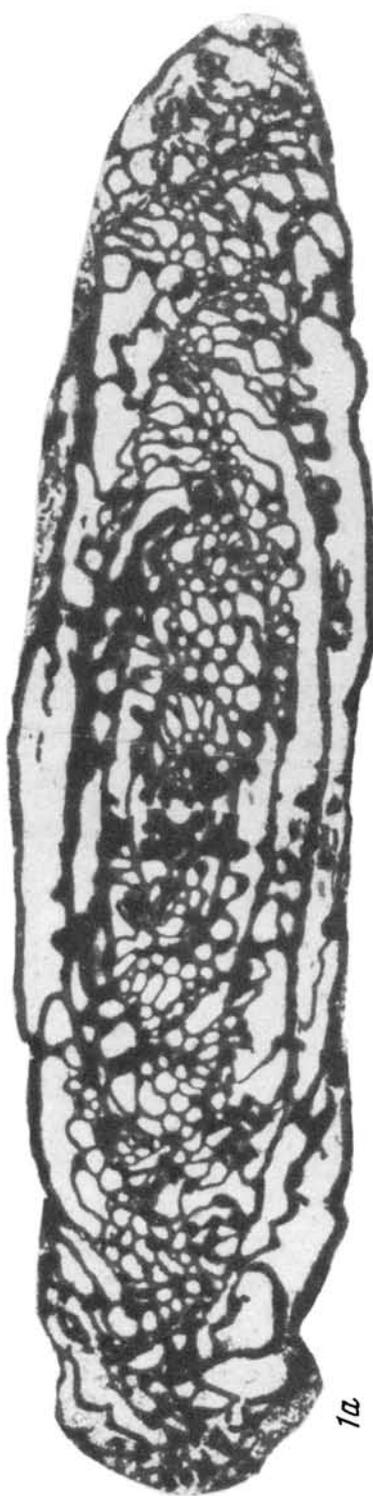
В род *Suchonellina* выделены виды с цилиндрической раковиной, резко асимметричной в поперечном сечении, с плотным смыканием створок по свободному краю, трехчленным желобково-валиковым замком и развитой порово-канальной зоной. К роду *Darwinula* отнесены виды остракод с узкой линзовидной почти симметричной раковиной, с простым смыканием створок по свободному краю, разноэлементным двучленным желобково-валиковым замком и слабо развитой порово-канальной зоной. Поскольку идентичность этой группы позднепермских дарвинулацей современному роду *Darwinula* строго не доказана, родовое название за ними оставлено условно.

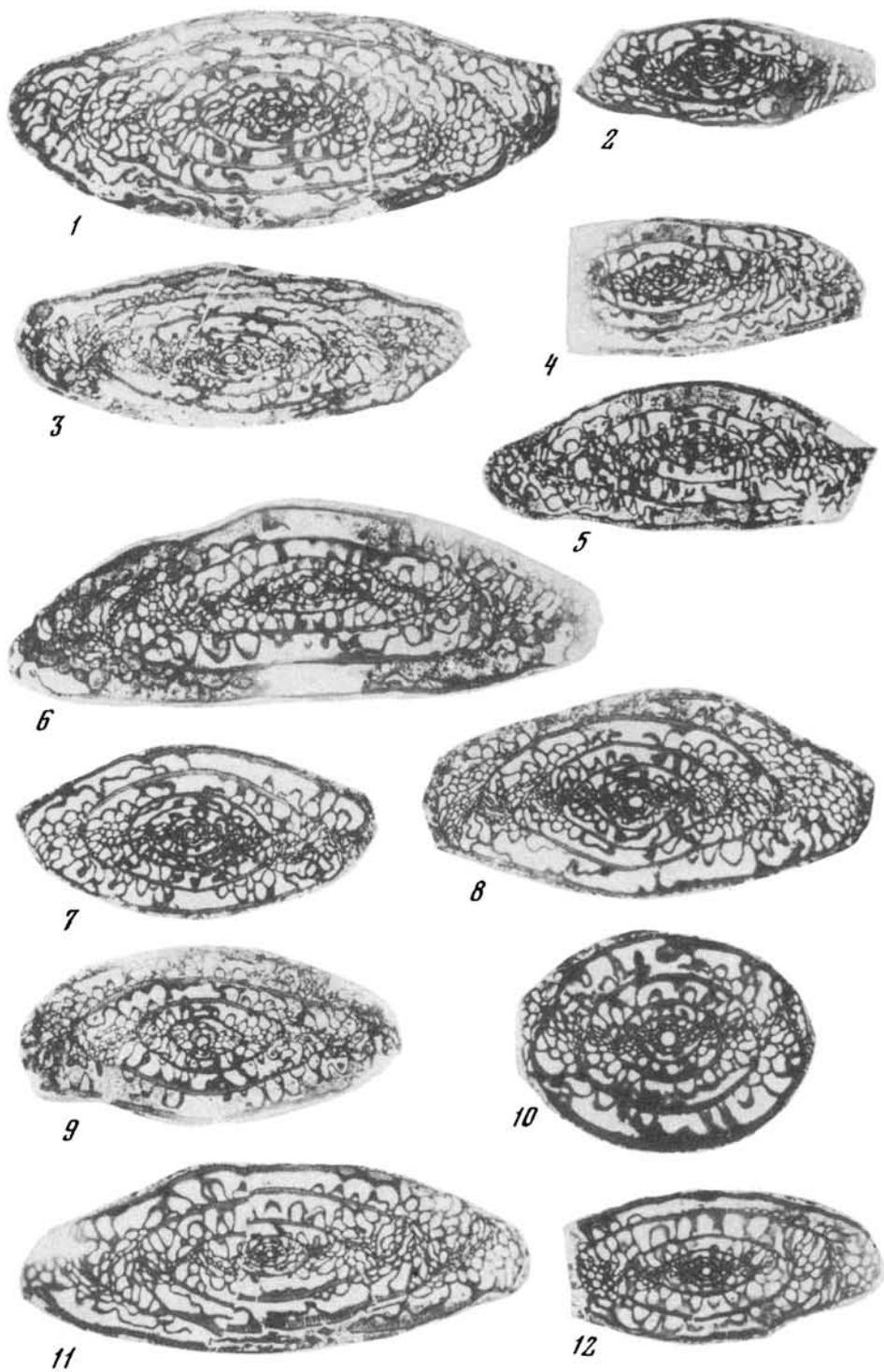
Род *Suchonella* в принятом здесь объеме представлен видами, представители которых имеют грушевидную асимметричную раковину, максимально выпуклую в заднебрюшной части с двучленным желобково-валиковым замком. У представителей рода *Prasuchonella* раковина каплевидная, довольно симметричная, максимально выпуклая в задней трети с двучленным желобково-валиковым замком. Род *Darwinuloides* включает виды, представители которых имеют яйцевидную почти симметричную раковину с плотным смыканием створок на концах. Подробное описание перечисленных родов в отдельной работе (Молоствовская, 1980).

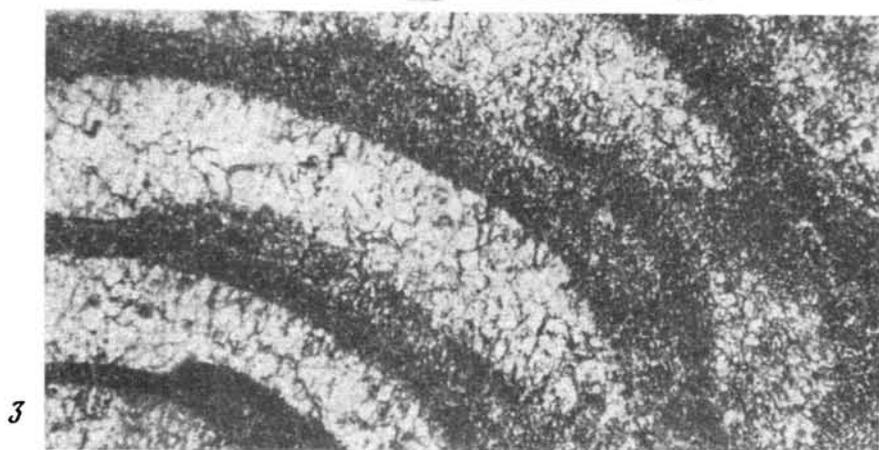
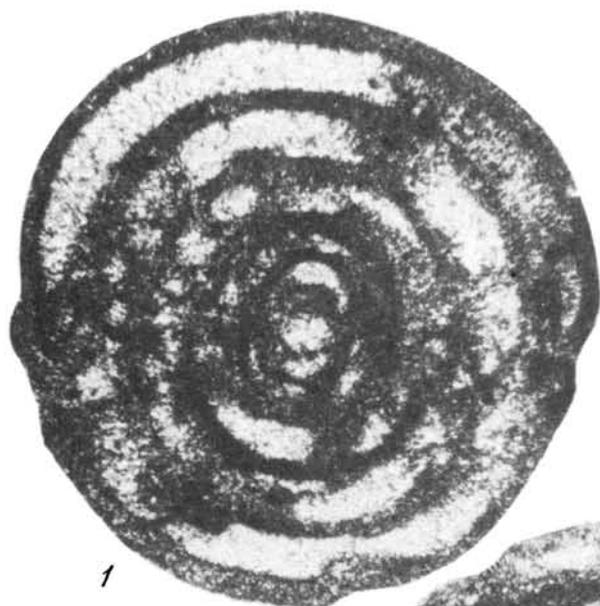


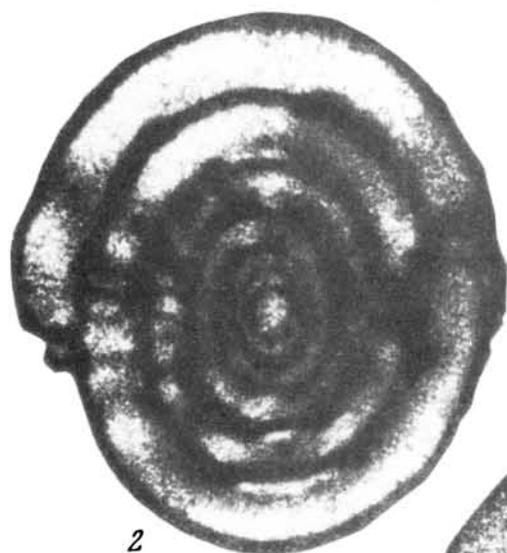


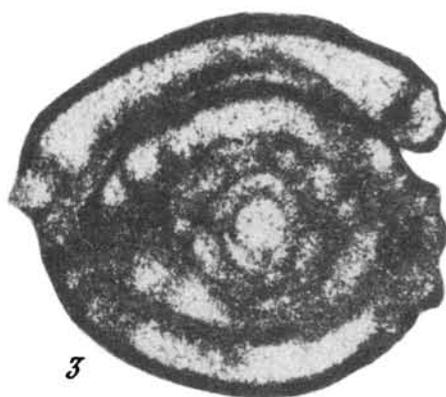
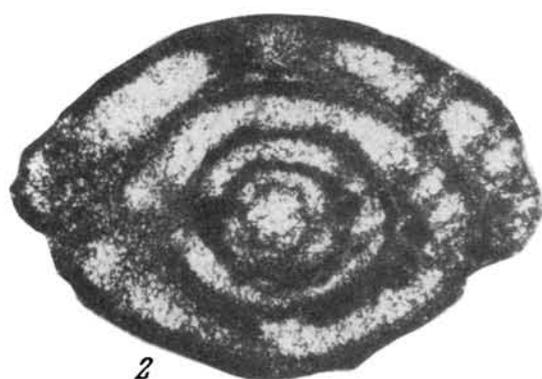
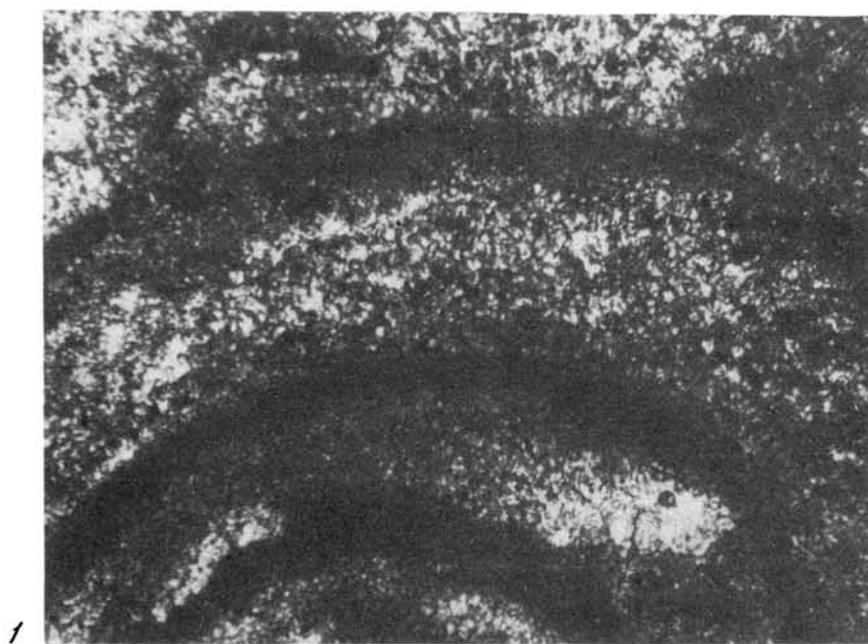












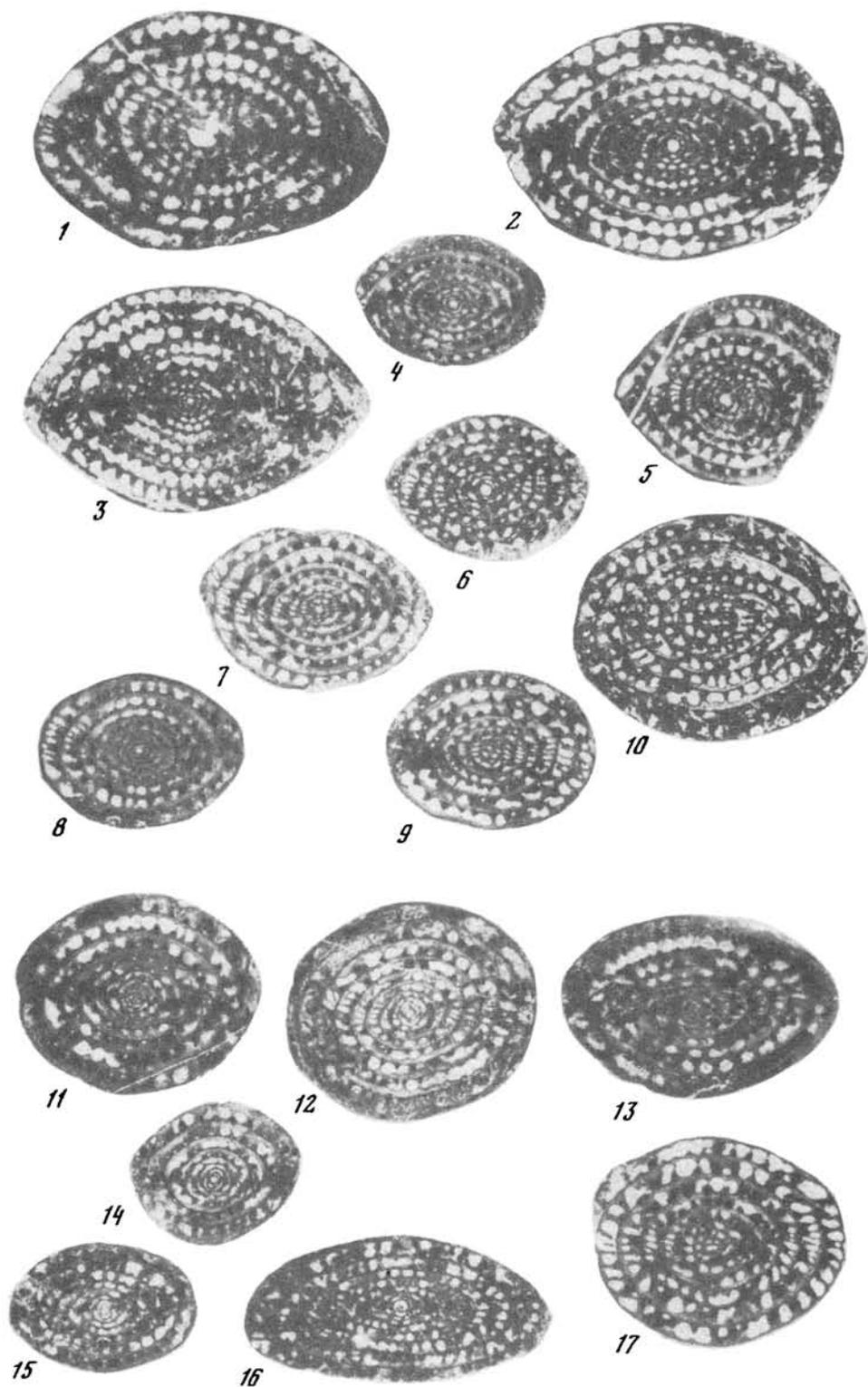


Таблица II

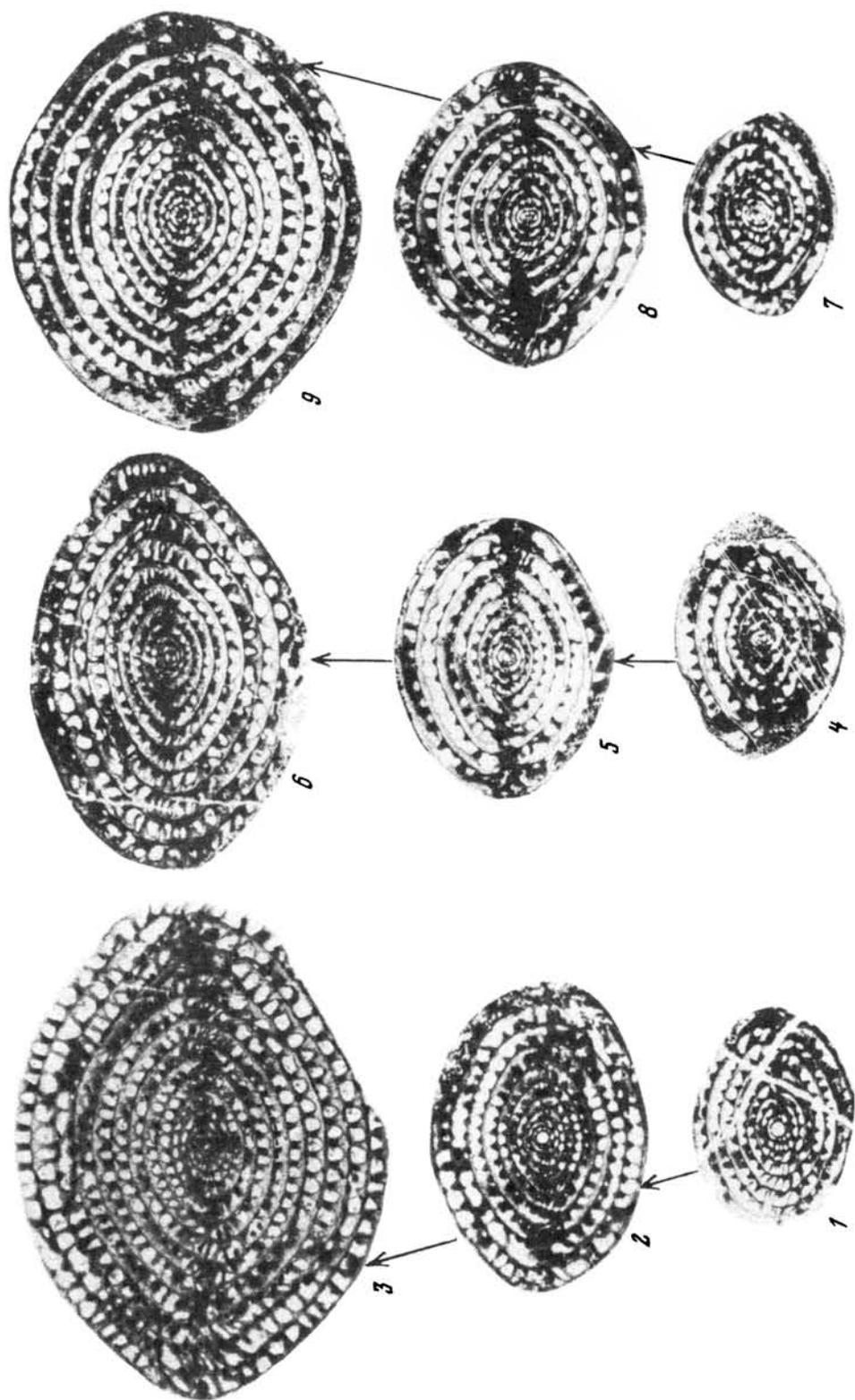


Таблица III

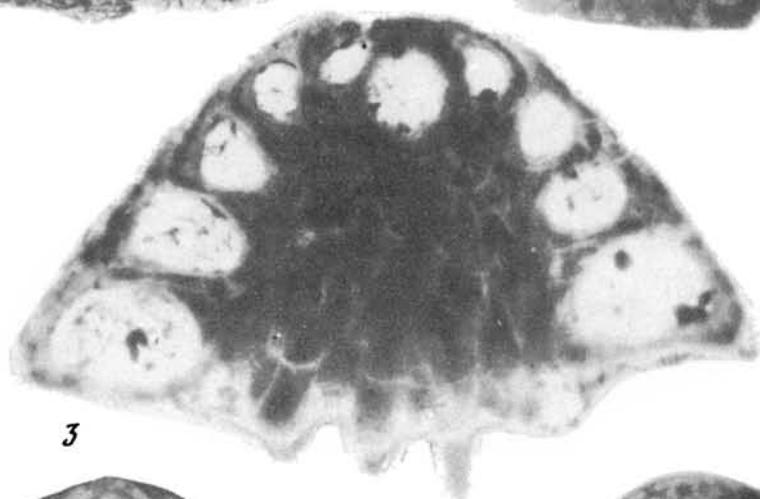




1



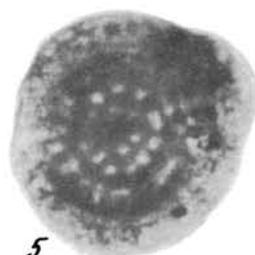
2



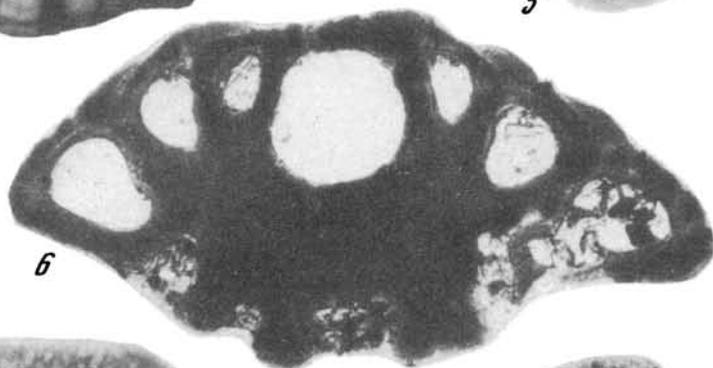
3



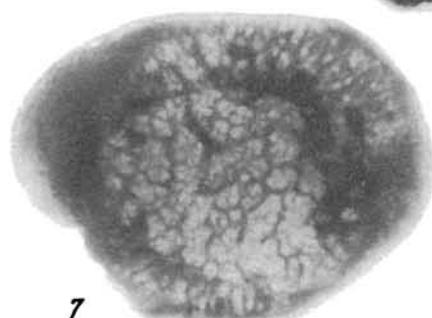
4



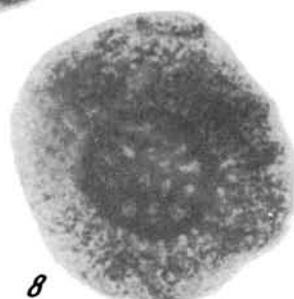
5



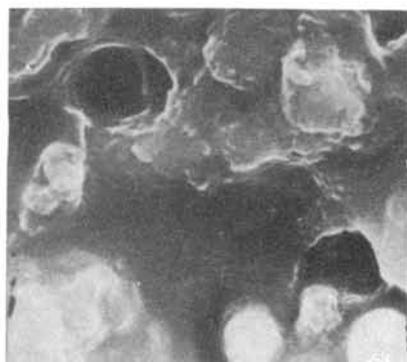
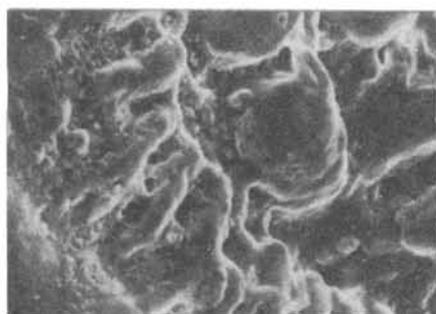
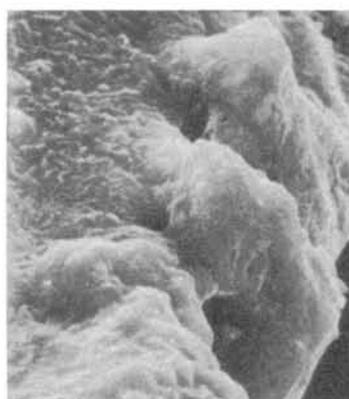
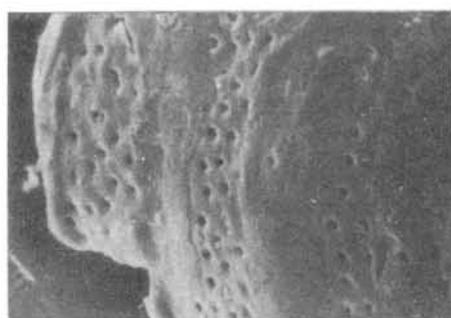
6



7



8



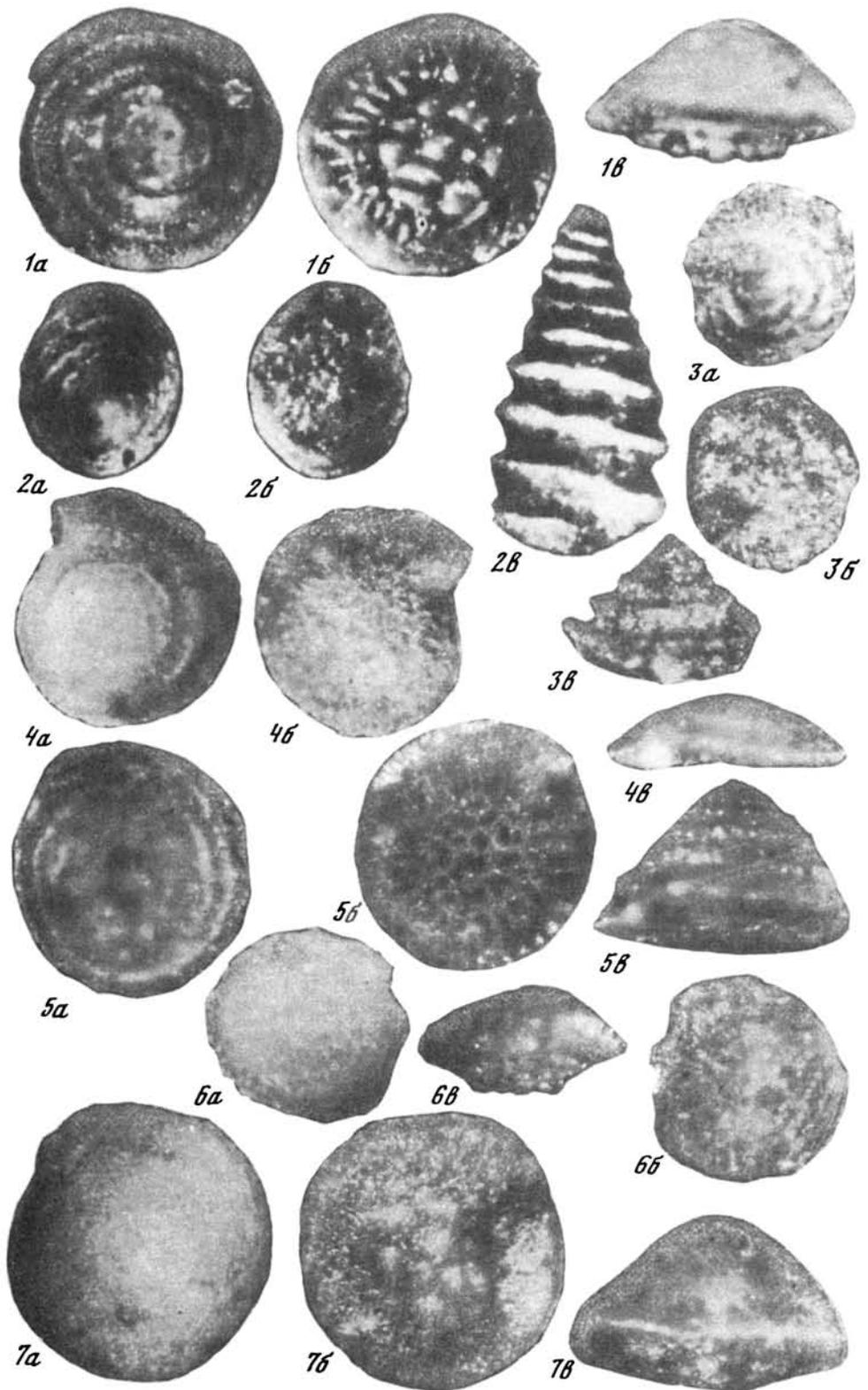
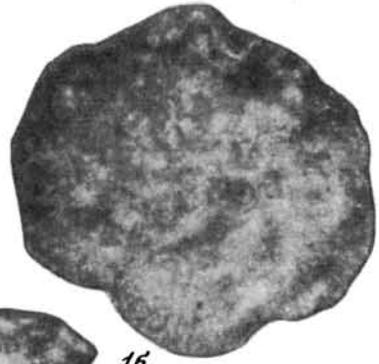


Таблица IV



1a



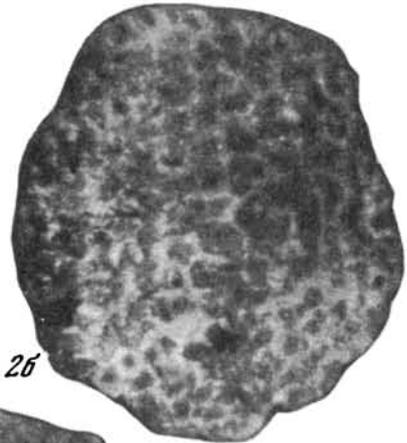
1b



1b



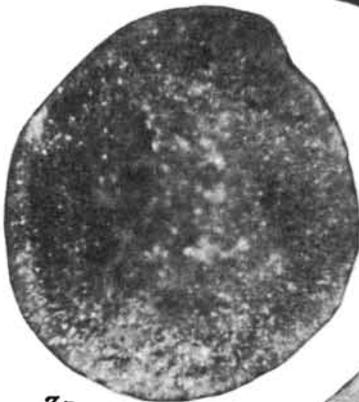
2a



2b



2b



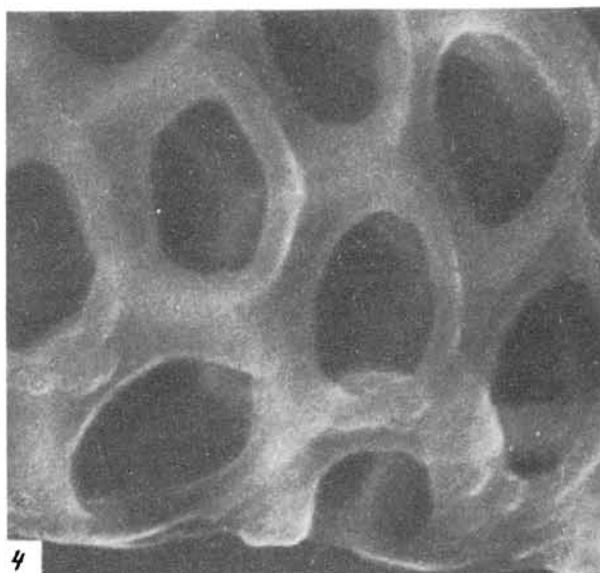
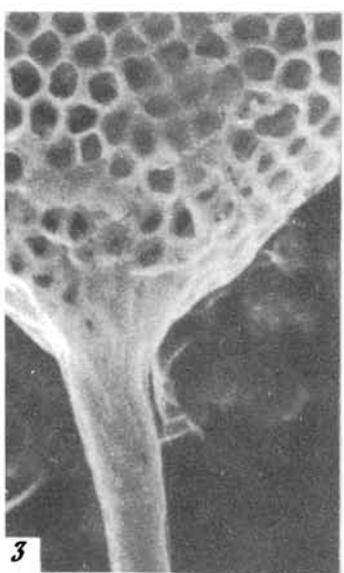
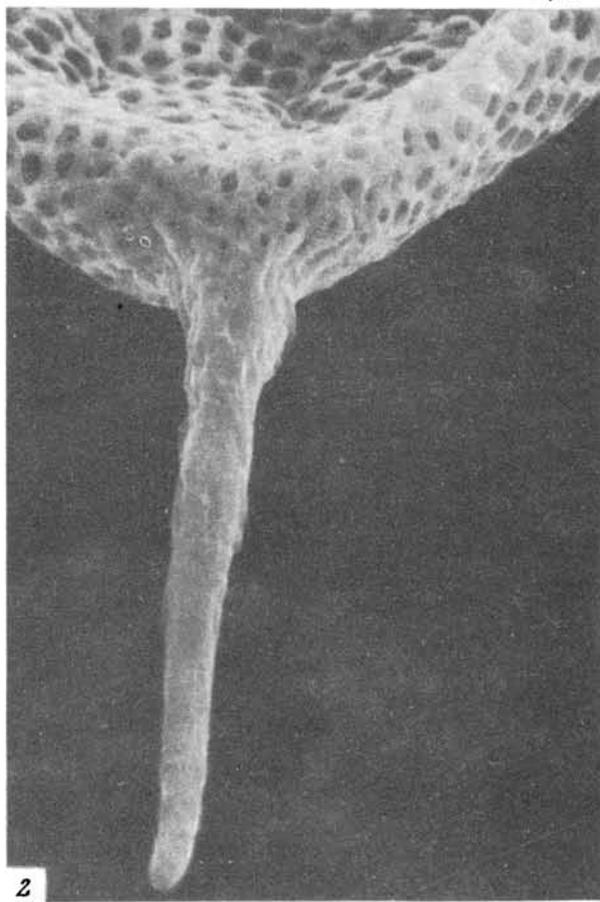
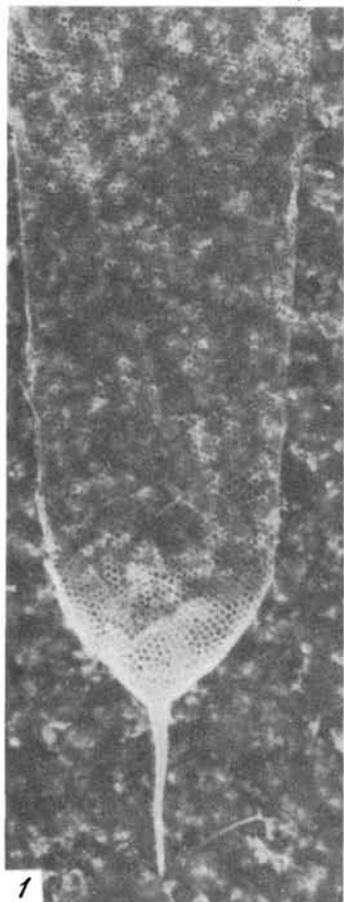
3a



3b



3b



В качестве основных признаков таксонов семейственного ранга приняты: контур раковины со спинной стороны, контур раковины в поперечном сечении, тип охвата створок, очертание мускульного пятна, очертание бугорков для прикрепления замыкательных мышц и порядок их расположения и характер проявления полового диморфизма.

**Контур раковины со спинной стороны** как один из наиболее устойчивых признаков высокого таксономического ранга используется при выделении надсемейств и семейств (Основы палеонтологии, 1960).

*Darwinulacea* по этому признаку подразделяется на три группы: удлинённые, равномерно выпуклые, слабо расширенные в задней половине, клиновидные с сильно расширенным задним концом и овальные, расширенные в задней половине. Первая группа включает роды *Darwinula* и *Suchonellina*, вторая — *Suchonella* и *Prasuchonella*, третья — *Darwinuloides*.

**Контур раковины в поперечном сечении.** Выделяется три основных типа контуров раковины в поперечном сечении, которые соответствуют трем выше рассмотренным морфологическим группам (см. рисунок). Удлиненные раковины *Darwinula* и *Suchonellina* имеют овальное, удлинённое по высоте сечение. Клиновидные раковины *Prasuchonella* и *Suchonella* в поперечном сечении овальные, вытянутые в ширину. *Darwinuloides* обладает раковиной с округлым поперечным сечением с выемкой в верхней части.

**Тип охвата створок** как признак семейства и подсемейства рассматривается в классификации Е.О. Ульриха и Р.С. Бэслера (Ulrich, Bassler, 1923). Мандельштам (1964) принимает охват створок в качестве признака семейственного ранга. Подобный таксономический вес этому признаку придается и в "Основах палеонтологии" (1960). Кашеваровой (1958) он описан при диагностике родов дарвинулацей.

У дарвинулацей наблюдаются три типа охвата створок. Первый тип — дарвинулидный: большая створка охватывает меньшую по свободному краю, у спинного края створки имеют одинаковую высоту и соединены замком; он характерен для удлинённых, слабо расширенных в задней половине раковин *Darwinula* и *Suchonellina*. Вторым типом — сухонеллидным: большая створка перекрывает меньшую по свободному краю; на спинном крае створки соединены в замке, при этом меньшая налегает на большую; подобный охват отмечается на клиновидных раковинах *Suchonella* и *Prasuchonella*. Третьим типом — дарвинулоидным: большая створка охватывает меньшую по свободному краю; на спинном крае створки соединены в V-образном углублении: дарвинулоидный тип охвата характерен для овальных раковин *Darwinuloides*.

**Очертание мускульного пятна, очертание и порядок расположения бугорков для прикрепления замыкательных мышц** у дарвинулацей иногда характеризовались при описании видов, родов и семейств (Лев, 1957; Danielopol, 1968; Мишина, Калис, 1975, и др.). Однако таксономический вес этого признака для дарвинулацей до сих пор не определен; у других позднепалеозойских, мезозойских и кайнозойских остракод эти особенности строения мускульного пятна считались характерными для семейств, а иногда и надсемейств (Швейер, 1949; Мандельштам, 1964).

У позднепермских *Darwinulacea* намечается три типа мускульных отпечатков, отличающихся очертанием мускульного пятна и мускульных бугорков, а также порядком расположения последних (см. рисунок). Представителям родов *Darwinula* и *Suchonellina* свойственно овальное, вытянутое по длине раковины мускульное пятно. Бугорки клиновидного очертания расположены двумя рядами напротив друг друга и под углом 75–85° к короткой оси овала; несколько бугорков, наиболее близких к брюшному краю, ориентированы длинными осями к центру пятна. Такое расположение бугорков можно назвать веерообразным. Мускульное пятно подобного строения имеют также современные представители видов *Darwinula* (Sohn, 1977) и *Microdarwinula* (Danielopol, 1968) и триасовые *Gerdalia* (Липатова, Старжилова, 1968).

Для родов *Suchonella* и *Prasuchonella* характерно овальное, незначительно вытянутое по высоте раковины мускульное пятно. Бугорки удлинённого неправильно овального очертания расположены двумя рядами кулисообразно по отношению друг к другу и под углом 75–85° к длинной оси овала; бугорки, ближайšie к брюшному краю, ориентированы длинными осями к центру пятна. Аналогичный отпечаток замыкательной мышцы имеют также представители вида *Tatariella* (Мишина, 1972).

На раковинах рода *Darwinuloides* фиксируется овальное, вытянутое по высоте мускульное пятно. Мускульные бугорки удлинённые с заостренными концами, расположены двумя рядами вдоль длинной оси; кроме того, на концах овала между рядами расположено еще по одному бугорку. Все бугорки ориентированы перпендикулярно длинной оси пятна. Мускульный отпечаток аналогичного строения наблю-

дался Зоном (Sohn, 1977.) на раковинах *Whipplella*, сходных с *Darwinuloides* и формой раковины.

Характер проявления полового диморфизма у родов *Darwinula*, *Suchonellina* и *Darwinuloides* выражен слабо. Отмечается несколько бóльшая выпуклость раковин гетероморфных особей по сравнению с текноморфными. У *Suchonella* и *Prasuchonella* на раковинах гетероморфных особей, кроме того, присутствует внутренняя поперечная перегородка. Аналогичные перегородки на раковинах *Suchonella* и *Tatariella* Мишина (1972) связывала с обособлением выводковой камеры и обосновывала по этому признаку выделение семейства *Suchonellidae*.

Исходя из рассмотрения выше приведенных признаков и оценки их таксономического веса становится возможным выделение в качестве самостоятельных семейств *Darwinulidae* и *Suchonellidae* (Мишина, 1972), к которым относятся и номинативные роды, соответственно *Darwinula* и *Suchonella*. На этом же основании (Молоствовская, 1980) род *Darwinuloides* относится к семейству *Darwinuloididae*. Краткая характеристика семейств приводится ниже.

#### СЕМЕЙСТВО DARWINULIDAE BRADY ET NORMAN, 1889

**Д и а г н о з.** Раковина удлинённая, равномерно выпуклая, слабо расширенная в задней половине. В поперечном сечении раковина овальная, вытянутая по высоте. Бóльшая створка охватывает меньшую по свободному краю; у спинного края створки имеют одинаковую высоту и соединены замком. Пятно от замыкательных мышц овальное, вытянутое по длине раковины, состоит из 8–12 клиновидных бугорков, расположенных почти веерообразно. Половой диморфизм проявляется в бóльшей выпуклости раковин гетероморфных особей и наличии у них слабо выраженной внутренней перегородки.

**С о с т а в.** Четыре рода: *Darwinula* Brady et Robertson, 1885; *Suchonellina* Spizharsky, 1937; *Gerdalia* Belousova, 1961; *Microdarwinula* Danielopol, 1968.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Средний (?) карбон—ныне, повсеместно.

#### СЕМЕЙСТВО SUCHONELLIDAE MISHINA, 1972

**Д и а г н о з.** Раковина со спинной стороны клиновидная с резко расширенным вздутым задним концом; в поперечном сечении раковина овальная, вытянутая в ширину. Большая створка охватывает меньшую по свободному краю; на спинном крае створки соединены в замке, при этом меньшая налегает на большую. Овальное, вытянутое по высоте раковины пятно от замыкательных мышц состоит из удлинённых неправильно овальных бугорков, которые расположены двумя рядами и кулисообразно по отношению друг к другу. Половой диморфизм проявляется в значительной выпуклости гетероморфных раковин и наличии у них развитой внутренней перегородки.

**С о с т а в.** Три рода: *Suchonella* Spizharsky, 1937; *Tatariella* Mishina, 1965; *Prasuchonella* Molostovskaja, 1980.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Средний (?) карбон — триас СССР и Северной Америки.

#### СЕМЕЙСТВО DARWINULOIDIDAE MOLOSTOVSKAJA, 1980

**Д и а г н о з.** Раковина со спинной стороны овальная, расширенная в задней половине. В поперечном сечении раковина округлая с выемкой в верхней части. Отпечаток замыкательных мышц имеет очертание правильного овала, вытянутого по высоте раковины. Бугорки ланцетовидной формы расположены двумя рядами вдоль длинной оси овала и, кроме того, два бугорка, находящиеся на самой оси, замыкают ряды на концах мускульного пятна. Половой диморфизм выражается в несколько бóльшей выпуклости створок гетероморфных особей.

**С о с т а в.** Два рода: *Darwinuloides* Mandelstam, 1956; *Whipplella* Holland, 1934.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Средний (?) карбон и триас СССР и Северной Америки.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Белуосова З.Д.* Остракоды нижнего триаса. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. Нов. сер. 1961, т. 36, № 1, с. 127–146.
- Белуосова З.Д.* Строение раковины дарвинулид в ориентированных шлифах. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. Нов. сер. 1963, т. 38, № 3, с. 146–147.
- Бродский К.А.* Асимметрия у свободноживущих веслоногих рачков (*Calanoida*) как признак специализации. — Докл. АН СССР, 1948, т. 63, № 4, с. 451–453.
- Вейль Г.* Симметрия. М.: Наука, 1968. 191 с.
- Горак С.В.* Некоторые особенности систематики и филогении остракод подотряда *Podocora*. — В кн.: Систематика и филогения фораминифер и остракод. М.: Наука, 1965, с. 238–251. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 9).
- Кашеварова Н.П.* Новые виды остракод верхне-

- пермских (уфимских и татарских) отложений Южного Тимана и Волго-Уральской области. — В кн.: Вопросы систематики и описание новых видов, родов и подсемейств фораминифер и остракод. Л.: Гостоптехиздат, 1958, с. 301—348. (Микрофауна СССР, IX, /Тр. Всесоюз. нефт. геол.-развед. ин-та. Нов. сер. Вып. 115).
- Лев О.М.* Остракоды из мисайлапской и эффузивно-туфовой свит верхней перми Нордвикского района. — В кн.: Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии. Л.: Изд. Науч.-исслед. ин-та геол. Арктики, 1957, вып. 4, с. 27—47.
- Липатова В.В., Старжилова Н.Н.* Стратиграфия и остракоды триасовых отложений Саратовского Заволжья. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1962, 190 с.
- Мандельштам М.И.* Остракоды угленосных отложений Кузнецкого бассейна. — В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун и флоры пермских отложений Кузнецкого бассейна. Л.: Гостоптехиздат, 1956, с. 58—109.
- Мандельштам М.И., Шнейдер Г.Ф.* Ископаемые остракоды СССР. Семейство Sурridae. Л.: Гостоптехиздат, 1963. 331 с. (Тр. Всесоюз. нефт. геол.-разв. ин-та. Нов. сер.: Вып. 203).
- Мандельштам М.И.* Оценка морфолого-систематических признаков на раковинах ископаемых остракод и методика их изучения. — Изв. АН Тадж.ССР. Отд. физ.-тех. и хим. наук, 1964, т. 3 (16), с. 61—85.
- Мандельштам М.И., Андреев Ю.Н.* Состояние изученности и пути дальнейших исследований ископаемых остракод подотряда Podocorina. — В кн.: Морфология, систематика и состояние изученности фораминифер и остракод. М.: Наука, 1964, с. 223—230. (Вопр. микропалеонтол.; Вып. 8).
- Мишина Е.М.* Новый род остракод татарских отложений. — В кн.: Сборник статей по геологии и инженерной геологии. М.: Недр, 1967, вып. 6, с. 108—120.
- Мишина Е.М.* О систематике ископаемых дарвинулид (остракоды). — В кн.: Палеонтологический сборник. Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1972, вып. 1, № 9, с. 44—51.
- Мишина Е.М., Калус А.Э.* Новый род остракод северо-востока Русской платформы. — Палеонтол. журн. № 1, 1975, с. 78—81.
- Молоствовская И.И.* Уточнение систематического состава позднеримских остракод надсемейства Darwinulaceae. — В кн.: Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Межвуз. науч. сб. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1980, вып. 19, с. 25—34.
- Основы палеонтологии: Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Членистоногие, трилобитообразные и ракообразные. /Под ред. Н.Е. Чернышевой. М.: ОНТИ, 1960, с. 264—420.
- Поленова Е.Н.* Остракоды девонских отложений Центрального девонского поля и Среднего Поволжья. Л.: Гостоптехиздат, 1953. 158 с. (Тр. Всесоюз. нефт. геол.-разв. ин-та. Нов. сер.; Вып. 68).
- Рауп Д., Стенли С.* Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974, с. 10—379.
- Спаский Н.Я., Кравцов А.Т.* Симметрия в природе. Л.: Изд-во Ленингр. горн. ин-та, 1971, с. 367—370.
- Спижарский Т.Н.* Остракоды кольчугинской свиты угленосных осадков Кузнецкого бассейна. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия Кузбасса. Л.; М.: ОНТИ НКТП СССР, 1937, с. 139—169. (Тр. ЦНИГРИ; Вып. 97).
- Швейер А.В.* К систематике и классификации ископаемых Ostracoda. — Докл. АН СССР, 1940, т. 29, № 2, с. 172—176.
- Швейер А.В.* Основы морфологии и систематики плиоценовых и постплиоценовых остракод. Л.; М.: Гостоптехиздат, 1949. 106 с. (Тр. Всесоюз. нефт. геол.-развед. ин-та, Нов. сер.; Вып. 30).
- Шнейдер Г.Ф.* Остракоды миоцена Крымско-Кавказской области. — В кн.: Проблемы палеонтологии. М.: Палеонтол. лаб. МГУ, 1939, т. 5, с. 179—208.
- Шнейдер Г.Ф.* Фауна остракод верхнепермских (татарский и казанский ярусы) нефтеносных районов СССР. — В кн.: Микрофауна нефтяных месторождений СССР, сб. 1. Л.; М.: Гостоптехиздат, 1948, с. 21—48. (Тр. Всесоюз. нефт. геол.-разв. ин-та. Нов. сер.; Вып. 31).
- Bassler R.S., Kellett B.* Bibliographic index of Paleozoic Ostracoda. — Geol. Soc. Amer., 1934, Spec. Paper, N 1, 500 p.
- Brady G.S., Norman A.M.* A monograph of the marine and freshwater Ostracoda of the North Atlantic and North-Western Europe. Section I, Podocopa. — Sci. Trans. Roy. Dublin Soc., 1889, New Ser. II, vol. 4, p. 70—112.
- Danielopol D.L.* Microdarwinula n.g. et quelques remarques sur la repartition de la famille Darwinulidae Br. et Norm. — Ann. Limnologie., 1968, t. 4, fasc. 2, p. 153—174.
- Hartmann G., Puri H.* Summary of Neontological and Paleontological classification of Ostracoda. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst., 1974, Bd. 70, 73, S.
- Mertens E.* Zur Kenntnis der Ordnung Ostracoda (Crustacea) 1. Tabellarische Übersicht über den derzeitigen Stand der Systematik. — Geol. Jahrb., 1958, Bd. 75, S. 311—318.
- Morris R.* A new concept in ostracoda taxonomy. — Micropaleontology, 1959, vol. 4, N 4, p. 1—8.
- Shon I.G.* Muscle scars of late paleozoic freshwater ostracodes from West Virginia. — Journ. Res. U.S. Geol. Survey., 1977, vol. 5, N 1, 'Jan.-Fev.', p. 135—141.
- Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. Q., Artropoda 3, Crustacea, Ostracoda. Geol. Soc. America and Univ. Kansas Press, 1961, 442 p.
- Ulrich E.O., Bassler R.S.* Paleozoic Ostracoda, their morphology classification: and occurrence. Maryland: Geol. Surv., Silurian, 1923, p. 271—391.

## Certain principles of systematics of Late Permian Darwinulacea

*I.I. Molostovskaya*

The results of revision of taxonomic importance of morphological features of Darwinulacea shells suggest to systematize the superfamily Darwinulacea. The latter is subdivided into three families: Darwinulidae Brady et Robertson, 1889 (genera — Darwinula, Suchonellina, Gerdalia, Microdarwinula), Suchnellidae Mishina, 1972 (genera Suchonella, Tatarrella, Prasuconella) and Darwinuloididae Molostovskaya, 1980 (genera Darwinuloides, Whipplella).

УДК 563.1

С.Ф. МАКАРЬЕВА

*Северо-Кавказский научно-исследовательский  
и проектный институт нефтяной промышленности*

## К КЛАССИФИКАЦИИ ИСКОПАЕМЫХ ТИНТИНИД

Ископаемые тинтиниды представлены раковинами мельчайших ресничных инфузорий, относящихся к классу Ciliata (Infusoria), подклассу Spirotricha, отряду Tintinnida (Догель, Полянский, Хейсин, 1962). Аргументом, послужившим основанием для включения этой группы ископаемых простейших в отряд Tintinnida, является форма раковины животного.

Стенка раковины у современных тинтинид всегда органическая, иногда агглютинированная, с кокколитами и микроскопическими зернами кварца (Deflandre, 1936; Colom, 1948; Campbell, 1954; Tarpan, Loeblich 1968; Бурковский, 1973; Перцова, Чибисова, 1970). У ископаемых тинтинид стенка раковин известковая или органическая или двухслойная — органическая и известковая. Как пример характера стенки современных тинтинид даны фотографии органической стенки раковины *Parafavella* sp. (из Кандалакшской губы), любезно представленной нам Н.М. Перцовой для изучения путем применения сканирующего микроскопа (табл. I, II). При увеличении в 2100 раз ячеистое строение достаточно отчетливо видно — форма ячеек пятигранная; при увеличении в 10000 раз пятигранность ячеек становится менее отчетливой.

В отношении известковой стенки раковины ископаемых тинтинид существуют две точки зрения. Одни исследователи считают, что известковая раковина является результатом вторичной кальцитизации первично органической или агглютинированной раковины (Andrusov, Koutek, 1927; Cita, Pasquare, 1959; Colom, 1948; Deflandre, 1936; Remane, 1964a, б). Сторонники другого взгляда предполагают, что стенка раковин ископаемых тинтинид была уже первоначально известковой (Bonet, 1956; Borza, 1969; Furrázola-Bermudez, 1965; Tarpan, Loeblich, 1968; Remane, 1971, и др.).

На основании изучения тинтинид мезозоя Северного Кавказа автор настоящей работы считает, что стенка ископаемых тинтинид первоначально была известковой. Как отмечает Новак (Nowak, 1978, стр. 13), трудно согласиться с гипотезой, что органические, полуорганические, полуизвестковые и известковые раковины, обнаруженные в смешанных комплексах ископаемых тинтинид, могут представлять собою различные этапы обызвествления первоначально однородных раковин. Только глубокий сравнительный анализ строения и состава стенок как ископаемых, так и современных тинтинид, позволил бы сделать убедительный вывод о первоначальном составе стенки раковины ископаемых форм и установить их истинное положение в современной зоологической системе.

Первая классификация тинтинид, базирующаяся главным образом на признаках строения раковины современных и ископаемых тинтинид, принадлежит А.Ш. Кэмпбеллу (Campbell in: Moore, 1954; с. Д172—Д179). В этой классификации впервые современные и ископаемые представители исследованного микропланктона объединены в подотряд Tintinnina, включающий 13 семейств, 12 подсемейств, 73 рода и 23 подрода. Статус подотряда группе ископаемых кальпионеллид<sup>1</sup> придается затем в системах, предложенных рядом других исследователей (Bonet, 1956; Furrázola-Bermudez, 1965; Borza, 1969, и др.), а также в "Основах палеонтологии" (1959).

В последнем руководстве изучаемые нами представители ископаемого микропланктона включены в состав семейства Tintinnidae Ciapareda et Lachmann, 1856, подотряда малоресничных инфузорий. В настоящей работе мы относим их к отряду Tintinnida Corlis, 1955, представители которого характеризуются определенной фор-

<sup>1</sup> Термин "кальпионеллиды" употребляется для типичных ископаемых форм.

мой раковины и присущей ей структурой стенки, а также определенной экологией животного (Догель, Полянский, Хейсин, 1962). Следуя Новаку (Nowak, 1978), мы принимаем в отряде Tintinnida три надсемейства: Tintinnidea Bonet, 1956; Semichitinoidea Nowak, 1978 и Calpionellidea Bonet, 1956 в следующем составе:

Отряд Tintinnida Corliss, 1955

Надсемейство Tintinnidea Bonet, 1956

Семейство Codonellidae Kent, 1882

Род Chitinoidea Dobson, 1963

Надсемейство Semichitinoidea Nowak, 1978

Семейство Semichitinoideidae Nowak, 1978

Род Praetintinnopsella Borza, 1969

Durandella Dragastan, 1970

Semichitinoidea Nowak, 1978

Надсемейство Calpionellidea Bonet, 1956

Семейство Calpionellidae Bonet, 1956

Род Calpionella Lorenz, 1902

Colomiella Bonet, 1956

Tintinnopsella Colom, 1948

Lorenziella Knauer et Nagy, 1964

Borzaiella Makarjeva, 1979

Salpingellina Colom, 1948

Amphorellina Colom, 1948

Favelloides Colom, 1939

Coxiellina Colom, 1948

Vautrinella Cuvillier et Sacal, 1963

Семейство Crassicollariidae fam. nov.

Род Crassicollaria Remane, 1962

Rossiella Makarjeva, 1979

Scalpratella Makarjeva, 1979

Семейство Remaniella Catalano, 1965

Род Remaniella Catalano, 1965

Foliacella Makarjeva, 1979

Calpionellites Colom, 1948 emend. Allemann et Trejo, 1975

Fursenkoiella Makarjeva, 1979

Семейство Calpionellopsidae fam. nov.

Род Calpionellopsis Colom, 1948

Praecalpionellopsis Borza, 1971

Надсемейство Tintinnidea Bonet, 1956 включает формы только с органической раковиной (Bonet, 1956, с. 29).

Надсемейство Semichitinoidea Nowak, 1978 объединяет формы, стенка раковины которых состоит из органического и известкового слоя (Nowak, 1978, с. 13).

Надсемейство Calpionellidea Bonet, 1956 (Bonet, 1956, с. 416) включает формы с известковой раковиной. Основными критериями для выделения семейств надсемейства Calpionellidae Bonet, 1956 автор настоящей работы принимает состав и структуру стенки раковины и воротничка. На основании изучения этих двух признаков у ископаемых тинтиннид установлены три новых семейства, диагнозы которых приводятся ниже.

#### НАДСЕМЕЙСТВО CALPIONELLIDEA BONET, 1956

##### СЕМЕЙСТВО CRASSICOLLARIIDAE MAKARJEVA, FAM. NOV.

Типовой род — Crassicollaria Remane, 1962.

Д и а г н о з. Стенка раковины утолщенная под воротничком в ее наиболее широкой срединной части или в каудальной части; утолщение стенки заполнено кальцитом зернистой структуры или иногда полое.

Р о д о в о й с о с т а в: Crassicollaria Remane, 1962; Rossiella Makarjeva, 1979; Scalpratella Makarjeva, 1979.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Представители первого рода известны из отложений верхнего титона—нижнего части берриаса области Тетис, двух других — из отложений верхнего оксфорда—нижнего титона (зона Chitinoidea Ch) Северного склона Кавказа.

Типовой род — *Remaniella* Catalano, 1965.

Диагноз. Разветвленный воротничок, иногда отделенный от стенки раковины; различная структура кальцита стенки раковины и воротничка (различное погасание в поляризованном свете).

Родовой состав: *Remaniella* Catalano, 1965; *Foliacella* Makarjeva, 1979; *Calpionellites* Colom, 1948 emend. Allemann et Trejo, 1975; *Furssenkoiella* Makarjeva, 1979.

Распространение. Берриас — нижняя часть готерива области Тетис; верхний оксфорд (зоны *Chitinoidea* Ch, *Crassicollaria* A, *Calpionellites* D, *Calpionellopsis* E) Северного склона Кавказа.

## СЕМЕЙСТВО CALPIONELLOPSIDAE MAKARJEVA, FAM. NOV.

Типовой род — *Calpionellopsis* Colom, 1948.

Диагноз. Воротничок слегка отстающий от стенки раковины, характеризующийся прерывистой поляризацией кальцита в скрещенных николях.

Родовой состав: *Calpionellopsis* Colom, 1948; *Praecalpionellopsis* Borza, 1971.

Распространение. Верхний триас Западных Карпат; верхний берриас (зона *Calpionellopsis* D) области Тетис.

Видовое разнообразие ископаемых тинтинид преувеличено в результате изучения и описания косых сечений раковин. Границы между близкими по морфологии раковины видами значительно расплываются в результате появления многочисленных "переходных" ("ложных") форм, не существующих на самом деле. В этих случаях единственным критерием в определении валидности таксона является изучение осевых сечений раковины тинтинид, обладающей четкой осевой симметрией.

Глубокий анализ итогов современных знаний о кальционеллидах позволил Боллеру (Boller, 1963, с. 33), Ремане (Remane, 1964a, с. 44; 1964b; табл. 2, 3; 1965, с. 43, 44; 1971, с. 376–378), Новаку (Nowak, 1971, с. 572), Каталано (Catalano, Liguori, 1971, с. 192) и другим исследователям установить группы видов, объединенных "переходными" формами, и выделить самостоятельные таксоны. В результате ревизии, осуществленной Ремане (Remane, 1971), из числа известных в берриасе тинтинид исключены 35 видов и 10 родов. По материалам Северного Кавказа нам представляется возможным признать валидность видов, распространенных в берриасе и валанжине: *Tintinnopsella maxima* Colom, *T. doliphormis* (Colom), *T. colomi* Boller, *T. romanica* Boller, *Calpionellites uncinata* (Cita et Pasquare), *Lorenziella transdanubica* Knauer et Nagy, *L. pseudoserrata* (Colom), *L. dacica* (Filipescu et Dragastan), *Amphorellina subacuta* Colom, *A. lanceolata* Colom, *Favelloides balearica* Colom.

Находки ископаемых тинтинид в известняках верхнего девона Северной Сахары (род *Vautrinella* Cuveillier et Sacal, 1963) и в известняках верхнего триаса Западных Карпат (род *Praecalpionellopsis* Borza, 1971) в известной мере могут служить подтверждением значения литогенетических преобразований осадка и обусловленной ими неполноты сведений об эволюции этих простейших.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бурковский И.В. Изменчивость инфузорий *Parrafavella denticulata* в Белом море. — Зоол. журн., 1973, т. 52, с. 1277–1285.
- Догель В.А., Полянский Ю.И., Хейсин Е.М. Общая протозоология. Л.: Наука, 1962. 592 с. Основы палеонтологии. Общая часть. Простейшие. Отв. ред. Д.М. Раузер-Черноусова, А.В. Фурсенко. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 482 с.
- Перцова Н.М., Чибисова О.И. Фауна тинтинид Кандалакшского залива Белого моря. — В кн.: Биология Белого моря. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970, с. 9–21. (Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ; Т. 3)
- Andrusov D., Koutek J. O rozšíření a stratigrafii kým významu varpěncu a *Calpionella alpina* v západních Karpatech. Contribution à la connaissance des calcaires à *Calpionella alpina* dans les Carpathes occidentales. — Věstn. Stát. Geol. úst. 1927, R. 3, С. 1–12.
- Boller K. Stratigraphische und micropalaontologische Untersuchungen im Neocom der Klippendecke (östlich der Rhone). — Eclogae geol. hélv., 1963, Bd. 56, N 1, S. 15–102.
- Borza F. Zonificación Microfaunística de las Calizas Cretácicas del Este de México (XX Congr. Geol. Int., Mexico, 1956). — Bol. Asoc. Mexic. Geol., Petrol., 1956, vol. 8, N 7, 8, p. 289–488.
- Borza K. Die Mikrofazies und Mikrofossilien des Oberjuras und der Unterkreide der Klippenzone der Westkarpaten. — Verl. Slowak. Akad. Wiss., 1969, 124 S. Bratislava.
- Campbell A.S. In: Treatise on invertebrate paleontology Pt. D. Protista 3. Protozoa (chiefly Radiolaria and Tintinnina). — Lawrence, Kansas: Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas Press, 1954, p. D172–D179.
- Catalano R., Liguori V. Facies a Calpionelle della Sicilia occidentale. In: Proceedings of the II Planktonic Conference. Roma 1970. — Roma: Ediz. Techoscienza, 1971, p. 167–210.
- Cita M.B., Pasquare G. Osservazioni micropalaontologiche sul Cretaco delle Dolomiti. — Riv. ital.

- paleontol. e stratigr., 1959, t. 65, N 4, p. 385—443.
- Colam G.* Fossil Tintinnids: Loricated Infusoria of the order of the Oligotricha. — Journ. Paleontol., 1948, vol. 22, N 2, p. 233—263.
- Cuvillier J., Sacal V.* Présence de Tintinnoidiens dans le Dévonien supérieur du Sahara septentrional. — Rev. de Micropaléontologie, vol. 6, N 2, p. 73—75.
- Deflandre G.* Tintinnoidiens et Calpionelles. Comparaison entre les Tintinnoidiens. Infusoriers loriqués pélagiques des mers actuelles et les Calpionelles, microfossiles de l'époque secondaire. — Bull. Soc. géol. France, 1936, t. 5, N 3, p. 112—122.
- Furrazola-Bermudez G.* Tres nuevas especies de Tintinnidos del Jurásico superior de Cuba. Instituto Cubano de Recursos minerales, 1965, Publicación especial 2, La Habana, p. 1—39.
- Nowak W.* Distribution and variability of *Calpionella* Lorenz, 1902 (Tintinnida) in the cieszyn limestone, Polish Western Carpathians. — Roczn. Pol. Geol., 1971, vol. 41, N 4, s. 571—602.
- Nowak W.* *Semichitinoidella* n. gen. (Tintinnina) of the Upper Jurassic of the czersztyn Succession Pieniny Klippen Belt (Carpathians, Poland). — Roczn. Pol. Tow. Geol., 1978, t. 48, N 1, s. 3—25.
- Remane J.* Untersuchungen zur Systematik und Stratigraphie der Calpionellen in den Jura-Kreide-Grenzsichten des Vocontischen Troges. — Paleontographica, 1964a, Bd. 123, S. 1—57.
- Remane J.* Révision Paléontologique de *Tintinnopsis oblonga* (Cad.) et des espèces Avoisinantes (Note préliminaire). — Rev. micropaléontologie, 1964b, t. 7, N 1, p. 43—46.
- Remane J.* Neubearbeitung der Gattung *Calpionellopsis* Col., 1948 (Protozoa, Tintinnina?). — Neues Jahrb. Geol. und Paläont., 1965, Bd. 122, N 1, S. 27—49.
- Remane J.* Les Calpionelles, Protozoaires planctoniques des mers mesogéennes de l'époque secondaire. — Ann. Guébhard., 1971, t. 47, p. 369—393.
- Tappan H., Loeblich A.R.* Lorica composition of modern and fossil Tintinnida (Ciliata Protozoa), systematics, geologic distribution and some new Tertiary taxa. — Journ. Paleontol., 1968, vol. 42, N 6, p. 1378—1394.

### On classification of Tintinnida fossils

S.F. Makarieva

Analysis of various views on the structure of Tintinnida fossil test walls, and results of the author's own investigations of Mesozoic Tintinnida enables to regard the tests of these organisms primary Calcareous. Three superfamilies can be singled out in the Tintinnida order (after Nowak). Three new families are distinguished in superfamily Calpionellida by differences in composition and structure of the test wall and in character of collar. Valid species of Tintinnida distributed in Beriasian and Valanginian of the North Caucasus are listed.

## ОБЪЯСНЕНИЯ ТАБЛИЦ

К статье Н.Е. БРАЖНИКОВОЙ

### Таблица

Во всех случаях увеличение 70, кроме фиг. 8, X85, фиг. 10 и 11, X75

Фиг. 1—5. *Pseudoplaneoendothyrа compositа* sp. nov.

1 — экз. № IV/6325а, голотип; 2 — экз. № IV/6259а; 3 — экз. № IV/9266а; 4 — экз. № IV/8943б; 5 — экз. № IV/3890с, паратипы; турнейский ярус, зона C<sub>1</sub><sup>f</sup>d; Донбасс, с. Стыла, балка Гадючья.

Фиг. 6—17. *Pseudoplaneoendothyrа ponderosa* sp. nov.

6 — экз. № IV/9068, голотип; 7 — экз. № IV/3691в; 8 — экз. № IV/9039а; 9 — экз. № IV/9055в; 10 — экз. № IV/8257а; 11 — экз. № IV/6394а; 12 — экз. № 10/8а; 13 — экз. № 10/8в; 14 — экз. № 10/8 с; 15 — экз. № 10/8; 16 — экз. № IV/6379а; 17 — экз. № IV/9084в, паратипы; турнейский ярус, зона C<sub>1</sub><sup>f</sup>d; Донбасс.

К статье Г.П. ЗОЛОТУХИНОЙ (табл. I—III)

Оригиналы хранятся в ВолгоградНИПинефть

а — осевое сечение; б — деталь стенки

### Таблица I

Все экземпляры происходят из района Доно-Медведицких дислокаций

Фиг. 1а,б. *Triticites* (?) *arcticus* (Schellwien)

Экз. № 2449; а — X20; б — X80; подошва зоны *Triticites arcticus* и *T. acutus*

Фиг. 2а,б. *Rugosofusulina* (?) *priscoidea* Semichatova

Экз. № 2126; а — X20; б — X80; 14 м выше подошвы зоны *Triticites arcticus* и *T. acutus*

Фиг. 3. *Rugosofusulina scaphulaeformis* Semichatova

Экз. № 2382, осевое сечение, X20; 13 м выше подошвы зоны *Triticites arcticus* и *T. acutus*

### Таблица II

Фиг. 1а,б. *Triticites rossicus* (Schellwien)

Экз. № 3326, а — X20; б — X80; район Доно-Медведицких дислокаций; средняя часть зоны *Triticites stuckenbergi* и *T. rossicus*

Фиг. 2а,б. *Triticites rossicus* (Schellwien)

Экз. № 287; а — X20; б — X80; Восточный Донбасс; средняя часть зоны *Triticites stuckenbergi* и *T. rossicus*

### Таблица III

Фиг. 1а,б. *Triticites rossicus* (Schellwien)

Экз. № 407; а — X20; б — X80; Восточный Донбасс; нижняя часть зоны *Triticites jigulensis*

Фиг. 2а,б. *Triticites rossicus* (Schellwien)

Экз. № 349; а — X20; б — X80; Восточный Донбасс; верхняя часть зоны *Triticites jigulensis*

К статье Т.Н. ИСАКОВОЙ

### Таблица

Во всех случаях увеличение 10

Фиг. 1. *Daixina* (*Daixina*) sp.

Экз. № 4628/1; преимущественное развитие волнистости септ; Самарская лука, Яблоновы овраг; гжельский ярус

Фиг. 2. *Daixina* (*Daixina*) *delicata* Alksne

Экз. № 4628/2; сочетание волнистости септ с "тритицитовым" типом складчатости; Южный Урал, пос. Никольский; гжельский ярус

Фиг. 3. *Daixina* (*Daixina*) aff. *rugosa* Rosovskaya

Экз. № 4628/3; сочетание волнистости септ и гофрированной (бороздчатой и неправильно-морщинистой) стенки; Южный Урал, р. Орташа; гжельский ярус

Фиг. 4. *Daixina* (*Daixina*) *enormis* (Scherbovich)

Экз. № 4628/4; сочетание волнистости септ с пузырчатый типом складчатости; Южный Урал, р. Жаман-Каргала; гжельский ярус

Фиг. 5. *Daixina* (*Daixina*) aff. *admirabilis* Echlakov

Экз. № 4628/5; петлеобразный тип складчатости септ; Южный Урал, пос. Никольский; гжельский ярус

Фиг. 6. *Daixina* (*Daixina*) *sokensis* *symmetrica* Scherbakova

Экз. № 4628/6; сочетание "тритицитового", петлеобразного типов складчатости и слабой волнистости септ; Южный Урал, пос. Никольский; гжельский ярус

- Фиг. 7, 8. *Daixina* (*Daixina*) ex gr. *sokensis* Rauser  
7 — экз. № 4628/7; 8 — экз. № 4628/8; слабая волнистость септ; Самарская Лука, Яблонов-  
ый овраг; гжельский ярус
- Фиг. 9. *Daixina* (*Daixina*) *sjurenica* Polozova  
Экз. № 4628/9; сочетание слабой волнистости с пузырчатым типом складчатости; Южный  
Урал, р. Малая Сюрень; ассельский ярус
- Фиг. 10. *Daixina* (*Daixina*) ex gr. *robusta* Rauser  
Экз. № 4628/10; пузырчатый тип складчатости; Горьковская обл., Урмарская скв.; ассель-  
ский ярус
- Фиг. 11. *Daixina* (*Daixina*) sp.  
Экз. № 4628/11; волнистость септ и расширяющаяся полоса осевых сплетений; разрез Хо-  
лодный Лог; ассельский ярус
- Фиг. 12. *Daixina* sp.  
Экз. № 4628/12; по типу складчатости переходный экземпляр от даиксин к бозбитауеллам;  
разрез Холодный Лог; ассельский ярус

К статье О.Б. КЕТАТ (табл. I—III)

Все изображенные экземпляры происходят из нижнеартинского подъяруса нижней перми Волго-  
градской области (Сарпинско-Тингутинская площадь, скв. 27, глуб. 263—2682 м).  
Оригиналы хранятся в Геологическом институте АН СССР

Таблица I

- Фиг. 1. *Parastaffelloides pseudosphaeroidea* (Dutkevich)  
Экз. № 4627/1, осевое сечение, X60
- Фиг. 2, 3. *Sphaerulina* (?) *volgensis* sp. nov.  
2 — экз. № 4627/2, осевое сечение, X60; 3 — часть стенки раковины того же экземпляра,  
X 100

Таблица II

- Фиг. 1. *Sphaerulina* (?) *volgensis* sp. nov.  
Экз. № 4627/3, голотип, осевое сечение, X60
- Фиг. 2. *Pamirina tingutensis* sp. nov.  
Экз. № 4627/4, голотип, осевое сечение, X60
- Фиг. 3. *Pamirina* (?) *ergenensis* sp. nov.  
Экз. № 4627/5, голотип, осевое сечение, X60

Таблица III

- Фиг. 1. *Pamirina* (?) *ergenensis* sp. nov.  
Экз. № 4627/5, часть стенки раковины голотипа, X100
- Фиг. 2, 3. *Pamirina* (?) *longa* sp. nov.  
2 — экз. № 4627/6, голотип, осевое сечение, X60; 3 — экз. № 4627/7, осевое сечение, X 60

К статье Э.Я. ЛЕВЕНА (табл. I—III)

Таблица I

- Во всех случаях, кроме фиг. 1, 2, увеличение 15  
Оригиналы хранятся в Геолого-палеонтологическом музее им. А.П. и М.В. Павловых в Мос-  
ковском геологоразведочном институте
- Фиг. 1—10. *Cancellina primigena* Hayden  
1 — лектотип, сечение, близкое к осевому, X17 (Hayden, 1909, табл. 22, фиг. 1); 2 — неотип,  
экз. № VI—183/1, осевое сечение, X17; 3 — экз. № VI—183/2, осевое сечение; 4 — экз. № VI—  
183/3, осевое сечение; 5 — экз. № VI—183/4, скошенное сечение; 6 — экз. № VI—183/5, сечение,  
близкое к осевому; 7 — экз. № VI—183/6, сечение, близкое к осевому; 8 — экз. № VI—183/7,  
осевое сечение; 9 — экз. № VI—183/8, сечение, близкое к осевому; 10 — экз. № VI—183/9, ско-  
шенное тангенциальное сечение; Афганистан, Ходжагор; пермь, кубергандинский ярус; обр. А—68
- Фиг. 11, 12, 14, 17. *Cancellina* ex gr. *primigena* Hayden  
11 — экз. № VI—183/10, осевое сечение; 12 — экз. № VI—183/11, скошенное сечение; 14 —  
экз. № VI—183/12, осевое сечение; 17 — экз. № VI—183/13, скошенное тангенциальное се-  
чение; Афганистан, Ходжагор; пермь, кубергандинский ярус; обр. А—69
- Фиг. 13. *Cancellina* cf. *setharuti* Kanmera et Toriyama  
Экз. № VI—183/14, сечение, близкое к осевому; Афганистан, Ходжагор; пермь, куберган-  
динский ярус
- Фиг. 15, 16. *Cancellina* ex gr. *tenuitesta* Kanmera  
15 — экз. № VI—183/15; осевое сечение; 16 — экз. № VI—183/16, осевое сечение; Афганистан,  
Ходжагор; пермь, кубергандинский ярус

Таблица II

- Во всех случаях увеличение 15  
Фиг. 1. *Misellina ovalis* (Deprat)  
Экз. № VI—183/17, сечение, близкое к осевому; Юго-Восточный Памир; пермь, нижняя зона  
кубергандинского яруса

- Фиг. 2. *Cancellina primigena* Hayden  
Экз. № VI-183/1, неотип, осевое сечение; Афганистан; пермь, верхняя зона кубергандинского яруса
- Фиг. 3. *Neoschwagerina craticulifera haydeni* Dutkevich sensu Thompson (Thompson, 1946, табл. 23, фиг. 12); Афганистан, Ходжагор; пермь, мургабский ярус
- Фиг. 4. 7. *Misellina claudiae* (Deprat)  
4 — экз. № VI-183/18; 7 — Левен, 1967, табл. 30, фиг. 7; осевые сечения; Юго-Восточный Памир; пермь, нижняя зона кубергандинского яруса
- Фиг. 5. *Cancellina cutalensis* Leven  
Экз. № VI-183/19, осевое сечение; Юго-Восточный Памир; пермь, нижняя зона кубергандинского яруса
- Фиг. 6. *Neoschwagerina simplex tenuis* Toriyama et Kanmera  
Экз. № VI-183/20, осевое сечение; Юго-Восточный Памир; пермь, нижняя зона мургабского яруса
- Фиг. 8. *Cancellina ex gr. cutalensis* Leven  
Экз. № VI-183/21, осевое сечение; Юго-Восточный Памир; пермь, верхняя зона кубергандинского яруса
- Фиг. 9. *Neoschwagerina simplex* Ozawa  
Осевое сечение (Левен, 1967, табл. 32, фиг. 10); Юго-Восточный Памир; пермь, нижняя зона мургабского яруса

### Таблица III

- Фиг. 1. *Misellina parvicostata* (Deprat)  
Экз. № VI-183/22, осевое сечение; Дарваз; пермь, верхняя зона болорского яруса
- Фиг. 2. *Armenina pamirensis* (Dutkevich)  
Экз. № VI-183/23, осевое сечение; Юго-Восточный Памир, пермь; кубергандинский ярус
- Фиг. 3. *Cancellina pamirica* Leven  
Осевое сечение (Левен, 1967, табл. 32, фиг. 1); Юго-Восточный Памир, пермь, кубергандинский ярус
- Фиг. 4. *Cancellina nipponica* (Ozawa)  
Осевое сечение (Kanmera, 1957, табл. 19, фиг. 8) Япония, Акасака; пермь, кубергандинский ярус или нижняя зона мургабского яруса
- Фиг. 5. *Colania akasakensis* (Morikawa et Suzuki)  
Осевое сечение (Morikawa, Suzuki, 1961, табл. 18, фиг. 7); Япония, Акасака; пермь, мургабский ярус
- Фиг. 6. *Misellina confragaspira* Leven  
Осевое сечение (Левен, 1967, табл. 31, фиг. 3); Юго-Восточный Памир; пермь, кубергандинский ярус
- Фиг. 7. *Cancellina praeneoschwagerinoides* Leven  
Осевое сечение (Левен, 1967, табл. 32, фиг. 7); Северный Памир, пермь; нижняя зона мургабского яруса
- Фиг. 8. *Presumatrina ex gr. neoschwagerinoides* (Deprat)  
Экз. № VI-183/24, осевое сечение; Закавказье; пермь, нижняя зона мургабского яруса
- Фиг. 9. *Afghanella tereshkovaе* Leven  
Экз. № VI-183/25, осевое сечение; Афганистан; пермь, нижняя зона мургабского яруса

К статье В.Н. МАНЦУРОВОЙ, Т.Н. ГОРБАЧИК (табл. I-IV)

Коллекция хранится на кафедре палеонтологии МГУ

### Таблица I

- Фиг. 1, 2. *Trocholina molesta* Gorbachik  
1 — экз. № 220-99, X 150; 2 — экз. № 220-100, X 50; продольные сечения; Крым, с. Мраморное; нижний берриас
- Фиг. 3, 4, 6. *Trocholina transversarii* Paalzow  
3 — экз. № 220-106, X 200, продольное сечение; 4 — экз. № 220-105, X 100, продольное сечение, аншлиф, снят в отраженном свете, видны линии нарастания; 6 — экз. № 220-104, X 200, продольное сечение; Литовская ССР, Стонишкяй; оксфорд
- Фиг. 5. *Trocholina burlini* Gorbachik  
Экз. № 220-108, X 75, целая раковина снята в глицерине в проходящем свете, просвечивает спиральный канал и радиальные проходы к оборотам, заполненные перед перекристаллизацией темным осадком; Крым, Феодосия; нижний берриас
- Фиг. 7. *Trocholina gigantea* Gorbachik et Mantsurova, sp. nov.  
Экз. № 220-103, X 40, поперечное сечение, виден фрагмент спирального канала с отходящими радиальными проходами и анастомозирующая сеть пупочных каналов; Крым, р. Бельбек; нижний берриас
- Фиг. 8. *Trocholina burlini* Gorbachik  
Экз. № 220-102, X 100, поперечное сечение, виден спиральный канал и радиальные проходы к оборотам; Крым, д. Южная; нижний берриас

#### Таблица II

Фиг. 1—8. *Trocholina transversarii* Paalzow

1, 2 — экз. № 220—30; 1 — вид со спинной стороны, X150; 2 — конец последнего оборота, поры, X500; 3—6 — экз. № 220—29; 3 — вид с брюшной стороны, X150, конец последнего оборота обломан; 4 — скол стенки на последнем обороте, X3000, видны поры; 5 — бугорки и радиальные пережимы, X500; 6 — бугорки и поры на брюшной стороне, X5000; Литовская ССР, Стонишкяй, оксфорд.

7, 8 — экз. № 220—80; 7 — вид со спинной стороны, X300, стенка оборотов сломана, следов перегородок нет; 8 — вскрытые полости оборотов, X 800, перегородки отсутствуют; Рязанская область, р. Ока, д. Никитино; верхний оксфорд

#### Таблица III

а — вид со спинной стороны, б — вид с брюшной стороны, в — вид с периферического края

Фиг. 1. *Trocholina transversarii* Paalzow

Экз. № 220—29, X75; Литовская ССР, Стонишкяй; оксфорд

Фиг. 2. *Trocholina elongata* (Leupold)

Экз. № 220—32, X50; Крым, р. Тонас; нижний берриас

Фиг. 3. *Trocholina alpina* (Leupold)

Экз. № 220—43, X50; Крым, р. Бельбек; нижний берриас

Фиг. 4. *Trocholina burlini* Gorbatchik

Экз. № 220—39, X75; Крым, Куртинская балка; верхний берриас

Фиг. 5. *Trocholina molesta* Gorbatchik

Экз. № 220—40, X75; Крым, Куртинская балка; верхний берриас

Фиг. 6. *Trocholina micra* Dulub

Экз. № 220—47, X100; Крым, р. Тонас; нижний берриас

Фиг. 7. *Trocholina involuta* Mantsurova, sp. nov.

Паратип № 220—53, X50; Крым, р. Тонас, верхний берриас

#### Таблица IV

На всех фигурах: а — вид со спинной стороны, б — вид с брюшной стороны, в — вид с периферического края

Фиг. 1, 2. *Trocholina gigantea* Gorbatchik et Mantsurova, sp. nov.

1 — голотип № 220—50; 2 — паратип № 220—49; X50; Крым, р. Бельбек; нижний берриас

Фиг. 3. *Trocholina involuta* Mantsurova, sp. nov.

Голотип № 220—52, X50; Крым, р. Тонас, нижний валанжин

К статье С.Ф. МАКАРЬЕВОЙ

#### Таблица

Фиг. 1, 2, 3, 4. *Parafavella* sp.

Оригинал № 1/29, СевКавНИПИнефть; 1 — общий вид, X420; 2 — аборальная часть домика с каудальным отростком, X2100; 3 — аборальная часть домика, X2100; 4 — наружная поверхность домика, X10000; Кандалакшский залив Белого моря. Материал Н.М. Перцовой (кафедра зоологии беспозвоночных МГУ)

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Ю.И. Полянский.</i> Жизненные циклы фораминифер.	3
<i>Н.Е. Бражникова.</i> О родах <i>Planoendothyra</i> Reitlinger и <i>Pseudoplaneendothyra</i> Brazhnikova et Vdovenko, gen. nov.	19
<i>Г.П. Золотухина.</i> О таксономическом значении волнистости и морщинистости стенки раковин фузулинид	22
<i>Т.Н. Исакова.</i> Морфология и систематическое положение рода <i>Daixina</i> Rosovskaya, 1949	26
<i>О.Б. Кетат.</i> О систематическом положении "пермских псевдоэндопир" бортовой зоны Прикаспийской впадины.	35
<i>Э.Я. Левен.</i> Род <i>Cancellina</i> Hayden и его положение в системе высших фузулинид.	40
<i>М.А. Калмыкова.</i> Возможности унификации и мерной оценки морфологических признаков раковин фузулинид	52
<i>Е.В. Королюк.</i> Изученность каменноугольных и пермских фораминифер Сибири и Дальнего Востока.	65
<i>С.П. Яковлева.</i> О статусе подсемейства <i>Harlophragmiinae</i> Cushman, 1927	92
<i>А.А. Гризалис.</i> Отряд фораминифер на примере <i>Nodosariida</i> (опыт сравнительной морфологии)	95
<i>А.Я. Азбель, В.И. Кузина.</i> О морфологических признаках высокого таксономического ранга у нодозариид.	101
<i>Т.А. Мамедов, Ш.А. Бабеев.</i> Типы спирали и их систематическое значение у нуммулитов.	106
<i>В.Н. Манцурова, Т.Н. Горбачик.</i> Новые данные о строении раковин трохалин (фораминиферы)	116
<i>Е.Н. Поленова.</i> К систематике <i>Primitiosacea</i> и положению в них <i>Graviidae</i> (Ostracoda)	130
<i>Н.П. Кашеварова, И.Ю. Неуструева.</i> Состояние изученности и принципы классификации остракод надсемейства <i>Darwinulacea</i> Brady et Norman, 1889	141
<i>И.И. Молостовская.</i> О некоторых принципах систематики позднепермских <i>Darwinulacea</i>	155
<i>С.Ф. Макарьева.</i> К классификации ископаемых тинтинид.	164

## CONTENTS

<i>Yu.I. Poljansky</i> . Life cycles of foraminifers . . . . .	3
<i>N.E. Brazhnikova</i> . On the genera <i>Planoendothyra</i> Reitlinger and <i>Pseudoplaneendothyra</i> Brazhnikova et Vdovenko, gen. nov. . . . .	19
<i>G.P. Zolotukhina</i> . On taxonomic significance of undulation and rugosity of fusulinid test walls . . . . .	22
<i>T.N. Isakova</i> . Morphology and systematic position of genus <i>Daixina</i> Rosovskaya, 1949 . . . . .	26
<i>O.B. Ketat</i> . On systematic position of "Permian <i>Pseudoendothyra</i> " of the boart zone of the Near-Caspian depression . . . . .	35
<i>E. Ya. Leven</i> . <i>Cancellina</i> Hayden genus and its position in the system of high fusulinids . . . . .	40
<i>M.A. Kalmykova</i> . Possibility of Unification and numerical estimation of morphological features of fusulinida tests . . . . .	52
<i>E.V. Korolyuk</i> . State of knowledge of Carboniferous and Permian forami ifers of Siberia and Far East . . . . .	65
<i>S.P. Yakovleva</i> . On the status of subfamily <i>Haplophragmiinae</i> Cushman, 1927 . . . . .	92
<i>A.A. Grigelis</i> . Order of forami ifers as exemplified by <i>Nodosariida</i> (experience of comparative morphology). . . . .	95
<i>A. Ya. Azbel, V.I. Kuzina</i> . On morphological features of high taxonomic rank in <i>Nodosariida</i> . . . . .	101
<i>T.A. Mamedov, Sh.A. Babaev</i> . Types of spiral and their systematic inportance in nummulites . . . . .	106
<i>V.N. Mantsurova, T.N. Gorbachik</i> . New data on structure of <i>Trocholina</i> tests (forami ifers) . . . . .	116
<i>E.N. Polenova</i> . On taxonomy of <i>Primitiopsacea</i> and <i>Graviidae</i> . . . . .	130
<i>N.P. Kashevarova, I.Yu. Neustrueva</i> . The present state of the problem and classification pri ciples of ostracod superfamily <i>Darwinulacea</i> . . . . .	141
<i>I.I. Molostovskaja</i> . About certain principles of the systematic of late permian <i>Darwinulacea</i> . . . . .	155
<i>S.F. Makarieva</i> . On classification of <i>Tintinnida</i> fossils . . . . .	164

**Жизненные циклы фораминифер.** П о л я н с к и й Ю.И. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1982, вып. 25.

Рассмотрены различные формы жизненного цикла, полового и бесполого размножения фораминифер. Исключительно свойственное фораминиферам гетерофазное чередование поколений, с особым типом соотношений гапло- и диплофазы в жизненном цикле, имеет некоторые особенности, которые могут быть объединены в четыре группы: 1) типичное гетерофазное чередование поколений со жгутиковыми свободноплавающими гаметами (например, *Iridia*), 2) то же, но с агрегацией гамонтов и с образованием жгутиковых, амёбондных или каплевидных гамет (например, *Patellina*), 3) автогамные циклы (*Rotaliella* и другие) и 4) агамные циклы (отсутствие полового процесса).

Библ. 31 назв. Ил. 14.

## УДК 563.12

**О родах *Planoendothyr* Reitlinger и *Pseudoplanoendothyr* Brazhnikova et Vdovenko, gen. nov.** Б р а ж н и к о в а Н.Е. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1982, вып. 25.

Дается описание нового рода *Pseudoplanoendothyr* (типовой вид *Quasiendothyr rotai Dain*), представители которого ранее относились к планоэндоثيرам, квазиэндоثيرам и эндоثيرам. Псевдопланоэндоثيرы характеризуются примитивным типом септации, близким к турнейеллоидному и наличием псевдохомат или хомат. Род отнесен к семейству *Loeblichiiidae*; время его существования отвечает определенному этапу развития этого семейства (позднее турне — раннее визе).

Библ. 8 назв. Фототабл. 1.

## УДК 551.7

**О таксономическом значении волнистости и морщинистости стенки раковин фузулинид.** З о л о т у х и н а Г.П. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1982, вып. 25.

Рассмотрена распространенность признака волнистости и морщинистости поверхности стенки раковин в популяциях *Triticites rossicus* (Schellwien) из верхнекаменноугольных отложений Волгоградской области. Установлено непостоянство этого признака в популяциях соседних площадей и в последовательных вышележащих слоях. На этом основании сделан вывод, что данные признаки не имеют таксономического значения и являются индивидуальным отклонением у *T. rossicus*.

Библ. 11 назв. Ил. 3.

## УДК 563.125,4

**Морфология и систематическое положение рода *Daixina* Rosovskaya, 1949.** И с а к о в а Т.Н. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1982, вып. 25.

Подробно рассмотрены морфологические особенности даиксин. Установлено, что признаками, определяющими родовую самостоятельность даиксин, следует считать специфический качественно новый тип складчатости волнистых септ и признак замещения хомат на внутренних оборотах псевдохоматами. Приводится уточненный диагноз рода *Daixina* Rosovskaya, 1949. Предлагается выделение в составе рода двух подродов: *Dai in a* Rosovskaya, 1949 и *Bosbytaella* subgen. nov.

Библ. 31 назв. Ил. 2. Фототабл. 1.

## УДК 563.125.6 (113.6) (470.4)

**О систематическом положении "пермских псевдоэндоثير" бортовой зоны Прикаспийской впадины.** К е т а т О.Б. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии, вып. 25. М.: Наука, 1982.

Описаны один вид рода *Parastaffelloides*, один новый вид рода *Sphaerulina* и три вида рода *Pamirina*, из которых два новых, отнесенных к роду условно. Описанные виды происходят из нижнеартинских (нижняя пермь) отложений Волгоградской области. *Sphaerulina* и *памирина* отличаются большой изменчивостью и слабым выражением характерных родовых признаков.

Библ. 18 назв., фототабл. 3.

## УДК 562/569

**Род *Cancellina* Hayden и его положение в системе высших фузулинид.** Л е в е н Э.Я. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1982, вып. 25.

На основании топотипического материала уточняется диагноз рода *Cancellina* Hayden и дается более полное описание типового вида. Для последнего устанавливается неопит. Анализ филогении примитивных вербеекинид приводит к заключению о принадлежности канцеллин к семейству *Neoschwagerinidae*. Рассматриваются некоторые закономерности эволюции вербеекинид, характерной особенностью которой является параллельное развитие многих видов.

Библ. 23 назв. Ил. 2. Фототабл. 3.

## УДК 562/569

**Возможности унификации и мерной оценки морфологических признаков раковин фузулинид.** К а л м ы к о в а М.А. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. 25. М.: Наука, 1982, вып. 25.

Предлагаемый код для морфологических признаков фузулинид используется следующим образом: структуры раковин обозначаются заглавными буквами, элементы структур — строчными буквами, признаки элементов — порядковым номером или про-

писной буквой. Выделяются особым знаком возрастные стадии. Для части признаков сохраняются словесные обозначения. Приведена унификация терминов и их понятий. Характеристика морфологических признаков сопровождается графическим изображением их выражения.

Библ. 21 назв. Ил. 15.

УДК 563.12:113.5:6. (571:5+571:6)

**Изученность каменноугольных и пермских фораминифер Сибири и Дальнего Востока.** К о р о л ю к Е.В. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1982, вып. 25.

Анализ изученности каменноугольных и пермских фораминифер Сибири и Дальнего Востока показал, что наиболее полно изучен родовой состав отрядов *Nodosariida* и *Endothyrida*, неравномерно — представители отряда *Fusulinida* (в основном на Дальнем Востоке) и архедисиды. Представители отдельных отрядов изучены слабо. В региональном отношении первое и второе место по числу публикаций с описанием фораминифер и по значимости статей по систематике и методам исследований занимают Дальний Восток и Арктика, третье место — Северо-Восток СССР.

Библ. 197 назв. Ил. 4.

УДК 563.125.1

**О статусе подсемейства *Naplophragmiinae* Cushman, 1927.** Я к о в л е в а С.П. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М., Наука, 1981, вып. 25.

В результате ревизии рода *Naplophragmium* Reuss, 1860 установлено, что к подсемейству *Naplophragmiinae* следует относить фораминиферы на ранней стадии стрептоспирально-направленные, на поздней — развернутые с простым устьем и альвеолярной стенкой. Подсемейство рассматривается в объеме двух родов: *Naplophragmium* Reuss и *Triplasia* Reuss и включено в состав семейства *Loftusiidae* Brady, 1884 в соответствии с классификацией Loeblich and Tappan, 1974.

Библ. 18 назв.

УДК 56 (116) :563.125

**Отряд фораминифер на примере *Nodosariida* (опыт сравнительной морфологии).** Г р и г о р я н с А.А. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1982, вып. 25

В статье рассмотрены общие принципы построения системы высших таксонов фораминифер и критерии выделения и границы отрядов фораминифер на примере *Nodosariida*. В основу системы высших таксонов (отрядов) принимается диада признаков — тип стенки и тип строения раковины. Границы отряда *Nodosariida* определяются двумя важнейшими признаками — типом стенки и типом устья. В пределах этого отряда для выделения надсемейств основным признаком принимается тип строения раковины (выделяется *Nodosariacea* и *Polymorphinacea*), а семейств — морфогенез и форма раковины.

Библ. 24 назв. Ил. 1.

УДК 563.125.1

**О морфологических признаках высокого таксономического ранга у нодозариид.** А з б е л ь А.Я., К у з и н а В.И. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1982, вып. 25.

В статье рассматриваются признаки надродового ранга, положенные в основу систематики нодозариид, принятые в "Основах палеонтологии" и "Treatise...". Авторы предлагают выделять семейства и подсемейства у нодозариид только по типу строения раковин. По этому признаку в отряде *Nodosariida* могут быть установлены три семейства: *Nodosariidae* с подсемействами *Nodosariinae*, *Froniculariinae* и *Plectofroniculariinae*, *Vaginulinidae* с подсемействами *Vaginulininae* и *Lenticulininae* и *Polymorphinidae* с подсемействами *Polymorphininae*, *Guttulinae*, *Webbinellinae*, *Ramulininae* и *Oolinae*.

Библ. 14 назв.

УДК 563.125.5.01:591.4

**Типы спирали и их систематическое значение у нуммулитов.** Т.А. М а м е д о в, Ш.А. Б а б а е в. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1982, вып. 25.

В статье рассматриваются типы спирали у нуммулитов и их систематическое значение. Выделены два основных типа спирали, которые, в свою очередь, делятся на два подтипа. На основе предложенной классификации характера спирали составлена схема филогенетического развития нуммулитов по материалам с территории Азербайджана и сопредельных районов.

Для выяснения филогенетических связей между видами отдельных групп нуммулитов построены кривые роста диаметра оборотов спирали для каждой группы, которые показывают, что каждый вид имеет определенную направленную в развитии спирали. Вычислены отношения диаметра раковины к числу оборотов каждого вида, по значениям которого оценены скорость навивания спирали в разные этапы развития видов отдельных групп.

Библ. 10 назв. Ил. 8.

УДК 563.12:551.763

**Новые данные о строении раковин трохолин (фораминиферы).** М а н ц у р о в а В.Н., Г о р б а ч и к Т.Н. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1982, вып. 25.

В результате изучения раковин трохолин из берриасовых и валанжинских отложений Крыма и из оксфордских отложений Литвы и Рязанской области получены следующие новые данные. Рентгеноструктурным методом установлено, что у *Trocholina burlini* раковина состоит из кальцита, а у *T. transversarii* — из арагонита. В проходящем свете, в шли-

фах, у последнего вида отмечено двухслойное строение стенки раковины с внутренним тонким светлым слоем и наружным — толстым и темным. У других видов трохолин эта закономерность четко не прослеживается. Обнаружена умбиликальная система каналов с простым строением у *T. burliini* и сложным у — *T. gigantea*. Приведены возможные варианты интерпретации этих данных.

Библ. 36 назв. Ил. 7.

УДК 565.33

**К систематике Primitiopsacea и положению в них Graviidae (Ostracoda).** Поленова Е.Н. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1982, вып. 25.

Рассмотрены морфология и терминология примитиопсацей; дана таксономическая оценка их признаков. При обзоре представлений о систематике этой группы остракод особое внимание уделено истории установления семейств Graviidae Polenova, 1952 и Pribylitidae Pokoynu, 1958. Пржибилитиды включены в синонимичку гравиид, как это уже делалось рядом исследователей. Подтверждается и обосновывается отнесение гравиид (=пржибилитид) к примитиопсацеям. Принимаемая система примитиопсацей в значительной мере совпадает с предложенными А. Мартинсоном и И. Грюнделем. Рассмотрены наиболее заметные изменения в морфологии и систематическом составе примитиопсацей на протяжении их существования от ордовика до девона включительно. Показано значение их представителей при биостратиграфических исследованиях.

Библ. 32 назв. Ил. 3.

УДК 565.33

**Состояние изученности и принципы классификации остракод надсемейства Darwinulacea** Brady et Norman, 1889. Кашеварова Н.П., Неуструева И.Ю. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1982, вып. 25.

Рассмотрены классификации дарвинулацей, предложенные различными авторами за период с 1960 по 1979 г. На основании анализа критериев выделения таксонов различного ранга уточняются принципы классификации дарвинулацей. Построенная в соответствии с этими принципами система надсемейства Darwinulacea включает четыре семейства: Darwinulidae Brady et Norman, 1889; Suchonellidae Mischina, 1972; Microdarwinulidae Kashevarova et Neustrueva, fam. nov.; Darwinuloididae Molostovskaja, 1979. Приведена характеристика указанных семейств; намечены основные задачи дальнейшего изучения дарвинулацей.

Библ. 48 назв.

УДК 565.33:551.736.3

**О некоторых принципах систематики позднермских Darwinulacea.** Молостовская И.И. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1982, вып. 25.

В соответствии с результатами пересмотра таксономического значения морфологических признаков раковин дарвинулацей предлагается упорядочение систематики надсемейства Darwinulacea, которое подразделяется на три семейства: Darwinulidae Brady et Robertson, 1889 (роды — Darwinula, Suchonellina, Gerdalia, Microdarwinula), Suchonellidae Mischina, 1972 (роды — Suchonella, Tatariella, Prasuchonella) и Darwinuloididae Molostovskaja, 1980 (роды — Darwinuloides, Whipplella).

Библ. 32 назв. Ил. 1.

УДК 563.1

**К классификации ископаемых тинтинид.** Макарьева К.Ф. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1982, вып. 25.

На основе анализа различных взглядов на строение стенок раковин ископаемых тинтинид и результатов собственных исследований мезозойских тинтинид предлагается считать раковины этих организмов первично известковыми. Вслед за Новаком в отряде Tintinnida выделяются три надсемейства. В надсемействе Calpionellidea выделяются три новых семейства на основании отличий в составе и структуре стенки раковины и в характере воротничка. Перечислены валидные виды тинтинид, распространенные в берриасе и валанжине Северного Кавказа.

Библ. 22 назв. Фототабл. 1.

---

**Вопросы микропалеонтологии, вып. 25**

Систематика и морфология микроорганизмов

Утверждено к печати *Ордена Трудового Красного Знамени*  
Геологическим институтом Академии наук СССР

Редактор *Т.П. Бондарева*. Редактор издательства *А.В. Гамвиюнова*  
Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*. Технический редактор *Н.А. Посканина*  
Корректор *О.А. Разуменко*

ИБ № 24097

Подписано к печати 24.06.82. Т — 12914. Формат 70 X 108 1/16. Бумага офсетная № 1  
Печать офсетная. Усл. печл. 15,4 + 1,4 вкл. Усл. кр.-отт. 16,9. Уч.-издл. 20,5  
Тираж 650 экз. Тип. зак. 1436. Цена 3 р. 10 к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90  
Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"  
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

---

