

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ И ГЕОФИЗИКИ
Выпуск 214

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
SIBERIAN BRANCH
TRANSACTIONS OF THE INSTITUTE OF GEOLOGY AND GEOPHYSICS
Issue 214

A. S. D A G Y S

TRIASSIC
BRACHIOPODS
(MORPHOLOGY, CLASSIFICATION,
PHYLOGENY, STRATIGRAPHICAL
SIGNIFICANCE AND BIOGEOGRAPHY)

Responsible editor,
Acad. Sci. corr. member, *V. N. Sachs*

PUBLISHING HOUSE «NAUKA»
SIBERIAN BRANCH
NOVOSIBIRSK-1974

А. С. ДАГИС

ТРИАСОВЫЕ БРАХИОПОДЫ

(МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМА, ФИЛОГЕНИЯ,
СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ
И БИОГЕОГРАФИЯ)

Ответственный редактор
чл.-корр. АН СССР *В. Н. Сакс*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НОВОСИБИРСК-1974

УДК 564.8(551.761)

Монография представляет собой сводку по триасовым брахиоподам мира. В ней рассмотрены морфология основных структур раковины, вопросы их гомологизации, а также морфогенез и эволюция отдельных скелетных элементов. Предложена система брахиопод триаса, основанная на новых воззрениях на принципы классификации ряда отрядов, освещены основные тенденции исторического развития семейств и более крупных таксонов, даны описания всех родов триасовых брахиопод. В работе рассмотрены также изменения сообществ брахиопод во времени и в пространстве, в результате чего установлены характерные комплексы для отдельных стратиграфических подразделений, намечены основные закономерности географической дифференциации брахиопод триаса и предложена схема зоогеографического районирования триасовых акваторий по брахиоподам.

Книга рассчитана на широкий круг палеонтологов, биологов, а также геологов, изучающих мезозойские отложения.

The monograph is a summary on triassic brachiopods of the world. The morphology of the main structures of the shell, their homologization is reviewed in the article alongside with the morphogenesis and the evolution of separate skeletal elements. Offered is a system of triassic brachiopods based on the new stand-point on the classification principles. The main tendencies of historical development of the families and some bigger taxons are put into the light, all the triassic brachiopods genera being described also.

The author traces the changes of brachiopod communities in time and space, the result of this being the determination of characteristic complexes for separate stratigraphical subdivisions.

The main regularities of triassic brachiopods' geographical differentiation as well as the scheme of zoogeographical division into districts of triassic aquatoria are also outlined by the author.

The book is meant for a wide circle of palaeontologists, biologists and also geologists, studying mesozoic sediments.

ВВЕДЕНИЕ

Триасовый период был переломным в истории брахиопод, и к нему приурочена крупнейшая перестройка систематического состава этой группы. Продолжают существовать многие таксоны, пережившие критическое состояние на границе перм и триаса и прошедшие длительную историю развития в палеозое (*Athyridida*, *Retziidina*, *Spiriferinacea*, *Dielasmatacea*). Изучение их конечных этапов развития имеет большое значение для познания эволюция указанных групп в целом. В то же время в триасе появляются первые представители ряда таксонов (*Dallinacea*, *Loboidothyridacea*, *Thecideacea*), играющих ведущую роль в сообществах брахиопод мезозойских и кайнозойских морей. Изучение триасовых брахиопод, таким образом, проливает свет на происхождение мезокайнозойских брахиопод, которые до последнего времени оставались недостаточно выявленными в силу ряда причин, в основном в связи с неправильным методическим подходом, когда брахиоподы палеозоя и мезозоя изучались раздельно и их системы выработывались в значительной мере независимо друг от друга.

Не менее серьезное препятствие в познании вопросов преемственности и генетических связей мезозойских брахиопод — недостаточная изученность триасовых брахиопод в целом. Изучению триасовых брахиопод посвящены многочисленные работы, относящиеся главным образом ко второй половине прошлого века и написанные большей частью на альпийском материале. Однако они, довольно полно освещая видовой состав и отчасти стратиграфическое распространение рассматриваемых ископаемых, почти не касаются принципиальных вопросов их классификации, в особенности высших категорий. В результате многочисленные виды, нередко представляющие целые отряды, объединялись в один или несколько родов при очень широком понимании их объема, что ни в какой мере не отражало систематического состава триасовых брахиопод. Отсутствие же удовлетворительной системы приводило к нечеткости диагнозов отдельных видов, широкому пониманию их объема, что влекло за собою снижение их стратиграфической ценности.

После многочисленных работ по триасовым брахиоподам, появившихся в конце прошлого — начале настоящего столетия, среди которых в первую очередь следует отметить ставшие классическими исследования австрийского палеонтолога А. Битнера, в изучении этой группы наступил резкий застой. В то время, когда интенсивно изучались палеозойские и послетриасовые фауны брахиопод, что привело к существенному прогрессу в их таксономии, филогении, вопросах стратиграфического и географического распространения, изученность триасовых брахиопод сохранялась, по сути дела, на уровне работ прошлого века. Выпадение столь важного этапа, как триасовый период, из истории развития брахиопод являлось значительной помехой при решении общих

вопросов классификации и филогении брахиопод. Восполнению этого пробела и посвящена настоящая работа. Основные задачи, которые предполагается в ней решить, могут быть сформулированы в следующем виде.

1. Всестороннее изучение морфологии раковин триасовых брахиопод, выявление функционального значения отдельных структур, решение вопросов их гомологизации, изучение изменений в индивидуальном и историческом развитии на основании применения современных методов исследования.

2. Ревизия старых таксонов и выявление таксономического разнообразия триасовых брахиопод.

3. Изучение основных направлений развития, построение системы брахиопод триаса. Выявление преемственности и генетических связей триасовых брахиопод с палеозойскими группами и роли триасовых брахиопод в формировании более молодых мезозойских и кайнозойских фаун брахиопод.

4. Выявление закономерностей распределения брахиопод во времени, т. е. стратиграфическое значение этой группы и особенности ее географической дифференциации.

Основное внимание при решении поставленных задач уделено родам и более высоким категориям. Описания видов триасовых брахиопод из разных районов СССР опубликованы главным образом в двух наших монографиях (Дагис, 1963а, 1965). Исключения составляют новые виды, являющиеся типовыми для новых родов или привлекающиеся для решения ряда морфологических, систематических, биогеографических и других вопросов.

Настоящая работа — итог многолетних исследований автором триасовых брахиопод Советского Союза и ряда зарубежных стран. Основная изученная коллекция, содержащая более 50 000 экз., происходит из разных районов СССР: Крыма (сборы автора, З. А. Антощенко, В. И. Славина, В. Н. Шванова); Северо-Западного Кавказа (сборы автора, С. Л. Бызовой, З. П. Едигаряна, Т. Г. Ильиной, В. И. Славина), Магмышлака (сборы А. А. Шевырсева, Т. В. Астаховой), Памира (сборы автора, В. И. Дронова, Б. К. Кушлина, В. Н. Овчаренко), Приморья (сборы автора, И. В. Бурия, Н. К. Жарниковой, Л. Д. Кипарисовой), разных районов Северо-Востока СССР (сборы автора, А. В. Алдошина, Т. В. Астаховой, А. И. Афицкого, Ю. М. Бычкова, В. Ф. Возина, Е. П. Данилоторского, С. В. Домохотова, В. П. Закандырина, В. М. Завадовского, Х. И. Калугина, А. Г. Лапшинова, Д. В. Лазуркила, К. А. Львова, В. И. Носкова, Б. В. Пепеляева, Д. М. Печерского, Ю. Н. Попова, И. В. Полуботко, В. П. Полэ, А. Д. Силинского, Б. А. Сняtkова, Л. А. Сняtkова, М. И. Терехова, И. И. Тучкова и др.) и Шпицбергена (сборы Ю. И. Бурова, Б. А. Клубова, Т. М. Пчелиной). Кроме того, были перензучены коллекции триасовых брахиопод А. С. Монсеева, хранящиеся в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф. Н. Чернышева и в музее на кафедре исторической геологии ЛГУ.

В нашем распоряжении имелся сравнительный материал из Албании, Югославии, Болгарии, Италии, Австрии, Венгрии, Чехословакии, Афганистана, Северного Вьетнама (в том числе ряд типовых видов родов, отсутствующих на территории СССР), любезно предоставленный З. Сучич-Протич (Белградский университет), М. Ганевым (Геологический институт Болгарской АН), Г. Цапфе (Естественно-исторический музей в Вене), Р. Зибером (Геологический музей геологической службы Австрии), Е. Вег (Будапештский университет), Э. Оуэном (Британский музей естественной истории), Д. Пирсоном (Геолого-палеонтологический ин-т, Тюбинген, ФРГ), М. Сиббликом (Геологический ин-т Чехословацкой АН), Данг Ву-хуком (Геологическая служба ДРВ), В. А. Добрецовым, Б. К. Кушлиным, а также собранный автором во время научной командировки в Болгарию в 1966 г.

Кроме того, определенную пользу принесло знакомство автора с коллекциями альпийских, гималайских и новозеландских брахиопод в Британском музее естественной истории в Лондоне, позволивших внести ряд корректив в систематические и палеобиогеографические построения.

Поскольку в триасе существуют как перешедшие из палеозоя группы, так и таксоны, основное развитие которых происходило в послетриасовое время, для решения ряда вопросов систематики и филогении был привлечен сравнительный материал, полученный от Р. Т. Грациановой, А. Д. Григорьевой, Е. А. Ивановой, А. Б. Ивановского, В. П. Камышана, Ю. И. Каца, Н. П. Кулькова, В. П. Макридина, Е. С. Порецкой, а также д-ра А. Купера (Национальный музей Соединенных Штатов, Вашингтон).

Рисунки к работе выполнены автором или по эскизам автора А. С. Дёриным и В. И. Желтковским. Фотографии брахиопод изготовлены В. Ф. Горкуновым, В. П. Вагнером, В. П. Раевским, В. А. Ивановым. Для тех немногочисленных родов, по которым отсутствует оригинальный материал в нашей коллекции, даны изображения, заимствованные из опубликованных работ, о чем указано в каждом конкретном случае.

Ряд положений, развиваемых в работе, был обсужден с Л. Д. Кыпарисовой, Е. А. Ивановой, В. П. Макридиным, В. П. Саксом. По отдельным общетеоретическим и номенклатурным вопросам автор консультировался с А. М. Обутом, Т. Г. Сарычевой, Б. С. Соколовым, В. Н. Шиманским.

Автор считает своим приятным долгом выразить признательность всем лицам, содействовавшим выполнению данной работы.

Многие годы, в течение которых изучался материал, послуживший основой для настоящей работы, автор пользовался постоянной поддержкой своего учителя Юрия Александровича Орлова. Горько сознавать, что в связи с безвременной кончиной уже невозможно передать ему глубокую благодарность.

КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ ТРИАСОВЫХ БРАХИОПОД

Первые триасовые брахиоподы были описаны Шлотхаймом (Schlottheim, 1820) полтора века назад из раковинного известняка Германии. За время изучения этой группы написано более 300 работ, в основном небольших заметок, содержащих описания отдельных видов, и крайне ограниченное число крупных монографий, причем подавляющее большинство работ посвящено изучению триасовых брахиопод из Тетиса, преимущественно его западной части.

Очень условно история изучения триасовых брахиопод может быть разбита на несколько этапов. Первый из них охватывает промежуток времени от двадцатых до восьмидесятых годов прошлого века и характеризуется накоплением материала главным образом из Альп и области распространения германотипного триаса, т. е. выявлением видового состава брахиопод из разных стратиграфических уровней триаса. Брахиоподы описываются исключительно на основании изучения внешних признаков в составе родов, отражающих, по сути дела, их отрядную принадлежность (*Spirifer*, *Terebratula* и др.). В начале этого этапа наиболее многочисленны работы, посвященные изучению преимущественно средне-триасовых брахиопод внеальпийской зоны (Buch, 1834, 1843; Dunker, 1851; Schlottheim, 1820, 1822; Zenker, 1834, 1836; Ziethen, 1830—1833, и др.). Несколько позднее значительные комплексы разновозрастных брахиопод обнаружены и в альпийском триасе, хотя большинство публикаций остается посвященным брахиоподам из раковинного известняка. В пятидесятых — семидесятых годах прошлого века достаточно полно выявляется видовой состав брахиопод из раковинного известняка внеальпийской зоны (Alberti, 1864; Bronn, 1851—1856; Dunker, 1851; Eck, 1862; 1865; Giebel, 1854; Seebach, 1861; Zejsner, 1845; и др.), описываются отдельные виды из одновозрастных отложений Альп, Карпат и других областей (Voeskh, 1872; Catullo, 1847; Loretz, 1875; Peters, 1867; Schauroth, 1855, 1859, и др.). К этому же времени приурочено появление работ, в которых приведены описания достаточно больших комплексов из ряда изобилующих брахиоподами фаций верхнего триаса Альп — кассьянских слоев (Münster, 1841; Klipstein, 1843; Laube, 1865), кесенских терригенно-карбонатных толщ (Suess, 1854; Winkler, 1859) и норийских халльштаттских известняков (Suess, 1855), а также поступают первые сведения о находках брахиопод в ряде отдаленных районов — на Шпизбергене (Lindström, 1865), в Гималаях (Oppel, 1865; Stoliczka, 1866), Новой Зеландии (Nector, 1879), Калифорнии (Gabb, 1864).

Следующий этап, охватывающий два последних десятилетия XIX в. и начало XX в., характеризуется появлением работ, в которых делаются первые попытки классификации триасовых брахиопод на более высоком, чем вид, уровне с привлечением в ряде случаев структур внутреннего строения. Одной из первых работ этого периода является классическая монография Цугмайера (Zugmayer, 1880), посвященная рэтским брахио-

подам Восточных Альп, не потерявшая своего значения до настоящего времени. В ней впервые в изучении брахиопод триаса применена методика изготовления срезов, в связи с чем все описанные виды имеют полную характеристику как внешних, так и внутренних признаков. Важнейшие отличия во внутреннем строении раковин Цугмайер положил в основу классификации рэтских брахиопод, что позволило ему выделить ряд специфических групп, рассмотренных в дальнейшем в качестве самостоятельных родов или более высоких таксонов.

Так, короткопелетчатые теребратулиды по наличию или отсутствию септальных образований были разделены на две группы — *bi-partitae* и *simplices*, возведенные Ваагеном (Waagen, 1882—1885) в ранг самостоятельных родов — *Rhaetina* и *Zugmayeria*. Подмеченные Цугмайером отличия в строении апикального аппарата спириферинид (*dimidiatae* и *tripartitae*) в дальнейшем были использованы для разделения семейств *Spiriferinidae* и *Laballidae* (Дагис, 1965).

Наиболее значительные успехи в области изучения триасовых брахиопод в конце прошлого — начале настоящего столетия связаны с именем известного австрийского палеонтолога Александра Биттнера. Перу этого исследователя принадлежат ряд крупных статей и монографий по триасовым брахиоподам Альп, Карпат, Динарид (Bittner, 1884, 1886a, 1888, 1890, 1891a, 1892a, б, 1894, 1895, 1900, 1902), фундаментальное исследование брахиопод триаса Гималаев (1899a) и первые описания сибирского материка (1886б, 1899б). Особого внимания заслуживает его капитальная сводка по триасовым брахиоподам Альп (Bittner, 1890), а также несколько дополнивших ее работ (Bittner, 1892a, 1896, 1900, 1902), в которых ревизован почти весь европейский материал по брахиоподам триаса и описаны многие новые таксоны. Для ряда видов Биттнером были выявлены отдельные детали внутреннего строения, которые в сочетании с внешними признаками позволили выделить специфические для триаса роды и в какой-то степени систематизировать накопившиеся сведения по брахиоподам триаса.

Наибольший успех в этом отношении был достигнут для атирид: на основании строения брахидия разделенных Биттнером на две группы (с одинарной и двойной спиралью), в пределах которых по характеру скульптуры он обособил ряд «форм», поднятых в дальнейшем до ранга родов. Основная идея классификации атирид Биттнера была поддержана Шухертом (Schuchert, 1894) и сохранилась в современных построениях. Не измененными остались и представления этого автора по систематике конинкинид, текоспирид. В других группах Биттнер также установил ряд новых родов, охватывающих, однако, небольшое количество видов, резко отделяющихся либо внешним обликом (*Halorella*, *Norella* и др.), либо деталями внутреннего строения (*Juvavella*, *Nucleatula* и другие теребратулиды с центронелловой петлей). Основная же масса видов триасовых спириферинид, ринхонеллид, теребратулид, внутреннее строение которых оставалось неизвестным, была описана Биттнером в составе родов *Spiriferina*, *Rhynchonella*, *Terebratula*, *Waldheimia*, объем которых понимался наиболее широко. Достаточно указать, что из 49 видов спириферинид 45 были описаны в составе рода *Spiriferina*, из 102 видов ринхонеллид, 92 отнесены к роду *Rhynchonella* и т. д.

Точка зрения Биттнера на классификацию брахиопод триаса прилята в дальнейшем без существенных изменений во всех сводках по палеонтологии. Ее можно положить в следующем виде.

1. Spiriferinidae.

Роды *Spiriferina*, *Cyrtina*, *Mentzelia*, *Thecocyrtella*.

2. Spirigeridae.

Род *Spirigera* с под родами: *Tetractinella*, *Pentactinella*, *Anomactinella*, *Amphitomella*, *Dioristella* (с одинарной спиралью); *Pexidella*,

- Diplospirella*, *Furactinella*, *Anisactinella*, *Pomatospirella* (с двойной спиралью).
3. Nucleospiridae.
Род *Retzia*.
 4. Koninckinidae.
Роды *Amphiclina*, *Koninckina*, *Amphiclinodonta*, *Koninckodonta*, *Koninckella*.
 5. Thecospiridae.
Роды *Thecospira*, *Thecospirella*.
 6. Thecideidae.
Роды *Thecidium*, *Pterophleos* (= *Bactrynum*).
 7. Rhynchonellidae.
Роды *Rhynchonella* (с под родами *Norella*, *Austriela* (= *Austriellula*)), *Halorella*, *Dimerella*, *Rhynchonellina*.
 8. Terebratulidae.
 - а) Terebratulinae.
Роды *Terebratula* (с под родами *Coenothyris*, *Rhaetina*, *Zugmayeria*, *Propygope*) и *Waldheimia* (с под родами *Aulacothyris*, *Camerothyris*, *Cruratula*).
 - б) Juvavelinac (- - Neocentronellinae).
Роды *Juvavella*, *Juvavellina*, *Nucleatula*, *Dinarella*.

В годы, когда публиковались работы Биттнера, составившие целую эпоху в изучении брахиопод триаса, и несколько позднее (вплоть до первой мировой войны), продолжается интенсивное накопление сведений о видовом составе триасовых брахиопод разных районов Европы, в которых систематические вопросы обычно не решаются и лишь в разной степени принимаются основные выводы Биттнера (Broili, 1904; Di-Stefano, 1912; Frech, 1904; Kittl, 1903; Martelli, 1904; Parona, 1889; Philipp, 1904; Salomon, 1895; Simionescu, 1910; Tommasi, 1885; 1890, 1894, 1911, 1913; De Toni, 1914; Wilckens, 1909; и др.). В это же время несколько пополняются сведения о брахиоподах триаса внеевропейских регионов — Гималаев (Dieber, 1906—1908), Индокитая (Mansuy, 1913), Новой Каледонии (Piroutet, 1908), Индонезии (Wagner, 1907; Boehm, 1908; Krumbek, 1913), Китая (Koken, 1900), бореальных областей (Boehm, 1903).

Вопросы систематики триасовых брахиопод в конце прошлого века рассматривались в ряде работ, посвященных построению общей системы брахиопод (Hall, Clarke, 1894; Schuchert, 1893, 1894; и др.), в которых в основном была принята схема Биттнера, но повышеп ранг многих таксонов. (Подроды Биттнера были возведены в ранг родов, группы атрид с разным строением брахидия Шухертом выделены в качестве самостоятельных подсемейств и др.)

После первой мировой войны наступает период застоя в области изучения триасовых брахиопод, который резко контрастирует с интенсивным изучением как палеозойских, так и более молодых мезозойских и кайнозойских фаун. Этот третий этап изучения характеризуется ослаблением исследований триасовых брахиопод в Альпах и прилегающих районах Западной и Южной Европы. Немногочисленные описания небольшого количества видов из новых местонахождений (Милосавльевич, 1935; Бешич, 1949; Стефанов, 1936; Jekelius, 1936; и др.), как правило, уступают по уровню выполнения лучшим работам конца прошлого века. Отдельные публикации, в которых дается более углубленное изучение триасовых брахиопод и решаются систематические вопросы (например, Kirchner, 1934), являются исключением.

В это время значительно расширяется география исследований триасовых брахиопод, хотя уровень большинства работ, в связи с ограниченным изучением внутреннего строения раковин, во многих случаях остается неудовлетворительным. Достаточно полно выявляется видовой со-

став брахиопод триаса Новой Зеландии и Новой Каледонии (Treschman, 1918; Wilckens, 1927; Marwick, 1953; Drote, 1953), где устанавливается ряд специфических и довольно хорошо обоснованных родов (*Rastelligera*, *Psioidea*, *Clavigera*), появляются более детальные сведения о триасовых брахиоподах Индонезии (Krumbeck, 1923, 1924; Kutassy, 1934; Wanner, Knipscheer, Schenk, 1952; и др.), Китая (Reed, 1927; Hsu, Chen, 1944; Wang, 1955; и др.), Японии (Tokuyama, 1957a, б), Северной Америки (Girty, 1927; Newell, Kummel, 1942; Smith, 1927; и др.), Южной Америки (Tilman, 1917; Körner, 1947). Все эти работы имеют фаунистический характер, и вопросы систематики в них практически не затрагиваются, за исключением нескольких статей, где резко отклоняющиеся формы возводятся в ранг самостоятельных родов (Cooper, 1942; Wang, 1955).

В Советском Союзе в это время большая работа по изучению триасовых брахиопод была проделана профессором Ленинградского университета А. С. Моисеевым, опубликовавшим первые описания триасовых брахиопод Крыма (1926, 1932), Кавказа (1936, 1947), Памира, (1937a, 1938), а также Северо-Востока СССР (1937б). Публикации А. С. Моисеева выгодно отличались от исследований большинства палеонтологов того времени применением современной методики исследований, что позволило ему уделить большое внимание вопросам систематики триасовых брахиопод и в первую очередь такой трудноклассифицируемой группе, как ринхонеллиды (1936). А. С. Моисеев начал крупную работу «Брахиоподы триаса СССР», которая, по замыслу автора, должна была обобщить все сведения по триасовым брахиоподам разных районов Советского Союза. К сожалению, в связи с внезапной смертью А. С. Моисеева эта работа осталась незаконченной. Фрагменты рукописи, хранящиеся на кафедре исторической геологии геологического факультета ЛГУ, не привязаны к оставленной А. С. Моисеевым коллекции, которая сильно пострадала во время войны, в связи с чем удалось восстановить и опубликовать лишь отдельные новые таксоны, выделенные А. С. Моисеевым в этой рукописи (Дагис, 1962a, б).

Наконец, последние 10—15 лет могут быть выделены в четвертый этап исследования триасовых брахиопод, ознаменовавшийся оживлением интереса к этой группе ископаемых и появлением тщательно выполненных работ, нередко затрагивающих вопросы систематики триасовых брахиопод. Здесь могут быть отмечены исследования альпийских (Gaetani, 1966; Taddei-Ruggiero, 1968), канадских (Ager, Westerman, 1963; Logan, 1964, 1967), новозеландских (Campbell, 1968), оманских (Hudson, Jeffries, 1961) брахиопод, работы по ринхонеллидам триаса Эрепа (Ager, 1959, 1960, 1968), стромбеноидным брахиоподам Радвика (Rudwick, 1968) и др. Планомерное изучение триасовых брахиопод СССР, начатое А. С. Моисеевым, было продолжено автором данной работы (Дагис, 1958, 1959a, б, 1961a, б, 1962a, б, 1963a, 1965). В этих публикациях впервые выявлен состав триасовых брахиопод из бореальных бассейнов, ревизованы позднетриасовые фауны Юга СССР, на основании исследования совокупности внешних и внутренних признаков установлены многие новые виды, роды и более высокие таксоны, решены вопросы стратиграфической значимости и биогеографической дифференциации триасовых брахиопод. Дальнейшие планомерные исследования с привлечением сравнительного материала из других стран позволили рассмотреть вообще вопросы систематики триасовых брахиопод, основные направления исторического развития, закономерности стратиграфического и географического распространения, которые и излагаются в настоящей работе.

Положение триасовых таксонов в общей системе брахиопод многократно рассматривалось в крупных сводках и справочниках, посвященных ископаемым брахиоподам (Лихарев, 1934; Roger, 1952; Основы палеонтологии..., 1960; Treatise..., 1965; и др.). Ввиду недостаточной степени изученности или своеобразия многих триасовых форм и

компилятивного характера указанных руководств и справочных изданий, на происхождение и положение в системе многих триасовых таксонов нередко высказывались противоречивые взгляды, разбор которых приведен в систематической части данной работы.

ВОПРОСЫ МОРФОЛОГИИ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАКОВИН ТРИАСОВЫХ БРАХИПОД

Основа всякой систематической работы заключается в анализе исследуемого материала и синтезе полученных данных в виде определенной системы. Исследования подобного рода, особенно ископаемого материала, в первую очередь базируются на морфологических данных, с изучением которых, по сути дела, и начинается работа систематика. Максимально полный охват морфоструктур, выявление их строения, происхождения, морфогенеза и исторического развития являются важнейшим условием и предпосылкой оригинальных результатов. Особое значение морфологические исследования имеют для познания системы триасовых брахиопод.

Приводимые ниже результаты морфологических исследований раковин брахиопод основаны большей частью на триасовом материале, хотя в ряде случаев для решения вопросов гомологий, исторического развития отдельных структур, а также в целях сравнительного анализа привлекался как палеозойский материал, так и более молодые и современные формы. Наряду с исследованиями отдельных морфоструктур приведены сведения об их функциональном значении, которые в дальнейшем использованы при таксономической оценке признаков. Во избежание чрезмерного увеличения объема работы в этом разделе рассмотрено главным образом внутреннее строение раковины, которое наиболее слабо изучено и в то же время имеет первостепенное значение для классификации. Вопросы терминологии, морфологии, а также морфофункциональный анализ внешнего строения раковин послепалеозойских брахиопод достаточно полно освещены в работах С. Бакмэна, Дж. Томсона, В. П. Макридина и в соответствующих томах последних сводок по палеонтологии.

СТРУКТУРЫ КАРДИНАЛИЯ

У теребратулид одной из важнейших структур кардиналия являются замочные пластины, разработка вопросов морфологии и терминологии которых, несмотря на огромное количество работ, где эти вопросы затрагиваются, находится до настоящего времени в неудовлетворительном состоянии.

По оригинальному определению этой структуры, впервые выделенной у *Magelania flavescens*, замочная пластина представляет более или менее горизонтальную (т. е. лежащую в смычной плоскости) пластину, отделенную спереди от дна створки полостью (Thomson, 1927, с. 86). Если говорить более определенно, то под замочной пластиной следует понимать структуры кардиналия, находящиеся между внутренними приямочными гребнями. Круральными основаниями замочная пластина делится на три части: две внешние замочные пластины, расположенные между круральными основаниями и приямочными гребнями, и внутреннюю замочную пластину, находящуюся между круральными основаниями. Внешние замочные пластины понимаются одинаково практически всеми исследователями, занимающимися изучением как палеозойских, так и

мезозойских и кайнозойских теребратулид, но в термин «внутренние замочные пластины» зачастую вкладываются совершенно разные понятия. Так, Томсон (Tomson, 1927) под внутренней замочной пластиной понимал разные структуры кардиналия независимо от их формы, происхождения и функционального значения. Он относил к этой категории как горизонтальные пластины, развивающиеся вдоль внутренних краев круральных оснований у рода *Terebratula*, так и желобовидные структуры (септаллий), образованные слиянием пластин, отходящих к септе от круральных оснований у родов *Terebratella*, *Magellania* и др. Мюир-Вуд (Muir-Wood, 1934) для послепалеозойских брахиопод оставила термин «внутренние замочные пластины» только для пластин, сходных с таковыми у рода *Terebratula*, а желобовидные структуры и образующие их пластины назвала септаллием и септалльными пластинами соответственно.

Подобная трактовка отдельных элементов замочной пластины прочно закрепилась среди палеонтологов, изучающих мезозойские брахиоподы, и в первую очередь советских (Макридин, 1964; Дагис, 1963а, 1965, 1968; Прозоровская, 1968; и др.). Клауд (Cloud, 1942) под внутренней замочной пластиной подразумевал как образования, развитые у рода *Terebratula*, так и цельную пластину, перфорированную висцеральным фораменом и лежащую между круральными основаниями у родов *Cranaena*, *Cruptonella* и др. Одновременно он отмечал у палеозойских теребратулид структуры, аналогичные септаллию и септалльным пластинам мезозойских форм, названные им соответственно круральным желобом и круральными пластинами. Стелл (Stehli, 1965) все структуры кардиналия расположенные между приямочными гребнями, рассматривал в качестве единой кардинальной пластины (для палеозойских теребратулид).

Кэмпбелл (Campbell, 1965) внутренние замочные пластины понимал так же, как Томсон, и относил к ним любые образования, расположенные внутри круральных оснований, считая все эти структуры для палеозойских форм гомологичными на основании морфологического сходства, сходной топографии и предполагаемой общности происхождения.

Анализ большого мезозойского материала и литературных данных по древним теребратулидам показывает, что можно говорить довольно уверенно лишь о гомологичности внешних замочных пластин у теребратулидных брахиопод, тогда как образования, приписываемые за внутренние замочные пластины, могут иметь, по-видимому, разное происхождение. Один из древнейших родов теребратулидных брахиопод — *Mutatio-nella* имеет внутреннюю замочную пластину, состоящую из двух отдельных пластин или же соединенную в передней части с сохранением отчетливого следа сращения (рис. 1, а). Этот тип следует считать исходным для всех теребратулид и давним начато формам, с цельной замочной пластиной, перфорированной висцеральным фораменом, подобной пластине рода *Cranaena* (рис. 1, в), а также группам, имеющим наряду с цельной замочной пластиной структуры, отходящие от круральных оснований к дну створки и называемые Клаудом круральными пластинами (роды *Nanothyris*, *Rensselaerina* и др.) (рис. 1, б)*.

Дальнейшее развитие замочных пластин, насколько можно судить по филогенетическим построениям Клауда, шло в первой группе по пути прикрепления внутренней замочной пластины в ее средней части к дну створки и исчезновению висцерального форамена, что приводило к образованию структур кардиналия настоящих диелизматид (рис. 1, д). Во втором случае происходили редукция внутренних замочных пластин и соединение круральных пластин с образованием крурального желоба (*Rhipidothyrididae*). Последним членом в этой линии Клауд считал род

* Генетические линии раннепалеозойских брахиопод, у которых происходит редукция внутренних замочных пластин (*Rensselaerinae*, *Bornhardtinae* и др.), здесь не рассматриваются.

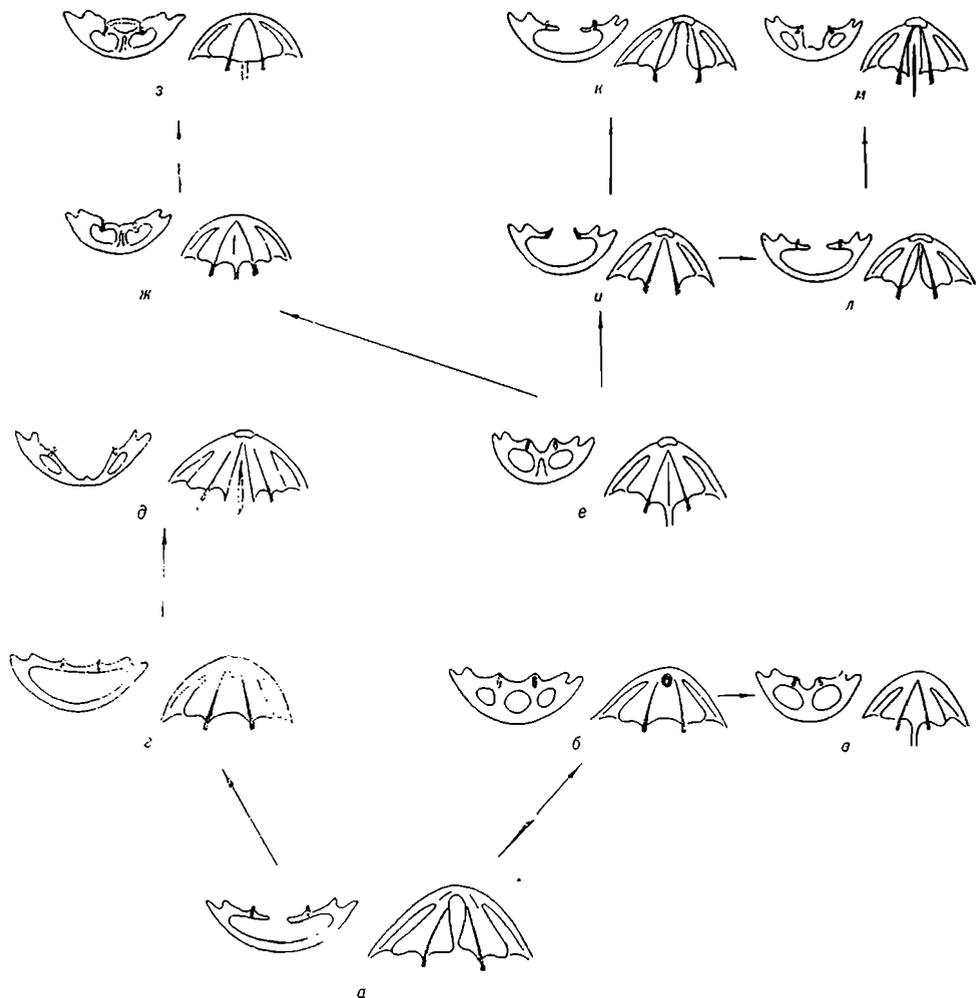


Рис. 7. Основные направления развития кардиналия теребратулоидных брахиопод. а — Mutationellidae (под Mutationella); б — Centronellidae; в — Rhipidothyrididae; г — Cranaeniidae; д — Dielasmatidae; з — Zeilleriidae, Dallinidae; и — Lobothyridae; к — Terebratulinae; л — Loboidothyrididae (под Viligothyris); м — Boreiothyrididae.

Girtyella, который имеет уже все признаки кардиналия, свойственные диелязматидам. Стебли (Stehli, 1956, 1965) и Кэмпбелл отрицали генетические связи *Girtyella* с Rhipidothyrididae, полагая, что круралий (или септаллий) этого рода является модификацией кардиналия диелязматидного типа. На вероятное родство диелязматид и краденид, по мнению Кэмпбелла, указывает значительное сходство апикального аппарата и ручных поддержек этих групп. К этим доводам следует добавить сходное постэмбриональное развитие ручных поддержек у сравниваемых таксонов, что с большим основанием позволяет связывать диелязматид с краденидами, а не с рипидотиридами.

Более поздняя эволюция кардиналия теребратулоид шла по двум линиям. В одной из них (Terebratulacea, Loboidothyridacea) происходит полная редукция образований, которые могут быть сопоставлены с внутренней замочной пластиной или с септальными пластинами (рис. 1, и). В другой линии (Zeilleridae, Dallinidae и др.) септальные пластины сохраняются, но сильное развитие получает септа. Септальные пластины здесь нередко узкие, соединяющие септу с приямочными гребнями, которые не достигают дна створки (рис. 1, ж). У некоторых форм последней

ветви могут появиться кроющие септаллий дополнительные образования (*Zeilleria elliptica*, *Z. bukowski* (Дагис, 1963а), *Zeilleria donetziana* (Макридин, 1964)), очень напоминающие внутреннюю замочную пластину древних стрингоцефалиций (рис. 1, з), в связи с чем они подобным образом были истолкованы В. П. Макридиным (1964, с. 30). Как показали исследования онтогенеза *Zeilleria bukowski*, эти пластины появляются лишь на дефинитивных стадиях развития и, следовательно, представляют собой вторичные образования.

Вторичный характер, по всей вероятности, имеют и структуры, относимые к категории внутренних замочных пластин у *Terebratulacea* и *Loboidothyridacea*. У рода *Viligothyris* (Дагис, 1968) внутренние замочные пластины появляются лишь на поздних стадиях онтогенеза, и их вторичный характер достаточно ясен (рис. 1, к). Работы по онтогенезу рода *Terebratula* и ему близких родов нам не известны. Однако бесспорен тот факт, что внутренние замочные пластины не встречены на разных стадиях постэмбрионального развития других родов семейства *Terebratulidae*, в связи с чем есть основание считать внутренние замочные пластины рода *Terebratula* также вторичными образованиями, развившимися независимо от таковых у рода *Viligothyris*. Внутренние замочные пластины последнего рода, видимо дали начало септальным пластинам арктических юрских и меловых *Boreiothyrididae* (Дагис, 1968). Древнейший род этого семейства — *Omolonothyris* царяда с зачаточными септальными пластинами имеет все характерные особенности лободотриид (рис. 1, м). Как морфологические, так и хронологические и биогеографические соображения, подробнее рассмотренные в разделе, посвященном филогении, говорят в пользу вторичного характера септальных пластин у *Boreiothyrididae*, хотя у наиболее молодых представителей этого семейства септальные пластины имеют огромное морфологическое сходство с таковыми диелезматид.

В связи с изложенным, которое если полностью не отвергает гомологичность внутренних замочных пластин в смысле Томсона и Кэмпбелла у теребратулид, то во всяком случае оставляет место для сомнений, мы принимаем терминологию, отражающую морфологическое разнообразие структур и их функциональное значение. Приняты в работе термины являются, следовательно, морфологическими, а не генетическими. Необходимы дальнейшие исследования и индивидуального, и исторического развития структур кардиналия для создания терминологии, основанной на принципе гомологий.

Под внешними замочными пластинами в данной работе понимаются субгоризонтальные пластины, находящиеся между внутренними приямочными гребнями и круральными основаниями. В тех случаях, когда внутренние замочные пластины или другие образования в центре кардиналия не развиты, эти структуры называются просто замочными пластинами. Внутренние замочные пластины (или пластины) — это скелетные образования, находящиеся между круральными основаниями, но не соединенные с дном створки. Если эти пластинки состоят из двух частей, это разъединенные замочные пластины (роды *Terebratula*, *Viligothyris*). Если между круральными основаниями развита одна сплошная пластина, внутренняя замочная пластина называется цельной (палеозойские формы).

Под септальными пластинами подразумеваются пластины, отходящие от круральных оснований к дну створки или к септе, которая может быть развита в разной степени. В последнем случае образуется более или менее глубокий желобок — септаллий. Очень редкая структура — пластины, перекрывающие септаллий, — получила название дополнительных пластин (Дагис, 1963а).

Функциональное значение рассмотренных скелетных образований теребратулид достаточно известно. Внешние замочные пластины служат местом прикрепления ножных мускулов у большинства теребратулид,

за исключением Cancellothyrididae. У них эти пластины развиты слабо, слиты с внутренними приямочными гребнями или отсутствуют, в связи с чем аджусторы прикрепляются к дну створки. Среди триасовых теребратулид встречаются многочисленные роды, у которых очень нечетки, слиты с внутренними приямочными гребнями внешние замочные пластины (роды *Angustothyris*, *Aulacothyropsis* и др.). Аджусторы у таких форм прикрепляются, по всей вероятности, к бокам септалия, как у современного рода *Pachymagas* (Thomson, 1927).

Внутренняя замочная пластина древних теребратулид также скорее служила местом крепления аджусторов (Campbell, 1965), но вполне вероятно, что ее задняя часть у форм, лишенных замочного отростка, несла отпечатки открывателей. Септальные пластины, разобщенные или соединенные и образующие септалий, кроме прикрепления аджусторов имели и другую функцию, связанную с укреплением круральных оснований и всего кардиналия в целом.

Терминология остальных элементов кардиналия теребратулид не нуждается в каких-либо дополнительных пояснениях.

Отдельные скелетные образования кардиналия испытывают существенные изменения в форме, пространственном положении и т. д. у разных таксонов и нередко много значат для систематики. Внешние замочные пластины могут быть прямыми, лежать в смычной плоскости створок (роды *Adygella*, *Adygelloides* и др., табл. II, фиг. 1—5) или иметь в разной степени выраженный наклон к дну спинной створки (роды *Rhaetina*, *Cubanothyris* и др., табл. I, фиг. 1—4). Этот признак очень стабилен и достаточно четко выдерживается у отдельных родов.

Не менее важным признаком является и степень разобщенности внешних замочных пластин и внутренних приямочных гребней. Как уже отмечалось, последние могут быть слиты с замочными пластинами. Разделение этих элементов кардиналия в таком случае носит очень условный характер (табл. I, фиг. 4). Другие формы имеют хорошо отделенные от приямочных гребней замочные пластины (роды *Adygella*, *Rhaetina* и др., табл. II, фиг. 5), которые обычно характеризуются значительной шириной. Между этими крайними формами существуют всевозможные переходы, но степень разобщенности замочной пластины и внутренних приямочных гребней в комплексе с другими деталями строения кардиналия дает нередко дополнительные критерии для разграничения родов.

Септальные пластины могут опираться на дно створки на некотором расстоянии от септы, примыкать к септе у ее основания (в этих случаях обычно развит септальный валик, или эусептойд) или опираться на септу с образованием септалия. Септалий у многочисленных изученных видов всегда образован слиянием септы и септальных пластин (а не раздвоением септы), причем последние заканчиваются по достижении септы (род *Pseudorugitela*) или же септальные пластины облекают септу и прослеживаются до дна створки (род *Aulacothyroides*).

Согласно нашим наблюдениям, септалий также никогда не образуется путем соединения одних септальных пластин, причем высота септы контролирует положение септалия над дном створки. Наличие или отсутствие септальных пластин или септалия — важнейший признак для разграничения таксонов семейственной группы среди теребратулид. Разобщенные септальные пластины и септалий обычно характеризуют отдельные роды, но некоторые роды могут иметь как разобщенные септальные пластины, так и септалий. Подобный случай был описан для родов *Rhaetina* (Дагис, 1963а) и *Dielasma* (Campbell, 1965).

Септальные образования среди триасовых брахипод представлены низким валиком (эусептойдом), разделяющим следы мускулов, или септой. Между этими понятиями очень трудно провести четкую границу, поскольку они отражают степень развития одной структуры. При отсутствии септальных пластин (надсемейство Terebratulacea, большинство

семейств надсемейства Loboidothyridacea) у теребратулид всегда развит эусептоид. Формы с септальными пластинами могут иметь как эусептоид, так и разной высоты и протяженности септу. Степень развития септы может сильно изменяться даже в пределах одного рода. Как пример можно привести род *Rhaetina*, у которого большинство видов имеет еле заметный септальный валик, а отдельные формы — достаточно ясную септу, на которую опираются септальные пластины с образованием септалля (Дагис, 1963а).

Аналогичная изменчивость септы наблюдается и у видов родов *Aulacothyriodes*. *A. sudzuchensis* имеет очень узкую септу, вполне сходную с эусептоидом теребратуляций. У *A. bulunensis* септа более высокая, а у *A. gzhigensis* — высокая и отчетливая. Подобные изменения в высоте септальных образований являются, однако, скорее исключением и встречаются только у диелязматаций. В пределах этого же таксона есть роды с одинаковой степенью развития септы у всех видов (например, роды *Cubanothyris*, *Adygella*).

У представителей семейств Zeilleriidae и Aulacothyropsidae септа постоянно высокая, в задней части почти достигает смычной плоскости створок, в связи с чем септалли у этих форм обычно очень мелкие. Высокая септа в данном случае характеризует отдельные семейства, а относительная длина септы нередко выдержана для родов. В качестве примера крайней стабильности септальных образований можно привести род *Aulacothyropsis*, все виды которого имеют септу, прослеживающуюся до лобного края.

В целом при изучении триасовых теребратулоидных брахиопод термин септальный валик, или эусептоид, применялся нами только для септальных структур, служивших разделению следов мускулов открывателей, которые нередко отсутствуют в области кардиналия. Под септой же подразумевается срединная пластина, несущая, кроме того, функции укрепления кардиналия и растущая от замочного края.

Изучение онтогенеза родов *Zeilleria* и *Aulacothyropsis* показало, что септа, как основная часть кардиналия закладывается на очень ранних стадиях. С возрастом происходит ее нарастание к переднему краю и существенное относительное удлинение. Для более молодых представителей Dallinacea и Terebratellacea принято считать, что септа является первым элементом, закладывающимся в онтогенезе. Однако в большинстве случаев наряду с септальным столбиком, который является скорее аналогом вертикальной пластины древнейшего типа ручных поддержек теребратулид (см. ниже), по всей вероятности, происходит рост ластоящей септы от кардиналия. Двойной характер септы, состоящей из собственно септы и аналогов вертикальной пластины, у мелового даллинидного рода *Kafirnigania* описал В. П. Макридин (1964), первым высказавший мнение о двойном характере септального столбика теребратулоидных форм. Иной характер имеет септа у таких родов, как *Diestothyris* (Кожукова, 1957). Она не достигает замочного края, и ее образование, видимо целиком связано с формированием брахидия. Для таких структур целесообразно сохранить термин «септальный столбик».

В качестве самостоятельного элемента кардиналия, особенно при изучении брахиопод методом последовательных припльфовок, обычно выделяют круральные основания. Они представляют собой след крура на замочных пластинах и в значительной степени отражают форму крура и их соотношение с замочными пластинами на разных стадиях роста (эти структуры рассмотрены в разделе, посвященном изучению брахидия).

Замочный отросток, служащий местом прикрепления дидукторов, у триасовых теребратулид в большинстве случаев развит слабо. Это разной высоты гребень в центральной части кардиналия, несущий отчетливую продольную штриховку. Замочный отросток встречается у всех Dielasmatidae и Aulathyroideidae, но не испытывает заметных модификаций. Извест-

тен он и у триасовых представителей надсемейств Terebratulacea и Loboiodothyridacea, но в отличие от более молодых таксонов этих надсемейств (например, Carneithyridinae), у которых замочный отросток достигает значительного разнообразия и служит надежным критерием для разделения родов, обычно слабо развит и его таксономическая оценка затруднена.

Вместе с тем ряд групп в триасе лишен замочного отростка. Так, эта структура не известна среди триасовых цейллерид и отсутствует у более поздних представителей этого семейства (Макридин, 1964). Замочный отросток не развит также у всех родов семейств Aulacothyrapsidae. В этих случаях отсутствие замочного отростка — главный диагностический признак семейств.

Кардиналий ринхонеллид очень сходен с таковым теребратулоидных брахиопод, здесь различаются те же отдельные скелетные элементы. Важнейшие из них — замочные пластины и септальные образования. Как и у теребратулид, у ринхонеллид можно различить внешние замочные пластины и внутреннюю замочную пластину, которая всегда состоит из одной пластины и является, следовательно, цельной (см. рис. 11). Также у триасовых ринхонеллид в разной степени могут быть развиты септальные пластины и септалий. Гомологичность этих структур еще более сомнительна, чем у теребратулид.

Древнейшие ринхонеллиды лишены септальных образований (Ancistorhynchiidae) или же имеют своеобразные структуры, которые могут быть близкими септально (Rhyuchotrematidae). Настоящий септалий, имеющий такое же строение, как и септалий мезозойских форм, известен из ордовика (роды *Lepidocycloides*, *Rostricellula*) и очень широко распространен у разных групп палеозойских и более молодых ринхонеллид. Во всех случаях он образован слиянием септальных пластин и в разной степени развитой септы (Kozłowski, 1929; Schmidt, 1965; и др.).

Купер (Cooper, 1959) считал, что подобные образования у третичных и современных ринхонеллид различны, и для септалия молодых родов предложил название «замочная камера». Изучение современного рода *Freleia* посредством серии поперечных срезов (Дагис, 1968) показало, что замочная камера не обнаруживает никаких принципиальных отличий от септалия как мезозойских, так и более древних родов. На наш взгляд, этот термин — излишний синоним.

На основании того, что первоначальные описания септалия, данные Лейдхольдом (Leidhold, 1921), не соответствуют действительности (Лейдхольд считал, что септалий образуется путем расщепления срединной септы), а также полагая, что септалий может образоваться и без участия септы, В. П. Макридин предложил для этой структуры термин «замочный желобок». Неправильное истолкование происхождения структуры при первоописании, по нашему мнению, не может быть основанием для изменения ее названия, особенно если учесть, что этот термин прочно вошел в мировую палеонтологическую литературу. Что касается случаев, когда септалий образуется без участия септы, то в такой ситуации лучше не употреблять термина «септалий», поскольку септальные пластины разобщены.

Образования, которые по аналогии с теребратулидами можно назвать внутренней замочной пластиной, появляются у силурийских ринхонеллид в виде вентрально изогнутой и прободенной в задней части пластины, лежащей между круральными основаниями (семейство *Trigonirhynchiidae* и др.). Цельная замочная пластина, не связанная с септалием, известна с девона, где она появляется у родов, относимых в настоящее время к разным семействам. В девоне цельная замочная пластина известна у *Cameroptorinidae* и рода *Tetratoma*, который Б. К. Лихарев (Рожковская и др., 1960) считал древнейшим представителем семейства *Wellerellidae*.

Очень сходные с внутренней замочной пластиной образования недавно были описаны Шуманом (Schumann, 1965) у *Uncinulidae* (*Glossinotechia kayseri*). Генетические связи этих скелетных образований пока остаются неясными. Однако если учесть тот факт, что прободенная пластина, ассоциирующая с септаллем и сходная с таковой у *Tetrarchynchiidae*, появляется у юрского рода *Daghanirhynchia* Muir-Wood (1935), независимо возникновение у ринхонеллид пластин, соединяющих круральные основания, можно считать вполне реальным.

Среди триасовых ринхонеллид встречаются формы, у которых в разной степени развиты только внешние замочные пластины (роды *Caucasorhynchia*, *Hagabirhynchia*, *Halorella*, табл. III, фиг. 1—3, и др.), имеющие септаллий (*Piarorhynchia*, *Pseudohalorella*, табл. IV, фиг. 4, 5; и др.) и цельную замочную пластину (*Euxinella*, *Trigonirhynchella*, табл. IV, фиг. 1—3; и др.). Внешние замочные пластины у изученных форм субгоризонтальные или слегка вентрально изогнутые. Степень их развития может иметь существенное значение для диагностики отдельных родов. Как пример можно привести род *Halorella*, редуцированные внешние замочные пластины которого являются одним из важнейших признаков рода. Септаллий обнаруживает незначительные модификации у триасовых ринхонеллид, и лишь в отдельных случаях резкие изменения в морфологии септалльных пластин позволяют использовать этот признак для характеристики родов.

Внутренняя замочная пластина может иметь разную форму: от дорзально изогнутой, желобовидной (род *Trigonirhynchella*) до дугообразно вентрально изогнутой (род *Neowellerella*). Такие крайние изменения служат дополнительными критериями при разграничении родов.

В систематическом отношении наиболее важный признак — наличие или отсутствие септаллия и внутренних замочных пластин, что, как правило, характеризует таксоны семейственного ранга, хотя это положение нельзя абсолютизировать. Так, септаллий обычно характеризует отдельные семейства палеозойских и мезокайнозойских ринхонеллид, но у триасовых *Halorellidae* может присутствовать или отсутствовать не только у отдельных родов, но даже видов одного рода. У рода *Halorelloidea* септа и септаллий полностью не развиты, тогда как у рода *Halorella* септаллий обычно присутствует, но степень его развития подвержена значительным изменениям.

Для последнего рода можно проследить редчайший случай географической изменчивости внутренних скелетных образований, впервые отмеченный Эгером (Ager, 1960—1964). У *Halorella amphitoma* из юрийских отложений Памира (Дэвис, 1963а, 1968) очень слабо развитый септаллий, заметный только у молодых экземпляров. Альпийские формы этого рода имеют уже более развитые септу и септаллий, которые обнаруживаются и у взрослых экземпляров. Наконец, у экземпляров из Северо-Востока СССР и Северной Америки высокая тонкая септа и глубокий септаллий, причем наиболее сильно септалльные образования развиты у экземпляров, происходящих из Чукотки. Таким образом, у рода *Halorella* наблюдается закономерное изменение степени развития септаллия по направлению с юго-востока на северо-запад, максимального развития эта структура достигает у северных форм.

Септа у триасовых ринхонеллид, как правило, связана с септаллем. Высокая септа чаще поддерживает септаллий, функционирующий в течение всей жизни, а слабо развитая шизкая септа — септаллий, более или менее отчетливый только на ранних стадиях роста раковины (*Crurirhynchia* и др.). Иногда септа встречается у родов с цельной замочной пластиной и поддерживает эту структуру кардиналия и на ранних этапах развития (род *Euxinella*), и на взрослых стадиях (род *Robinsonella*).

Поскольку септа зачастую контролирует развитие септаллия, ее присутствие или отсутствие является очень важным признаком при разграниче-

нии таксонов семейственной группы. Например, надсемейство *Basilio-lasea*, все роды которого лишены или имеют слабо развитую септу. Степень развития септы и ассоциирующих с ней септальных пластин позволяет различать подсемейства в пределах семейства *Rhynchonellidae*. У веллереллид присутствие или отсутствие септы, а отчасти и степень ее развития позволяют диагностировать таксоны не выше рода. Как уже отмечалось выше, при рассмотрении септальной этой признак у *Halorellidae* обнаруживает существенные изменения в пределах одного вида.

Круральные основания у ринхонеллид — это как и у теребратуллид, след круп на замочной пластине. Серии последовательных срезов через эти структуры дают представление об онтогенетических изменениях круп, а в тех случаях, когда крупы у исследуемых экземпляров обломаны, — определенную информацию о характере круп. Подробнее эти структуры рассматриваются при описании круп.

Среди триасовых, как, впрочем, и остальных мезозойских и кайнозойских ринхонеллид, не известны резко в рельефе кардиналия выраженные замочные отростки, какие есть у палеозойских *Rhynchotrematidae* и в особенности *Uncinulidae* и *Eatoniiidae*. Как показал Купер (Cooper, 1959), у третичных и современных ринхонеллид спинные дидукторы крепятся на замочном остроконечье на задние части разных элементов кардиналия. На месте прикрепления мускулов часто развивается овальная покрытая концентрическими морщинами площадка, которая у старческих и толстостворчатых раковин может быть слегка приподнятой над кардиналием (род *Plicirhynchia*). Из-за слабой выраженности в рельефе подобные структуры замочного отростка с трудом узнаются на поперечных срезах. Исследования современного вида *Freleia halli*, имеющего отчетливую площадку для прикрепления дидукторов, показали, что эта структура проявляется на поперечных срезах лишь в виде незначительного отложения вторичного раковинного вещества на поверхности кардиналия (Дагис, 1968). Такие образования известны у многих триасовых родов, относимых к различным систематическим группам более высокого ранга. Вторичные утолщения широко развиты на поверхности кардиналия родов *Maxillirhynchia*, *Holcorhynchella*, *Omolonella*, в разной степени развития они прослеживаются у видов рода *Piarorhynchia* (Дагис, 1965) и очень сильно проявляются у рода *Halorelloidea* (Дагис, 1963а). Поскольку выявить подобные утолщения в поперечных срезах трудно, практическое применение этих структур для систематики триасовых ринхонеллид очень незначительно, тем более утолщения могут развиваться не только в местах прикрепления дидукторов.

Д. Эгер (Ager, 1959) толкий двухлопастной замочный отросток привел в диагнозе триасового семейства *Austriirhynchiidae*, но повторное изучение типового вида как из Австрии, так и с Кавказа показало, что в действительности у этого семейства замочный отросток отсутствует (см. рис. 73).

Кардиналий палеозойских спириферид достаточно полно изучен (Ивапова, 1971; Vandercammen, 1965; Dunlop, 1962; Krans, 1965; и др.), и эта структура у мезозойских пористых спириферинаций не обнаруживает никаких новых модификаций. У изученных форм всегда есть круральные пластины разной ширины, наклоненные к дну створки. Круральные пластины имеют сходную морфологию, топографию и, вероятно, функциональное значение с внешними замочными пластинами теребратуллид и ринхонеллид. Вместе с тем в строении круральных пластин спириферинид наблюдается одно существенное отличие от замочных пластин рассмотренных групп. Здесь нет четко выраженных круральных оснований, перпендикулярных к круральным пластинкам, как у теребратуллид и ринхонеллид. Значительная часть структур, трактуемых как круральные пластины, у спириферинид представляет собой след круп (т. е. крураль-



Рис. 2. Схема соотношения крур с остальными элементами кардиналия у теребратулид (а), ринхолеллид (б) и спириферид (в); поперечные срезы, круры зачернены.

ные основания, если сопоставлять с теребратулидами и ринхолеллидами), прилегающих к примочным гребням, ограничивающих с внутренней стороны зубные ямки и облученных с дорзальной части вторичными утолщениями (рис. 2, 3). По параллелию к переднему краю круральные пластины, не изменяя своего положения, постепенно переходят в круры. На этом основании в данной работе сохранен термин «круральные пластины».

Настоящие септальные пластины, или дорзальные админкулы (Brown, 1953; Campbell, 1959), у мезозойских спириферинид встречаются крайне редко. В настоящее время они, возможно, могут быть выделены только у рода *Laballa*, где достигают почти половины длины спиной створки и кроме укрепления кардиналия служат местом частичного прикрепления мускулов закрывателей. Сходные, но слабее развитые структуры, соединяющие круральные пластины с дном створки, часто обнаруживаются у других родов (*Sinuicosta*, *Koerveskallina*). Однако во всех случаях тщательные исследования нарастания и структуры раковинного вещества позволяют убедиться, что круральные пластины связаны с дном створки вторичными наростами, пронизанными порами, не имеющими ничего общего с септальными пластинами. Поскольку подобное соединение круральных пластин с дном створки в примачушечных областях обусловлено вторичными утолщениями, оно может присутствовать или отсутствовать у одного вида (например, *Koerveskallina*, *Koerveskalliensis*).

Замочный отросток у триасовых спириферинид всегда развит, его миофор состоит из тонких пластин и имеет на поперечных срезах вид гребня (табл. VIII, фиг. 1, 2). Основание замочного отростка гладкое

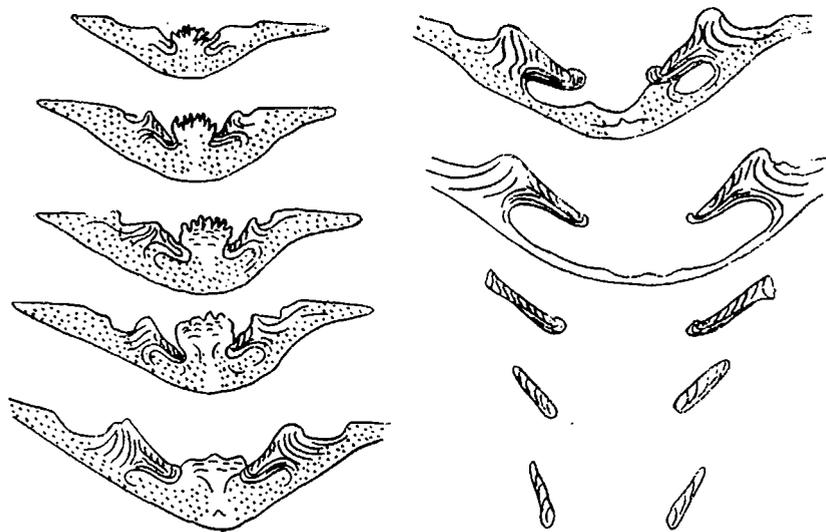


Рис. 3. Серия поперечных срезов через раковину *Hirsutella hirsuta*; Крым, басс. р. Альмы, анзыйский ярус.

(рис. 3). Утверждение Питра (Pitrat, 1965), что среди пористых спириферид встречаются формы и со струйчатым, и с гладким замочным отростком, как совершенно правильно указала Е. А. Иванова (1967, 1971), ошибочно. Форма замочного отростка изменяется у разных родов. Он узкий, удлинённый, мпофор состоит всего из нескольких пластин у родов *Balatonospira* и *Punctospirella*, более широкий и короткий у *Hirsutella* и низкий поперечно-овальный, состоящий из многочисленных пластин, у родов *Pennospiriferina*, *Lepismatina* и многих других. Практическое использование этого признака в систематике спириферид затруднено в связи с отсутствием критериев, по которым можно было бы эту структуру разделить на более или менее четкие модификации. Вместе с тем для рода *Balatonospira* наличие высокого удлинённого замочного отростка является характерным диагностическим признаком, т. е. резко отклоняющиеся модификации замочного отростка могут оказаться полезными в систематических построениях. Настоящая септа у спириферид отсутствует, септальный валик разной высоты развит у всех родов.

Кардинальный атирид — очень консервативная структура скелета, сохраняющая общий план построения с плура до триаса. У древних атирид как и у теребрагурид, можно различить внешние замочные пластины, ограниченные с внутренней стороны круральными основаниями, и располагающуюся между ними внутреннюю замочную пластину. Последняя всегда цельная, но у самых древних форм, таких как род *Didymathyris* (Рубель, Модзалевская, 1967, рис. 1), на ее поверхности сохраняется валик, свидетельствующий, возможно, об ее образовании из двух отдельных пластин. Задняя часть внутренней замочной пластины древних атирид всегда прободена округлым отверстием — висцеральным фораменом.

Триасовые атириды имеют вполне сходное строение замочных пластин. У форм с тонким кардиналием различаются узкие, плохо отделенные от внутренних прямых гребней внешние замочные пластины и широкая горизонтальная внутренняя замочная пластина. Экземпляры с массивным кардиналием обнаруживают в принципе то же строение (табл. V, фиг. 2), но выделение отдельных элементов у массивных раковин возможно лишь у редких хорошо сохранившихся экземпляров, в связи с чем все эти структуры описываются под общим названием «замочная платформа» или «замочная пластина» (Дагис, 1963а), без разделения на отдельные элементы.

Триасовые атириды лишены септы, но септальный валик всегда развит. Септа, по-видимому, отсутствует и у палеозойских атирид, хотя отмечается некоторыми исследователями. Так, Т. А. Грунт (1965) описала септу у позднепермского рода *Septospirigerella*, но принятое за септу образование является не чем иным, как септальным валиком, приобретающим вид септы на косых срезах через сильновыпуклую синишную створку. Род *Septathyris*, описанный Буко и другими (Boucot et al., 1964), действительно имеет хорошо развитую септу, но в связи с этим его, по-видимому, следует исключить из состава *Athyrididae* и отнести к *Meristellidae*.

Характернейшая черта кардиналия мезозойских атирид — присутствие замочного отростка. Он всегда состоит из двух лопастей, пластинчатый, в разной степени вдаётся в дельтиральную полость брюшной створки. Строение замочного отростка существенно изменяется у отдельных родов, а наличие или отсутствие замочного отростка позволяет разделить атирид на два крупных семейства. Из них древнее — *Athyrididae* лишено замочного отростка и имеет прободенную в апикальной части замочную пластину, а у сменяющего его *Spirigeridae* замочный отросток развит в разной степени.

У первых *Spirigeridae*, в том числе и у типового рода, Вааген (Waagen, 1882—1885), а также последующие исследователи, изучавшие материал (Грунт, 1968), указывают висцеральный форамен наряду с замочным

отростком. Однако анализ имеющихся данных свидетельствует, что здесь мы имеем дело с совершенно иной структурой, чем висцеральный форамен. Это достаточно ясно вытекает из первоописания рода *Spirigerella*, приведенного Ваагеном: «Между этими кусками (лопастями замочного отростка) заключен конический желобок с вершиной, направленной к вершине створки. Этот желобок очень быстро сужается и заканчивается округлым фораменом, образующим вход в очень узкий канал, который протыкает вещество всего замочного отростка и заканчивается прямо около вершины спишной створки, образуя то, что называется висцеральным фораменом. Этот форамен... открывается в глубокую выемку, которая отделяет выступающий замочный отросток от вершины створки» (с. 550). Таким образом, по Ваагену, висцеральный форамен представляет собой канал, соединяющий вентральную часть замочной пластины с замочным краем, что противоречит определению висцерального форамена, являющегося отверстием, соединяющим вентральную часть замочной пластины с умбопальной полостью спишной створки.

Если теперь обратиться к поперечным срезам пермских родов (Грувт, 1965, 1968), то на них обнаруживаются только разной глубины выемки между сильно выступающими замочными отростками и макушкой спишной створки. Сплошной канал, протыкающий замочный отросток, не найден также у рода *Spirigerella*. Есть все основания полагать, что кардиналий пермских спиригереллид не отличается от такового триасовых форм. Что касается выемки под замочным отростком, нередко имеющей вид отверстия на поперечных срезах и в связи с этим принимаемой за висцеральный форамен, то она может появляться и у триасовых родов (рис. 4).

Изучение кардиналия ряда групп позволило выяснить интересные закономерности, связанные с висцеральным фораменом.

1. У всех теребратулид (*Cranaenidae*, *Cryptonellidae* и др.), трихонеллид (*Trigonithynchiidae*) и древних атирид, которые имеют висцеральный форамен, отсутствует замочный отросток.

2. Висцеральный форамен всегда занимает крайнее апикальное положение на замочной пластине, т. е. место, где у замковых брахиопод обычно крепятся мускулы-открыватели.

3. В филогенезе атирид место висцерального форамена занимает замочный отросток.

Эти факты позволяют предположить, что висцеральный форамен был связан, скорее всего, не с анусом, как считал Бишер, а со спишными мускулами открывателями. Если это предположение правильное, висце-

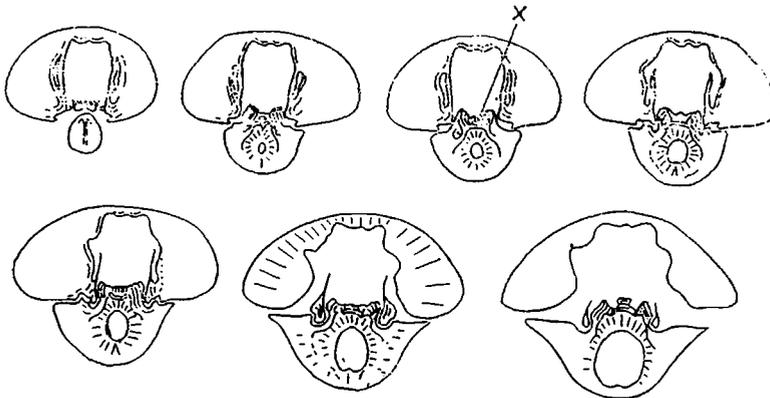


Рис. 4. Серия поперечных срезов через кардиналий *Oxycolpella oxycolpos*. Видна полость под замочным отростком (X), сходная с висцеральным фораменом рода *Araxathyris*.

ральный форамен можно рассматривать как отверстие в замочной пластине, через которое проходили дидукторы, крепившиеся к апикальной части раковины или септалния (в случае тригонирпихид). Предложенное истолкование влцерального форамена требует проверки на материале хорошей сохранности. В настоящее время его следует рассматривать не более как указание на возможное направление поисков для раскрытия функционального значения этой загадочной структуры кардиналия.

Кардиналий мезозойских ретциид на поперечных срезах с большим трудом расчленяется на отдельные скелетные элементы. Круральные пластины (или внешние замочные пластины) всегда слиты с приямочными гребнями, и в целом эти структуры имеют вид высоких субвертикальных гребней, протягивающихся вдоль зубных ямок (см. рис. 113). У древнейших представителей подотряда *Retzidiina*, таких как *Rhynchospirina* (Kozłowski, 1929) и *Retzia* (Hall, Clarke, 1892—1895, рис. 80—98), круральные пластины выражены более отчетливо, ориентированы горизонтально и очень сходны с таковыми спириферид. Между круральными пластинами трасовых ретциид в передней части кардиналия обычно развит замочный отросток, в разной степени вдающийся в дельтирмальную полость брюшной створки. Замочный отросток гладкий, без продольной штриховки, постепенно понижающийся к переднему краю и переходящий в небольшую платформу, которая, возможно, является не самостоятельным образованием, а лишь основанием замочного отростка. У таких родов, как *Hustedia* и *Neoretzia*, подобная платформа, в данной работе условно названная замочной пластиной, не устанавливается. Создается впечатление, что у них развит только массивный замочный отросток, поддерживаемый септой (см. рис. 116). Септа у всех трасовых родов ретциид проявляется хорошо, есть она и у большинства палеозойских родов (за исключением рода *Eumetris*). Септальные пластины не известны как у мезозойских так и у палеозойских представителей *Retzidiina*. Только род *Eumetria* обладает своеобразными субпараллельными пластинами, соединяющими кардиналий с дном створки (возможные аналоги септальных пластин).

Форма и степень развития замочного отростка и круральных пластин обнаруживают значительные модификации у мезозойских ретциид, которые довольно стабильны в пределах отдельных родов.

АПИКАЛЬНЫЙ АППАРАТ

Теребратулиды и рпихонеллиды имеют очень сходно построенные апикальные аппараты, состоящие из зубных пластин и структур щелочного воротничка. Зубные пластины у рассматриваемых групп служат поддержкой зубов, а кроме того, их присутствие способствует повышению прочности всей апикальной части раковины (Thomson, 1927; Макридан, 1964; и др.). Томсон различал три типа поддержек зубов среди третичных и современных форм: 1) только боковым соединением зубов с палигтроном (т. е. зубные пластины отсутствуют); 2) толстыми основаниями, более или менее вертикальными к дну створки и соединенными с боками створки; 3) хорошо развитыми зубными пластинами.

Все эти способы поддержки зубов встречаются и среди трасовых форм, только второй тип Томсона в данной работе трактуется иначе: зубные пластины погружены во вторичные утолщения, которые заполняют боковые примакушечные полости. Наиболее ярко выражен второй способ зубных поддержек у трасового рода *Kolymithyris*. Зубные пластины у взрослых экземпляров этого рода обнаруживаются с большим трудом, но отчетливо выражены у молодых форм (Дагис, 1965).

Зубные пластины в разной степени развиты у всех трасовых рпихонеллид, за исключением семейств *Levirhynchiiidae* и *Peregrinelloideidae*. Они могут быть длинными и опираться на дно створки на значительном

расстоянии (роды *Euzinella*, *Robinsonella* и др.) или иметь незначительную длину и достигать дна створки только у вершины макушки (роды *Norella*, *Austriellula* и др.). По отношению к плоскости симметрии раковины зубные пластины бывают субпараллельные (роды *Euzinella*, *Moisseevia* и др.), расходящиеся от макушки в разной степени (*Trigonirhynchella*, *Halorella* и др.), наклоненные к плоскости симметрии, или субвертикальные (*Robinsonella*, *Austrirhynchia* и др.), а также в разной степени наклоненные к боковым частям (*Trigonirhynchella*, *Caucasorhynchia* и др.). Пространственное положение зубных пластин находит отражение в относительной ширине дельтиальной и боковых примакушечных полосей, которые хорошо прослеживаются на поперечных срезах.

У триасовых теребратулид зубные пластины менее распространены, и среди них по степени развития, положению к плоскости симметрии и степени расхождения от макушки можно различить те же модификации, как и у ринхонеллид. Так, длинные зубные пластины, опирающиеся на дно створки на значительном расстоянии, свойственны родам *Zeilleria*, *Adyggella*, *Adygelloides* и другим, тогда как у рода *Coenothyris* они, как правило, слабо развиты. Вертикальные и субпараллельные зубные пластины характерны для родов *Aulacothyropsis* и *Pseudorugitela*, в разной степени наклоненные и расходящиеся — для рода *Aulacothyroides* и др.

В триасе известны теребратулиды со спондиллем (род *Camerothyris*), который образован слиянием зубных пластин с короткой, но отчетливой септой (см. рис. 151). Эта очень редкая среди теребратулид структура кроме рода *Camerothyris* встречается у одного девонского рода *Amphigenia*.

Наиболее важным в таксономическом отношении для теребратулид является сам факт наличия или отсутствия зубных пластин. Поскольку отсутствие зубных пластин у теребратулид обусловлено процессами редукции (у древнейших теребратулид хорошо развиты зубные пластины, и, следовательно, их надо считать первичными элементами в апикальном аппарате этой группы), она может проявляться в разной степени у отдельных таксонов и иметь разное значение для систематики. Зубные пластины полностью отсутствуют у надсемейств *Terebrautlacea* и *Loboidothyridacea* и постоянно присутствуют у *Dallinacea*, могут отсутствовать у семейства надсемейства *Cryptonellacea* (*Notothyridae*, *Labaidae*) или же характеризовать отдельные роды (семейство *Dielasmatidae*). Наконец, зубные пластины могут иногда спорадически появляться у отдельных молодых экземпляров видов, лишенных всяких следов этой структуры во взрослом состоянии (*Angustothyris angustaeformis*). Среди ринхонеллид редукция зубных пластин не охватывает столь больших групп и, как правило, характерна для малочисленных сильно отклоняющихся боковых ветвей в эволюции этого отряда.

Вариации в степени развития зубных пластин и их пространственном расположении нередко оказываются полезными при разделении родов (см. примеры, приведенные выше), по наряду с этим во многих случаях существенные изменения в строении зубных пластин испытывают и отдельные виды. Например, виды *Coenothyris vulgaris* и *C. cycloides* имеют очень слабо развитые пристенные зубные пластины, которые иногда не выделяются на поперечных срезах (Muir-Wood, 1965, рис. 628), в то время как для *C. krafftii* известны хорошо развитые, довольно длинные зубные пластины. Также существенно меняется степень развития и угол наклона зубных пластин у разных видов рода *Aulacothyroides*. Аналогичные примеры можно привести и для ринхонеллид.

Ножной воронтичок, впервые установленный Джексоном (Jackson, 1916) у современных теребратулид *, является очень широко распространенной структурой и среди триасовых представителей отряда. Он имеет

* Подробное описание формирования и функционального значения ножного воронтика см. в работе Уильямса (Williams, 1956).

вид кольца или короткой трубочки, расположенной вокруг форамена с внутренней стороны. Дорзальная часть ножного воротничка связана с дельтидпальными образованиями. У ринхонеллид ножной воротничок имеет такое же строение, как и у теребратуллид, но у этой группы ножной воротничок, как правило, слит с внутренними поверхностями зубных пластин (роды *Moisseievia*, *Crurithyris* и др.).

Таксономическая целостность этой структуры обсуждалась многими палеонтологами (Thomson, 1927; Muir-Wood, 1934; Cooper, 1959; Макридин, 1964; и др.), но до настоящего времени нет единого мнения по этому вопросу. Ножной воротничок известен у всех Terebratulacea, Loboidothyracea и Dielasmatacea, хотя в отдельных случаях может быть очень слабо выраженным и выступать в виде небольшого утолщения вдоль внутреннего края форамена (ложный ножной воротничок Джексона (Jackson, 1916) или сидящий ножной воротничок Томсона (Thomson, 1927)). Ножной воротничок отсутствует у древнейших Zeilleridae, но может появиться у более молодых представителей этого семейства (Muir-Wood, 1934; Макридин, 1964). Известен он и у отдельных родов Aulacothyropsidae, приобретая в этих случаях определенное значение для характеристики родов.

У триасовых ринхонеллид ножной воротничок довольно редкая структура, появляющаяся эпизодически в разных семействах. Как правило, его присутствие или отсутствие является признаком, выдержанным в пределах отдельных родов. Однако иногда в пределах родов ножной воротничок может быть у одних видов и не быть у других (род *Halorella*). Сходная изменчивость ножного воротничка в пределах одного рода описана Д. Эгером (Ager, 1958) среди лейасовых ринхонеллид и В. И. Макридиным (1964) для позднейших форм.

Строение апикального аппарата спириферинид рассматривается в многочисленных работах (Фредерикс, 1918, 1919; Милорадович, 1937; Иванова, 1943, 1971; Oehlert, 1901; North, 1920; Kirchner, 1934; Dunlop, 1962; Krans, 1965; Logan, 1967; и др.), в которых нередко большое внимание уделено пористым спириферинидам. Последние обычно обсуждались в связи с попыткой Фредерикса (1919) отделить септу мезозойских спириферинид от таковой палеозойских форм, но некоторые работы посвящены специально пористым спириферинидам. Все эти работы общеизвестны. Поскольку в последних публикациях в данной области выражаются близкие взгляды на морфогенез и функциональное значение апикального аппарата спириферинид (Иванова, 1943; Brown, 1953; Dunlop, 1962), мы опускаем исторический обзор, который можно найти во многих приведенных выше работах, и ограничимся лишь рассмотрением особенностей строения апикальных структур брюшной створки мезозойских спириферинид.

Все мезозойские спириферинации имеют довольно отчетливую септу и в разной степени развитые зубные пластины, которые могут оставаться свободными или опираться на септу с образованием спондиллия. Септа у триасовых форм, как правило, высокая, клововидная в профиле, достигает наибольшей высоты примерно на уровне замочного края или несколько ближе к переднему краю. На поперечных срезах состоит из тонких равномерных слоев, развивающихся с обеих сторон от срединной плоскости (первичной септы Е. А. Ивановой) и постепенно переходящих в стенку раковины (рис. 5). Следовательно, септа спириферинид образована складкой вентральной лопасти маптин.

Зубные пластины, как и у палеозойских спириферинид (Иванова, 1943), состоят из двух частей. Более коротких, растущих от дельтириальных краев пластин (дельтириальные килл Ивановой (1943), зубные пластины Браун (Brown, 1953), зубные фланги Данлопа (Dunlop, 1962)) и примыкающих к ним более длинных пластин, опирающихся на дно створки (парные септы Е. А. Ивановой, вентральные админкулы Браун и зубные пластины Данлопа).

Е. А. Иванова (1971) в зубных пластинах спириферинид выделяет два элемента — начальные пластины и вторичные утолщения. Большинство триасовых спириферинид имеет зубные пластины, состоящие из тонких волокон вторичного слоя раковины, среди которых эти элементы неразличимы. На поперечных срезах зубные пластины триасовых спириферинид обычно в разной степени изогнуты к септе. Место перегиба соответствует точке соединения дельтиральных килей и админикул. В случаях, когда дельтиральные кили выражены слабо, короткие зубные пластины у спириферинид на поперечных срезах близки к прямым (рис. 6, а). Сильное развитие дельтиральных килей влечет за собою значительный изгиб к септе зубных пластин (рис. 6, б; табл. VI, фиг. 1). Дельтиральные кили, как правило, достаточно хорошо развиты у большинства изученных форм, в то время как степень развития вентральных частей зубных пластин (админикул) подвержена значительным колебаниям. Они могут быть отчетливыми и очень длинными (роды *Canadospira*, *Dentospiriferina*), слабо выраженными, короткими (роды *Viligella*, *Sinuocosta*) или полностью отсутствовать (роды *Dinarispira*, *Balatonospira*).

Среди триасовых спириферинид очень часты явления соединения зубных пластин и септы, приводящие к образованию спондиллия, который появляется в трех относительно независимых ветвях и имеет определенные различия в построении.

У представителей семейства Laballidae спондиллий образован слиянием септы и зубных пластин таким образом, что передняя часть септы остается свободной и выступает в спондиллярную полость (табл. VII, фиг. 1, 2). Зубные пластины в данном случае облекают септу и достигают дна створки только в примакушечной части (род *Laballa*) или прослеживаются вдоль всей длины септы (род *Orientospira*; табл. VIII, фиг. 1.). Части зубных пластин, наклоненные к септе и составляющие собственно спондиллий, не совпадают с дельтиральными киями, т. е. спондиллий образован как дельтиральными киями, так и вентральными админикулами.

Несколько иной вид спондиллия у *Pennospiriferinae*. Здесь он связан с относительно более низкой септой и состоит из зубных пластин, опирающихся на среднюю часть септы (подрод *Pennospiriferina* (*Spondylospiri-*

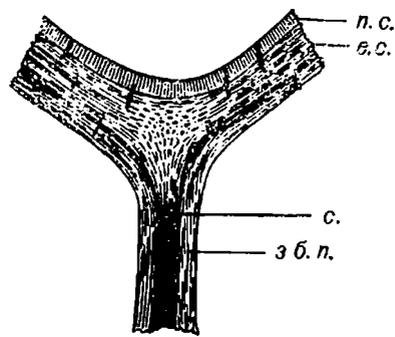


Рис. 5. Соотношение септы и зубных пластин со стенкой раковины у *Laballa suessi*; Северо-Западный Кавказ, г. Сжирда, юрийско-эратские отложения.

п. с. — вторичный слой; з б. п. — зубные пластины; в. с. — первичный слой; с. — септа.

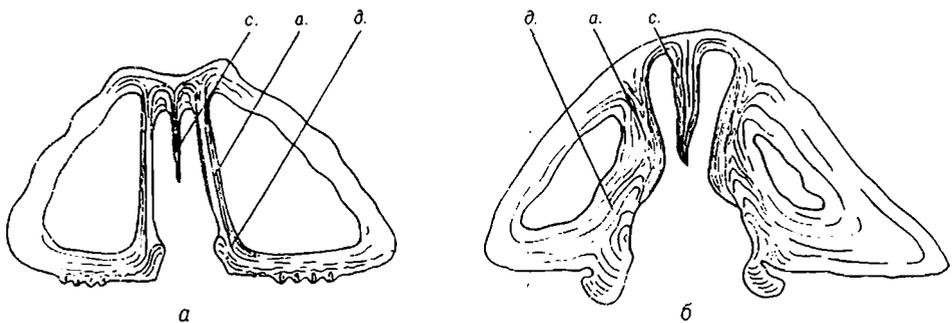


Рис. 6. Поперечные срезы через анциальные части брюшных створок.

а — *Canadospira canadensis*, Северо-Восток СССР, р. Нешал, карийский ярус; б — *Viligella dubia*, Северо-Восток СССР, р. Булуу, карийский ярус; а — вентральные админикулы, д — дельтиральные кили, с. — септа.

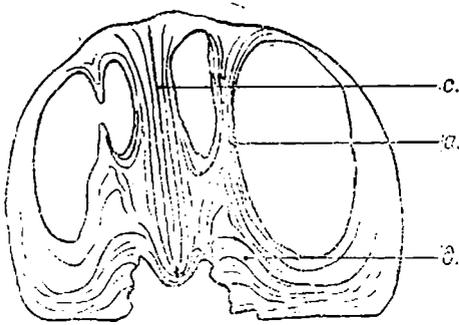


Рис. 7. Срез через апикальную часть брюшной створки *Mentzelia sinuata*; Северо-Западный Кавказ, р. Куна, норийско-рэтские отложения.

а. — вентральные админкулы, д. — дельтиральные килы, с. — септа.

Дополнительные исследования показали, что у этих форм в примякушечных частях есть короткие вентральные админкулы, облегающие септу. Более того, у нескольких видов рода *Mentzelia* (*M. mentzeli*, *M. sinuata*) и *Koeweskallina koeweskalliensis* были встречены крайне редкие экземпляры, у которых вентральные админкулы немого отстают от септы. На некоторых срезах у этих форм наряду с дельтиральными килями отчетливо видны слабо развитые вентральные админкулы (рис. 7). Таким образом, у рассматриваемой группы спондиллий проявляется только в примякушечной части, зубные пластины опираются на передний край септы, который не выступает в спондиллярную полость, а закрыт тонкой пластиной, отходящей от краев дельтиральных килей и выстилающей основание спондилля (табл. IX, фиг. 1—4).

Функциональное значение отдельных структур апикального аппарата рассмотренных форм было, по-видимому, разным (Иванова, 1943, 1949а, 1971). Септа у групп с разведищенными зубными пластинами кроме общей функции укрепления брюшной створки и разделения оснований мускулов служила местом прикрепления отдельных мускулов. Обращенный к арее край септы, по всей вероятности, является местом прикрепления непарного вентрального аджустора, а боковые поверхности в отдельных случаях — аддукторов. Отчетливые следы прикрепления аддукторов к бокам септы наблюдаются у рода *Dentospiriferina* (табл. XXXIV, фиг. 5), но у рода *Viligella* следы крепления как дидукторов, так и аддукторов располагаются на дне створки, рядом с септой. Кроме того, сильно развитая септа способствовала разделению конусов спирали и, соответственно, боковых входящих токов воды.

Зубные пластины, не соединенные с септой, выполняли те же функции, что и пластины палеозойских форм, т. е. дельтиральные килы укрепляли арсею и возможно, являлись местом прикрепления парных аддукторов, тогда как вентральные админкулы отгибали мускульное поле и отделяли его от оварнальных впечатлений.

Иное функциональное значение имеют эти же структуры, когда они слиты и образуют спондиллий. У подрода *Pennospiriferina* (*Spondylospiriferina*) (поверхность спондилля служила местом прикрепления дидукторов и, по всей вероятности, вентральных аджусторов. Утолщенное основание части септы, вдающейся в спондиллярную полость, являлось местом прикрепления аддукторов, а конец септы — непарного аджустора. Таким же образом расположены отпечатки мускулов и у подрода *Pennospiriferina* (*Pennospiriferina*), и в данном случае наклоненные к септе зубные пластины имеют ту же функцию, что и спондиллий у *Pennospiriferina* (*Spondylospiriferina*) (рис. 8, а).

ferina), рис. 90) или на дно створки, вблизи основания септы (подрод *Pennospiriferina* (*Pennospiriferina*), рис. 89). В последнем случае это, по сути дела, разобщенный спондиллий, который, как будет показано ниже, вполне может называться спондиллем, поскольку несет характерную для этой структуры функцию.

Иное строение спондилля имеют представители подсемейства *Mentzellinae*. Апикальный аппарат этой группы нами ранее (Данин, 1959, 1963) был истолкован как состоящий из дельтиральных килей и вторичных утолщений, связывающих последние с септой.

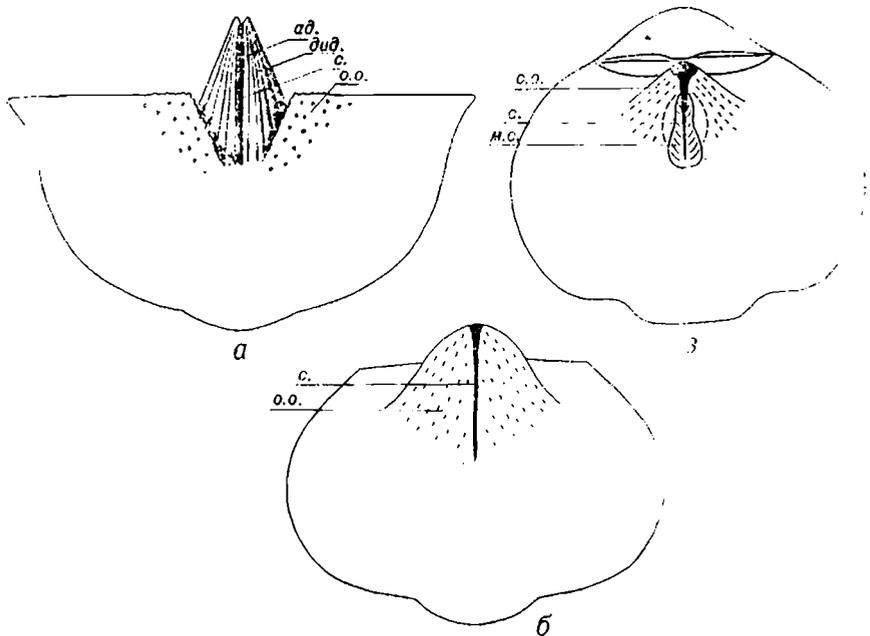


Рис. 8. Расположение мускульных и овариальных отпечатков на брюшных створках некоторых спириферинаций.
 а — род *Pentospiriferina*; б — род *Laballa*; в — род *Mentzelia*; ад. — аддукторы, дид. — дидукторы, м. о. — мускульные отпечатки нерасчлененные, о. о. — овариальные отпечатки, с. — септа.

У тонкостворчатых *Laballidae* спондиллий близок к такому палеозойских *Cyrtina* и отличается от спондиллия древних форм лишь отсутствием пластины, соединяющей выступающий в спондиллярную полость конец септы с зубными пластинами, и, следовательно, тихориума *. Вильямс и Роуэлл (Williams, Rowell, 1965) полагают, что спондиллий *Cyrtina* существенно отличается от других типов спондиллия и не является местом расположения вентрального мускульного поля. Со спондиллем они связывали только прикрепление ножных мускулов, тогда как остальные мускулы, по их мнению, были соединены с передней частью септы. Такое толкование функционального значения спондиллия цыртиноидных брахиопод, по-видимому, не приемлемо для триасовых лабаллид. Изучение рода *Laballa* показало, что отпечатки мускулов на поверхности брюшной створки отсутствуют и непосредственно по бокам септы расположены овариальные впечатления (рис. 8, б). На апикальном аппарате следы крепления мускулов заметны только на наклоненных частях зубных пластин, образующих спондиллий, и не видны на септе, несущей тонкие линии парастания. Наиболее вероятно, что эти наклоненные поверхности зубных пластин служили местом крепления дидукторов и ножных мускулов, а аддукторы, по-видимому, прикреплялись к стержневидному отростку септы, направленному к замочному краю. Непарный ножной мускул, вероятно, был связан с кончиком септы, выступающим в спондиллярную полость. Таким образом, расположение мускулов на спондиллии лабаллид и пенноспириферин очень сходно.

Совершенно иные функции имеет небольшой спондиллий в примакушечной части ментцелии. У этих форм отпечатки как аддукторов, так и дидукторов расположены на дне створки, по обе стороны от септы

Б. А. Иванова (1971) дает более сложную интерпретацию этой структуры рода *Cyrtina*.

(рис. 8, в), и спондиллий служил, возможно, лишь местом прикрепления аджусторов.

Исследование мезозойского материала показывает, что структуры апикального аппарата нередко отличаются большим постоянством и имеют существенное значение для систематики пористых спириферинид. Так, образование спондиллия, происходящее одновременно в разных группах спириферинид, достаточно четко выдержано в пределах таксонов семейственной группы. Также большое значение для систематики спириферинид имеет степень развития зубных пластин, которые могут быть хорошо развиты у одних родов и отсутствовать у других (точнее, отсутствовать могут лишь вентральные админиккулы, дельтиральные киллы, хотя бы слабо развитые, имеются у всех триасовых родов).

Поскольку зубные пластины являются первичным элементом в апикальном аппарате спириферинид (Иванова, 1959), их исчезновение следует связывать с явлениями редукции. Как и у теребратулид, степень редукции зубных пластин может быть различной у разного ранга таксонов. Наличие или отсутствие зубных пластин — обычно характерная особенность рода (например, род *Dinarispira*), но иногда даже степень их развития может оставаться весьма стабильным признаком в пределах подсемейства. Например, подсемейство *Mentzeliinae*, все роды которого имеют очень слабо развитые зубные пластины, опирающиеся на септу. И наоборот, известны роды (*Rasteligera*; Campbell, 1968), отдельные виды которых достаточно ясно различаются по степени развития зубных пластин. В пределах семейства *Laballidae* зубные пластины, участвующие в строении спондиллия, у отдельных родов совершенно разной длины. У рода *Laballa* админиккулы короткие, достигают дна створки только в примакушечной части, тогда как у рода *Orientospira* они облекают септу до ее окончания.

Септа, как уже отмечалось, есть у всех мезозойских спириферинид. Она испытывает небольшие изменения в длине и высоте, которые в настоящее время не удастся использовать для диагностики родов, но иногда можно применить для разделения видов. Например, род *Mentzelia*, аннимальские виды которого (*M. mentzeli*) обладают септой, достигающей 2:3 длины створки, тогда как у позднетриасовых форм (*M. glabra*, *M. sinuata*) длина септы обычно меньше 1/3 длины створки. Большое таксономическое значение, по всей вероятности, имеет форма септы (Logan, 1964), но накопленный нами материал не достаточен для конкретной таксономической оценки этого признака.

У всех триасовых атриид есть зубные пластины, хотя они иногда не заметны на ядрах и отпрепарированных раковинах, поскольку слиты с боковыми стенками створки. Зубные пластины могут быть длинными, опираться на дно створки на всем протяжении (роды *Tetractinella*, *Spirigeellina*) или же достигать дна створки только у макушки (род *Ochithyris*). В последнем случае передние части зубных пластин представляют собой короткие дельтиральные киллы, направленные к плоскости симметрии раковины, очень сходные с таковыми спириферинид (см. рис. 108). Резкие изменения в морфологии зубных пластин обычно выдержаны в пределах отдельных родов.

По-видимому, у всех триасовых атриид встречаются своеобразные структуры, располагающиеся между зубными пластинами, которые первоначально были ошибочно описаны как вторичные утолщения (Дэвис, 1963а) у родов *Oxycolpella* и *Majkopella*. В простейшем виде эти структуры имеют вид поперечной пластины, соединяющей придельтиральные части зубных пластин и слегка облекающей боковые части зубных пластин (род *Tetractinella* и др.). Более сложное строение этих образований замечается у рода *Oxycolpella* (рис. 9), где в передней части пластины начинают отходить от зубных пластин (загибаться внутрь). Появляется также гребень на внутренней поверхности центральной части пла-

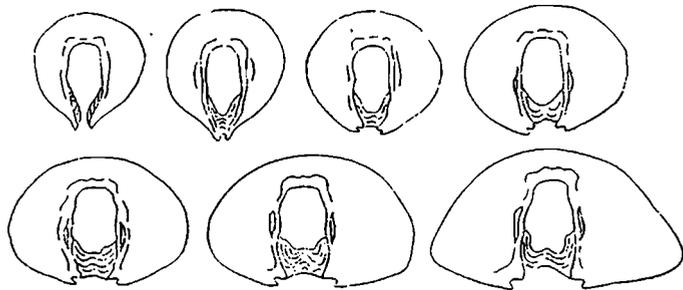


Рис. 9. Серия срезов через апикальную часть *Oxycolpella oxycolpos*, иллюстрирующая строение нижнего воротничка; Северо-Западный Кавказ, г. Скирда норийско-рэтские отложения.

стины. Наконец, наиболее сложно построена эта структура у родов *Majkopella* (рис. 10): рассматриваемые образования имеют вид сложного макушечного заполнения, пронизанного тремя отверстиями в начальной (ближней к замочному краю) части и только одним вблизи форамена.

Подобные структуры неоднократно описывались у атирид разного возраста. Уже у первых атирид известны сложные образования в макушке, по-видимому, гомологичные таковым мезозойских атирид. М. Рубель и Т. Модзалевская (1967) у рода *Didymathyris* описали своеобразные апикальные утолщения, названные ими ножными опорами. Несмотря на то, что описание этой структуры дано не совсем четко (в частности, не вполне ясно соотношение ножных опор с ножкой), из иллюстраций следует (см. рис. 2, 3), что ножные опоры вполне сходны с апикальными образованиями мезозойских атирид. Несомненно близок к рассматриваемым структурам мезозойских форм дельтидий, описанный Ваагеном (Waagen, 1884) у пермского рода *Spirigerella*, который впоследствии был истолкован Холлом и Кларком (Hall, Clarke, 1884) как дельтидальная пластина. Детальные серии срезов рода *Spirigerella*, недавно опубликованные Т. А. Грунт, не оставляют никаких сомнений в большом сходстве



Рис. 10. Серия срезов через апикальную часть *Majkopella slavini*, показывающая сложное строение нижнего воротничка; Северо-Западный Кавказ, р. Тхач, норийский ярус.

и, по всей вероятности, гомологичности апикальных структур у родов *Spirigerella*, *Majkopella*, *Oxycolpella* и др.

Функциональное значение рассмотренных структур трактовалось по-разному. Как уже отмечалось, Холл и Кларк считали их дельтидальной пластиной, с чем трудно согласиться. Типичная дельтидальная пластина цитосприферид расположена вентрально по отношению к ножке, тогда как у атирид она имеет обратное расположение (т. е. ножка располагается между брюшной створкой и пластиной). «Ножную опору» М. Рубель и Т. Модзалевская считали местом крепления ножных мускулов. Последние на брюшной створке у всех брахиопод крепятся к дну брюшной створки или к возвышающимся над дном створки структурам типа спондилля, и нет никаких оснований полагать, что у атирид они имеют противоположное направление. Наиболее удачным следует считать объяснение рассматриваемой структуры, данное Т. А. Грунт (1968), которая ее истолковала как ножной воротничок. Такое предположение вполне допустимо, но только при условии, что ножка, по крайней мере у некоторых атирид, состояла из нескольких тяжей. Так, у рода *Majkopella* ножной воротничок формировался вокруг трех центров, которые можно принять за отдельные тяжи ножки. Причем у этого рода все тяжи функционировали только на ранних стадиях роста, у взрослых экземпляров два дорзально расположенных тяжа атрофировались и действовал только один. У рода *Oxycolpella* тоже, вероятно, была сходным образом построенная ножка, которая в отличие от рода *Majkopella* сохраняла сложное строение на всех стадиях роста. У рода *Spirigerella* ножка состояла из двух тяжей (Грунт, 1968, рис. 3). Роды *Tetractinella*, *Spirigerellina* и др. имели, возможно, более просто устроенную ножку.

Ножной воротничок имеет определенное значение для систематики. Он может присутствовать или отсутствовать у палеозойских атирид, характеризуя тем самым отдельные роды. Среди мезозойских атирид важным признаком является форма ножного воротничка. Например, род *Majkopella*, все виды которого имеют одинаковый сложнопостроенный ножной воротничок.

В брюшной створке мезозойских ретциид зубные пластины не развиты, но часто встречается трубчатый ножной воротничок, прикрепленный к дельтидию (роды *Noerelzia*, *Schwagerispira*). Некоторые роды, с сильно вытянутыми и выпрямленными макушками, лишены ножного воротничка (*Hungarispira*, *Cassianospira*). Наличие или отсутствие ножного воротничка как у палеозойских, так и у триасовых ретциид — признак, четко выдержанный в пределах отдельных родов.

ЗАМОК

Основные элементы замка брахиопод — зубы и зубные ямки, но почти во всех рассмотренных группах в сочленении раковины участвуют дополнительные скелетные элементы, нередко в значительной степени повышающие эффективность замка. Для теребратулл и рипхонеллид эти структуры были детально рассмотрены Мюир-Вуд (Muir-Wood, 1934). Кроме зубов, на брюшной створке имеется примерно параллельный им гребешок, совпадающий с краем раковины (зубчик), отделенный от зуба разной глубины желобком — дентикулярной полостью. Зубные ямки на спинной створке с внутренней части ограничены внутренними прямыми гребнями, которые обычно налегают на зубы и в значительной мере контролируют степень раскрытия створок. С наружной стороны зуб ограничен вторым валчком — внешним прямым гребнем, разделенным, в свою очередь, на два гребня, один из которых входит в дентикулярную полость, а другой прилегает к наружной поверхности зубчика. Зубчик, таким образом, упирается в желобок на поверхности внешнего прямого гребня, называемый дополнительной ямкой. Этот сложный

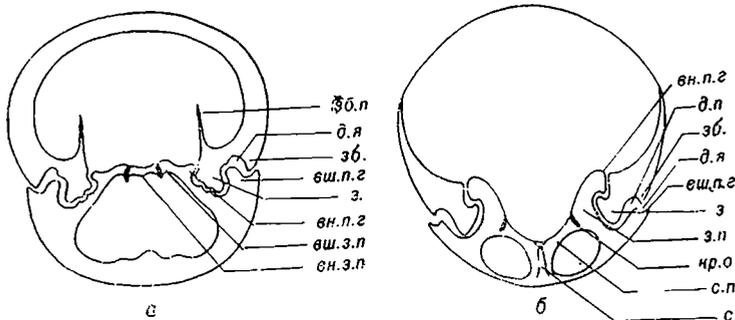


Рис. 11. Поперечные срезы через раковины рипхонеллид (а) и теребратулид (б), иллюстрирующие основные элементы, участвующие в сочленении створок:

вн. з. п. — внутренняя замочная пластина; вн. п. г. — внутренний приямочный гребень; вш. з. п. — внешняя замочная пластина; вш. п. г. — внешний приямочный гребень; д. п. — дельтакулярная полость; д. я. — дополнительная ямка; з. — зубы; з. п. — замочная пластина; зб. — зубчик; зб. п. — зубная пластина; чр. о. — круральные основания; с. — септа; с. п. — септальные пластины.

аппарат сочленения створок у рипхонеллид усложняется паличием на зубах и зубных ямках мелких поперечных зубчиков (рис. 11).

Такое же строение замка имеют и триасовые аттриды, у которых можно различить те же морфологические структуры, служащие для сочленения створок, что и у рипхонеллид и теребратулид. Более того, у аттрид появляются некоторые дополнительные структуры, участвующие в сочленении створок. Так, у рода *Tetractinella* внутри зубной ямки находится низкий продольный гребень, вплотную прилегающий к зубу и полностью исключаящий его боковое смещение (рис. 12, а). У другого рода — *Anisactinella* в сочленении створок участвует замочный отросток. На боковых поверхностях задней части замочного отростка этого рода появляются своеобразные вмятины или короткие желобки, в которые входят выступы боковых стенок раковины, сливающиеся с зубами в передней части (рис. 12, в, г).

Несколько менее сложен замок ретциид, у которых слабо развиты внешние приямочные гребни, нет зубчика и ассоциирующих с ним структур. Наконец, наиболее простой замок наблюдается у спирифернид, у которых есть лишь короткие простые зубы, входящие в мелкие зубные ямки, ограниченные только с внутренней поверхности возвышающимися гребнями (последние у спирифернид обычно рассматриваются в составе круральных пластин). Среди триасовых спирифернид (впрочем, как и у палеозойских спирифернид) появляются структуры замка, не известные у рассмотренных групп. Для многих родов, зачастую не имеющих прямых филогенетических связей, характерны зубчики на замочном крае брюшной створки и соответствующие ямки на спинной створке, которые могут быть развиты вдоль всего замочного края (роды *Zugmayerella*, *Rastelligera*, *Canadospira*) или только на разной ширине участка, по обе стороны от дельтирия и нототирия (род *Dentospiriferina*). Эти зубчики не ограничивали степени расхождения створок, но ввиду плотного прилегания друг к другу полностью исключали их боковое смещение.

Таксономическая ценность скелетных элементов, контролирующих сочленение створок, не совсем ясна. Мюпр-Вуд (Muir-Wood, 1934) придавала этим структурам большое значение и считала, что размер зубчиков и форма зубов у теребратулид и рипхонеллид являются выдержанными у отдельных родов, а угол вхождения зубов может характеризовать виды. Купер (Cooper, 1959) при построении системы третичных и современных рипхонеллид эти структуры не использовал, хотя иногда приводил описания отдельных элементов. В. Н. Макридин (1964) полагал,

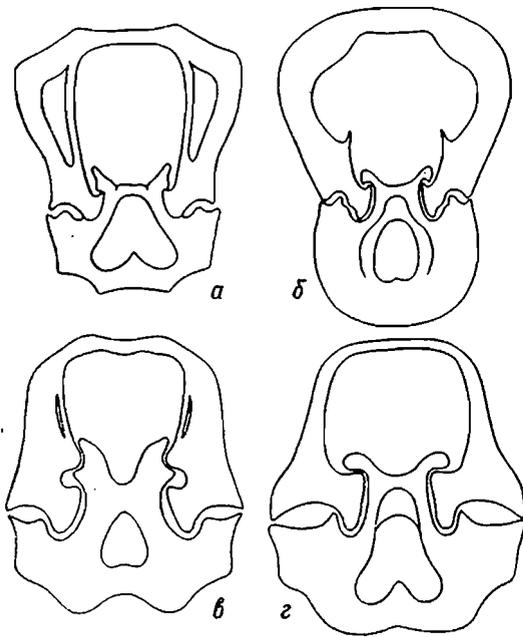


Рис. 12. Срезы через кардинальные части родов *Tetractinella* (а), *Dioristella* (б), *Anisactinella* (в, г — два последовательных среза).

Только резко отклоняющиеся модификации в форме внутренних гребней и форме зубов привлекались нами в отдельных случаях для систематических построений. Прямочные гребни тесно связаны с внешними замочными пластинами и обычно описываются в составе кардиналия. Форма внутренних прямочных гребней и их соотношение с замочными пластинами могут оставаться стабильными у отдельных родов теребратулид. Зубы на поперечных срезах довольно однообразные, язычковидные, более или менее уплощенные у основания, но в отдельных случаях их форма может испытывать резкие отклонения. Например, роды *Sulcacothyris* и *Angustothyris*, у которых на зубах появляются валки, упирающиеся в выступы на прямочных гребнях (см. рис. 11, б) и повышающие прочность замка. Такие изменения формы зубов достаточно стабильны и в отдельных случаях могут служить важным признаком при разделении таксонов родового ранга. Сходные модификации замка, описанные выше у триасовых атирид и способствовавшие эффективности сочленения створок, также выдержаны у отдельных родов.

Замок мезозойских ретцид и спириферирид однообразен, его отдельные структуры обнаруживают лишь небольшие количественные изменения. Существенное значение для систематики спириферириаций имеет общий характер замочного края, т. е. наличие или отсутствие зубчиков. Этот чрезвычайно легко диагностируемый признак строго выдержан у отдельных родов, но появляется совершенно независимо в таксонах более высокого ранга.

РУЧНЫЕ ПОДДЕРЖКИ

Круры ринхонеллид

Простейшими ручными поддержками среди изученных групп характеризуются ринхонеллиды, у них брахийд поддерживает лишь основание лофофора. Круры ринхонеллид имеют вид небольших крючков, которым, несмотря на относительно небольшие изменения в морфологии, в последнее время придается большое таксономическое значение. Впервые обратил

что определенную стабильность у отдельных видов имеет форма зубчика и зубов. Т. Н. Смирнова показала, что угол вхождения зубов связан со степенью выпуклости раковины, а форма и величина зубчика в значительной степени зависят от массивности раковины и могут быть изменчивы в пределах одного вида. Подобный список мнений, свидетельствующих о значительных разногласиях между разными авторами в таксономической оценке структур замка, можно продолжить, но и приведенные примеры достаточно наглядны.

Наши исследования показали, что большинство структур замка испытывает очень незначительные изменения, которые иногда являются кажущимися, связанными с небольшими колебаниями в положении плоскости шлифования раковины.

внимание на изменчивое строение круп ринхонеллид Ротплетц (Rothpletz, 1886), различавший сре. и них три основных типа. Дальнейшие исследования в этой области были проведены Вишневецкой (Wisniewska, 1932) и Мюир-Вуд (Muir-Wood, 1934; и др.), которые использовали разные формы круп для диагностики родов. Исчерпывающие исследования круп кайнозойских ринхонеллид принадлежат Куперу (Cooper, 1959). Он на основании изучения третичных и современных представителей этой группы показал большое значение круп для классификации и использовал их в качестве основного признака при выделении семейств. К сходным с Купером выводам о таксономическом значении круп пришел В. П. Макридин (1964), по мнению которого основные типы круп являются одним из признаков надсемейства. В последней сводке по мезокайнозойским ринхонеллидам Эгер (Ager, 1965) внес ряд изменений в систему ринхонеллид, используя строение круп.

Таким образом, все исследователи мезокайнозойских ринхонеллид единодушны в высокой оценке таксономической значимости круп, но практическое применение этого признака сопряжено с большими трудностями. В настоящее время разными авторами установлено тринадцать типов круп у мезокайнозойских ринхонеллид, подробно рассмотренных нами в одной из ранее опубликованных работ (Дагис, 1968). Это крупы радулиферовые, фальциферовые, септиферовые (Rothpletz, 1886), аркуиферовые (Wisniewska, 1932), калькалиферовые (Muir-Wood, 1934), спинулиферовые, маникулиферовые (Cooper, 1959), префальциферовые (Ager, 1962), каналиферовые, цилиферовые, мергиферовые (Ager, 1965), теребратулиферовые и кливулиферовые (Дагис, 1968). К этому списку следует добавить спикулиферовые крупы. Это новый тип круп, очень резко отличающийся от всех остальных модификаций ручных подержек ринхонеллид. Характерен для семейства *Levirhynchiiidae* и изучен у *Levirhynchia tricostata*. Крупы рассматриваемого типа короткие, ориентированы субвертикально и соединены на дистальных концах спикулами. Спикулы часто очень плотно прилегают друг к другу и образуют между крупами перемычку, сходную с поперечной лентой брахидия теребратулид (см. рис. 58). Наличие перемычки из спикул является отличительной чертой круп спикулиферового типа, позволяющей легко их диагностировать.

Возрастные изменения круп ринхонеллид. У некоторых типов круп ринхонеллид их морфогенез заключается в простом увеличении размеров (теребратулиферовый тип, по-видимому, спинулиферовый и мергиферовые типы). Другие же типы обнаруживают определенные изменения в форме и степени загнутости круп, которые иногда проливают свет на возможные генетические отношения между отдельными типами круп. Изучение развития круп ринхонеллид обычно производится на разновозрастных экземплярах одного вида, но определенную информацию в этом отношении может дать и анализ круральных оснований, видимых на последовательных частых срезах, которые представляют собой следы круп на ранних стадиях роста раковины.

Молодые экземпляры видов, имеющих во взрослом состоянии радулиферовые крупы, были изучены среди юрских родов *Rudirhynchia*, *Orlovirhynchia* (Дагис, 1968), а также у многих триасовых форм (*Decurtella pecurtata*, *Rimirhynchopsis triadicus* и др.). Все эти формы на ранних стадиях развития (экземпляры длиной 3—5 мм) имеют почти горизонтально ориентированные крупы, лежащие в плоскости смыкания створок или слегка отклоненные в сторону брюшной створки, которые вполне могут быть названы спинулиферовыми. С возрастом происходит изгибание вентральных частей круп к плоскости симметрии раковины и общее искривление круп в сторону брюшной створки.

Онтогенез калькалиферовых круп изучался у *Rhynchonelloidella varians popilanica* из келлового Литвы и *Piarorhynchella mangyshlakensis*

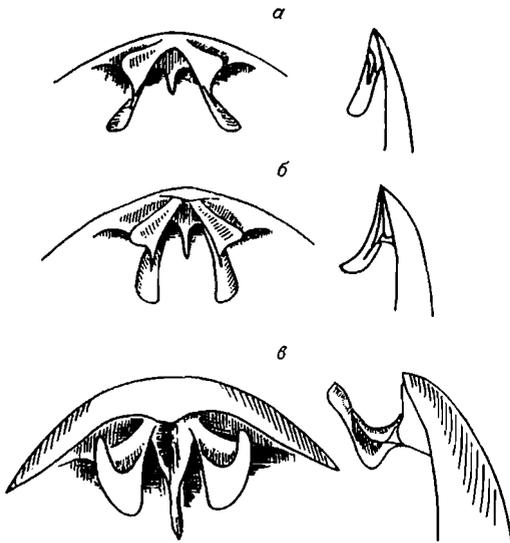


Рис. 13. Изменения крур с возрастом у *Rhynchonelloidella varians popilanic*.

а — длина экз. 4,6 мм; б — длина экз. 6,2 мм; в — взрослый экз.; Литовская ССР, Павлиле; средний кельвей.

из нижнего триаса Мангышлака. В обоих случаях наблюдаются общие тенденции в изменении крур в онтогенезе. У первого вида экземпляры длиной около 4—5 мм имеют круры в виде коротких вертикальных пластин, лежащих примерно в плоскости смыкания раковин и очень сходных со спинулиферовыми крурами (рис. 13, а). Более крупные экземпляры длиной в 5—7 мм имеют уже вентрально загнутые (хотя и незначительно) круры, у которых, кроме того, происходит постепенное искривление вентральных частей крур к плоскости симметрии раковины. Круры у таких форм очень близки к радулиферовым (рис. 13, б). Экземпляры *Rhynchonelloidella varians popilanic*, 7—9 мм в длину, имеют те же радулиферовые,

но сильно загнутые круры, или же резко коленообразно изогнутые к брюшной створке, т. е. облик их крур характерен для взрослых форм.

Онтогенез префальциферовых крур изучен у нескольких видов рода *Euxinella*. У *Euxinella anatolica* самые маленькие из исследованных форм (длиной 4—5 мм) имеют сильно уплощенные субвертикальные круры, направленные дорзально от замочной пластины и лежащие в смычной плоскости раковины (Дагис, 1968, рис. 29, г). Они по форме напоминают спинулиферовые круры, но по положению к замочной пластине и относительно большей ширине приближаются также к фальциферовым. Более крупные экземпляры этого вида (6—8 мм длиной) характеризуются уже довольно сильно вентрально-изогнутыми крурами, которые к тому же заметно наклонены к плоскости симметрии раковины (Дагис, 1968, рис. 29, е). С дальнейшим ростом раковины круры постепенно изгибаются в сторону брюшной створки и приобретают взрослый облик.

Цилиферовые круры испытывают незначительные изменения в онтогенезе. У молодых экземпляров они несколько уплощены в плоскости симметрии раковины и лежат в смычной плоскости в отличие от взрослых форм, у которых этого типа круры довольно сильно вентрально-изогнутые. Определенная боковая уплощенность заметна также и на молодых стадиях развития фальциферовых крур.

Из приведенных данных довольно отчетливо вытекает одна закономерность — круры всех типов на молодых стадиях уплощены с боков, лежат в смычной плоскости створок и в большей или меньшей степени напоминают спинулиферовые круры. Особенно рельефно спинулиферовые круры проявляются в онтогенезе радулиферовых и калькалиферовых крур. Спинулиферовые круры не являются древнейшим типом крур ринхонеллид, подобно центронелловой петле теребратулид, поскольку первые среднеордовикские ринхонеллиды (Соорег, 1956) обладают уже специализированными крурами. Однако появление этого типа крур у мезокайнозойских взрослых форм, по всей вероятности, связано с сохранением во взрослом состоянии младенческих черт строения, обусловленных явлениями фетализации. Все роды со спинулиферовыми крурами имеют субтреугольные очертания и слабовыпуклые створки, а также нередко субкатную комиссуру, что говорит об их ювенильном облике.

Развитие крур калькалиферового типа довольно отчетливо указывает на генетические связи радулиферовых и калькалиферовых крур, а молодые префальциферовые круры позволяют выяснить определенную близость этого типа к фальциферовому.

Среди рассмотренных типов крур намечается несколько группировок, в пределах которых круры обнаруживают значительное морфологическое сходство и ассоциируют со сходными структурами. Во-первых, здесь следует отметить радулиферовые круры и им близкие калькалиферовые, каналиферовые и спинулиферовые. В. П. Макридин (1964) считает эту группу крур характерной для обширнейшего надсемейства *Rhynchonellacea*, а отдельные типы — для разных семейств и надсемейств. Последнее, однако, не значит, что все роды с одинаковым типом крур принадлежат к одной филогенетической ветви. В пределах рассматриваемой группы разные типы крур, по-видимому, появлялись неоднократно в группах, не имеющих прямых филогенетических связей. Спинулиферовые круры, как уже отмечалось, могут на взрослых стадиях образовываться в результате фетализации. Калькалиферовые круры известны у среднетриасовых *Holcorhynchellinae*, резко отличных по деталям как внутреннего, так и внешнего строения от более поздних *Ivanoviellinae*. Каналиферовыми крурами характеризуется среднетриасовый род *Volirhynchia*, отличающийся от *Cusclthyrididae* строением кардиналия. Таким образом, в пределах надсемейства *Rhynchonellacea* разные типы крур могут быть использованы для диагностики семейств и подсемейств только при учете совокупности других признаков и внутреннего, и внешнего строения.

Другая большая группа ринхонеллид имеет фальциферовые и им близкие круры, к которым, по-видимому, следует отнести довольно сильно латерально уплощенные аркуиферовые круры. Префальциферовые круры, по всей вероятности, являются типом, давшим начало фальциферовым крурам. К этой же группе крур относятся также септиферовые и цилиферовые круры.

Цилиферовые круры имеют определенное сходство со септиферовыми. Более того, у некоторых форм с цилиферовыми крурами дорзальные части последних поддерживаются пластинами, которые сходны с образованиями, соединяющими круры с дном створки у особей с септиферовыми крурами, (Дагис, 1968, рис. 30, 1). Очевидно, триас-лейасовые формы с септиферовыми крурами тесно связаны с триасовыми *Halorellidae*, имеющими цилиферовые круры. Указанные ранее отличия в строении крур между древними и молодыми формами с септиферовыми крурами (Дагис, 1968) пока трудно объяснимы. Родственные связи между разновозрастными формами с септиферовыми крурами, по-видимому, более вероятны, чем независимое возникновение этого типа в разных филогенетических ветвях. Септиферовые и цилиферовые круры принадлежат к третьей крупной группе крур мезокайнозойских ринхонеллид.

Остальные типы крур (маникулиферовые, мергиферовые, теребратулиферовые и кливулиферовые) очень редки и известны только у отдельных родов, являющихся единственными представителями семейств.

Петля теребратулид

Теребратулиды имеют более сложные ручные поддержки, представленные в виде разной степени усложненной петли, прикрепленной к крурам. Круры теребратулид довольно разнообразны, и вполне оправданной следует считать попытку Р. Б. Аскерова (1965) классифицировать эти структуры. Разнообразие крур теребратулид отмечалось многими исследователями, изучавшими мезозойских теребратулид при помощи серий поперечных срезов (Muir-Wood, 1934; Макридин, 1964; и др.), но обычно они описывались как определенные отличия в форме и ориентировке круральных оснований или же не отделялись от замочных пластин. Их

характеристика давалась при рассмотрении формы поперечного сечения последних структур.

Круры теребратулид всегда ориентированы вертикально (т. е. параллельно плоскости симметрии раковины) и имеют вид разной ширины пластин, прикрепленных к внутренним краям внешних замочных пластин и прилегающих к наружным краям септальных (или внутренних замочных) пластин. Важнейшим признаком крур является их соотношение с внешними замочными пластинами. Они могут крепиться к последней дорзальной частью и иметь вентральное положение по отношению к замочной пластине, и тогда хорошо видны на поверхности кардиналия. В других случаях они полностью свисают в умбональную полость спинной створки, а следовательно, прикреплены к замочной пластине вентральной частью. Наконец, круры могут соединяться с замочной пластиной средними частями. Описываемые ниже тицы крур теребратулид основаны на комбинации формы собственно крур и их соотношения с внешними замочными пластинами.

Инфулиферовые круры. «Узкие, несколько расширяющиеся по направлению к переднему краю раковины пластины, ориентированные перпендикулярно от внутренних концов наружных замочных пластин» (Аскеров, 1965, с. 10). Р. Б. Аскеров при первом описании этого типа привел большое количество родов, которые, на наш взгляд, имеют несколько различающиеся круры, но, несмотря на это, данный тип крур достаточно ясен. Собственно круры этого типа узкие, хотя их ширина испытывает определенные изменения, вертикальные или немного наклоненные к плоскости симметрии раковины. Отличительной чертой инфулиферовых крур является их вентральная ориентировка по отношению к внешним замочным пластинам. Лишь у отдельных форм, имеющих в принципе инфулиферового типа круры, намечаются небольшие дорзальные выступы крур (например, *Postepithyris subrhomboidalis* (Макридин, 1964), *Neumayrithyris torinosuensis* (Tokuyama, 1958), *Inversithyris rhomboidalis* (рис. 14)). Рассматриваемого типа круры; распространены чрезвычайно широко и известны уже у древнейших теребратулоидных форм

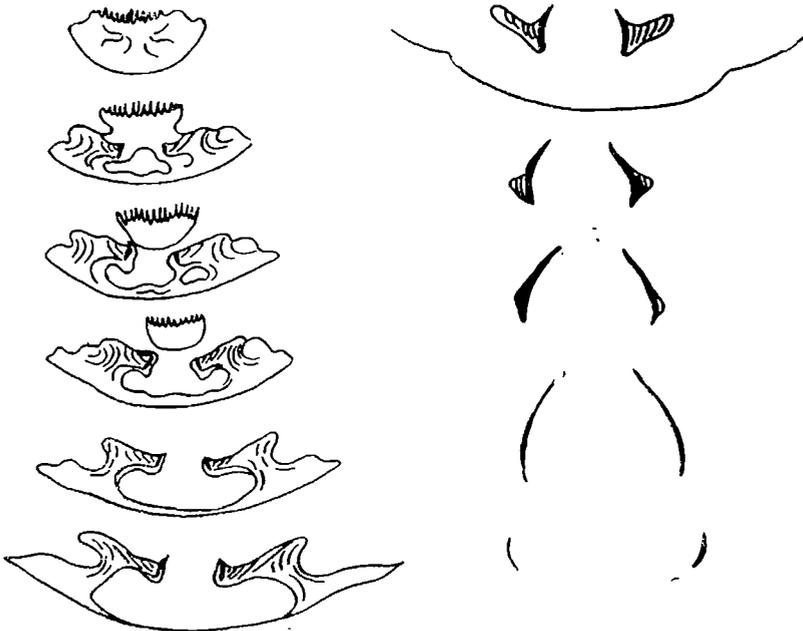


Рис. 14. Серия срезов через спиновую створку *Inversithyris rhomboidalis*; Северо-Восток СССР, р. Майн; бат-келловейские отложения.

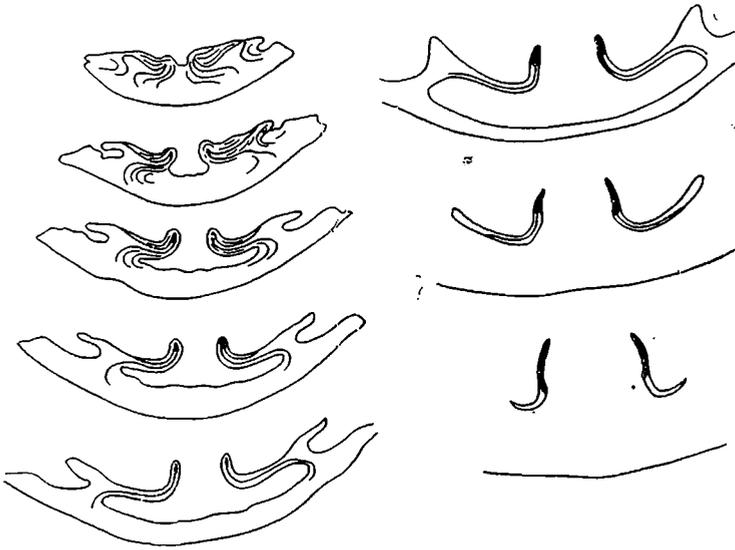


Рис. 15. Серии срезов через спинную створку *Loboathyris punctata*; Северо-Западный Кавказ, р. Лаба, плинсбахские отложения.

(род *Mutationella*). Среди описанных форм они встречаются как среди *Dielasmataceae*, так и *Terebratulaceae* и *Loboidothyridaceae*, обычно ассоциируясь с горизонтальными или наклоненными к дну створки замочными пластинами.

В качестве довольно отчетливой разновидности круп инфулиферового типа могут быть выделены круры, наиболее ясно выраженные у рода *Loboathyris* и названные л о б о т и р о й д н ы м и . Они всегда связаны с сильноизогнутыми замочными пластинами, имеющими вентрально-загнутые внутренние части, и являются как будто продолжением замочных пластин (рис. 15). Между инфулиферовыми и лоботиройдными крурами существуют переходные формы (например, род *Holcoathyris*). Лоботиройдный тип очень характерен для многих родов мезозойских теребратулид (*Loboathyris*, *Rhapidoathyris* и др.).

Фальциферовые круры. Впервые этого типа круры были описаны у триасового рода *Adygelloides* (Датис, 1963а) и ошибочно названы септальными пластинами, висящими в умбональной полости и не достигающими дна створки. В дальнейшем такие же круры истолкованы В. П. Макридиным (1964), как самостоятельные отростки круральных оснований. В целом круры этого типа имеют вид широких пластин, простирающихся как в вентральном, так и в дорзальном направлении. Наиболее характерны для этого типа широкие дорзальные части крур, прослеживающиеся до передней части круральных отростков (рис. 16; см. рис. 20, б). К этому же типу следует отнести и круры, описанные Р. Б. Аскеровым (1965) как септиферовые, поскольку последние отличаются от фальциферовых крур

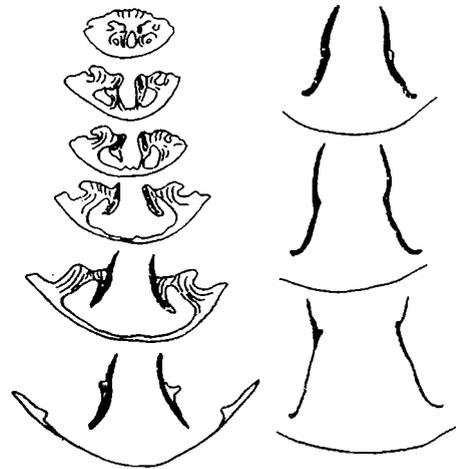


Рис. 16. Серии срезов через спинную створку *Adygelloides labensis*; Северо-Западный Кавказ, г. Скирда, норийско-ретские отложения.

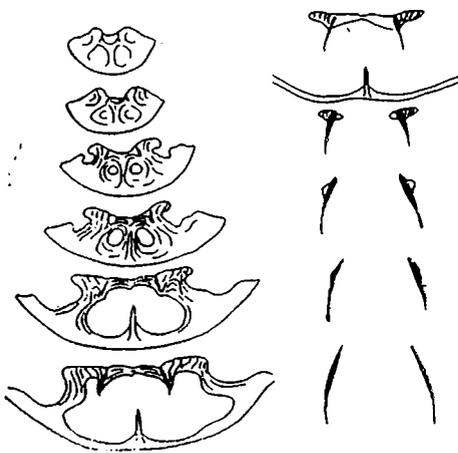


Рис. 17. Серия поперечных срезов через спинную створку *Zeilleria babukensis*; Северо-Западный Кавказ, рч. Ачешбок; ашзийский ярус.

лишь несколько большей шириной, в связи с чем они достигают дна створки в примакушечной части.

Фальциферовые круры известны у родов, характеризующихся горизонтальными замочными пластинами. Как и одноименные круры ринхонеллид, они имеют ограниченное географическое распространение и не известны в бореальных мезозойских бассейнах. Рассматриваемый тип крур довольно редок и в настоящее время встречается только у триасового рода *Adygelloides*, среднеюрского рода *Karadagella* (Бабанова, 1965) и нескольких неопубликованных позднеюрских и поздне меловых родов (Аскеров, 1965; Макридин, 1964).

Префальциферовый тип. Объединяет круры, имеющие вид субвертикальных, довольно сильно расширяющихся к переднему краю пластин, сильно наклоненных к плоскости симметрии раковины и простирающихся только дорзально от внутренних краев замочных пластин (рис. 17—19). Этот тип впервые был описан Мюр-Вуд (Muir-Wood, 1934), которая отметила, что круральные основания юрских цейллерид, представляющие собой след крур на разных стадиях роста, всегда имеют дорзальные направления. Р. Б. Аскеров (1965) подробного описания префальциферовому типу не дал, а только сослался на сходство с такого же типа крурами у ринхонеллид. В списке родов, имеющих этот тип крур, Р. Б. Аскеровым указан род *Dictyothyris*, характер крур которого достаточно ясно виден на сериях срезов нескольких видов, приведенных Делянсом и Тентамом (*Delance, Tintant*, 1965). Характер крур последнего рода взят нами за основу префальциферового типа крур.

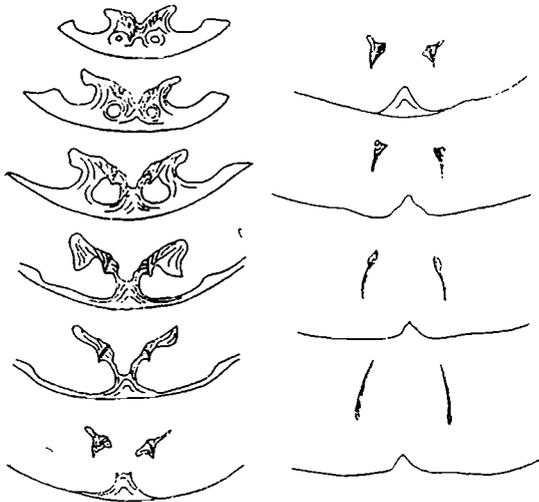


Рис. 18. Серия срезов через спинную створку *Coenothyris krafftii*; северо-западный Кавказ, рч. Ачешбок; ашзийский ярус.

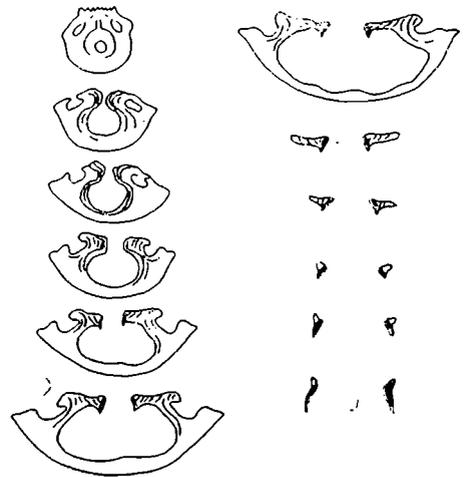


Рис. 19. Серия срезов через спинную створку *Plectoconcha variabilis*; Приморье, Амурский залив, мыс Атласова; ашзийский ярус.

Следует отметить, что префальциферовые круры теребратулид на поперечных срезах некоторых видов обнаруживают определенное сходство с фальциферовыми крурами. Отличие в данном случае в том, что круры префальциферового типа не выступают в центральном направлении, их основания не выражены на поверхности кардиналия и связаны с крурами, круральный отросток развивается на уровне замочной пластины (т. е. верхняя точка крурального отростка находится примерно на уровне замочных пластин) (см. рис. 20, г).

Префальциферовые круры широко распространены среди разных таксонов мезозойских брахиопод и не имеют определенной привязки к форме замочных пластин, а также не ограничены в географическом распространении.

Диелязмоидные круры. Новый тип крур, встречающийся исключительно у *Dielasmatacea*. Если у предыдущих типов круры тесно связаны с круральными отростками и последние являются непосредственным продолжением крур, то у диелязмоидного типа круры, собственно, имеют вид слегка наклоненных к плоскости симметрии пластин. Пластины выступают над вентральной поверхностью кардиналия, и от них под тупым углом отходят круральные основания (рис. 20, д, 21), представляющие собой самостоятельные образования. Это редкий тип крур в мезозое, более широко распространенный среди позднепалеозойских теребратулид (роды *Maorielasma*, *Hoskingia* и др. (Campbell, 1965).

Р. Б. Аскеров (1965) выделил еще один тип крур — ламиниферовый, встречающийся только у одного нового позднеюрского рода. Этот тип, насколько мы могли убедиться после изучения оригинального материала Р. Б. Аскерова, является, скорее всего, модификацией фальциферовых крур.

Рассмотренные типы крур достаточно хорошо выделяются на материале, изученном при помощи ориентированных срезов. Их определенная таксономическая ценность очевидна, хотя и не столь отчетлива, как у ринхонеллид. Так, префальциферовые круры характеризуют всех представителей семейства *Zeilleridae* и *Aulacothyropsidae*, возможно, всего надсемейства *Dallinacea*, отдельные подсемейства семейства *Terebratulidae* (*Gibbithyridinae*, *Plectosonchinae*) и лишь роды семейства *Dielasmatidae* (род *Coenothyris*). Все эти группы расположены в разных филогенетических ветвях, не имеют прямых связей, и совершенно ясно, что круры префальциферового типа появлялись неоднократно от крур инфулиферового типа. Фальциферовые круры, по мнению Р. Б. Аскерова, характеризуют отдельные семейства, с чем, по-видимому, можно согласиться. Однако, несмотря на обособленное географическое распространение этого типа крур, более вероятно, что они также появлялись неоднократно от простейшего инфулиферового типа и триасовые диелязматации с фальциферовыми крурами не имеют прямых филогенетических связей с более поздними теребратуляциями, определяющимися такими же крурами.

Диелязмоидные и инфулиферовые круры и их модификации не обнаруживают определенной приуроченности к таксонам более высокого, чем род, ранга.

Собственно петля теребратулид может иметь три основных типа, довольно резко отличающихся как по морфологии, так и по соотношению с лофофором, который они поддерживают. Простейшей является центро-нелловая петля, состоящая из разной длины нисходящих лент, лежащих обычно в смычной плоскости раковины и сходящихся к ее передней части. Передний конец такой петли обычно заострен, он получил название эхмидия (Cooper, 1957). На месте соединения нисходящих лент обычно развита вертикальная пластина, которая может протягиваться только в вентральном направлении от места слияния нисходящих лент или также и в дорзальном направлении (см. рис. 147).

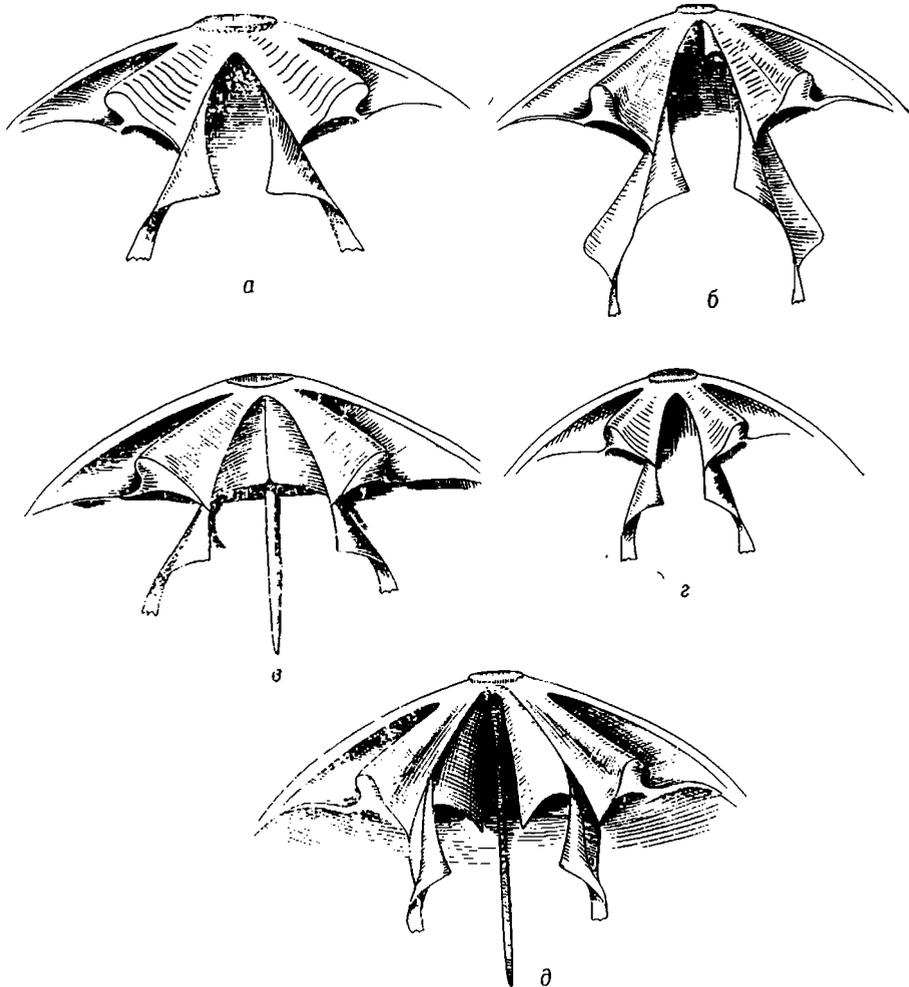


Рис. 20. Типы круп теребратулид.

а — инфулиферовые (*Inversilhyris rhomboidalis*); б — фальциферовые (*Adygelloides labensis*); в — префальциферовые (*Plectoconcha variabilis*); г — префальциферовые (*Zeilleria babuhen-*
sis); д — диэлязмовидные (*Rhaelina pyriformis*).

К центронелловому типу петли могут быть отнесены и уникальные по строению петли, известные у позднепермских родов *Labaia* и *Timorina*. У этих родов основные элементы ручных поддержек тождественны с таковыми центронелловой петли. Здесь можно также различить нисходящие ветви, эхмидий и вертикальную пластину (см. рис. 163), но в дополнение к ним имеются ленты, простирающиеся от вентральной части вертикальной пластины в задне-брюшном направлении.

Следующий тип составляют короткие петли, обычно называемые теребратулоидными или диэлязмовидными, состоящие из коротких, расходящихся нисходящих ветвей и обычно вентрально-вышуклой поперечной ленты, соединяющей дистальные концы последних (см. рис. 118).

Среди короткопетельчатых теребратулоидных брахиопод еще Делоншамом (Deslongchamps, 1884) было отмечено присутствие в юрских отложениях видов, сохраняющих общий с теребратулоидными формами тип строения петли, но отличающихся значительной ее длиной. Впоследствии детальный сравнительный анализ относительно длиннопетельчатых юрских и короткопетельчатых меловых теребратулид был проведен Сахни (Sahni, 1928).

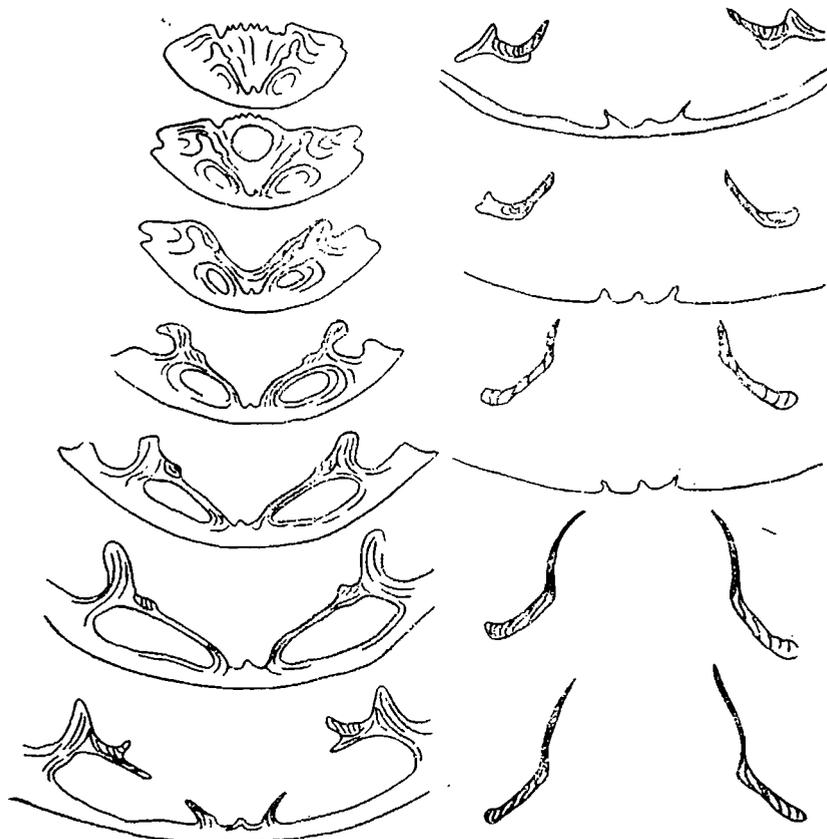


Рис. 21. Серия срезов через спинную створку *Rhaetina pyriformis*; Северо-Западный Кавказ, г. Скирда; ворийско-рэтские отложения.

Наиболее полно различия в петлях юрских теребратулоидных брахиопод были рассмотрены В. П. Макридиным (1964), который среди представителей семейства *Terebratulidae* выделил две модификации ручных поддержек — петли короткофланговые и длиннофланговые. Для первых петель характерна относительно малая длина и отсутствие длинных выростов — фланг на местах соединения нисходящих ветвей и поперечной ленты. Петли второго типа имеют большую относительную длину и снабжены длинными флангами.

Следует отметить, что отличия в морфологии короткофланговых и длиннофланговых петель не всегда достаточно хорошо выражены. Они более ясны среди юрских и раннемеловых родов и с трудом улавливаются у триасовых форм. Довольно четко эти модификации относительно коротких петель отличаются по своему постэмбриональному развитию (Дагис, 1968).

Сходную с теребратулоидной петлей морфологию основных элементов брахидия имеет род *Gefonia*. У этого рода есть теребратулоидная (или диелезмоидная) петля, но осложненная вторичными образованиями. Возможно, ее происхождение не зависит от петель первого типа.

Наконец, наиболее сложными по морфологии являются длинные (криптонелловые, пейллороидные или теребрателлоидные) петли, состоящие из длинных нисходящих ветвей, несколько более коротких восходящих ветвей и поперечной ленты. Этого типа петли проходят в онтогенезе сложные стадии метаморфизма, и в связи с тем, что последние стадии

развития часто выпадают, они могут достигать значительного морфологического разнообразия. Кроме того, подобного типа петля часто бывает связанной с дном створки, отчего возникают дополнительные соединительные ленты.

Постэмбриональное развитие ручных поддержек теребратулид

Как выяснилось в последнее время, не только длиннопетельчатые но и короткопетельчатые теребратулиды могут проходить сложные стадии метаморфизма в постэмбриональном развитии. Эти данные имеют первостепенное значение для систематики теребратулоидных брахиопод, позволяя использовать явления рекапитуляции для филогенетических построений. К настоящему времени относительно полные данные есть по онтогенезу только длиннопетельчатых брахиопод. Они основаны большей частью на современном материале (Friele, 1877; Deslongchamps, 1884; Fischer, Oeheert, 1891, 1892; Beecher, 1895; Ковжукова, 1948; Elliott, 1949; и др.) и в значительно меньшей мере — на ископаемом (Moore, 1860; Elliott, 1947; 1952; Дагис, 1958, 1968; Смирнова, 1962; Бабанова, 1964; Кац, 1962; Steinich, 1965) *.

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

Онтогенез теребратулоидных длиннофланговых петель освещен лишь в двух работах автора (Дагис, 1968, 1972а).

В указанных публикациях также обобщены имеющиеся к настоящему времени сведения об онтогенезе петли теребратулоидных брахиопод, что позволяет среди всего разнообразия постэмбриональных изменений брахидия выделить ряд основных типов.

Выделяемые типы основаны на морфологическом сходстве отдельных стадий онтогенеза петли и тождественной последовательности их появления, а также на полагаемом соответствии с одинаковыми модификациями лофофора.

1. Диелязмодный тип. Известен у родов *Dielasma*, *Cranaena*, *Rhaetina* и др. (Beecher, Schuchert, 1893; Stehli, 1909; Watson, 1956; Дагис, 1958, 1968, 1972а). Заключается в постепенном превращении центронелловой петли, появляющейся на ранних стадиях онтогенеза, в петлю диелязмодного (или теребратулоидного) типа, с короткими висходящими ветвями и поперечной лентой на дефинитивных стадиях. У родов с этим типом онтогенеза после центронелловой стадии происходит расщепление эхмидия и постепенный вентральный изгиб тех частей последней структуры, которые прилегают к вертикальной пластине. Петля этого облика сходна с модификациями ручных поддержек, описанных у рода *Mutationella* (Kozlowski, 1929, фиг. 94-1), в связи с чем названа мутационеллиформной (см. рис. 163, фиг. 1, б — г, 3, б). В пределах данной стадии выделяются два этапа. Первый из них соответствует начальным стадиям

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

резорбции эхмидия, когда вентральный изгиб центральной части эхмидия еще не развит или только намечается и хорошо развитой остается вертикальная пластина (см. рис. 163, фиг. 1, б). На втором этапе происходит сильное изгибание в сторону брюшной створки части петли, примыкающей к уже резорбированной вертикальной пластине (см. рис. 163, фиг. 1, в, г). Для этих модификаций петли предлагаются названия «раннемутационеллиформная» и «позднемутационеллиформная».

В дальнейшем полностью исчезает вертикальная пластина, из вентрально-изогнутых частей эхмидия формируется поперечная лента и брахийд приобретает взрослый облик (теребратулиформная петля).

2. **Теребратулоидный тип.** Описан у родов *Gryphus* (*Deslongchamps*, 1884), *Chatwinothyris*, (*Steinich*, 1965, и др.) и характеризуется утратой начальных модификаций петли в онтогенезе. На самом раннем этапе формирования ручных поддержек появляются короткие субпараллельные нисходящие ветви, которые не соединены на дистальных концах. Поперечная лента возникает затем в виде перемычки, связывающей нисходящие ветви, без сложных стадий метаморфоза.

3. **Аулякотироидный тип.** Известен только у рода *Aulacothyroides* (Дагис, 1972а). Очень близок на начальных и средних стадиях к диелязмидному типу. На поздних стадиях постэмбрионального развития происходят резкие изменения, приводящие к усиленному росту восходящих ветвей и образованию длинной петли, с отчетливыми нисходящими и восходящими ветвями на дефинитивных стадиях. Восходящие ветви у рассматриваемого рода не гомологичны восходящим ветвям остальных длиннопетельчатых теребратулоид и образуются в принципе тем же путем, что и поперечная лента коротких петель.

В аулякотироидном типе постэмбрионального развития петли могут быть прослежены следующие модификации брахийда: а — центронеллиформная (см. рис. 163, фиг. 3, а); б — мутационеллиформная (см. рис. 163, фиг. 3, б); в — сулькатинеллиформная, промежуточная между мутационеллиформной и дефинитивной, с сильно оттянутой к переднему краю поперечной лентой, названная по сходству с взрослой петлей рода *Sulcatinella* (см. рис. 163, фиг. 3, в); г — аулякотироидформная, ничем существенно не отличающаяся от длиннопетельчатых ручных поддержек как палеозойских, так и мезозойских *Terebratulida* (см. рис. 163, фиг. 3, г).

4. **Ангустиридный тип.** Отличается от рассматриваемых выше типов появлением вторичных элементов петли, растущих, в отличие от первичных, не от кардиналия, но от вертикальной пластины. Этот тип онтогенеза свойствен родам *Triadithyris*, *Viligothyris*, *Taimyothyris* и др. (Дагис, 1968, 1972а). Для него характерны следующие стадии: а — центронеллиформная; б — квазипремагадиниформная, заключающаяся в появлении на вертикальной пластине вторичных элементов в виде небольшого колпачка (см. рис. 163, фиг. 4, б). Петля на этой стадии близка к прекампагиформной даллинид или премагадиниформной теребрателлид, чем и обусловлено название стадии; в — квазимагадиниформная, в течение которой происходит разрастание вторичных элементов, расщепление передней части эхмидия и в конечном счете соединение первичных и вторичных элементов петли (см. рис. 163, фиг. 4, в); г — диктиотиридиформная, образующаяся после разъединения правой и левой половин брахийда и названная по сходству со взрослой петлей рода *Dictyothyris* (см. рис. 163, фиг. 4, г). На дефинитивных стадиях роды с рассматриваемым типом онтогенеза имеют короткопетельчатый брахийд, т. е. лишены отчетливых восходящих ветвей, но нередко у них длинные фланги (длиннофланговая теребратулоидная петля, по В. П. Макридину (1964)).

5. **Цейллериодный тип.** Очень близок по последовательности стадий развития петли к хорошо изученному по современным видам даллиноидному типу, но существенно отличается от него отсутствием связи петли с сеткой на всех стадиях, а также ростом вторичных элементов не от сет-

тального столбика, что характерно для даллинид, а от вертикальной пластины центронелловой петли. Исходной, как и для предыдущих типов, является петля центронелловая. В дальнейшем, по крайней мере у рода *Zeilleria* (Дагис, 1968), могут быть выделены прекампагиформная (см. рис. 163, фиг. 5, а), кампагиформная (фиг. 5, б), френулиформная (фиг. 5, в), теребраталиформная (фиг. 5, г) и дефинитивная — даллиниформная стадии. Полное сходство с онтогенезом даллинид в данном случае нарушается отсутствием связи петли с сеткой или дном створки.

6. Даллиноидный тип. Петля проходит прекампагиформную, кампагиформную, френулиформную, теребраталиформную и даллиниформную стадии. Этот тип характерен для даллинид и хорошо изучен как у современных, так и у ископаемых родов (Beecher, 1895).

7. Аулякотиропсидный тип. Характерен для родов *Aulacothyropsis*, *Camerothyris* и др. (Дагис, 1972а). На начальных и средних стадиях сходен с цейллериоидным типом. Однако у рода *Aulacothyropsis* на прекампагиформной стадии намечается соединение брахидия с сеткой, которое имеет вторичный характер и встречается эпизодически у отдельных экземпляров. Несколько отличаются от цейллериоидного типа и дефинитивные стадии развития брахидия у форм с аулякотиропсидным типом онтогенеза петли. Взрослые петли в последнем случае имеют соединенные нисходящие и восходящие ветви и являются наиболее близкими к кампагиформной петле. При аулякотиропсидном типе онтогенеза, по всей вероятности, происходит выпадение конечных стадий развития.

8. Теребрателлоидный тип. Изучен по современным формам (Beecher, 1895) и характеризуется последовательной сменой премагадиниформной, магадиниформной, магеллиформной, теребраталиформной и мегеманиформной стадиями.

9. Гефонноидный тип. Известен у родов *Gefonia* и *Labatia* (Дагис, 1969, 1972а). Основная часть брахидия в данном случае развивается по диелязмоидному типу (у прогрессивных форм), но общая картина постэмбрионального развития петли осложняется появлением своеобразных дополнительных лент. Исходная петля является центронелловой. При дальнейшем росте на вертикальной пластине центронелловой петли появляются короткие дополнительные ленты. Эта стадия, по сходству с взрослой петлей рода *Timorina*, названа тимориниформной (см. рис. 163, фиг. 2, б). На последующей стадии происходит расщепление эхмидия и резорбция вертикальной пластины (раннегефонниформная петля (см. рис. 163, фиг. 2, в)). Дефинитивная стадия характеризуется петлей, близкой к теребратулоидной (или диелязмоидной), которая осложнена вторичными элементами в виде дополнительных лент, отходящих от поперечной ленты (гефонниформная петля; см. рис. 163, фиг. 2, г).

10. Криптакантоидный тип. Описан Купером (Cooper, 1957) у рода *Cryptacanthia*. Для этого типа свойственны центронеллиформная, раннекриптакантиформная, криптакантиформная и раннеглоттиропсиформная стадии (см. рис. 163, фиг. 8, а — г). Отличительной чертой криптакантоидного типа онтогенеза брахидия является отсутствие на ранних стадиях высокой вертикальной пластины, в связи с чем вторичные элементы петли, которые появляются на раннекриптакантиформной стадии, крепятся непосредственно к центральной части эхмидия.

Все типы брахидия теребратулоидных брахиопод связаны с отличиями в строении лофофора или имеют разное соотношение с лофофорами одного типа. Значение этой морфоструктуры для классификации теребратулид общеизвестно*. Обычно они характеризуют таксоны семейственной группы, а небольшие модификации нередко выдержаны в пре-

* Подробно вопросы взаимоотношений лофофора и ручных поддержек приведены в разделе «Вопросы эволюции и филогении», где рассмотрены основные этапы эволюции этих структур.

делах отдельных родов. Крайне важны для целей систематики возрастные изменения петель, способствующие выявлению филогенетических связей между аксонами, которые у теребратулоидных брахиопод часто устанавливаются с большим трудом ввиду широкого распространения явлений конвергенции и параллельного развития.

Брахийдий спириферинид

У спирифериноидных брахиопод ручной аппарат поддерживает весь лофофор и имеет вид спирали. Спирали триасовых спириферинид направлены вершинами конусов в задне-боковом направлении. Даже у форм с высокой брюшной створкой (циртиноидного облика) это направление не меняется. У изученных форм постоянно и общее количество оборотов спирали. Как правило, несколько большее число оборотов у крупных и широких раковин. Спираль у всех изученных видов гладкая, лишена шипов.

Круры спириферинид тесно связаны с первичными пластинами спирали, переход осуществляется постепенно. У всех спириферинид есть югум, который может быть как полным, так и разобленным (рис. 22). Полный югум обычно имеет вид перемиčky, связывающей ленты спирали, а спираль — вид вентрально-изогнутой дуги (роды *Viligella*, *Canadospira* и др.). Иногда спираль уплощена в верхней части (роды *Laballa*, *Lepismatina*, *Zugmayerella* и др.). В отдельных случаях на вентральной части югума видна отчетливая насечка. Югум, как правило, располагается в одной плоскости и лишь у рода *Triadispira* оттянут к переднему краю. Он обнаруживает сходство с югумом палеозойских спириферинид (Stehli, 1954).

Специфической структурой, характерной только для триасовых лабаллид, являются югальные поддержки. Они представляют собой небольшие пластины, пористые (роды *Spondylospira*, *Zugmayerella* и др.) или сплошные (роды *Thecocyrtella*, *Orientospira*), соединяющие ручной аппарат с дном створки в области развития югума. Эта структура впервые была изучена Купером (Cooper, 1942, 1944) на отпрепарированных экземпля-

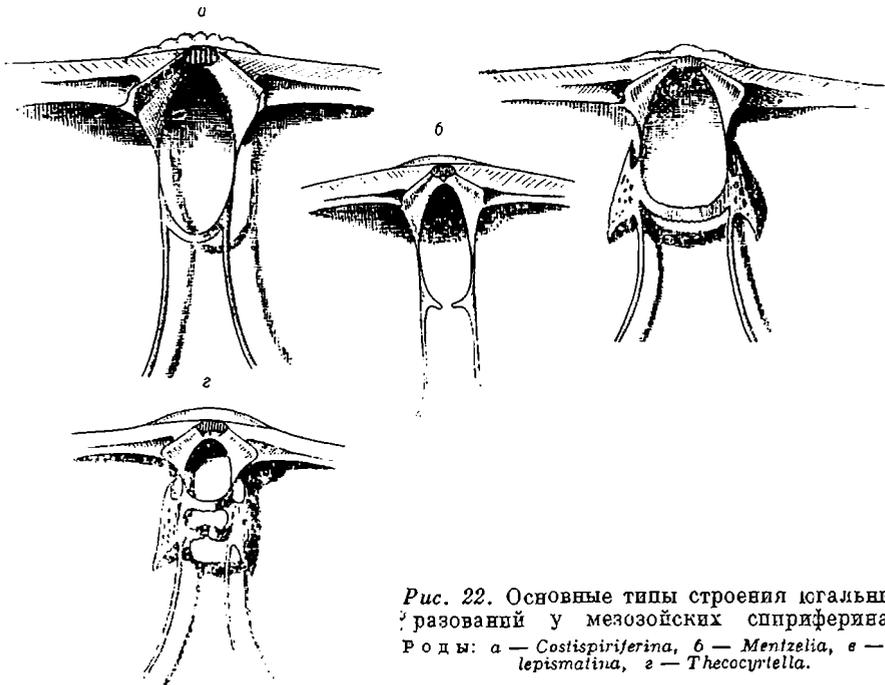


Рис. 22. Основные типы строения югальных образований у мезозойских спирифериноид. Роды: а — *Costispiriferina*, б — *Mentzelia*, в — *Spinolepismatina*, г — *Thecocyrtella*.

рах, но она достаточно хорошо заметна и в шлифах, а ее основания — на внутренних ядрах. Происхождение югальных поддержек пока неясно. У наиболее молодого изученного нами представителя лабаллид — *Lepismatina* sp. из среднего триаса Болгарии, имеющего один неполный оборот спирали, югальные поддержки уже хорошо развиты. Функциональное значение этой структуры, по-видимому, такое же, как и вторичного соеденения ручных поддержек со створкой у теребрателлоидных брахиопод: они служили дополнительной опорой брахидия.

Югальные поддержки присутствуют у всех родов семейства Labalidae и совершенно не известны у представителей семейства Spiriferinidae, в связи с чем имеют определенное значение для систематики. Также очень важны для систематики спириферинид, согласно нашим наблюдениям, основные модификации югума (полный или разобщенный), которые стабильны среди подсемейств Spiriferinidae. Вариации в форме югума, по-видимому, могут оказать существенную помощь при разграничении родов спириферинаций, но накопленный материал не достаточен для конкретных рекомендаций.

Брахидий атирид и ретциид

Атироидные и ретциодные брахиоподы также имеют ручные поддержки в виде спирали, направленной к бокам раковины, которая, тем не менее, отличается от спирали спириферинид соотношением спирали с крурами и строением югальных образований. Если у спириферинид первичные ленты спирали являются прямым продолжением крур и оба эти элемента направлены одинаково, то круры у атирид и ретциид резко вентрально-изогнуты и отходящие от их дистальных концов первичные ленты имеют противоположное, постеро-дорзальное направление. Югум относительно простой у древнейших ретциодных брахиопод (семейство Rhynchospirinidae), где он имеет вид простой перемычки, и сложнопостроенный у более поздних форм, а также у всех атирид. У последних он состоит из разной длины югальных пластин, отходящих от средней части первичных лент или от умбональных лопастей, югального отростка и разной длины югальных ветвей. Точнее, в длине югальных ветвей известны только две модификации. Либо они короткие и прослеживаются лишь

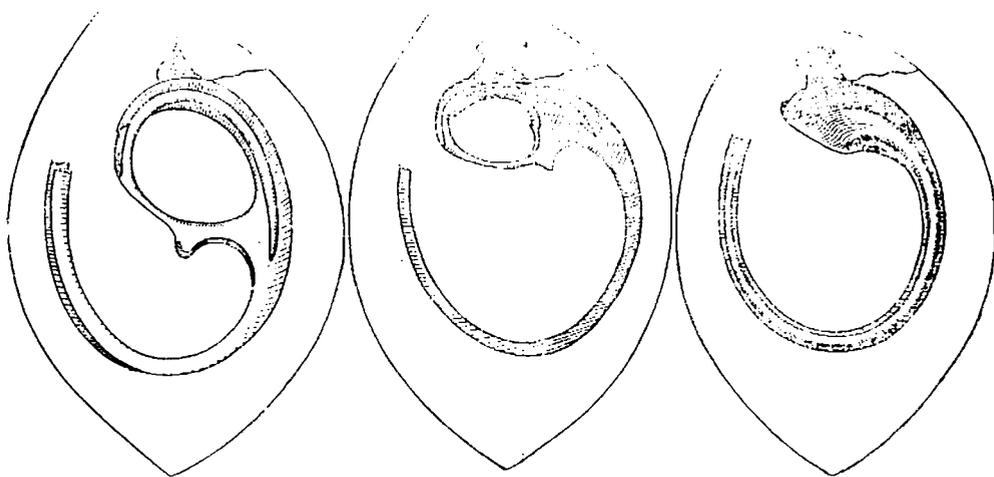


Рис. 23. Строение югума у триасовых атирид.

а — *Tetractinella irizonella*; б — *Dioristella indistincta*; в — *Pexidella strohmayeri* (реконструкция по сериям срезов, виды сбоку).



Рис. 24. Строение югума у трпасовых ретциид.
a — *Hustedella planicosta*; *б* — *Schwagerispira schwageri*;
в — *Neoretzia superbescens*; *г* — *Hungarispira aracanga* (ре-
 конструкция по сериям срезов, вид сбоку).

вдоль части первичных лент (рис. 23, *a*), либо длинные и тогда следуют до вершин конусов спирали (рис. 23, *в*). Промежуточные формы не известны. У трпасовых ретциид югум имеет короткий отросток (рис. 24, *a*), который может быть вторично соединен с вентральной частью первого оборота спирали (рис. 24, *в*). У более сложных форм югума очень длинные югальные ветви, прослеживающиеся до вершин конусов спиралей (рис. 24, *г*).

Как и у спириферинид, у рассматриваемых групп в систематическом отношении исключительно важны структуры югума. Две модификации югальных ветвей впервые были использованы Шухертом (Schuchert, 1894) для разделения атирид на два подсемейства. Аналогичные изменения в строении югума ретциид положены нами в основу при выделении подсемейств среди семейства Retziidae. Изменения в форме отдельных элементов югума, их взаиморасположения и месте возникновения югума

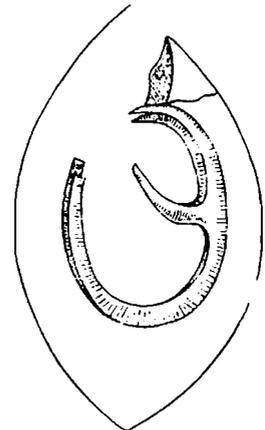


Рис. 25. Строение югума у молодого экземпляра *Tetractinella trigonella* длиной 3,8 мм (реконструкция по серии срезов, вид сбоку).

(от умбональных лопастей или от первичных лент) являются в отдельных случаях важными признаками при характеристике родов. В качестве примеров можно привести роды *Hustedella* и *Schwagerispira*, отличающиеся формой югального отростка среди ретциид, и роды *Diplospirella* и *Pezidella* (подсемейство *Diplospirellinae*), имеющие, кроме различий в форме, разное соотношение югума с первичными лентами и умбональными лопастями и др.

Онтогенез ручных поддержек ретциид и атирид не изучен. Эти группы, по-видимому, очень рано проходят все стадии метаморфоза, поскольку у рода *Spirigerellina* экземпляры разных видов длиной 3—4 мм имеют спираль, вполне сравнимую со взрослой и отличающуюся лишь меньшим числом оборотов. Заслуживает внимания только один экземпляр *Tetractinella trigonella* длиной 3,8 мм, ручной аппарат которого несколько иной, чем у взрослой особи. Спираль этого экземпляра имеет неполных три оборота, югум состоит из югальных ветвей и короткого отростка (рис. 25).

МОРФОЛОГИЯ РАКОВИН ТРИАСОВЫХ СТРОФОМЕНОИДНЫХ БРАХИПОД

Триасовые строфоменоидные брахиоподы, несмотря на их относительную малочисленность, обладают своеобразным внутренним строением раковин и в первую очередь ручных поддержек, которые совсем не известны у палеозойских форм. В брюшной створке у всех форм зубные пластины отсутствуют. У *Thecospiridae* и *Hungarithesa* мускулы располагаются на небольшой, слегка приподнятой в передней части платформе, поддерживаемой и разделенной разной высоты септальным валиком. Это образование тождественно гемиспондилию тецидеид и соответствует мускульному полю, ограниченному высокими гребнями, у строфоменид, от которого отличается лишь более сильным развитием гребней и септального валика, разделяющего мускульное поле. Представители семейства *Thecospirellidea*, с высокой пирамидальной брюшной створкой, имеют длинную септу, достигающую внутренней поверхности псевдодегидия. Мускульные отпечатки в брюшной створке не развиты, и, по-видимому, септа была местом крепления всех брюшных мускулов. У конин-

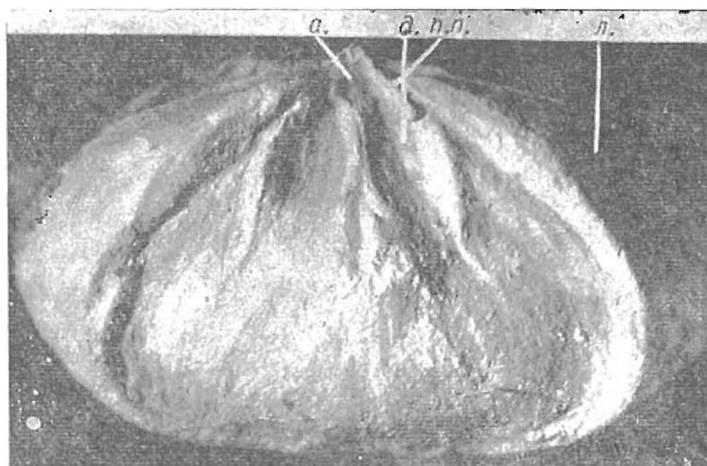


Рис. 26. Внутреннее строение спиной створки *Amphiclina squamula*; экз. № 394/157, Веспрем (Венгрия), карнийский ярус. а.—отпечатки аддукторов; д.—отпечатки дидукторов (×10); л.—краевой лимб; л. н.—приямочные пластины.

кинид всякие септальные образования отсутствуют, мускулы крепятся к небольшой пониженной площадке в задней части раковины.

В спинной створке текоспираций есть замочный отросток и прямочные пластины. Отчетливый замочный отросток у всех конинкинид не обнаружен. Дидукторы у них крепятся непосредственно на дне створки, на небольшой площадке, разделенной низким гребнем (рис. 26). Прямочные пластины у отдельных групп триасовых строфоменоидных брахиопод развиты неодинаково и имеют различное соотношение с остальными элементами скелета спинной створки. У *Thecospiridae* прямочные пластины короткие, продолжают вперед в виде высоких гребней, ограничивающих мускульное поле. У рода *Pamirotheca* прямочные пластины длинные, постепенно понижающиеся к переднему краю и сливающиеся с краевым лимбом. У конинкинид прямочные пластины тоже длинные, но четко отделены от выпуклого краевого лимба глубокими желобками, в которые входят гребни, прослеживающиеся вдоль внутренних краев брюшной створки (рис. 27).

Исключительно разнообразны у рассматриваемых групп поддержки лофофора. Они имеют совершенно разную степень сложности и обнаруживают принципиально разные типы построения.

У текоспирид ручной аппарат состоит из крур, югума и нескольких оборотов спирали с конусами, направленными к брюшной створке. Круры короткие, как видно на поперечных срезах, появляются в виде наростов на прямочных пластинах, направлены вперед и слегка вентрально от места соединения с кардиналием. От дистальных концов крур, резко отгибаясь к бокам и немного назад, отходят спирали, а к центру раковины — югум. Последний простой, без отростка, имеет вид слегка вентрально-выпуклой перемычки. Спираль специфическая, состоит из широких продольно-складчатых лент, имеющих V-образное поперечное сечение. На вентральных краях спиралей развиты мелкие шипики (рис. 28; табл. XXVII, фиг. 4, 5).

Сложная спираль и у всех конинкинид, но она значительно отличается от таковой текоспирид. Круры у конинкинид также отходят от прямочных пластин, но ориентированы резко вентрально, почти достигают брюшной створки и соединяются между собой. Передние концы крур расщеплены, и от них, немного отгибаясь в задне-боковом направлении, отходят ленты спирали, направленные конусами к брюшной створке. От этих дистальных концов крур * по направлению к спинной створке идет сложной конусовидный югум, а от него — дополнительные ветви, прослеживающиеся до вершины спиралей. Обе ленты уплощены, короткие шипики на них развиты или отсутствуют (рис. 29). Таким образом, у рассматриваемых групп югум соединяет не первичные ленты спирали, как

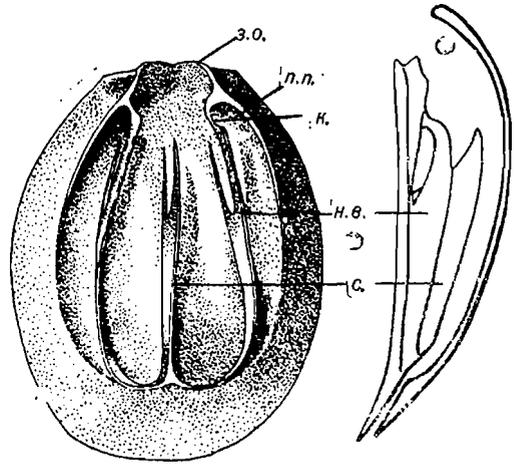


Рис. 27. Внутреннее строение спинной створки *Pamirotheca aulacothyroidae* (реконструкция по сериям срезов, приведенных на рис. 50).

з. о. — замочный отросток; п. п. — прямочные пластины; к. — круры; н. в. — нисходящие ветви; с. — септа.

* Крурам текоспирид и конинкинид, по всей вероятности, лучше дать новое название, поскольку их гомологичность с крурами ринхонеллид, теребратулид и других групп очень сомнительна (Rudwick, 1968).

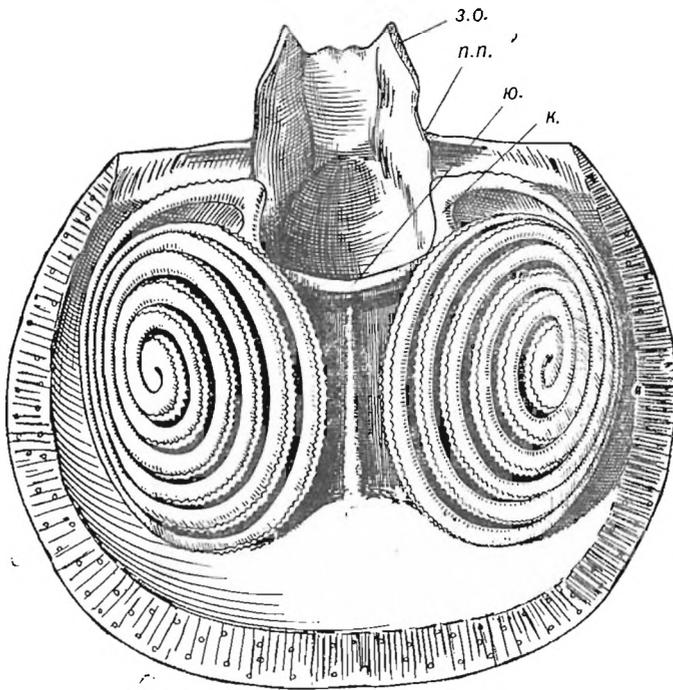


Рис. 28. Внутреннее строение спинной створки *Thecospiralis senseyi* (реконструкция).

з. о. — замочный отросток; к. — круры; п. п. — приямочные пластины; ю. — югум.

у атриподных, атиродных и ретциодных брахиопод, а дистальные концы крур, чем существенно отличается от югума, постепенно развитого у последних групп.

Несколько иное строение брахидия имеет род *Thecospirella* и, по-видимому, близкий ему род *Bittnerella*. У первого приямочные пластины

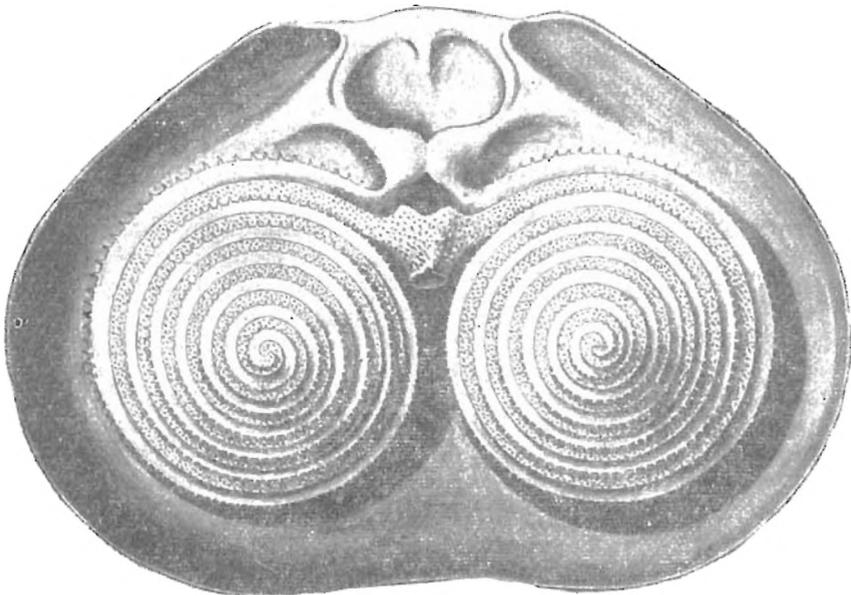


Рис. 29. Реконструкция ручного аппарата *Amphiclina intermedia* (Дарис, 1963).

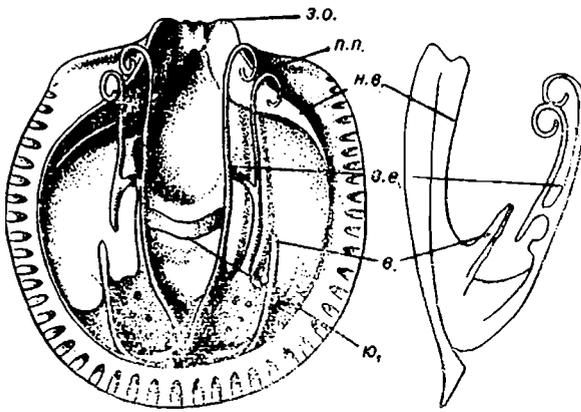


Рис. 30. Внутреннее строение передней створки *Thecospirella loczyi*; реконструкция по экз. № 394/176, Веспрем (Венгрия), карийский ярус. в. — вентральный выступ на нисходящих ветвях; в. в. — восходящие ветви; з. о. — замочный отросток; н. в. — нисходящие ветви; п. п. — поперечные пластины; ю. — югум.

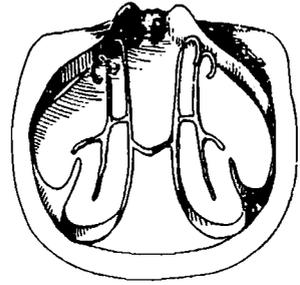


Рис. 31. Внутреннее строение передней створки молодого экземпляра *Thecospirella loczyi*; реконструкция по экз. № 394/177, Веспрем (Венгрия), карийский ярус.

протягиваются к переднему краю вдоль краев лимба и постепенно переходят в ленты, немного приподнятые над дном створки. У лобного края эти ленты опять соединяются с дном створки, а затем резко изгибаются в задне-брюшном направлении и, высоко поднятые над дном створки, достигают заднего края, где заканчиваются небольшими крючками. Это основное звено ручного аппарата состоит, таким образом, из нисходящих ветвей, прослеживающихся вдоль краев лимба, и восходящих, идущих в обратном направлении, т. е. от переднего края к замочному. В передней половине восходящие ветви соединены поперечной пластиной, условно здесь названной югумом. Вдоль восходящих ветвей идут аналогичные им дополнительные ветви, соединенные с основными ветвями узкими лентами. Кроме того, вблизи места перехода нисходящих ветвей в восходящие от первых в сторону брюшной створки отходят отростки нисходящих ветвей. У *Theospirella*, как и у *Thecospira*, хорошо развиты спиккулы, нередко сохраняющиеся в ископаемом состоянии (рис. 30, 31).

Намного проще устроен ручной аппарат у *Pamirotheca*. У этого рода от поперечных пластин отходят короткие пластины, сходные по строению с крурами текоспирид, к концам которых присоединяются широкие субгоризонтально ориентированные пластины. Последние на некотором расстоянии приподняты над дном створки, а в дальнейшем соединяются с дном и имеют вид высоких септ, сходных по строению с нисходящими ветвями рода *Thecospirella* (см. рис. 27). В передней части створки эти пластины сливаются с высокой септой, которая в задней части приподнята над дном створки. Наконец, у рода *Hungaritheca* нисходящие ветви полностью слиты с дном створки и также подходят у лобного края к высокой септе, раздвоенной на конце (рис. 32).

В заключение обзора морфологии триасовых строфоменоидных брахиопод коротко рассмотрим арею и дельтидальные образования. Все известные группы триасовых строфоменоидных брахиопод имеют прямой замочный край и характеризуются строфическим ростом. Кардинальные ареи на обеих створках есть у конинкинид; у них также хорошо выражены псевдодельтидий и хилидий. Сходные ареи развиты у рода *Pamirotheca*, но здесь нет хилидия, а также дельтидального отверстия и псевдодельтидия, которые у взрослых экземпляров всегда резорбированы в связи с крупными размерами и положением площадки для прикрепления к суб-

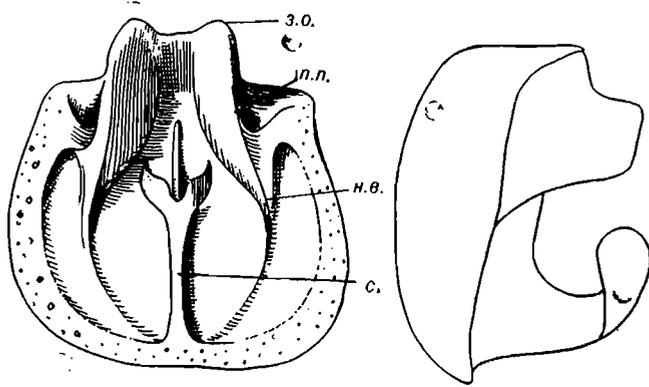


Рис. 32. Внутреннее строение спинной створки *Hungarithesa andreaei*; реконструкция по экз. № 394/29, Веспрем, (Венгрия), карнийский ярус.

з. о. — замочный отросток; н. в. — нисходящие ветви; п. п. — приямочные пластины; с. — септа.

страту. Представители семейства Thecospirellidae имеют высокую арею на брюшной створке, но на спинной створке она в зачаточном состоянии. Псевдодельтидий у этой группы отчетливый, выпуклый, ясно отделяется от поверхности ареи. Сходный характер арей имеют текоспириды и род *Hungarithesa*, но у них арея сплошная, псевдодельтидий не дифференцирован и улавливается только на поперечных срезах.

СТРУКТУРА РАКОВИН

Структуре раковин ископаемых и современных брахиопод, после известной работы Кинга (King, 1871), уделяли внимание многие исследователи (Oehlert, 1887; Thomson, 1927; Милорадович, 1937; Cloud, 1942; и др.). Особенно большой интерес строение и модели роста раковинного вещества вызвали в последние годы в связи с применением электронной микроскопии (Williams, 1968a—в, 1970a, б; Sass, Monroe, 1967; Sass, Monroe, Gerace, 1965; Grant, 1968; Armstrong, 1969; Baker, 1970), хотя в это же время многие интересные работы были написаны и на основании изучения материала при помощи светового микроскопа (Williams, 1956; Vandercammen, 1959a; Dunlop, 1962; Krans, 1965; Gauri, Boucot, 1968; и др.).

Среди этих работ выделяются исследования Вилльямса, в которых не только приведен большой фактический материал по современным и ископаемым формам, но также осмыслен механизм образования всех слоев раковины. Согласно этому автору, рост клеток внешнего эпителия происходит в генеративной зоне, находящейся в мантийном желобке на краю мантии. От генеративной зоны клетки мигрируют к вершине внешней лопасти мантии и выделяют своими наружными поверхностями, несущими микровиллы, последовательно все четыре слоя периостракума. На гребне мантии клетки, по-прежнему снабженные микровиллами, начинают откладывать мелкие кристаллики кальцита, которые, соединяясь, образуют первичный слой раковины. На дефинитивной стадии отложения раковины клетки внешнего эпителия, более или менее лишенные микровилл, откладывают расположенные косо к поверхности раковины столбики кальцита — фибры, каждая из которых связана только с одной и заключена в протеиновую оболочку, что приводит к образованию вторичного слоя раковины. Призматический слой возник в результате ускоренного отложения извести смежными клетками эпителия, приводящего к нарушению выделения протеиновых оболочек, окружающих отдельные фибры (Williams, 1968 а). Денлоп (Dunlop, 1962) связывал подобные нарушения

с ретракцией в течение остановок роста раковины. Процесс нарушения выделения протенновых оболочек может быть обратным: у многих как ископаемых (Dunlop, 1962; Gauri, Boucot, 1968), так и современных форм (Sass, Monroe, 1967) после отложения призматического слоя опять идет образование отчетливого фиброзного слоя.

Эта стандартная схема секреторной деятельности мантии, предложенная Вильямсом, хорошо объясняет возникновение разных слоев раковины, наблюдаемых у триасовых ринхонеллид, спириферид, атирид и теребратулид, но она модифицирована у многих триасовых строфоменид.

Структура раковин триасовых брахиопод практически не изучена. Имеются лишь отрывочные наблюдения Логана (Logan, 1967), касающиеся строения раковин карнийских спириферинид и краткие описания строения ультраструктуры раковин типовых видов родов *Koninckina* и *Thecospira* (Williams, 1968a).

Излагаемые ниже результаты получены путем исследования стенок раковин в шлифах при помощи светового микроскопа, а также изучения полированных и протравленных срезов под электронным сканирующим микроскопом (Стереоскан СА, Кембридж).

Триасовые ринхонеллиды, спирифериды, атириды и теребратулиды имеют хорошо развитые первичный и вторичный слои раковины, у них более sporadически появляется призматический слой.

П е р в и ч н ы й с л о й (=зернистый слой (King, 1871), пластинчатый слой (Милорадович, 1937; Cooper, 1944; Dunlop, 1962; Krans, 1965), внешний слой (Cloud, 1942) и другие; пропущен многими исследователями (Gauri, Boucot, 1968; Logan, 1967; и др.)) во всех случаях состоит из мелких кристаллов кальцита, часто расположенных в ряды, перпендикулярные к поверхности створки (табл. XI, фиг. 2; табл. XII, фиг. 1). Первичный слой самый тонкий и постоянный. Его толщина относительно стабильна в разных частях створок, но довольно существенно изменяется у видов разных родов. Для большинства родов толщина первичного слоя 0,01—0,02 мм, но в отдельных случаях она может достигать 0,09 мм (*Halorella amphitoma*, табл. XII, фиг. 1).

В т о р и ч н ы й с л о й (=призматический слой (King, 1871; Милорадович, 1937; Cooper, 1944), фиброзный слой (Dunlop, 1962; Gauri, Boucot, 1968; и др.), внутренний слой (Cloud, 1942), фибротест и призматотест (Vandercammen, 1959a; Drot, 1964), призматотест и калотест (Logan, 1967) и др.) у рассматриваемых групп состоит из косо расположенных к поверхности раковины кристаллов кальцита, имеющих на поперечных срезах ромбические или близкие к ним очертания (табл. X, фиг. 1—3; табл. XI, фиг. 1). В связи с тем, что этот слой отлагается всей поверхностью раковины, его толщина сильно изменяется с возрастом, и обычно, если не развит третий, призматический слой, он закономерно утолщается по направлению от края раковины к макушке. При наличии призматического слоя толщина вторичного слоя часто существенно не меняется в разных частях раковины или же достигает наибольшей толщины вблизи лобного и боковых краев.

Вторичный слой слагает все внутренние элементы раковины триасовых брахиопод, в строении которых никогда не участвует первичный слой. Таким же образом происходит формирование внутреннего скелета у современных (Williams, 1968a) и, по всей вероятности, у большинства ископаемых форм, имеющих стандартный режим образования основных слоев раковины. Указывая на то, что в строении внутренних скелетных образований участвует наружный известковый слой раковины (например, Gauri, Boucot, 1968), свидетельствуют лишь, что в данном случае первичный слой пропущен и наружным является вторичный слой раковины.

П р и з м а т и ч е с к и й с л о й (=столбчатый слой (Dunlop, 1962), калотест (Vandercammen, 1959a; Drot, 1964), внутренний призматический слой (Gauri, Boucot, 1968) и др.) встречается среди триасовых ринхонеллид

и атирид. Он образован крупными кристаллами кальцита, ориентированными перпендикулярно к поверхности раковины (табл. X, фиг. 1—3; табл. XI, фиг. 1, 2). Вильямс (Williams, 1968; и др.) считает, что призматический слой у всех брахиопод имеет спорадический характер, выражен в виде линз, зажатых между пучками фибр вторичного слоя, и является модификацией последнего. Другие авторы (Alexander, 1948; Dunlop, 1962; Süss, Monroe, 1967; Gauri, Boucot, 1968; и др.) приводят веские доказательства тому, что призматический слой может присутствовать стабильно у разных групп палеозойских и современных брахиопод.

Призматический слой толстый, развит на обеих створках, отсутствует только вблизи краев у ряда родов триасовых атирид и довольно часто встречается среди ринхонеллид (роды *Norella*, *Austriellula*, *Rimithynchopsis*, *Robinsonella*; табл. X, фиг. 1—3).

Призматический слой представляет наибольший интерес с систематической точки зрения. Он постоянно присутствует у всех видов одних атирид (*Oxycolpella*, *Majkopella*, *Orientathyris*; табл. XI, фиг. 1, 2), в то время как другие роды столь же стабильно имеют двухслойную известковую раковину (*Spirigerellina*, *Tetractinella* и др.). Сходные тенденции наблюдаются и у ринхонеллид, причем призматический слой может быть выдержанным даже в пределах отдельных таксонов семейственной группы (*Norellinae*). Вместе с тем род *Euxinella* объединяет формы как с призматическим слоем (*E. iatirguartaensis*, *E. pamirensis*), так и без него (*E. anatolica*, *E. robinsoni*), т. е. в данном случае этот признак характеризует лишь группы видов. Примеры достаточно убедительно показывают, что структура раковины, и в первую очередь характер призматического слоя, обнаруживают закономерные изменения, которые у ряда групп триасовых брахиопод могут быть использованы для систематики с таким же успехом, как у некоторых палеозойских брахиопод (Alexander, 1948; Gauri, Boucot, 1968).

Деятельность матрицы триасовых строфоменоидных брахиопод в ряде случаев отличалась от стандартной, что привело к молификациям структуры стенки раковины.

У текоспирид на обеих створках наблюдается отчетливый первичный слой (0,006—0,01 мм), состоящий из мелкокристаллического кальцита, иногда расположенного рядами, перпендикулярными к поверхности (табл. XV, фиг. 2). Вторичный слой у текоспирид образован продолговатыми кристаллами — фибрами и осложнен появлением ложной пористости. Характер ложных пор, их ориентация, а также положение фибр отличны в разных створках. У *Thecospiropsis communis* фибры в спинной створке имеют радиальное направление во внешней части вторичного слоя и в разной степени отклонены от этого направления во внутренних частях вторичного слоя. Вторичный слой пронизан стержнеобразными телами 0,06—0,09 мм в диаметре, наклоненными вперед и внутрь от первичного слоя. Эти тела, или талеолы, сложены мелкокристаллическим кальцитом и не отличаются по ультраструктуре от первичного слоя (табл. XIV, фиг. 1—4). Талеолы расположены закономерно, в радиально расходящиеся от макушки ряды, пронизывают весь вторичный слой у краевого лимба и лишь долю его в остальных частях створки.

Вторичный слой брюшной створки этого же вида имеет иную структуру. Внешняя часть вторичного слоя створки состоит только из фибр, ориентировка которых нередко отклоняется от радиальной. Во внутренней части вторичного слоя радиальные фибры пронизаны стержнеобразными телами, очень сильно наклоненными к поверхности раковины. Эти стержни начинаются у краевой утолщенной части раковины небольшими бугорками и далее тянутся почти параллельно к поверхности створки. На поперечных срезах обычно видно несколько рядов стержней (табл. XV, фиг. 3—5). Стержни, как и талеолы в спинной створке, расположены в строгие радиальные ряды. Ультраструктура стержней сложная.

При протравке препаратов слабыми реактивами (типа лимонной кислоты или трилона-Б) они выступают в виде сплошных тел (табл. XV, фиг. 1, 3, 5), очень сходны с талеолами палеозойских строфоменид (Williams, 1968a, табл. 19, фиг. 3). При более сильной протравке стержни распадаются на отдельные фибры, между которыми иногда сохраняется мелкокристаллический кальцит (табл. XVI, фиг. 1, 2).

Сходную с *Thecospiropsis communis* ультраструктуру имеют остальные виды этого рода. У видов рода *Thecospira* аналогичное строение спинной створки (табл. XI, фиг. 5—7). Структура брюшной створки этого рода изучена только у одного вида — *Th. granulata*. Она в принципе сходна с таковой у рода *Thecospiropsis*, но отличается ультраструктурой стержней. Последние у *Th. granulata* сложены монокристаллическим кальцитом, таким же, как талеолы спинной створки и первичный слой (табл. XVII, фиг. 1, 2). Структура раковины у других текоспираций изучена значительно слабее. Ложнопористую раковину, вероятно, имеют *Hungarithesinae*, в то время как у текоспиреллид ложная пористость не обнаружена (видимо, из-за ограниченного количества исследованного материала и плохой его сохранности). Вторичный слой у этих групп, возможно, фиброзный (табл. фиг. 3, 4).

У памиротецид отсутствует физически различимый первичный слой и стенка раковины состоит только из вторичного слоя отчетливого фиброзного строения (табл. XVIII, фиг. 1—3).

Среди тецидеид изучалась лишь структура раковины рода *Davidsonella*. Брюшная створка *D. rhaetica* имеет субпараллельные к поверхности стержни (табл. XIX, фиг. 1, 2), построенные одинаково с юрскими *Moorellina* (Baker, 1970). Однако в спинной створке этого вида нет ясных талеол, сложенных мелкокристаллическим кальцитом. Ложные поры в этой створке построены, вероятно, конусообразно ориентированными фибрами, т. е. как и стержни во вторичном слое брюшной створки (табл. XIX, фиг. 3, 4).

Ультраструктура кониципаций обнаруживает ряд специфических черт. Во-первых, у представителей этого таксона отсутствует первичный слой раковины, как и у многих групп палеозойских строфоменид (табл. XIII, фиг. 1—3). Отсутствие первичного слоя у разных видов трех исследованных родов кониципид (*Amphiclina*, *Koninckina*, *Amphiclinodonta*) мы не можем объяснить сохранностью материала, поскольку исследовались экземпляры, происходящие из очень тонких осадков, не имеющих никаких признаков выветривания. Поэтому утверждения Вильямса (Williams, 1968a) о наличии у данной группы тонкого первичного слоя следует считать ошибочными. Вторичный слой у кониципид сложен очень крупными (до 0,02 мм по меньшему диаметру) ромбическими в сечении фибрами, имеющими строгую радиальную ориентировку. У родов *Koninckina* и *Amphiclina* вторичный слой состоит исключительно из фибр, в то время как у рода *Amphiclinodonta* в этом слое есть талеолы, сложенные мелкокристаллическим кальцитом (табл. XIII, фиг. 4—6). На лимбе талеолы выступают в виде небольших бугорков — туберкул. Поскольку туберкулы у амфиципидов формируются на некотором расстоянии от края створок, талеолы пронизывают только внутреннюю часть вторичного слоя.

У всех кониципаций очень сильно развит и постоянно присутствует призматический слой раковины (табл. XII, фиг. 3—5). Он состоит из крупных полигональных кристаллов кальцита (табл. XIII, фиг. 7), ориентированных строго перпендикулярно к поверхности створок. Толщина призматического слоя обычно близка к толщине вторичного слоя, он отсутствует только на краевых лимбах.

Таким образом, триасовые строфоменидные брахиоподы, несмотря на их малочисленность, характеризуются очень изменчивой, иногда специфической ультраструктурой раковины. По этому признаку они отличаются как от позднепалеозойских строфоменид, имеющих вторичный ла-

минарный слой (Williams, 1968a; Armstrong, 1969), так, в ряде случаев, и от таксонов, характеризовавшихся стандартной секреторной деятельностью мантии (наличием ложной пористости, утратой первичного слоя).

МИКРОСКУЛЬПТУРА

Обычно под микроскульптурой подразумеваются скульптурные особенности раковин брахиопод, заметные только при помощи оптических приборов (Основы палеонтология., 1960). Подобное определение расплывчато и не отражает принципиального отличия элементов микро- и макроскульптуры. Под микроскульптурой нами подразумеваются скульптурные образования раковин брахиопод, сложенные только первичным слоем раковины. К ним относятся разного рода бугорки, шипы и т. д., радиальные струйки (капиллярные формы) и концентрические пластины нарастания.

Простейший тип микроскульптуры — пластины нарастания. Из триасовых форм они хорошо развиты только у атриид (роды *Oculcolpella*, *Majkopella*), где достаточно закономерны (табл. XXI, фиг. 5), спорадически встречаются у многих родов спириферирид. Во всех случаях эти пластины состоят только из первичного слоя раковины, вторичный слой не участвует в строении этих элементов микроскульптуры даже у их основания.

От пластины нарастания следует отличать уступы нарастания, образующиеся во время приостановки роста раковины, обычные на геронтических стадиях развития и сложенные как первичным, так и вторичным слоем раковины. Среди триасовых брахиопод отсутствуют формы со шлейфами, но по прекрасным фотографиям этих структур у девонских атриид, приведенным Е. А. Ивашевой (1962), видно, что они волокнисты, а следовательно, в их строении участвует вторичный слой раковины.

Наиболее широко среди триасовых брахиопод распространена микроструктура в виде изменчивой формы отростков, отходящих под разным углом от поверхности раковины. Она известна у большинства спириферицидий и с некоторой долей условности может быть подразделена на две группы: 1) шипы — более или менее конусовидные выросты, имеющие длину, в несколько раз превышающую диаметр у основания (табл. XXI, фиг. 1—3; рис. 33); 2) иглы — субцилиндрической формы отростки, у которых длина в десятки раз больше диаметра (табл. XXI, фиг. 4). Как иглы, так и шипы образованы только первичным слоем раковины, состоящим из мелких кристаллов, ориентированных также строго перпендикулярно к поверхности. Шипы и иглы полые внутри. У большинства форм эти каналы заканчиваются в первичном слое (табл. XXI, фиг. 3; рис. 33), но у рода *Mentzelioides* они пронизывают вторичный слой и достигают внутренней поверхности раковины. Шипы и иглы всегда в разной степени наклонены к переднему краю раковины. Внутренние каналы в шипах эксцентричны и расположены ближе к поверхности шипа, обращенной к раковине. От основания шипов и игл у всех изученных форм отходят сужающиеся гребешки, обращенные в сторону, противоположную наклону шипа, в связи с чем при обычной сохранности рассматриваемой тип микроструктуры представлен каплевидными сосочками.

Как показывают серии срезов через отдельные шипы у спириферирид, они существенно отличаются от крупных шипов ринхонеллид (*Acantothyris*) и продуктид (Сарычева, 1949) не только по строению раковинного вещества, но и по способу образования. Наличие ясного следа срастания в передней части шипов дает возможность предположить, что шипы спириферирид первоначально появились на крае раковины в виде небольшого изгиба первичного слоя раковины (рис. 34, а). В это время шло образование гребневидного основания шипа. При дальнейшем росте формировалась каплевидная структура (рис. 34, б—г), отлагавшаяся гребневидным выступом внешнего эпителия на вершине внешней лопасти мантии. Подобные недоразвитые шипы иногда встречаются среди триасовых спирифери-

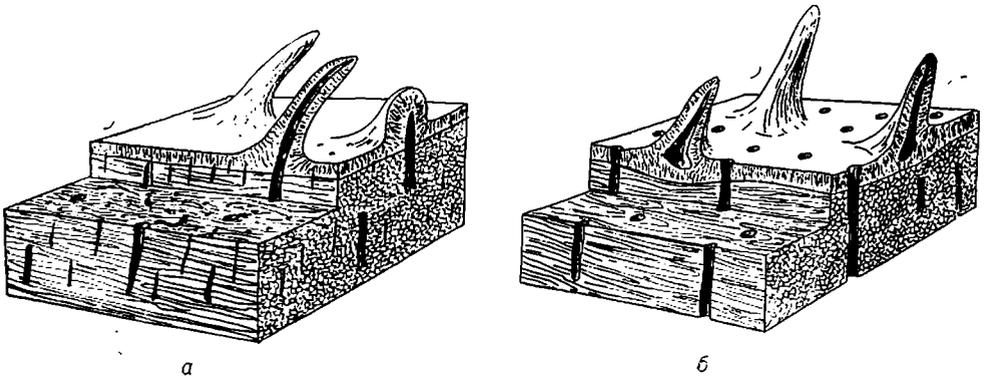


Рис. 33. Схема строения игольчатой микроскульптуры у *Mentzelioides meridionalis* (а) и *Laballa suessi* (б).

ринид и, вероятно, постоянно присутствуют у каменноугольного рода *Zaissania sokolskaya*. На последующих стадиях нарастания раковинного вещества с боковых сторон колпачка приводит к образованию замкнутого шипа с полой внутренней частью.

Функциональное значение радиальных струек и шипов в настоящее время не вполне ясно. Радвик (Rudwick, 1965) нашел, что у современной *Terebratulina* каждая струйка соответствует краевой щетинке мантии. По его мнению, тонкую струйчатость многих ископаемых брахиопод можно связывать с щетинками. Вандеркаммен (Vandercammen, 19596) шипы спириферид также считал связанными со щетинками и истолковал как защитные трубки последних. Предположения Радвика, по-видимому, приемлемы для объяснения радиальной струйчатости у многих ископаемых форм. Высказанные этим же автором сомнения в связи с тем, что им не была обнаружена подобная взаимозависимость между струйками и щетинками у современной *Notosaria*, несостоятельны, поскольку этот род имеет не струйки, а настоящие ребра. Что касается игольчатой микроскульптуры то ее функциональная связь со щетинками нам кажется очень сомнительной. Очевидно, никакой связи нельзя усмотреть между дифференцированными шипами *Costispiriferina kiparisovae* (табл. XXXIX, фиг. 5), неравномерно расположенными шипами родов *Mentzeliopsis* и *Altiplectus*, очень редкими и крупными шипами рода *Reticularina* и др. с краевыми щетинками мантии. Также неприемлема, на наш взгляд, предложенная Вандеркамменом трактовка шипов как защитных трубок щетинок. Если принять эту трактовку, то в строении шипов следовало бы ожидать участия обоих слоев раковины, чего не наблюдается в действительности.

Небезынтересно отметить, что Кемежис (Kemežys, 1965, 1967) связы-

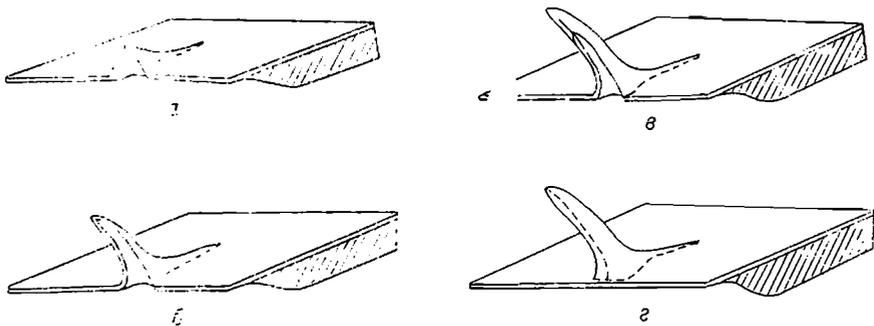


Рис. 34. Предполагаемая схема образования шипов у спириферинид (защитный вторичный слой раковины). а—г — последовательные стадии роста.

вал щетинки с порами на основании подмеченных им одинаковых расстояний между этими структурами у современной *Terebratella inconspiqua*. Как будет показано ниже, поры спириферинид не обнаруживают существенных отличий от таковых теребратулл, и, следовательно, предложение Кемежиса может быть распространено и на эту группу. Вместе с тем, если принять эту точку зрения, нельзя говорить ни о какой связи шипов с краевыми щетинками мантии, поскольку шипы у спириферинид имеют совершенно иные диаметр и расстояния между отдельными элементами по сравнению с порами (табл. XXIII, фиг. 3; рис. 35).

Несмотря на неопределенность функционального значения микроструктуры, она очень важна с таксономической точки зрения, что в настоящее время признается всеми палеонтологами. Далее мы рассмотрим значение для систематики шипов и игл у пористых спириферид, по которым располагаем достаточным материалом. Игольчатая микроструктура хорошо развита среди древнейших пористых спириферид, однако неоднократно исчезала во время развития этой группы. Присутствие или отсутствие игольчатой микроскульптуры, как и всякий другой признак, связанный с явлениями редукции, имеет разную таксономическую значимость в отдельных ветвях. Во всех случаях он выдержан в пределах родов, но в пределах семейства Spiriferinidae игольчатая микроскульптура исчезает у группы родов, которые обнаруживают явное родство по строению важнейших внутренних скелетных элементов (апикальный аппарат, брахидий) и относятся к отдельным подсемействам (Pennospiriferinae и др.). Некоторые роды могут определять характер расположения шипов на раковине и их соотношение с пластинами нарастания, а также степень дифференциации микроскульптуры рассматриваемого типа. У мезозойских спириферинид расположение шипов довольно однообразное, не зависит от концентрических элементов и имеет примерно шахматный порядок, хотя у многих мезозойских родов очень своеобразное размещение шипов на поверхности раковины (роды *Altiplectus*, *Reticularina* и др.).

Е. А. Иванова (1962) отметила отличия в микроструктуре отдельных видов рода *Cyrtina*, заключающиеся в основном в густоте шипиков. Определенные отличия в расстояниях между шипами или иглами, а следовательно, и в их количестве на квадратный миллиметр наблюдались и нами у разных видов отдельных родов триасовых спириферинид. Как пример можно привести виды *Mentzelia glabra* и *M. sinuata*. Первый из них имеет 30—55 шипов на 1 мм², тогда как последний — 130—160. Подобные количественные различия в расположении шипов у отдельных видов могут не проявляться (род *Dinarispira*) или же иметь небольшие, трудно улавливаемые значения (род *Spinolepismatina*). Наконец, количество шипов на единицу площади у некоторых видов подвержено очень большой изменчивости (например, род *Laballa*).

Разная густота шипов может наблюдаться в пределах одной раковины. Она закономерна в случае ребристых форм (роды *Dinarispira*, *Spinolepismatina* и др.), у которых явно увеличивается количество шипов на 1 мм² на поверхности ребер по сравнению с межреберными промежутками, или же носит случайный характер. Последнего типа изменения густоты ребристости обнаруживаются у *Mentzeliopsis meridionalis*. Таким образом, количественная характеристика игольчатой микроскульптуры может привлекаться в отдельных случаях для диагностики видов, но только после тщательного анализа ее изменчивости.

ПОРИСТОСТЬ

В настоящее время различают несколько типов пористости стенки раковин брахиопод — внутреннюю, внешнюю, ложную и гемипористость (Иванова, 1974). Внешняя, или экзопористость, не является самостоятельным типом и представляет собой основания обломанных шипов у пепорни-

стых вершин. Гемипористость очень редка и известна только у одного рода — *Davidsonina*. Остальные два типа широко распространены среди ископаемых и современных форм и изучены у разных триасовых брахиопод. Ложная пористость строфоменид описана вместе со структурой раковин, ниже рассматривается эндпористость остальных групп.

Пористость у теребратулоидных форм хорошо изучена на современном материале, особенно морфология и соотношение с мягкими частями, в связи с чем нет необходимости останавливаться на этих вопросах. Не совсем ясным остается способ расположения пор на поверхности раковины. Кинг (King, 1871) считал, что они расположены в шахматном порядке. Кемежис (Kemezis, 1965) предположил, что поры теребратулид образуют концентрические ряды, причем в каждом последующем ряду на одну пару больше, чем в предыдущем. Кауеном (Cowen, 1966) эта точка зрения была подвергнута критике, с которой трудно не согласиться. Наблюдения над триасовыми теребратулидами, расположение пор у которых не обнаруживает никаких отличий от современных форм, показывают, что подобные концентрические ряды пор и модель в целом, данная Кемежисом, сохраняются лишь на очень малых участках раковины и нет никакой связи этих рядов с концентрическими линиями нарастания. Нельзя не согласиться с Кауеном и в следующем: приняв модель Кемежиса, следовало бы ожидать резкого сгущения пор в задне-боковых частях раковины, чего не наблюдается в действительности.

Кауен (Cowen, 1966) предложил другую модель для объяснения расположения пор на поверхности раковин теребратулид, согласно которой поры располагаются в центрах шестугольников плотнейшей упаковки. Подобная точка зрения, при учете возможных изменений многоугольников плотнейшей упаковки в связи с искривленной поверхностью створок, хорошо объясняет часто наблюдаемые неравномерности в распределении пор и отсутствие резкого сгущения пор в задне-боковых частях створок. Кауен в принципе поддерживает первоначальную точку зрения Кинга о равномерности распределения пор. Эта равномерность связана со стремлением пор сохранять равные расстояния, соответствующие потенциальным градиентам, независимо от функционального значения пор (светочувствительные органы (Sollas, 1886), секреторные (De Harro; по R. Cowen, 1966) и др.

Поры триасовых теребратулид имеют вид тонких каналов, перпендикулярных к поверхности раковины и, как правило, не ветвящихся. Отдельные ветвящиеся поровые каналы встречаются как исключение среди триасовых теребратулид, хотя они обычны у некоторых современных форм и в первую очередь ребристых *Cancellothyrididae* (King, 1871; Thomson, 1927; Williams, Rowell, 1965; и др.). Это, по всей вероятности, связано с большей наружной поверхностью створки по сравнению с внутренней у канцеллотриид. Поры у изученных родов округлые или удлиненно-овальные (табл. XXII, фиг. 1—4). Диаметр пор варьирует в небольших пределах, от 0,012 до 0,042 мм, причем никаких закономерных изменений диаметра пор у отдельных родов и видов установить не удается:

<i>Rhaetina elliptica</i>	0,036 — 0,042
<i>R. turrica</i>	0,020 — 0,036
<i>R. pyriformis</i>	0,020 — 0,030
<i>Cubanothyris elegans</i>	0,036 — 0,042
<i>Adygelloides lubensis</i>	0,030 — 0,036
<i>Angustothyris angustaeformis</i>	0,020 — 0,030
<i>Zeilleria norica</i>	0,036 — 0,042
<i>Z. kysylrabatensis</i>	0,020 — 0,036
<i>Worobierella caucasica</i>	0,014 — 0,020
<i>Pseudorugitella puchella</i>	0,120 — 0,020
<i>Triadithyris gregariaformis</i>	0,140 — 0,030

Многие исследователи для систематики теребратулид пытались использовать густоту пор, т. е. количество пор на единицу площади, но еди-

ного мнения по данному вопросу нет. Блохман (Blochman, 1908), Кэмпбелл (Campbell, 1967) и другие считают, что густота пор может оставаться постоянной у отдельных видов и даже родов. Другие авторы (Percival, 1916; Thomson, 1927; и др.) показали значительную изменчивость количества пор на единицу площади в пределах одного экземпляра. Обычно отмечается возрастание густоты пор по направлению от замочного края к переднему и боковым краям (Thomson, 1927, рис. 34; Williams, Rowell, 1965, рис. 71), но такое явление нельзя признать закономерным. У *Zeilleria kysylrabatensis* обратное соотношение и средняя густота пор у макушки бóльшая, чем на отдельной поверхности раковины (в среднем 600 на 1 мм², тогда как на остальной поверхности 480 на 1 мм²).

Проведенные нами многочисленные замеры густоты пористости у разных триасовых теребратулид показали, что использование этого признака в классификации возможно только в отдельных случаях при самом тщательном анализе характера изменчивости. Помещаемая ниже таблица подготовлена более чем на 1000 замерах разных видов, на различных частях раковин отдельных экземпляров. Большинство видов и родов имеет широкое предельно изменчивости, которые при дополнительных исследованиях несомненно увеличатся. Количество пор дается на 1 мм²:

	мини- мальное	макси- мальное	среднее
<i>Rhaetina caucasica</i>	200	320	240
<i>R. elliptica</i>	180	260	220
<i>R. turcica</i>	220	380	280
<i>R. pyriformis</i>	120	300	180
<i>Zeilleria bukowski</i>	120	208	180
<i>Z. norica</i>	120	260	210
<i>Z. moissciewi</i>	160	360	240
<i>Z. kysylrabatensis</i>	440	620	480
<i>Worobievella caucasica</i>	200	360	300
<i>Kolymithyris kolymensis</i>	130	260	180
<i>Aulacothyris angusta</i>	320	760	680
<i>Triadithyris gregariaformis</i>	300	480	390
<i>Adygelloides labensis</i>	100	280	160
<i>Coenothyris vulgaris</i>	220	360	280
<i>C. crafftii</i>	260	380	300
<i>Aulacothyroides bulkutensis</i>	200	320	230
<i>A. sudguchensis</i>	160	280	240
<i>A. gizhigensis</i>	180	260	210
<i>Aulacothyropsis rejleca</i>	110	220	170
<i>A. eminens</i>	220	320	240
<i>Cubanothyris elegans</i>	70	120	100
<i>C. corpulentus</i>	70	140	110

Для подтверждения сказанного приведем пример, основанный на изучении шести выборок *Rhaetina pyriformis* из разных местонахождений Северо-Западного Кавказа, в которых среднее количество пор на 1 мм² равнялось соответственно 130, 160, 180, 200, 225, 235. В то же время ясно, что некоторые виды имеют пористость, резко отличающую от пористости большинства видов рода. В таких случаях густота пористости может служить важным диагностическим признаком. Например, *Zeilleria kysylrabatensis*, у которой минимальные значения густоты пористости значительно превосходят максимальные значения у остальных триасовых видов рода *Zeilleria*. То же самое можно сказать и о *Aulacothyris angusta*. В отдельных случаях такие резкие отклонения от «средней» густоты пористости могут испытать даже роды (*Cubanothyris*).

Пористость спириферилид в принципе не обнаруживает существенных отличий от таковой теребратулид. Поровые каналы цилиндрические, с воронкообразным расширением у наружной поверхности (табл. XXIII, фиг. 1.). На поперечных срезах воронкообразность пор не всегда хорошо видна, но четко улавливается по разнице диаметра пор в первом и вто-

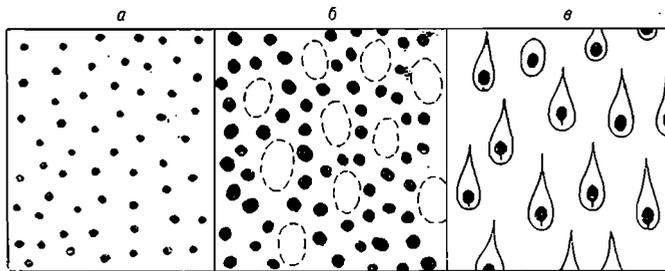


Рис. 35. Схема расположения пор и оснований шипов у *Dinarispirapia*; экз. № 394/161, Северо-Западный Кавказ анизипский ярус ($\times 25$).

а — во вторичном слое; б — в первичном слое; в — на поверхности раковины.

ричном слое раковины (рис. 35, 36). Поры у триасовых спириферирид имеют значительные различия в диаметре, густоте и характере расположения, но разделить все изученные формы по одному из признаков или их совокупности довольно трудно.

Очертания пор на наружной (табл. XXIII, фиг. 3) поверхности, как правило, округлые и лишь у *Lepismatina austriaca* они округленно-многоугольные (табл. XXIII, фиг. 2). Диаметр пор колеблется в больших пределах (0,007—0,08 мм). Условно в данной работе формы с пористостью до 0,02 мм названы тонкопористыми, от 0,02 до 0,05 — среднепористыми и более 0,05 мм — крупнопористыми. Большинство изученных родов имеет довольно постоянные диаметры пор (рис. 37). Что касается вподов, то они обычно не обнаруживают существенных отличий в диаметре пористости.

Диаметр поровых каналов испытывает определенные и нередко закономерные изменения в пределах одного экземпляра. Так, поры всегда несколько тоньше на арях и в примакушечной части (см. рис. 39). У ребристых форм намечается увеличение диаметра форм на поверхности ребер и некоторое уменьшение в межреберных промежутках.

Густота пор различна у отдельных родов и относительно стабильна у большинства видов (рис. 38). Густота и диаметр пор не находятся в прямой зависимости, хотя и намечается тенденция к увеличению густоты пор при уменьшении диаметра поровых каналов. Как и диаметр, густота пор изменяется на поверхности отдельных раковин, например, всегда несколько более интенсивная на поверхности арей. У рода *Laballa* резкое сгущение пор обнаружено в примакушечных частях (рис. 39). У экземпляров, происходящих из одной выборки *Laballa suessi*, густота пор изменяется вдоль возвышения (рис. 40).

Распределение пор на поверхности раковины довольно равномерное и сходное с таковым теребратулид у форм, лишенных игловатой микро-

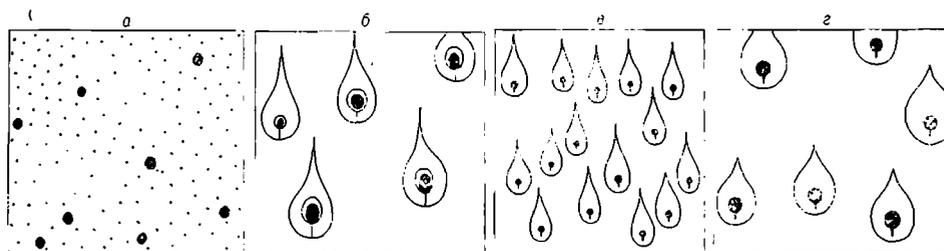


Рис. 36. Схема расположения пор и оснований шипов у *Mentzeliooides meridionalis*; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, юрийский ярус ($\times 25$).

а — расположение пор и внутренних каналов шипов во вторичном слое раковины; б — изменчивость густоты шипов на поверхности раковины.

Рис. 38. Плотность пор у некоторых родов триасовых спироферид.

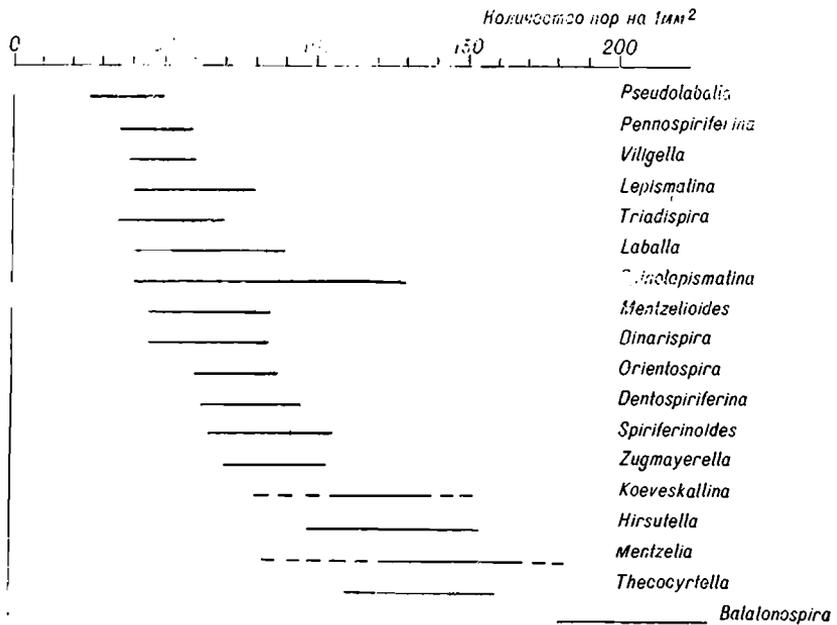
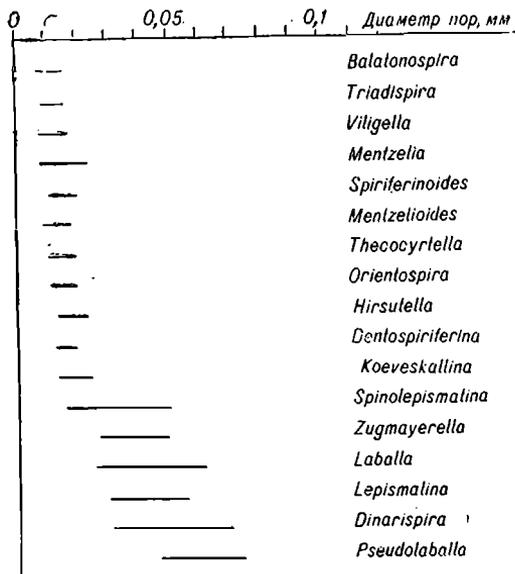


Рис. 37. Диаметры поровых каналов (во вторичном слое) у некоторых родов триасовых спироферид.



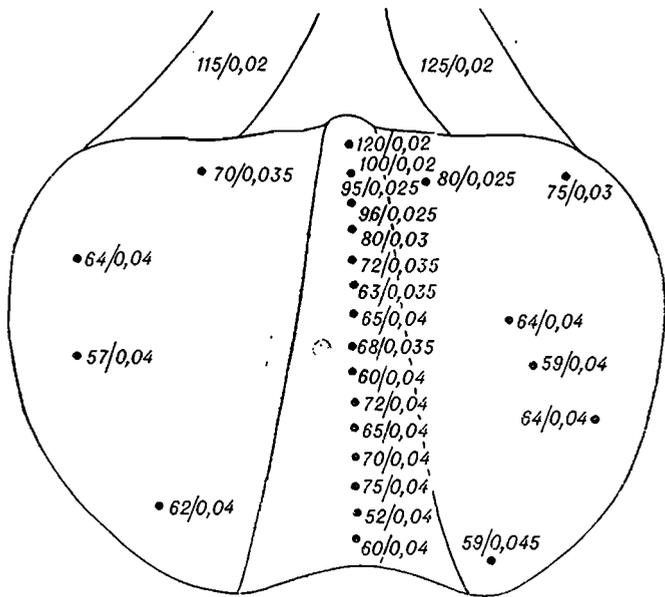


Рис. 39. Распределение густоты пор и диаметров поровых каналов в раковине *Laballa suessi*; экз. № 394/175, Северо-Западный Кавказ, г. Скирда, норийско-рэтские отложения.

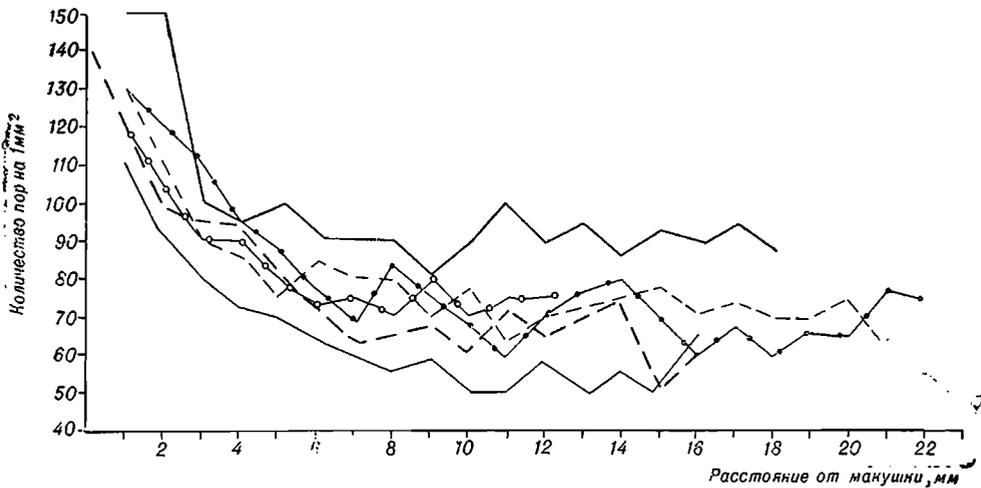


Рис. 40. Распределение густоты пор на возвышении у шести экземпляров *Laballa suessi*.

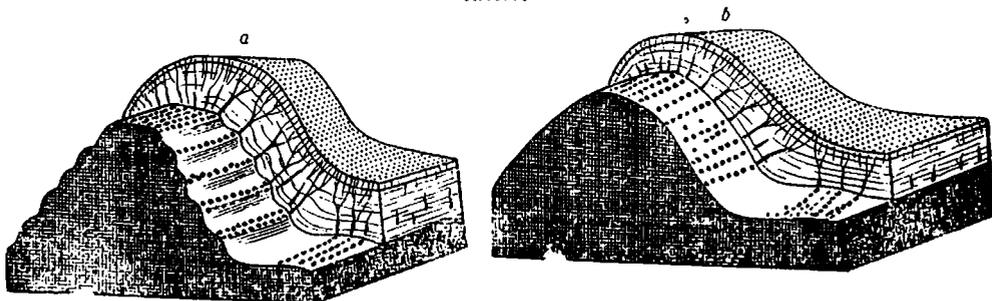


Рис. 41. Схема строения поровых каналов у триасовых ретцинд.
а — *Neoretzia superbescens*; б — *Schwagerispira schwageri* (заштриховано внутреннее ядро).

скульптуры или имеющих относительно тонкие шипы (табл. XXII, фиг. 5). У видов с крупными шипами распределение пор на поверхности раковины (и в первичном слое) нарушается в связи с тем, что поровые каналы не пронизывают не только шипы, но и их довольно массивные основания (см. рис. 35; табл. XXIII, фиг. 3, 5). Во вторичном слое раковины эти же виды обычно имеют равномерно расположенные поры (табл. XXIII, фиг. 4).

Из всех изученных форм особо выделяется пористость у рода *Mentzelioides* (см. рис. 36). Наряду с тонкими густыми порами (диаметр около 0,01 мм) этот род имеет толстые каналы, которые, однако, не являются настоящими поровыми каналами, а представляют собой продолжения каналов шипов, протягивающихся и во вторичном слое раковины. Таким образом, каналы, пронизывающие стенку раковины у рода *Mentzelioides*, разного происхождения.

Среди изученных спирифернид нет видов с закономерно ветвящимися поровыми каналами, но отдельные случаи ветвления пор наблюдались у родов *Dentospiriferina*, *Orientospira* и др.

Древнейшие ретцииды (роды *Rhynchospirina*, *Plectospira* имеют одинаковую густоту и диаметр пор как на внешней, так и на внутренней поверхности, ветвление пор встречается редко и носит скорее случайный характер. У позднепалеозойского рода *Hustedia* и раннетриасового рода *Hustedella* уже намечается определенная дифференциация в расположении пор. На внутренней поверхности этих родов, вдоль обеих сторон участков, соответствующих межреберному промежутку, тянутся полосы, лишенные пор. По направлению к поверхности створок поры незначительно ветвятся, и снаружи раковины покрыты равномерно расположенными мелкими порами. Диаметр пор практически не меняется. Примерно такое же расположение пор и у триасового рода *Schwagerispira*, но здесь нужно отметить следующее. Внутренний диаметр пор у этого рода значительно больше наружного, в связи с чем поры интенсивно ветвятся в наружной части раковинного слоя (рис. 41, б).

Исключительной сложности достигает пористость у рода *Neoretzia* (рис. 41, а; табл. XXIV, фиг. 3—5). Здесь на внутренней поверхности раковины участки, соответствующие вершине ребра и межреберному промежутку, покрыты беспорядочно расположенными порами. Как и у предыдущих родов, сохраняются гладкие полосы вдоль обеих сторон межреберного промежутка. Склоны ребер с внутренней стороны покрыты желобками, параллельными основанию ребра, в которых находятся один-два ряда пор. В промежутках между желобками поры отсутствуют. Почти все поры интенсивно ветвятся во внешней половине раковинного слоя (ветвление начинается еще во вторичном слое раковины) и резко изменяются в диаметре. С наружной поверхности раковины покрыты очень мелкими, равномерно рассеянными порами диаметром около 0,01—0,015 мм. Внутренний диаметр пор 0,05—0,06 мм, т. е. примерно в 4 раза больше наружного.

Многие триасовые роды, отнесенные в данной работе к строфоменидам, также имеют поровые каналы, пронизывающие раковину. У рода *Pamirotheca* пористость сходна с таковой теребратулл и спирифернид. У этого рода тонкие (около 0,01 мм в диаметре) поровые каналы расположены довольно равномерно на всей поверхности раковины и сохраняют постоянный диаметр (табл. XXIV, фиг. 2). Такой же характер пористости на поверхности у *Thecospirellidae*, но детали строения поровых каналов не выяснены.

Текоспириды включают как пористые, так и лишенные пор виды, и на этом основании разделены на два рода — *Thecospira* и *Thecospiropsis*. Поровые каналы у видов рода *Thecospira* пронизывают оба слоя раковины, они обычно сильно изменчивы по форме поперечного сечения и диаметру, нередко даже в пределах одного экземпляра. У *Thecospira davidsoni* поры округленно-многоугольные на поверхности створок, достигают в диаметре

до 0,2 мм, хотя в отдельных участках (обычно в краевых частях) могут иметь и значительно меньший диаметр (табл. XXV, фиг. 1, 3, 4). На внутренних слоях диаметр пор значительно меньше (0,02—0,03 мм). Поровые каналы расширяются неравномерно, часто осложнены разного рода вздутиями или пережимами. Нередко появляются ветвящиеся каналы, а между поровыми каналами — соединительные трубочки (табл. XXIV, фиг. 1). У отдельных экземпляров в задних частях раковины поровые каналы перекрываются вторичными утолщениями. Сходное строение пор наблюдается и у *Th. haidingeri*, но поры отличаются значительно меньшими размерами. У *Th. granulata* более тонкие поры, около 0,015—0,02 мм в диаметре, не испытывающие больших колебаний в разных слоях створок. На поверхности поры у этого вида расположены равномерно, и в целом пористость близка к таковой теребратулид (табл. XXV, фиг. 2). У всех видов рода *Thecospira*, как уже отмечалось, есть и ложные поры, но никакой закономерности во взаимном расположении этих структур не обнаружено.

Характер пористости у текоспирид требует дальнейшего изучения и, по всей вероятности, имеет большое значение для классификации этой группы. В данной работе сделан лишь первый практический шаг и от рода *Thecospira* отделены непористые формы (род *Thecospiropsis*).

СИСТЕМА БРАХИОПОД ТРИАСА

ТИП BRACHIOPODA DUMERIL, 1806

КЛАСС ARTICULATA HUXLEY, 1869

ОТРЯД STROPHOMENIDA ЪРИК, 1934

Строфомениды в мезозойских отложениях известны давно. К этой группе различными исследователями относились тециденды (Waagen, 1882—1885; Davidson, 1851—1884; Schuchert, 1893, 1913, и др.), а также роды *Thecospira* и *Thecospirella*. В последних работах появились тенденции к ограничению состава строфоменид исключительно палеозойскими формами, которые нашли наиболее яркое выражение в работах Вильямса (Williams, 1968a, в). Такое неустойчивое положение триасовых строфоменидных форм обусловлено двумя причинами: во-первых, недостаточно полной изученностью и, во-вторых, крайним своеобразием мезозойских родов, сблизжаемых отдельными исследователями со строфоменидами. Среди столь необычных для строфоменид структур прежде всего следует отметить известковые поддержки лофофора, нередко имеющие вид спиралей у триасовых родов, неизвестных среди настоящих строфоменид. Не менее важное значение придается и структуре раковины, которая, по данным Вильямса (Williams, 1968a, в), обладает специфическим строением у палеозойских строфоменид.

Многочисленные, полученные нами при подготовке настоящей работы новые данные по морфологии триасовых форм, в той или иной мере близких к строфоменидам, позволяют сблизжать со строфоменидами довольно большое количество таксонов. Это семейство Koninckinidae, Cadomellidae, Thecospiridae, новые семейства Hungarithecidae, Thecospirellidae и тециденды. Большинство триасовых форм объединено в два надсемейства Koninckinacea и Thecospiracea. В качестве самостоятельного надсемейства в составе отряда Strophomenida рассматриваются также Thecideacea.

НАДСЕМЕЙСТВО KONINCKINACEA DAVIDSON, 1853

[Nom. transl. Boucot, Johnson, Staton, 1964 (ex Koninckinidae Davidson, 1853)]

Вогнуто-выпуклые гладкие, реже радиально-тонкоструйчатые раковины со строфическим ростом. Псевдодельтидий и хилидий хорошо развиты, имеется функционирующий в течение всей жизни апикальный форамен. Ручной аппарат в виде двойных спиралей, с вершинами конусов, направленными к брюшной створке. Первичный слой отсутствует, вторичный фиброзный. Постоянно присутствует толстый призматический слой. Ложная пористость у отдельных родов. Триас—лейас. Объединяет семейства Koninckinidae Davidson и Cadomelidae Schuchert.

Замечания. Семейство Koninckinidae было предложено Дэвидсоном для единственного рода *Koninckina* (Davidson, 1853), которое впоследствии было им отнесено к спириферадам (Davidson, 1884). В то же время Вудвард (Woodward, 1854) рассматривал *Koninckina* как подрод рода

Strophomena. Долл (Dall, 1877) и Вааген (Waagen, 1884) сближали конинкинид с атрипидами, а Елерт (Oehlert, 1887) считал их переходной группой от строфоменид к спириферидам. Шухерт (Schuchert et Le Vene, 1929) поместил конинкинид в надсемейство Rostrospiracea, и такое систематическое положение рассматриваемой группы сохранилось до настоящего времени. Что касается семейства Cadomellidae, то оно первоначально было выделено Шухертом в составе семейства Strophomenidae (Schuchert, 1893), а в дальнейшем относилось к совершенно разным группам (от тецидеид до хонетид).

В заметке Кауена и Радвика (Cowen, Rudwick, 1966) доказывается наличие спирального брахидия у кадомеллид. В связи с этим открытием семейство Cadomellidae предлагается считать младшим синонимом семейства Koninckinidae, а надсемейство Koninckinasea, в связи с тем, что авторы придерживались взглядов Мюир-Вуд (Muir-Wood, 1965) на систематику кадомеллид, сблизить с хонетидами. К сожалению, эти построения основаны на недоразумении. Кауен и Радвик нашли спираль у *Cadomella davidsoni*, которая резко отличается от типа рода *Cadomella* — *C. moorei* и, несомненно, относится к роду *Koninckella* семейства Koninckinidae, широко распространенному в лейасовых отложениях. Вместе с тем эта история поучительна в том отношении, что ряд исследователей считает возможным сближать конинкинид со строфоменидами или им родственными группами. В самом деле, если отвлечься от сложнопостроенной спирали конинкинид, все остальные морфологические структуры указывают на несомненное сходство со строфоменидами. К таким признакам следует отнести вогнуто-выпуклую форму раковины, прямой замочный край, наличие арей на обеих створках дельтирия и нототирия, закрытых псевдодельтидем и хилидедм, апикального форамена, а также строение кардиналия. Наличие известковых поддержек — существенное отличие, но вес этого критерия обусловлен больше исторически сложившимися взглядами на таксономическую ценность структуры.

В этом вопросе мы солидаризируемся с Е. А. Ивановой (1967), которая совершенно резонно, на наш взгляд, отметила, что более важным является не присутствие или отсутствие известковых поддержек, а форма самого лофофора. Спилолоф у строфоменид вполне вероятен, хотя возможны и более простые формы (Williams, 1965; Campbell, Talent, 1967), и бесспорно присутствовал по крайней мере у некоторых родов. Более того, как видно из отпечатков лофофора на брюшной створке рода *Davidsonia*, он имел спирали с конусами, обращенными вентрально, т. е. такими, как у конинкинид. Таким образом, конинкиниды и в этом отношении не отделяются столь резко от строфоменид, как это кажется с первого взгляда. В то же время спираль Koninckinasea существенно отличается от таковой атриид и других групп. Двойные спирали известны только у атриидных брахиопод, но как *Athyrididina*, так и *Retzidiina* имеют первичные ленты спирали, расположенные между конусами, вершины которых направлены к бокам, тогда как у Koninckinasea первичные ленты занимают краевое положение, а вершины конусов направлены вентрально. Кроме того, крайне своеобразно у конинкинид устроены круры и югум.

Сближение конинкинид и строфоменид встречает некоторые трудности при сравнении структуры раковины. По Вильямсу, позднемезозойские строфомениды имеют однослойную раковину, состоящую только из своеобразного первичного пластинчатого слоя (Laminar layer, Williams, 1968a). Конинкиниды, согласно полученным новым данным, также не характеризовались стандартной секреторной деятельностью мантии. Отсутствие мелкокристаллического первичного слоя и ложная пористость — черты строфоменидные. Вторичный слой у конинкинид фиброзный, но таким же образом он построен и у многих древних строфоменид (Williams 1968a; 1970b). Его вторичное появление у мезозойских деривативов строфо-

менид может быть объяснено явлениями фетализации. Во всяком случае, структура раковины конинкинид столь же резко отличается от таковой атирид и других групп с известковыми спиральями, как и от строфоменид. Этот признак при современном состоянии изученности структур раковин ископаемых брахиопод не может считаться решающим при определении положения в системе конкретного таксона.

Как уже отмечалось, в состав надсемейства Koninckinasea включено также семейство Cadomellidae. Оно объединяет всего один род *Cadomella*, который близок по всем деталям внешнего строения к конинкинидам, но имеет струйчатую раковину. Внутреннее строение этого рода недостаточно изучено, и ручные поддержки не известны. Мюир-Вуд (Muir-Wood, 1965) изобразила типовой вид — *C. moorei* с данными апофизами, отходящими от приямочных пластин. Вполне вероятно, что этот род также имел известковые ручные поддержки. Поскольку это предположение не подтверждено, семейство Cadomellidae включено в состав Koninckinasea с некоторой долей условности.

СЕМЕЙСТВО KONINCKINIDAE DAVIDSON, 1853

Конинкинации с гладкой поверхностью раковины. Средний триас — лейас. Включает роды: *Koninckina* Suess, 1853; *Amphiclina* Laube, 1865; *Koninckella* Munier-Chalmas, 1880; *Amphiclinodonta* Bittner, 1888.

Род *Koninckina* Suess in Davidson, 1853

Табл. XXVI фиг. 1, 2; рнс. 42

Koninckina: Suess in Davidson, 1853, с. 92; Beecher, 1890, с. 212; Bittner, 1890, с. 95.

Типовой вид — *Productus leonhardi* Wissman, 1841; карнийский ярус Южных Альп.

Диагноз. Изменяемых размеров, обычно округленно-четыреугольные раковины с длинным замочным краем, как правило, равным максимальной ширине раковины. Спираль лишена шипов. Бугорки на краевых частях внутренней поверхности раковины отсутствуют.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Альп, Карпат, Динарид, Кавказа, Памира, Индонезии.

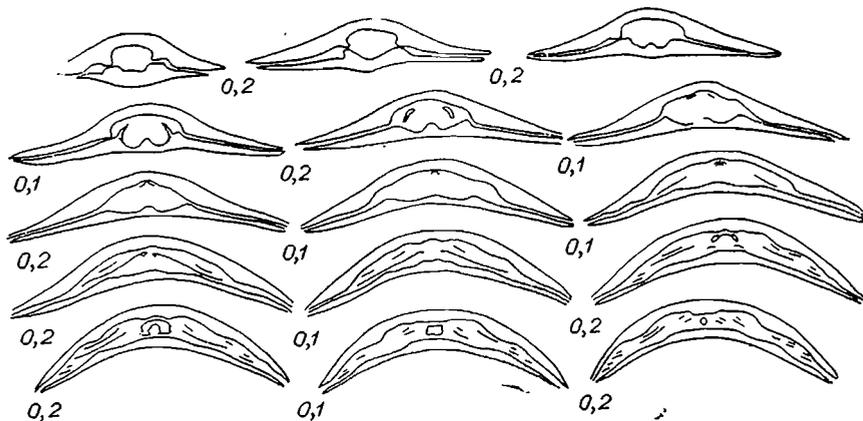


Рис. 42. Серия поперечных срезов через раковину *Koninckina ghaetica*; экз. № 394/184. Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийско-рэтские отложения.

Род *Amphiclina* Laube, 1865

Табл. XXVI, фиг. 3—5; рнс. 28, 29, 43

Amphiclina: Laube, 1865, с. 28; Bittner, 1890, с. 308; 1890, с. 215.

Типовой вид — *Productus dubia* Münster, 1841. Карнийский ярус Южных Альп.

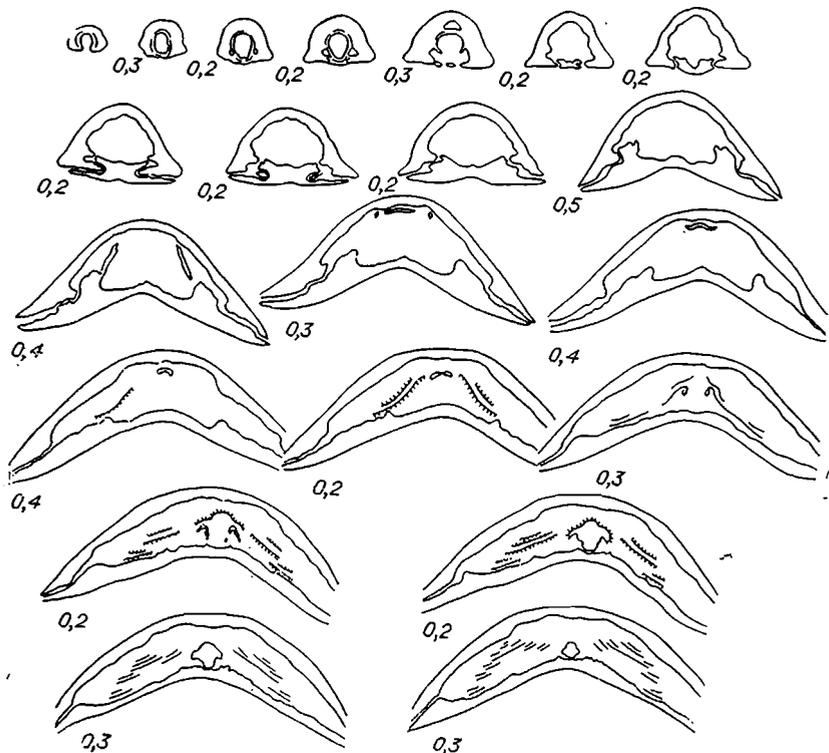


Рис. 43. Серия поперечных срезов через раковину *Amphiclina intermedia*; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, корийско-рэтские отложения.

Диагноз. Треугольных или округленно-пятиугольных очертаний раковины с узким замочным краем, значительно меньшим максимальной ширины раковины. Спираль с шпями, которые также присутствуют и на югуме. Бугорки на краевых частях внутренней поверхности раковины не развиты. Края створок утолщены.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Альп, Карпат, Динарид, Балкан, Крыма, Кавказа, Памира, Гималаев, Приморья.

Р о д *Koninckella* Munier-Chalmas, 1880

Koninckella: Munier-Chalmas, 1880, с. 289; Davidson, 1884, с. 278; Beecher, 1890, с. 213; Bittner, 1890, с. 308; Boesse, 1896, с. 425.
Koninckodonta: Bittner, 1893, с. 137.

Типовой вид. *Leptaena liasina* Bouchard, 1847. Лейас Англии.

Диагноз. Раковины с широким замочным краем, но несколько меньшим максимальной ширины, обычно овальных очертаний. Спираль с шпями. Вдоль внутренних частей лобного и боковых краев створок развиты разной ширины лимбы, покрытые бугорками.

Геологическое и географическое распространение. Средний триас — лейас Западной Европы.

Р о д *Amphiclinodonta* Bittner, 1888

Табл. XXVI, фиг. 6

Amphiclinodonta: Bittner., 1888, с. 288; Bittner, 1890, с. 309.

Типовой вид. *A. liassina* Bittner, 1888. Лейас Альп.

Диагноз. Округленно-треугольных очертаний раковины с очень коротким замочным краем, сходные с родом *Amphiclina*. Спираль с шпями,

Бугорки на краевых частях внутренних поверхностей обеих створок хорошо развиты.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Альп, Карпат, Динарид, Кавказа, Памира; лейас Западной Европы.

НАДСЕМЕЙСТВО THECOSPIRACEA BITTNER, 1890

[Nom. transl. hic. (ex Thecospiridae Bittner, 1890)]

Гладкие, реже бугорчатые раковины, прираставшие брюшной створкой к субстрату в течение всей жизни. Арея на брюшной створке обычно высокая, с псевдодельтидием. На спинной створке арея не развита или рудиментарна, нототирий и хилидий отсутствуют. Лофофор поддерживался известковым ручным аппаратом, имевшим изменчивое строение. Триас.

Включает семейства Thecospiridae Bittner, Thecospirellidae fam. nov., Hungaritheciidae fam. nov.

Замечания. Текоспириды большинством исследователей рассматривались как группа, родственная строфоменидам, но высказывались и иные точки зрения. Так, Шухерт (Schuchert, 1893; Schuchert et Le Vene, 1929) на основании наличия спиральных поддержек сближал текоспирид с аттридами или конинкинидами. В последнее время, изменив своим взглядам на положение в системе текоспирид, к близким выводам пришел Вильямс (Williams, 1968a). Как довод в пользу сближения текоспирид со спириферидами он выдвинул строение стенки раковины, что, как мы уже отмечали при рассмотрении конинкинид, не может быть принято в качестве основного фактора при решении сложных вопросов систематики, учитывая современный уровень изученности строения и морфогенеза стенки раковины ископаемых брахиопод.

По-видимому, следует согласиться с мнением Радвика (Cowen, Rudwick, 1967), что способность к цементации раковины у замковых брахиопод выработалась только у строфоменид и им родственных продуктид и уже появление подобного способа крепления раковины у определенной группы говорит в пользу ее сближения со строфоменидами. Текоспириды кроме способа прикрепления имеют обычный для многих строфоменид кардиналий и характер мускульных полей. Для них свойственна также высокая брюшная арея с дельтирием, закрытым псевдодельтидием. Известна ложнопористая раковина с талеолами, стремящимися к радиальному расположению. Брахидий текоспирид свидетельствует о наличии у них спиролофусного лофофора с вершинами конусов, направленными вентрально. Спиролофусный лофофор, как уже отмечалось, характерен и для строфоменид. В целом текоспириды обнаруживают очень большое сходство с надсемейством Davidsoniacea и в настоящее время нет никаких данных для столь резкого изменения систематического положения этой группы, как предлагает Вильямс.

Род *Thecospirella* относился одними исследователями к текоспиридам, другими — к тецидеидам и даже спириферидам (Schuchert et Le Vene, 1929). Иногда его считали родом, положение которого в системе брахиопод неясно (Pitrat, 1965). Дополнительные исследования рода *Thecospirella* и нового рода *Bittherella* показали, что они имели раковину, прираставшую к субстрату макушкой брюшной створки в течение всей жизни. Эти роды характеризуются высокой ареей с дельтирием, закрытым выпуклым псевдодельтидием, и строфическим ростом. В брюшной створке есть септа, достигающая внутренней поверхности псевдодельтидия и сливающаяся с ним. В спинной створке развиты высокий двулопастной замочный отросток и приямочные пластины. В целом все морфологические особенности, связанные со способом крепления, формой роста раковины, дельтидиальными образованиями, а также внутренним строением, указывают на явное сходство текоспиреллид со строфоменидами. Ручные поддержки

у *Thecospirellidae* поддерживали лофофор, не известный у современных форм и не реконструированный среди ископаемых родов.

Hungarithesidae представляют собой третью группу триасовых прикрепленных брахиопод, обнаруживающих все существенные черты строфоменид в строении брюшной створки и кардиналия, но, как и предыдущие семейства, отличающихся от палеозойских форм наличием известковых ручных поддержек. Отличительные черты семейства *Hungarithesidae*— высокая септа в спинной створке и простые ручные поддержки, указывающие на примитивное строение лофофора (шизолофа).

Все три триасовых семейства объединяют способ прикрепления к субстрату, редукция арен на спинной створке, а следовательно, и нототирия с хилидием, строение стенки раковины (наличие пористых форм), а также появление спикул в мантии и стенке тела.

С Е М Е Й С Т В О THECOSPIRIDAE BITTNER, 1890

Раковины изменчивых внешних очертаний и размеров, гладкие или бугорчатые. Септа в брюшной створке отсутствует, есть высокий септальный валик, разделяющий мускульное поле. Замочный отросток двухлопастной, прямочные пластины переходят в валик, ограничивающий мускульное поле. Ручные поддержки имеют вид спиралей с вершинами конусов, направленными вентрально. Югум в виде перемычки, соединяющей дистальные концы круп, лишен отростков. Стенка раковины состоит из мелкокристаллического первичного и фиброзного вторичного слоев. Вторичный слой ложнопористый, эндпористость непостоянная. Триас.

Включает роды *Thecospira* Zugmayer, 1880 и *Thecospiropsis* gen. nov.

Р о д *Thecospira* Zugmayer, 1880

Табл. XXVI, фиг. 7, рис. 44

Thecospira: Zugmayer, 1880, с. 152; Bittner, 1890, с. 310 (part.); Rudwick, 1968, с. 329 (part.).

Типовой вид. *Thecidea haidingeri* Suess, 1854. Рэтский ярус Альп.

Диагноз. Виды имеют наряду с ложной пористостью отчетливые поровые каналы, пронизывающие первичный и вторичный слои раковины.

Видовой состав. *Thecospira haidingeri* Suess (1854, с. 43); *Th. davidsoni* Bittner (1890, с. 287); *Th. granulata* sp. nov.; *Th. sp.* (Rudwick, 1968, с. 335).

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Альп, Карпат, Кавказа, Памира.

Thecospira granulata sp. nov.*

Табл. XXVI, фиг. 8—10; рис. 45

Голотип. ИГиГ, № 394/1. Юго-Восточный Памир, Кунтай-Сай. Норийско-рэтские отложения.

Описание. Малых размеров, изменчивых, но чаще овальных или округленно-треугольных очертаний раковины. Голотип имеет 6 мм в длину, 5 в ширину и 4 мм в толщину. Спинная створка уплощена, но обычно не вогнутая. Лишь у редких экземпляров намечается небольшое понижение в передней части створки. Брюшная створка всегда высокая, равномерно изогнутая в продольном и поперечном направлениях, синус отсутствует. Поверхность обеих створок покрыта очень мелкими низкими бугорками. Стенка раковины пористая. Поры тонкие, имеют одинаковый диаметр на внутренних и внешних поверхностях створок.

Внутреннее строение обычно для рода, количественная же сторона отдельных признаков подвержена большим изменениям. Насколько мож-

* *Granulata* (лат.) — зернистая.

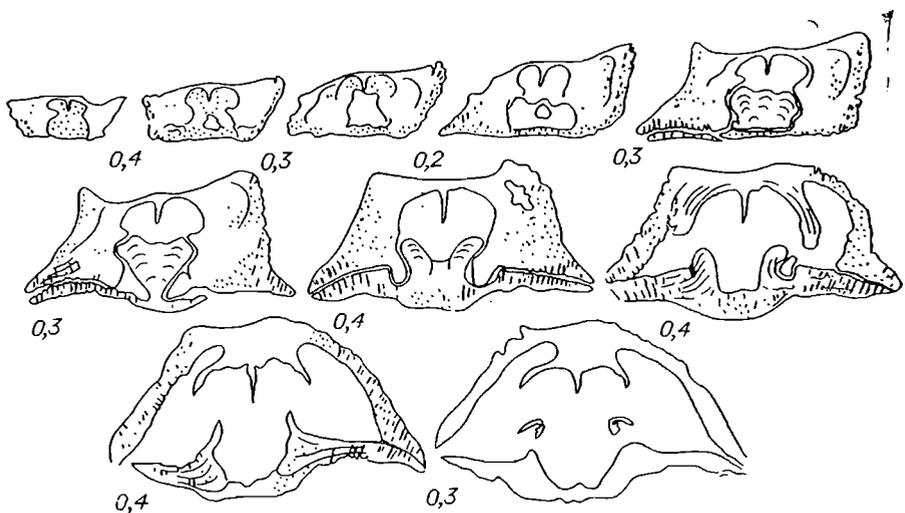


Рис. 44. Серия поперечных срезов через раковину *Thecospira haidingeri*; экз. 394/183, Юго-Восточный Памир, Кастанат-Джилга норийско-рэтские отложения.

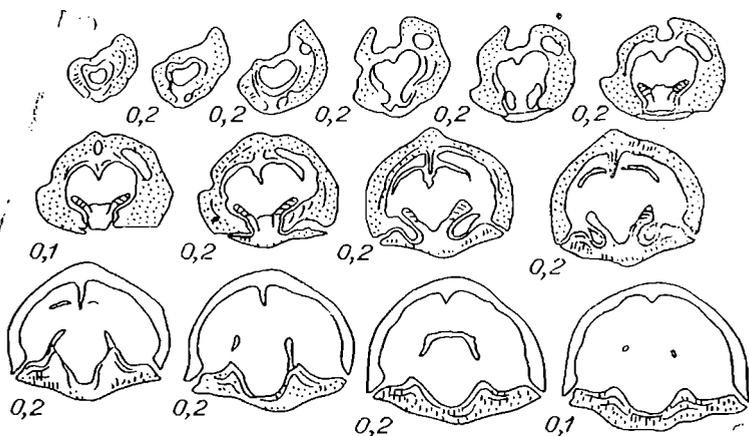


Рис. 45. Серия поперечных срезов через раковину *Thecospira granulata*; экз. № 394/187, Юго-Восточный Памир, Бор-Тепа, норийско-рэтские отложения.

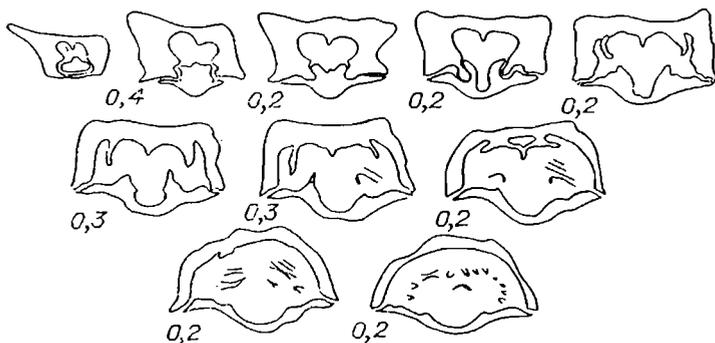


Рис. 46. Серия поперечных срезов через раковину *Thecospiropsis semseyi*; экз. № 394/192, Венгрия, Веспрем, карпийский ярус.

но судить по трем пришлифованным экземплярам (рис. 45), *Th. granulata* характеризуется очень сильно развитым септальным валиком в брюшной створке и высокой платформой для крепления мускулов. Югум отчетливо уплощен, а не дугообразно изогнут, как у большинства видов рода *Thecospira*. Специфическими у описываемого вида являются лобные и боковые края, несущие небольшие, перпендикулярные к краям раковины желобки, чередующиеся с небольшими валиками.

С р а в н е н и е. Сходную с описываемым видом скульптуру раковины имеют *Th. haidingeri* Zuymauer. От этого вида *Th. granulata* отличается очертаниями раковины, большей ее длиной, относительно более выпуклой брюшной створкой, значительно меньшими размерами, а также характером лобного и боковых краев, несущих желобки.

Геологическое и географическое распространение. Вид встречается только в норийско-рэтских отложениях Памира.

Материал. 32 экз. — Кунтай-Сай, Кастанат-Джилга; Юго-Восточный Памир.

Р о д *Thecospiropsis* gen. nov.

Табл. XXVII, фиг. 1—5, 11; рис. 26, 46, 47

Типовой вид. *Thecospira semseyi* Bittner, 1900. Карнийский ярус Венгрии.

Диагноз. Текоспириды, лишённые эндопористости.

Описание. Раковины изменчивых очертаний, с разной высотой ареей. Псевдодельтидий плоский, слит с поверхностью ареей. Замочный край разной длины, но всегда короче максимальной ширины раковины, замочные углы закруглены. Поверхность раковин гладкая, реже с мелкими бугорочками. В брюшной створке разной высоты септальный валик, разделяющий мускульное поле, которое нередко приподнято в передней части в виде платформы. Замочный отросток разной высоты, двухлопастной, приямочные пластины переходят к переднему краю в валики, окружающие различной величины мускульное поле. Стенка раковины непористая.

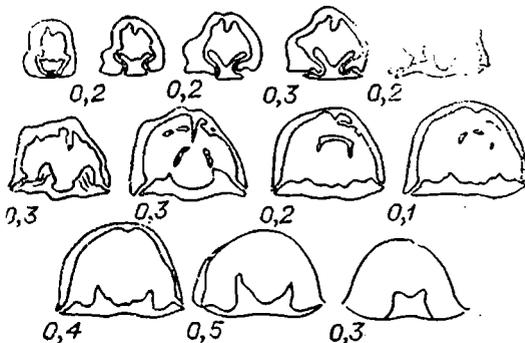


Рис. 47. Серия поперечных срезов через раковину *Thecospiropsis communis*; экз. 394/8. Северо-Западный Кавказ. р. Сахрай, норийский ярус.

Видовой состав. *Thecospira semseyi* (Bittner) (1900, с. 41); *Th. arenosa* (Bittner) (1890,

с. 160); *Th. tirolensis* (Loretz) (1875, с. 820); *Th. tenuistriata* Bittner (1890, с. 143); ? *Thecidium concentricum* Münster (1841, с. 65); ? *Th. piestingensis* Bittner (1890, с. 232); ? *Th. sturzenbaumi* Bittner (1890, с. 280).

Сравнение. От рода *Thecospira* новый род отличается отсутствием пористости.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Альп, Карпат, Венгрии, Кавказа, Памира.

С Е М Е Й С Т В О THECOSPIRELLIDAE DAGYS, 1972

Резко неравностворчатые раковины с нередко очень высокой брюшной створкой и уплощенной или вогнутой спинной створкой. Дельтирий закрыт выпуклым псевдодельтидием. В брюшной створке септа, достигающая псевдодельтидия и срастающаяся с последним. Замочный отросток

двухлопастной, прямочные пластины короткие. Ручной аппарат сложно-построенный, состоит из нисходящих ветвей, соединяющихся с дном спинной створки, и крючковидных двойных восходящих ветвей. Поздний триас.

Включает два рода — *Thecospirella* Bittner, 1900 и *Bittnerella* gen. nov.

Р о д *Thecospirella* Bittner, 1900

Табл. XXVII, фиг. 6—10; рис. 30, 31, 48

Thecospirella: Bittner, 1900, с. 16.

Типовой вид. *Th. loczyi* Bittner, 1900. Карнийский ярус Венгрии.

Диагноз. Маленькие раковины с удлиненной, разной высоты брюшной створкой и вогнутой спинной створкой. На брюшной створке, как правило, развит узкий желобок и иногда есть соответствующий ему гребень на спинной створке. Стенка раковины пористая, поры равномерно расположены как на внутренней, так и на наружной поверхностях.

Ручной аппарат состоит из длинных нисходящих ветвей, которые отходят от дистальных концов прямочных пластин и протягиваются вдоль краев спинной створки до передней части, где возникает резкий задне-брюшной выступ. Восходящие ветви образованы двумя субпараллельными, приближенными к брюшной створке крючковидными лентами, соединенными перемычкой. Примерно в средней части восходящие ветви слиты при помощи югурообразной пластины. Передняя часть ручного аппарата у взрослых экземпляров соединена сросшимися спикулами.

Видовой состав. *Thecospirella loczyi* Bittner (1900, с. 46); ? *Thecidium discors* Bittner (1890, с. 69); *Spirifer bidorsatus* Klipstein (1843, с. 232).

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Южных Альп и Венгрии.

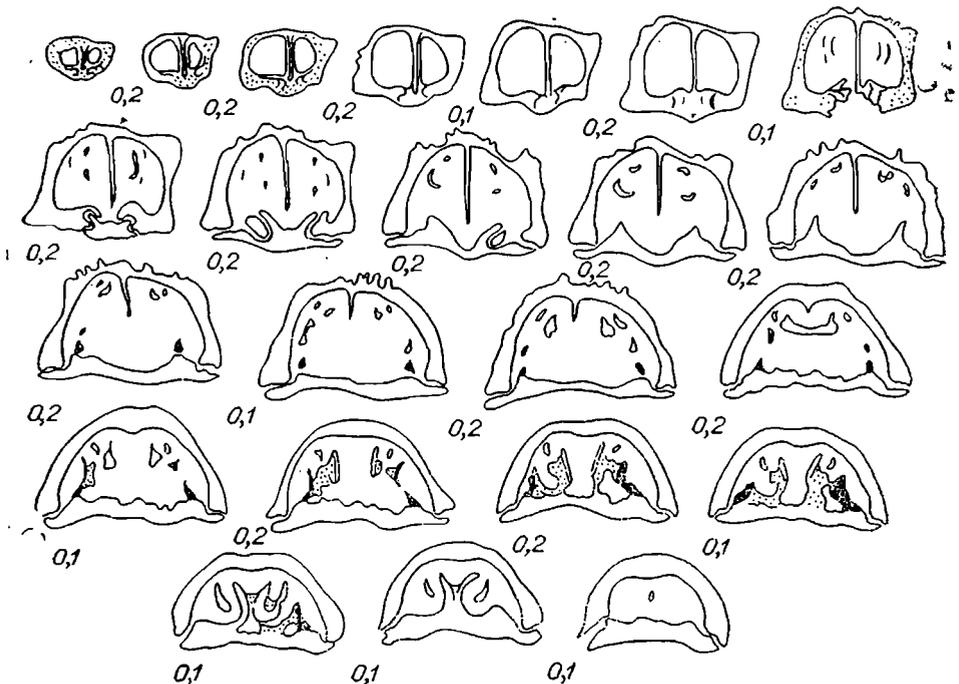


Рис. 48. Серия поперечных срезов через раковину *Thecospirella loczyi*; экз. 394/179, Венгрия, Веспрем, карнийский ярус.

Типовой вид. *B. bittneri* sp. nov. Карнийский ярус Памира.

Диагноз. Очень сильно неравностворчатые раковины с кубковидной брюшной створкой и уплощенной или слегка вогнутой спинной створкой. Стенка раковины с интенсивно ветвящимися поровыми каналами. В передней части спинной створки имеется низкая септа.

Описание. Раковины относительно крупных размеров, сильно неравностворчатые. Брюшная створка очень высокая, бокаловидная, без синуса. Спинная створка уплощенная, слабовогнутая в передней части. Макушка прямая или слегка загнутая, часты формы с искривленной макушкой, рубец прикрепления маленький. Арея высокая, плоская, дельтирий закрыт выпуклым широким псевдодельтидием. Замочный край примерно равен максимальной ширине раковины. Стенка раковины пористая, поры имеют дифференцированное расположение. На внутренней поверхности они более крупные, располагаются в радиальные ряды. В стенке раковины поровые каналы интенсивно ветвятся, и наружные поверхности створок покрыты равномерно расположенными (в порядке, близком к шахматному) более тонкими порами по сравнению с порами внутренних слоев.

Септа очень длинная, тонкая, сливается с псевдодельтидием. Ручной аппарат сложнопостроенный, но его детали не вполне ясны. Насколько можно судить по сериям срезов, у описываемого рода имеются двойные крючковидные восходящие ветви и югумообразная перемычка (как у рода *Thecospirella*). По-видимому, у *Bittnerella* нет резкого задне-брюшного выступа на нисходящих ветвях, как у *Thecospirella*. Ручной аппарат у описываемого рода тонкий. В передней части спинной створки имеется септа.

Видовой состав. *B. bittneri* sp. nov.; *Cyrtina gracilima* Bittner (1900, с. 25).

Сравнения и замечания. От рода *Thecospirella* новый род отличается очень сильно неравностворчатой раковиной, характером пористости и наличием септы в передней части спинной створки.

Характерные черты рода *Bittnerella* впервые были указаны Холлом и Кларком (Hall et Clarke, 1894), которые установили род *Bittnerula*, ссылаясь на изображения *Cyrtina zitteli* Bittner, существенно отличные от голотипа. Последний следует считать, согласно указанию Биттнера (Bittner, 1890), экземпляры, описанные Лаубе (Laube, 1865) как *Cyrtina buchi*, которые имеют все характерные черты рода *Thecocyrtella* (*Spiriferina*) (см. описание подсемейства *Thecocyrtellinae*). Позднее Биттнером к *Cyrtina zitteli* были отнесены экземпляры, имеющие ясные следы прикрепления (Bittner, 1892, с. 15, табл. 1, фиг. 16 п др.), в большом количестве обнаруженные в карнийских и норийских отложениях Памира и достаточно полно изученные. Как показали исследования памирских форм, они имеют лишь внешнее (хотя и очень большое) сходство с текоциртеллинами, тогда как их внутреннее строение указывает на совершенно явную близость к роду *Thecospirella*. Именно эти формы послужили основанием Холлу и Кларку для выделения рода *Bittnerula*, однако у них нет ничего общего с голотипом *Cyrtina zitteli*.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Южных Альп, Венгрии, возможно, Динарид; карнийский и норийский века Памира.

* Род назван в честь австрийского палеонтолога Александра Биттнера.

Bittnerella bittneri sp. nov.

Табл. XXVIII, фиг. 1; рис. 49

Cyrtina zitteli? Bittner, 1890, с. 117, табл. 41, фиг. 22; Bittner, 1892а, с. 15, табл. 1, фиг. 16.

Thecoscyrtella cf. *ampezzana*: Bittner, 1902, с. 629, табл. 27, фиг. 26—28.

Голотип. ИГиГ, № 394/16. Юго-Восточный Памир, сай Шинды. Карнийский ярус.

Описание. Сильно удлинённые раковины с длиной в 2—2,5 раза больше ширины. Голотип имеет 11 мм в длину, 5 в ширину и 10 мм в высоту, но встречаются отдельные экземпляры более крупных размеров,

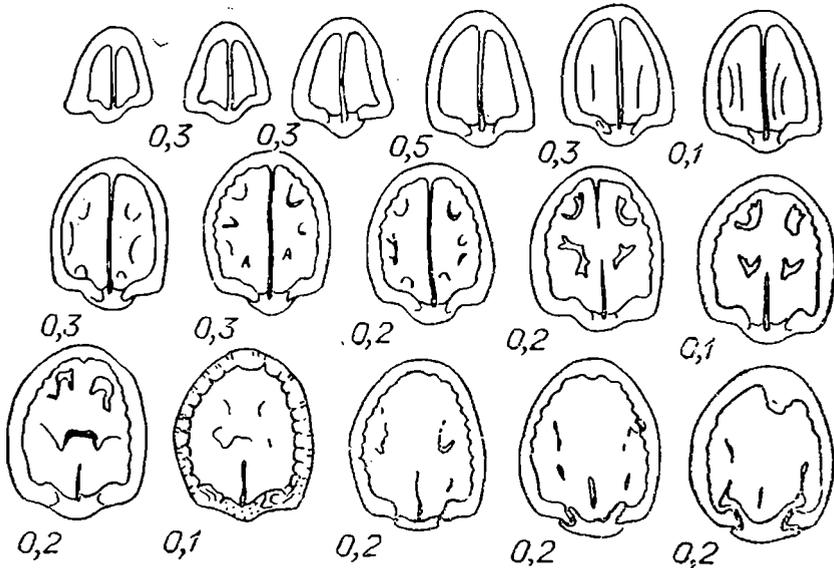


Рис. 49. Серия поперечных срезов через раковину *Bittnerella bittneri*; экз. № 394/19, Юго-Восточный Памир, сай Шинды, карнийский ярус.

достигающие 16 мм в длину. Брюшная створка очень высокая, имеет вид бокала или высокого колпачка, обычно с искривленной макушкой. След прикрепления маленький. Арея достаточно четко отграничена от боковых поверхностей, перпендикулярна к плоскости смыкания створок. Дельтирий широкий, занимает почти половину ареи, закрыт сильновыпуклым псевдодельтидием. Спальная створка уплощена и немного вогнута в передней части. Замочный край равен максимальной ширине раковины, замочные углы прямые. Боковые кимпсуры плавно изогнуты в сторону спинной створки, лобная — с отчетливым вентральным изгибом.

Внутреннее строение приведено в описании рода *Bittnerella*.

Сравнение. От *Cyrtina gracilima* Bittner, которая, по всей вероятности, относится к роду *Bittnerella*, новый вид отличается более короткой и широкой раковиной, а также отсутствием срединного валика на спинной створке.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Южных Альп и, возможно, Динарид; карнийский и норийский века Памира.

Материал. 38 экз. — сай Шинды, Юго-Восточный Памир.

С Е М Е Й С Т В О HUNGARITNESIDAE DAGYS, 1972

Изменчивых очертаний прикрепляющиеся формы с высокой септой в спинной створке. Ручной аппарат в виде разной высоты пластин, пол-

ностью или частично соединенных с дном створки, отходящих от приямочных пластин и сливающихся с септой у лобного края. Раковина пористая. Поздний триас.

Включает два подсемейства: *Pamirothecinae* subfam. nov. и *Hungarithesinae* subfam. nov.

ПОДСЕМЕЙСТВО ПАМИРОТЕСІНАЕ SUBFAM. NOV.

Раковины вогнуто-выпуклые. Арея на брюшной створке низкая, псевдодельтидий резорбирован сильно разросшимся следом прикрепления. Ручной аппарат в виде высоких субгоризонтальных пластин, слитых с дном створки в передней части и свободных в задней части.

Поздний триас. Включает один род — *Pamirotheca* gen. nov.

Сравнение. От описываемого ниже подсемейства *Hungarithesinae* отличается вогнуто-выпуклой формой раковины, низкой, лежащей в смычной плоскости ареей и характером ручных поддержек.

Р о д *Pamirotheca* gen. nov.*

Типовой вид — *P. aulacothyridiformis* sp. nov. Норийско-рэтские отложения Памира.

Диагноз. Гладкие овальные раковины с умеренно выпуклой брюшной створкой и вогнутой спинной. Септальные образования в брюшной створке отсутствуют. Септа спинной створки высокая, почти достигает брюшной створки, свободная в задней части.

Описание. Раковины небольших размеров, удлиненно-овальных очертаний, с гладкой поверхностью, лишенной даже концентрических линий нарастания. Брюшная створка равномерно изогнута в продольном и поперечном направлениях, умеренно вздутая. Спинная створка постоянно вогнутая. Макушка маленькая, в значительной мере занята относительно крупным следом прирастания. Стенка раковины пористая. Поры имеют близкий диаметр на наружной и внутренней поверхностях, ветвление поровых каналов неизвестно.

В брюшной створке отсутствуют всякие септальные образования и нет ясно выраженного мускульного поля. В спинной створке септа высокая, почти достигает брюшной створки и прослеживается на всю длину створки. В передней части септа не связана с дном створки. Ручные поддержки имеют вид субвертикальных или наклоненных к бокам высоких пластин, свободных только в задней части раковины. Ручные поддержки соединяются с приямочными пластинами короткими отростками — крурами, направленными от приямочных пластин к центру раковины.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Описываемый род — единственный представитель подсемейства *Pamirothecinae*. Конвергентные формы нам не известны.

Геологическое и географическое распространение. Норийский, рэтский века Памира.

Pamirotheca aulacothyridiformis sp. nov.**

Табл. XXVIII, фпг. 2, 3; рис. 27, 50

Голотип. ИГиГ, № 394/16; Юго-Восточный Памир, сай Кастанат-Джилга, норийско-рэтские отложения.

Описание. Раковина небольших размеров, олькотироидного облика. Голотип имеет 6 мм в длину, 5 мм в ширину и 2,5 мм в толщину. Брюшная створка умеренно выпуклая, имеет поперечный изгиб больше продольного. Спинная створка постоянно вогнутая, даже у наиболее молодых экземпля-

* Родовое название дано по Памиру.

** Видовое название дано по сходству с родом *Aulacothyris*.

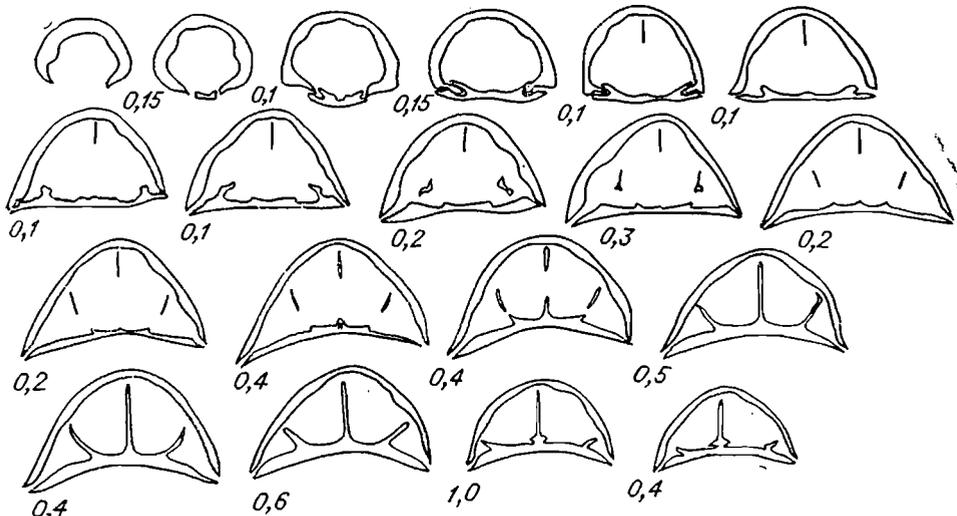


Рис. 50. Серия поперечных срезов через раковину *Pamirotheca aulacothyroidea*; экз. 394/27, Юго-Восточный Памир, Бор-Тепа, порфиро-рэтские отложения.

ров (менее 2 мм в длину). Замочный край прямой, меньше максимальной ширины раковины. Лобный и боковые края закруглены. Комиссуры ровные. Макушка короткая, иногда не развита, полностью резорбирована крупным следом прирастания. Арея очень низкая, с шириной значительно большей высоты, лежит в смычной плоскости створок. Дельтирий и псевдодельтидий обычно не развиты, средняя часть ареи занята следом прирастания.

Внутреннее строение приведено в диагнозе рода.

Сравнение. Род *Pamirotheca* является монотипическим.

Геологическое и географическое распространение. Норийский и рэтский века Памира.

Материал. 58 экз.— Кастанат-Джылга, Кунтай-Сай; Юго-Восточный Памир.

ПОДСЕМЕЙСТВО HUNGARITHECINAE SUBFAM. NOV.

Раковины двояковыпуклые. Арея на брюшной створке высокая, псевдодельтидий слит с поверхностью ареи. Ручной аппарат в виде низких пластин, соединенных на всем протяжении с дном створки. Поздний триас.

Включает один род — *Hungaritheca* Dagys, 1972.

Сравнение. Приведено при описании подсемейства Pamirothecinae.

Р о д *Hungaritheca* gen. nov.

Табл. XXVIII, фиг. 7; рис. 32

Hungaritheca: Дагис, 1972г, с. 97.

Типовой вид. *Thecospira andreaei* Wittner, 1900. Карнийский ярус Венгрии.

Диагноз. Резко неравносторчатые раковины с высокой брюшной створкой и выпуклой, но значительно более низкой спинной створкой. В брюшной створке широкое мускульное поле, располагающееся на слегка приподнятой в передней части платформе и разделенное септальным валиком. Ручной аппарат в виде низких лент, являющихся прямым продолжением приямочных пластин. Септа высокая, иногда раздвоенная на конце.

Описание. Раковины удлиненные, обычно неправильной формы, резко неравносторчатые. Брюшная створка высокая, с плоской ареей,

на которой не выделяется псевдодельтидий. Последний довольно широкий, слит с поверхностью ареп и улавливается лишь в поперечных срезах. След прикрепления разных размеров, обычно небольшой. Спинальная створка значительно ниже брюшной, но всегда выпуклая, имеет вид низкого конуса. Как и брюшная створка, она характеризуется миксопериферическим ростом, и в ее задней части образуется ареевидная площадка, лишённая, однако, нототирия и хилидия. Замочный край прямой, примерно равен максимальной ширине раковины. Комиссуры прямые.

В брюшной створке довольно высокий септальный валик, разделяющий широкое мускульное поле, слегка приподнятое в передней части и имеющее вид платформы. Замочный отросток высокий, двухлопастной, приямочные пластины короткие. От их дистальных концов к передней части септы отходят низкие пластины, слитые с дном створки — ручные поддержки. Септа высокая, прослеживается на 2/3 длины створки, иногда раздвоенная на конце.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Род *Hungarithesa* является единственным представителем рассматриваемого подсемейства. От внешне сходных текоспирид отличается внутренним строением, в первую очередь отсутствием спиральных ручных поддержек.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Венгрии.

НАДСЕМЕЙСТВО THECIDEACEA GRAY, 1840

СЕМЕЙСТВО THECIDEIDAE GRAY, 1840*

ПОДСЕМЕЙСТВО DAVIDSONELLINAE RAJAUD, 1966

Род *Davidsonella* Munier - Chalmas, 1880

Табл. XXVIII, фгг. 8—10; рпс. 51

Типовой вид. *Thecidea sinuata* Eudes-Deslongchamps, 1853. Лейас Франции.

Диагноз. Маленькие гладкие удлинённые раковины с отчетливым псевдодельтидием. Раковина ложнопоршчатая с отдельными эндопорами.

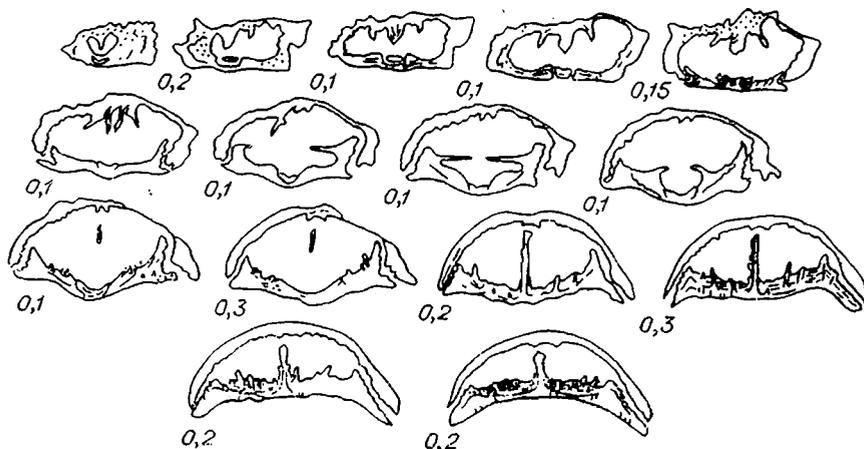


Рис. 51. Серия поперечных срезов через раковину *Davidsonella rhaetica*; экз. № 394/37. Юго-Восточный Памир, Бор-Тона, норийско-рэтские отложения.

* Ввиду небольшого количества изученного материала систематика этого семейства в данной работе не рассматривается и принята полностью по работе Пажо (Rajaud, 1970).

Гемиспондиллий развит в разной степени. Трансверсарий разобоченный, по крайней мере, у древних представителей. Септа высокая, почти достигает брюшной створки. Брахиальные гребни не развиты. Брахиальные полости и лимб отчетливо гранулированы.

Замечания. В триасовых отложениях известен всего один вид — *D. rhaetica* (Zugmayer) (1880, с. 18) — первый достоверный представитель семейства Thesideidae. Он имеет наиболее простое строение брахиального аппарата, лишен полного трансверсария и, по-видимому, является одной из исходных форм для всех тецидеид. Первоначально он описан в рэтских отложениях Альп и встречен нами в морийских и морийско-рэтских отложениях Памира.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Альп и Памира; лейас Западной Европы.

С Е М Е И Ш Т В О VACRYNIIDAE WILLIAMS, 1965

Вогнуто-выпуклые гладкие раковины, прикрепленные к субстрату макушкой. Арес на обеих створках развиты слабо. Лопастни лофофора нацравлены к бокам, дополнительные лопастни появляются у замочного края. Стенка раковины ложнопористая. Поздний триас (рэтский век).

Включает один род — *Vacrynum* Emmrich.

Замечания. Семейство Vacryniidae объединяет один род — *Vacrynum*, систематическое положение которого отдельными авторами определялось совершенно по-разному. Цугмайер (Zugmayer, 1880), который первый дал точное описание рода *Vacrynum* (= *Pterophloios*), указал на большое сходство его с тецидеидами. Вааген (Waagen, 1883), Биттнер (Bittner, 1890), Вапнер (Wagner, 1935) и другие считали этот род переходной формой между литонидами и тецидеидами. Эллиотт (Elliott, 1953б), Стедли (Stehli, 1956) и другие рассматривали *Vacrynum* как последнего представителя литонида, но эти взгляды были подвергнуты критике со стороны Т. Т. Сарычевой (1964) и Радвика (Rudwick, 1968). Последний автор дал детальное описание морфологии раковины этого рода и привел убедительные доказательства, которые мы полностью разделяем, бесспорных филогенетических связей Vacryniidae с тецидеидами. Вместе с тем Радвиком были отмечены специфические черты этого семейства (главным образом боковая ориентация лопастей лофофора и способ закладки вторичных лопастей), позволяющие считать семейство Vacryniidae специализированной боковой ветвью тецидеоидных брахнопод.

Р о д *Vacrynum* Emmrich, 1855

Табл. XXVIII, фиг. 11

Vacrynum: Emmrich, 1855, с. 449; Williams, 1965, с. 521; Rudwick, 1968, с. 329.
Pterophloios: Guembel, 1861, с. 411.

Типовой вид. *V. bicarinatum* Emmrich, 1855. Рэтский ярус Альп.

Диагноз. Овальные раковины с сильновогнутой спинной створкой. Поверхность раковины с тонкими концентрическими линиями нарастания. Замочный край прямой, изменчивой длины. Строение арес и дельтидиальных образований не выяснено. Замочный отросток не разделен на лопастни. Ручной аппарат из 8—10 лопастей, разделенных боковыми выемками (аналогн восходящего аппарата тецидеид). Средняя зазубренность (=септа или главная пластина восходящего аппарата тецидеид) очень длинная, простежливается почти до замочного края.

Геологическое и географическое распространение. Рэтский век Альп и Карпат.

Двояковыпуклые раковины с нестрофическим ростом и обособленной клювовидной макушкой. Снус в брюшной створке и соответствующее ему возвышение на спинной створке развиты в разной степени; встречаются также роды с обратным расположением синуса и возвышения. Дельтирий в разной степени закрыт дельтидиальными пластинами, реже открытый. Ручной аппарат в виде коротких крючков — круп, поддерживающих только основание лофофора. Лофофор у современных форм спиролофусный, с дорзально ориентированными вершинами конусов. Паллиальные отпечатки с одной парой главных стволков в каждой мантижной полости. Строение раковинного вещества сплошное, реже пористое. Средний ордовик — ныне. Объединяет надсемейства Rhynchonellacea Gray, Basiliolacea Cooper, Rhynchonogracea Muir-Wood.

Замечания. Разделение отряда Rhynchonellida на надсемейства, которые соответствовали бы основным направлениям эволюции этой группы, в настоящее время проведено еще недостаточно полно. В последних крупных сводках, где общее признание получил статус ринхонеллид в качестве самостоятельного отряда, из состава надсемейства Rhynchonellacea как самостоятельные надсемейства были обособлены обычно небольшие по объему группы, резко отклоняющиеся от основного ствола по строению отдельных скелетных образований. Все эти надсемейства, несомненно, представляют боковые ветви эволюции и обычно не играют существенной роли в общем комплексе ринхонеллид. Подавляющее большинство родов в настоящее время остается в составе единственного надсемейства Rhynchonellacea. Причина тому — крайний консерватизм отряда, широкое распространение явлений гомеоморфии, параллелизма в развитии и др., охватывающих не только внешние, но и внутренние признаки, а также недостаточная изученность многих форм. В первую очередь следует отметить крайне слабую информацию о ручном аппарате палеозойских ринхонеллид, которая, судя по большому значению этой структуры для систематики мезокайнозойских ринхонеллид, несомненно окажется полезной при выявлении филогенетических связей палеозойских форм. Имеющиеся отрывочные сведения о строении круп отдельных палеозойских родов (Cooper, 1956; Schmidt, 1964, и др.) показывают их большое разнообразие и в ряде случаев определенные отличия от типов круп, известных среди мезозойских и кайнозойских форм. К сожалению, эти данные настолько фрагментарны, что в настоящее время трудно высказать любые конструктивные предположения, касающиеся систематики палеозойских форм, в которых был бы учтен тот же комплекс признаков, как и у более молодых ринхонеллоидных брахиопод. В связи с этим, совершенно отчетливо сознавая неравноценность надсемейства Rhynchonellacea по сравнению с другими надсемействами и его, вероятно, сборный характер, в данной работе мы рассматриваем это надсемейство в общепринятом объеме.

НАДСЕМЕЙСТВО BASIOLIACEA COOPER, 1959

[Nom. transl. Makridin, 1964 (ex Basiliolidae Cooper, 1959)]

Раковины с изменчивыми очертаниями, с разной степенью развития синуса и его положением, от гладких до ребристых. Замочные пластины раздельные, септа и септалей обычно отсутствуют. Крупы фальциферовые, септиферовые, цилиферовые и аркуиферовые. ? Пермь — ныне.

Объединяет семейства: Basiliolidae Cooper, Erymnariidae Cooper, Norellidae Ager, Halorellidae Ager, ? Laevirhynchiidae fam. nov.

Замечания. В. П. Макридин в составе надсемейства Basiliolacea объединил два семейства — Basiliolidae Cooper и Purothyridinidae Rzonnickaja. Позднее В. П. Камышан добавил к ним семейство Erymnariidae Cooper. Согласно последним данным Шмидт (H. Schmidt, D. Me.

Lagen, 1965), типовой род палеозойского семейства *Hypothyridina* имеет слабо развитые септу и септальный, а также отчетливый замочный отро- сток со струйчатым мнорфором, что позволило этому исследователю рас- сматривать гипотридинид в составе семейства Uncinulidae. М. А. Ржон- ницкая (1960) в состав семейства Hypothyridinidae включила подсемейство Pugnacinae, которое впоследствии было поднято Шмидт до ранга само- стоятельного семейства. Последний таксон в трактовке Шмидт включает очень разнообразные роды и требует ревизию, но типовой род имеет, не- сомненно, разъединенную замочную пластину и лишен септальных обра- зований.

Круры у рода *Pugnax* крайне специфические, не известные среди ме- зозойских форм. Генетические связи между Pugnacidae и базилиолидами нам кажутся маловероятными. Тем не менее уже в поздней перми есть представители настоящих Basiliolacea. Род *Uncinunellina* имеет кардина- лий и круры базилополюций. Не исключено, что сходные кардиналий и круры у рода *Gerastimovia*. По-видимому, в перми базилиоляции были не столь редки, как это кажется на первый взгляд, но они до настоящего вре- мени остаются недостаточно изученными.

С Е М Е Й С Т В О BASILIODIDAE COOPER, 1959

Преимущественно с синусом на брюшной створке и возвышением на спинной; сулькатные формы редки. Скульптура изменчива. Септа и сеп- талий не развиты. Круры фальциферовые. ? Пермь — ныне. Объединяет три подсемейства: Basiliolinae Cooper, 1959; Aetheinae Cooper, 1959; Aphlesiinae Cooper, 1959.

ПОДСЕМЕЙСТВО BASILIOLINAE COOPER, 1959

Базилиолиды с крурами, прикрепленными к широкому замочным пластинам. Триас — ныне. В триасовых отложениях известен один род — *Veghirhynchia* gen. nov.

Р о д *Veghirhynchia* gen. nov.*

Табл. XXIX, флг. 1—3; рпс. 52

Типовой вид. *Rhynchonella arpadica* Bittner, 1902. Карнийский ярус Венгрии.

Диагноз. Раковины маленькие, с обычно незначительно развитым синусом и возвышением. Задние части створок гладкие, на передних раз- виты угловатые тонкие ребра. Макушка прямая, дельтидальные пластины соединены. Круры относительно узкие.

Описание. Раковины маленькие, удлинено-овальные или грушевид- ные. Синус на брюшной створке обычно неглубокий, уплощенный. Соответ- ствующее возвышение развито слабо или отсутствует. Макушка короткая, прямая, с окруженными плечиками, палинтроп не обозначен. Форамен крупный, гипотридинный, овальный по форме. Дельтидальные пластины узкие, соединенные. Поверхность створок гладкая в задней части и несет угловатые тонкие ребра в передней.

Зубные пластины расходящиеся, толстые, приближены к боковым стенкам раковины. Внутренний ножной воротничок отсутствует. Замоч- ные пластины довольно шпирокие, лежат в смычной плоскости створок, не отделены от внутренних приямочных гребней. Имеется низкий септаль- ный валик. Круры фальциферового типа, но относительно узкие, лежат в смычной плоскости или слабо вентрально-изогнутые. Примакушечные части обеих створок утолщены вторичными отложениями раковины.

* Название рода дано в честь венгерского палеонтолога д-ра E. Vegh.

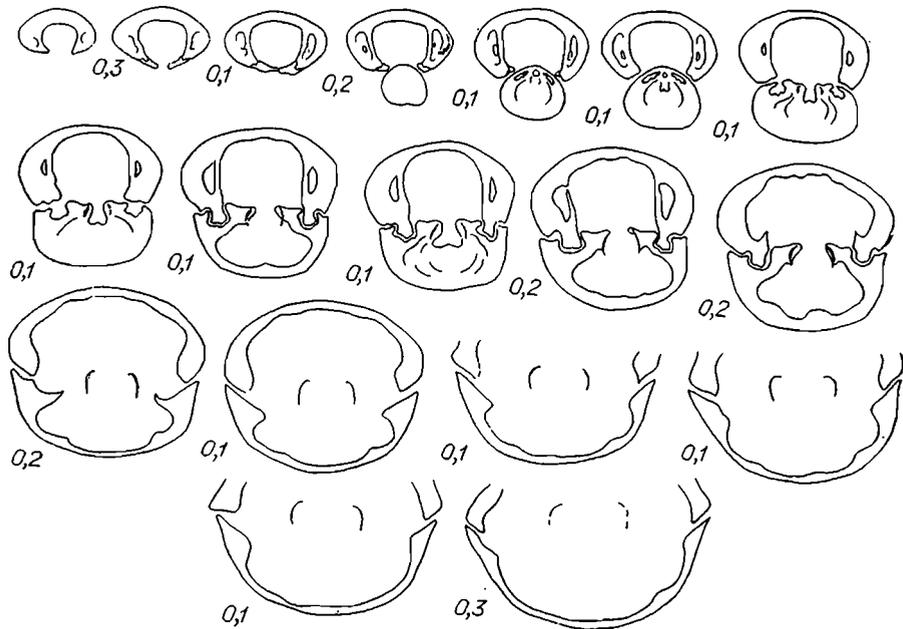


Рис. 52. Серия поперечных срезов через раковину *Veghirhynchia arpadica*; экз. № 394/202, Венгрия, Веспрем, карнийский ярус.

Видовой состав. *Veghirhynchia arpadica* Bittner (1900, с. 160); *Rhynchonella semicostata* Münster (1841, с. 56); ? *Rh. cornaliana* Bittner (1890, с. 103); ? *Rh. blassi* Bittner (1890, с. 104).

Сравнение. От юрских базилиолюдов, в первую очередь рода *Stolmorhynchia*, описываемый род отличается продолжительной гладкой стадией, а также значительно более узкими крурами. Очень сходный внешний облик и характер скульптуры имеет позднемерловый род *Orbirhynchia* Pettitt. От последнего *Veghirhynchia* отличается более высокой и прямой макушкой, отсутствием ножного воротничка, значительно более узкими крурами, а также ориентацией замочных пластин, их шириной и массивностью.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Европы (Южные Альпы, Венгрия, Кавказ) и Приморья.

СЕМЕЙСТВО HALORELLIDAE AGER, 1965

[Nom. transl. hic (ex Halorellinae Ager, 1965)]

Раковины широкие, обычно с синусами на обеих створках, реже синус на спинной створке только на ранних стадиях развития. Септа и септалей отсутствуют или развиты слабо. Замочные пластинки редуцированы. Круры цилиндровые. Поздний триас.

Объединяет два рода — *Halorella* Bittner, 1884 и *Halorelloidea* Ager, 1960.

Замечания. Эгер рассматриваемый таксон выделил в качестве подсемейства семейства Dimerellidae (Ager, 1965). Это семейство в его трактовке объединяет внешне сходные сульфатные формы, которые, однако, обнаруживают принципиально разные типы строения кардиналия и круп. Нет никаких сомнений, что семейство Dimerellidae, в понимании Эгера, представляет совершенно гетерогенную, искусственную группировку. Большинство подсемейств, различаемых Эгером среди семейства Dimerellidae, представляют собою генетически не связанные группы,

которые по этой причине лучше рассматривать в качестве самостоятельных семейств. Таковыми являются Halorellidae Ager, Peregrinellidae Ager, Norellidae Ager. Что касается подсемейства Rhynchonellinae, то в трактовке Эгера оно полностью соответствует семейству Erymna-riidae. К сожалению, полная характеристика внутреннего строения типового рода *Rhynchonellina* в настоящее время не известна. Не исключена возможность, что подсемейство Rhynchonellinae имеет диагноз, отличный от данного Эгером.

Р о д *Halorella* Bittner, 1884

Табл. XXIX, фиг. 4; рпс. 53

Halorella: Bittner, 1884, с. 107 (част.); Bittner, 1890, с. 172 (част.); Дагис, 1963а, с. 53
Barzellinia: Gregoria, 1930 (?).

Типовой вид. *Terebratula amphitoma* Bronn, 1832. Норийский ярус Северных Альп.

Диагноз. Обычно очень крупных размеров поперечно-овальные раковины с угловатыми ребрами, прослеживающимися на всей поверхности створок. Макушка в разной степени загнутая, с острыми плечиками и

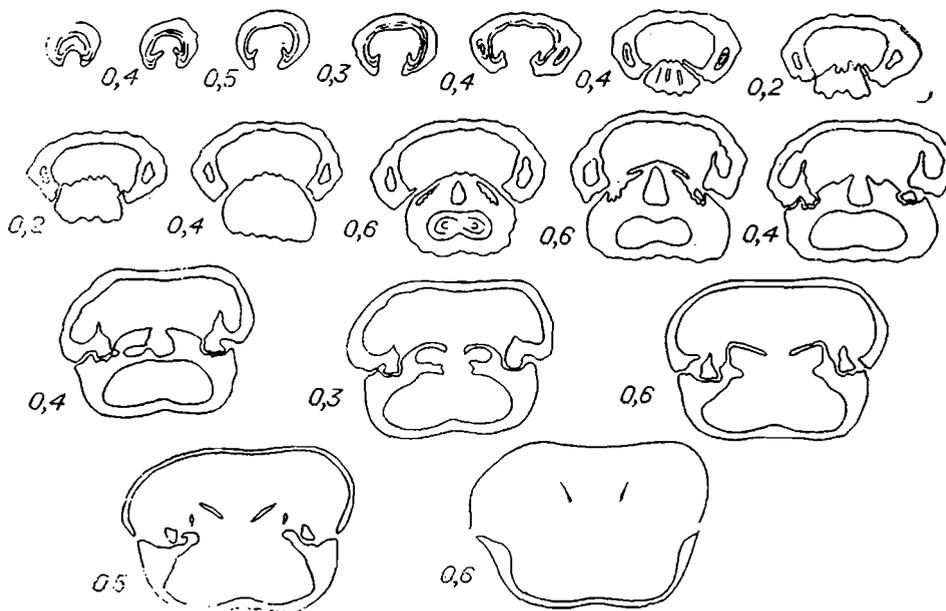


Рис. 53. Серия поперечных срезов через раковину *Halorella amphitoma*; Юго-Восточный Памир, сай Шилды, норийский ярус (Дагис, 1963а).

отчетливым палинтропом. Синусы на обеих створках, реже синус на спинной створке только у молодых экземпляров. Зубные пластины длинные, расходящиеся. Замочные пластины редуцированы, круры прикрепляются непосредственно к приямочным гребням. Септа и септалий развиты слабо или отсутствуют. Круры длинные, цилиндровые, довольно сильно вентрально-изогнутые.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Альп, Карпат, Сицилия, Памира, Индонезии, Северо-Востока СССР, Северной и Южной Америк.

Р о д *Halorelloidea* Ager, 1960

Табл. XXIX, фиг. 5, 6; рис. 54

Halorelloidea: Ager, 1960, с. 159, Дагис, 1963а, с. 60.

Типовой вид. *Halorella rectifrons* Bittner, 1890. Норийский ярус Северных Альп.

Диагноз. Подобные роду *Halorella*, но гладкие или с редкими низкими складками. Зубные пластины субпараллельные, ножной воротничок развит. Замочные пластины редуцированы, круры цилиферового типа, очень длинные, сильно вентрально-изогнутые. Септа и септальные пластины отсутствуют. В примакущечных частях сильно развиты вторичные утолщения.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Альп, Сицилии, Памира, Индонезии.

С Е М Е Й С Т В О ERYMNARIIDAE COOPER, 1959

Обычно с синусом на спинной створке, реже сулькатные формы с изменчивой скульптурой. Низкая септа и септалей, функционирующие только на ранних стадиях развития, имеются у древних представителей; более молодые лишены септальных образований. Круры септиферовые. Поздний триас — эоцен.

Объединяет роды: *Erymnaria* Cooper, 1959; *Septocrurella* Wisniewska, 1932; *Caucasella* Moisseiev, 1934; *Calvirhynchia* Kamyshan, 1967; *Sulcirostra* Cooper et Muir-Wood, 1951; *Crurirhynchia* Dagens, 1961.

Р о д *Crurirhynchia* Dagens, 1961

Табл. XXX, фиг. 1; рис. 55

Crurirhynchia: Дагис, 1961б, с. 96; Дагис, 1963а, с. 63.

Типовой вид. *Crurirhynchia kiparisovae* Dagens, 1961. Норийский ярус Кавказа.

Диагноз. Небольших размеров поперечно-овальные раковины, покрытые острыми ребрами, прослеживающимися до макушки. Макушка короткая, слабозагнутая с нечетливыми плечиками. Форамен гипотиридный, дельтидальные пластины соединены. Зубные пластины длинные, расходящиеся. Ножной воротничок развит. Замочные пластины узкие, слиты с приямочными гребнями. Септа низкая, септалей очень маленький. Круры септиферовые, довольно длинные.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Балкан, Крыма, Кавказа, Памира.

С Е М Е Й С Т В О NORELLIDAE AGER, 1959

[Nom. transl. hic (ex Norellinae Ager, 1959)]

Маленькие гладкие раковины, обычно с синусом на спинной створке у взрослых экземпляров, реже только у молодых форм. Септа и септалей не развиты. Круры аркуиферовые. Средний триас — мел?

Включает роды: *Norella* Bittner, 1890; *Austriellula* Strand, 1928; *Nannirhynchia* Buckman, 1918; ? *Pisirhynchia* Buckman, 1918; ? *Rectirhynchia* Buckman, 1918; ? *Monticlarella* Wisniewska, 1932.

Р о д *Norella* Bittner, 1890

Табл. XXIX, фиг. 7; рис. 56

Norella: Bittner, 1890, с. 315.

Типовой вид. *Norella refractirons* Bittner, 1890. Анцилийский ярус Альп.

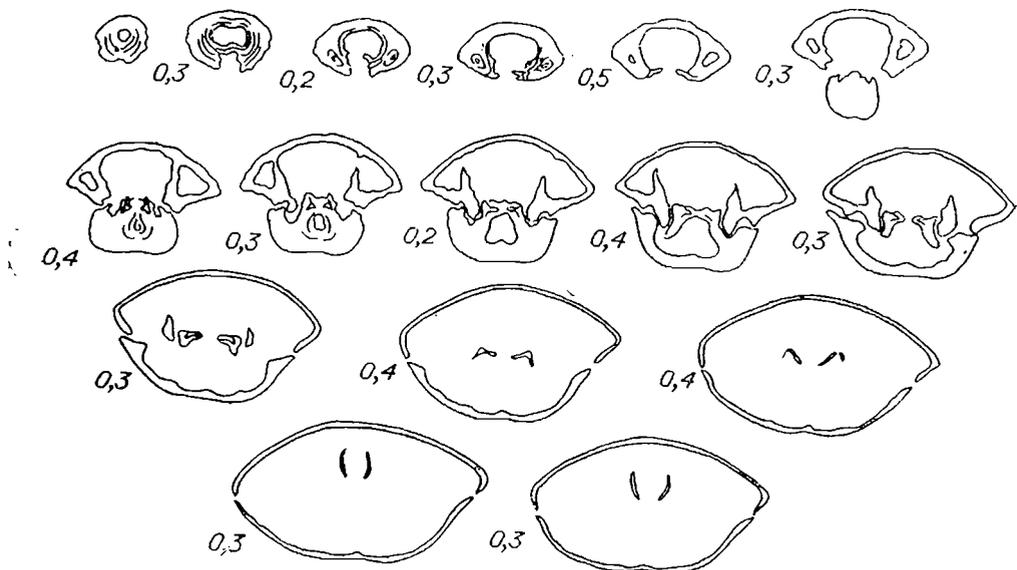


Рис. 54. Серия поперечных срезов через раковину *Halorelloiden rectifrons*; Юго-Восточный Пампир, сай Шинды, норрийский ярус (Дагис, 1963а).

Диагноз. Маленькие гладкие раковины с отчетливым синусом на спинной створке на всех стадиях роста. Макушка очень короткая, загнутая, с округлыми плечиками. Дельтирий открытый. Зубные пластины пристенные или слиты с боковыми стенками раковины. Ножной воротничок отсут-

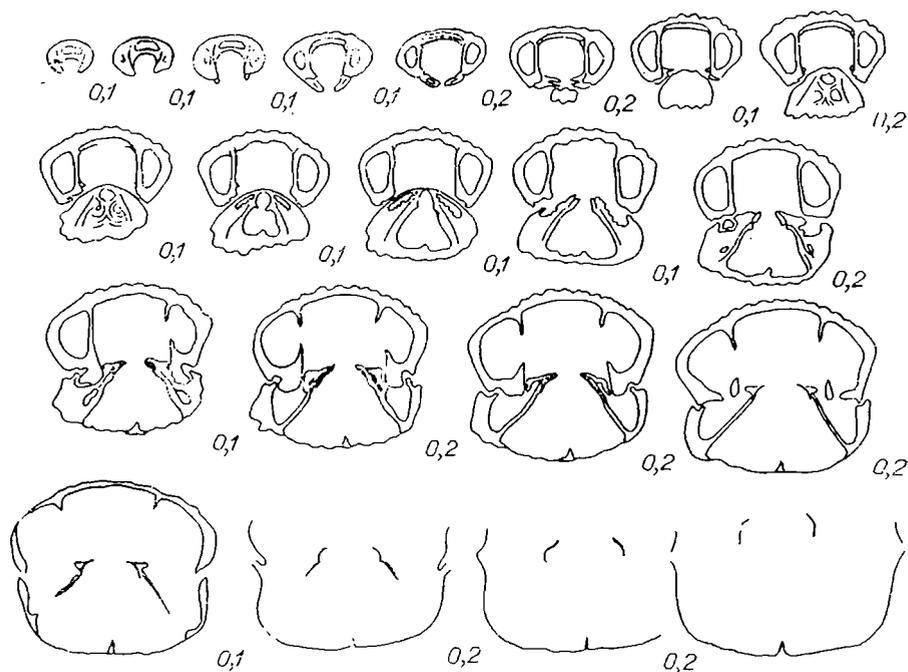


Рис. 55. Серия поперечных срезов через раковину *Crurirhynchia kirari-sovae*; экз. № 394/203, Северо-Западный Кавказ, р. Вугупка, норрийский ярус.

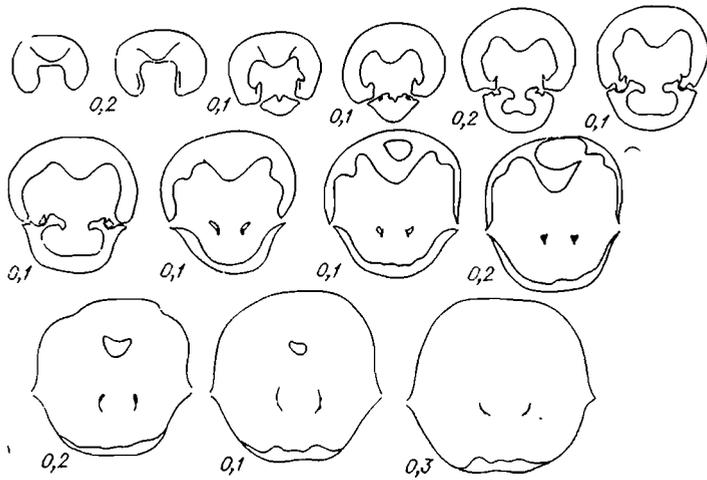


Рис. 56. Серпя срезов через раковину *Norella geyeri*; экз. № 394/205, Австрия (Leisling Kogel), норийские халльштаттские известняки.

ствуется. Мускульное поле в брюшной створке располагается на приподнятой платформе. Замочные пластины узкие, наклонены к дну створки. Септальный валик низкий. Аркуиферовые круры короткие, лежат в смычной плоскости раковины.

Геологическое и географическое распространение. Средний — поздний триас Альп, Динарид, Карпат, Кавказа.

Р о д *Austriellula* Strand, 1928.

Табл. XXIX, фпг. 8, 9; рис. 57

Austriella: Bittner, 1890, с. 314.

Austriellula: Strand, 1928, с. 37.

Austriellina: Schuchert et Le Vene, 1929, с. 119.

Типовой вид. *Rhynchonella dilatata* Suess, 1855. Норийский ярус Альп.

Диагноз. Изменчивых очертаний и размеров гладкие раковины с синусом в брюшной створке или лишённые синуса, с прямой лобной комиссурой. Макушка короткая, обычно загнутая, с округлыми плечиками. Дельтирий открытый. Зубчатые пластины рудиментарные, слиты с боковыми стенками. Ножной воротничок отсутствует. Мускульное поле на брюшной створке, как правило, помещается на платформе разной высоты. Замочные пластины узкие, слиты с приямочными гребнями, нередко погружены во вторичные утолщения. Круры очень короткие, уплощенные, аркуиферового типа. Мускульное поле на спинной створке обычно также расположено на утолщенной площадке.

Замечания. При описании рода Биттнер включил в его состав ряд среднетриасовых видов, которые, однако, имеют лишь отдаленное сходство с халльштаттскими формами. *Rhynchonella delicatula* и *Rh. deliciosa* относятся к роду *Holcothyroides*. *Rh. arcula* является молодой формой и может принадлежать ко многим полуредристым ринхонеллоидным родам. Наиболее вероятно, что род *Austriellula* ограничен в своем распространении карнийскими и норийскими ярусами и преимущественно халльштаттскими фацциями.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский и норийский века Альп, Кавказа, возможно, Тибета.

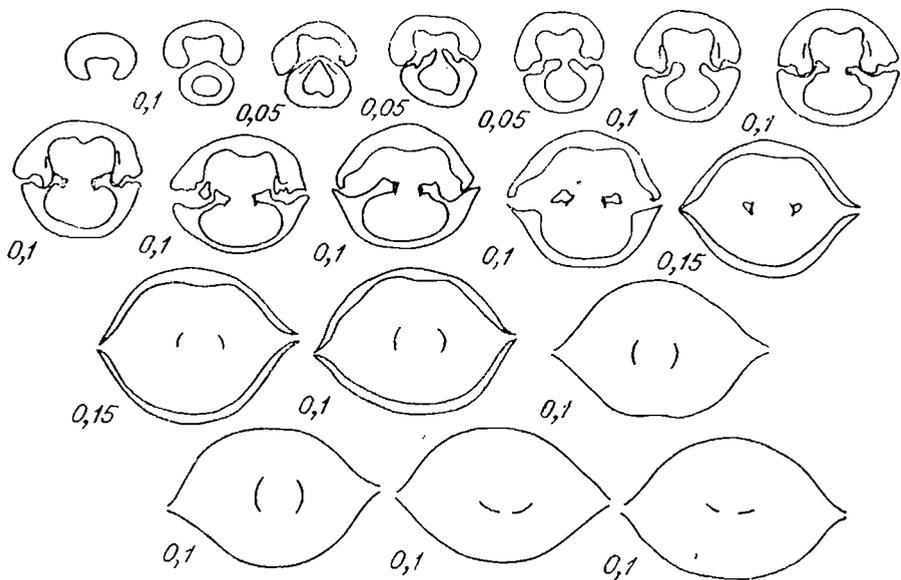


Рис. 57. Серия поперечных срезов через раковину *Austriellula orientalis*; экз. № 394/215, Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийский ярус.

Austriellula orientalis sp. nov.*

Табл. XXIX, фпг. 8; рис. 57

Голотип. ИГиГ, № 394/210. Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай; норийский ярус.

Описание. Раковины очень маленьких для рода размеров, в среднем 5—5,5 мм в длину, 4—4,5 в ширину и 3—3,5 мм в толщину. Очертания овальные, лобный и боковые края закруглены. Обе створки в одинаковой степени (обычно умеренно) выпуклы, равномерно изогнуты в продольном и поперечном направлениях, реже брюшная створка несколько уплощена в осевой части. Синус не развит или заметен в виде небольшого понижения в краевой части брюшной створки. Лобная комиссура обычно слегка дорзально изогнута, возвышение отсутствует.

Зубные пластины слиты с боковыми стенками створки. Платформа для прикрепления мускулов на брюшной створке низкая. Замочные пластины высокие, узкие. Круры очень широкие, уплощенные с боков, короткие. Платформа для прикрепления мускулов на спинной створке не развита.

Сравнение. Наиболее близкими к описываемому виду являются *Austriellula javavica* Vittner и *A. intercurrens* Vittner. От первого *A. orientalis* отличается более тонкой раковиной, слабее выраженным синусом и в три раза меньшими размерами. От *A. intercurrens* новый вид отличается очертаниями раковины, более тонкой раковиной и слабее выпуклыми створками, притупленным лобным краем и также в три раза меньшими размерами.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Кавказа и Памира.

Материал. 38 полных раковин — р. Сахрай, Северо-Западный Кавказ; 12 экз. — сай Шпнды, Юго-Восточный Памир.

* *Orientalis* (лат.) — восточный.

Маленькие гладкие раковины с отчетливым синусом на брюшной створке и возвышением на спинной. Замочные пластины разьединенные, септа и септальный валик отсутствуют. Круры спикулиферовые.

Поздний триас. Включает только типовой род.

Род *Laevirhynchia* gen. nov.*

Табл. XXX, фиг. 2; рис. 58

Типовой вид. *Terebratula tricostata* Muenster 1841. Карнийский ярус Альп.

Диагноз. Синус и возвышение прослеживаются до макушек. Макушка высокая, загнутая, с округлыми плечиками, дельтирий открытый. Зубные пластины отсутствуют.

Описание. Раковины маленькие, с заостренной задней частью, гладкие. Синус и возвышение отчетливые, прослеживаются до макушек, округ-

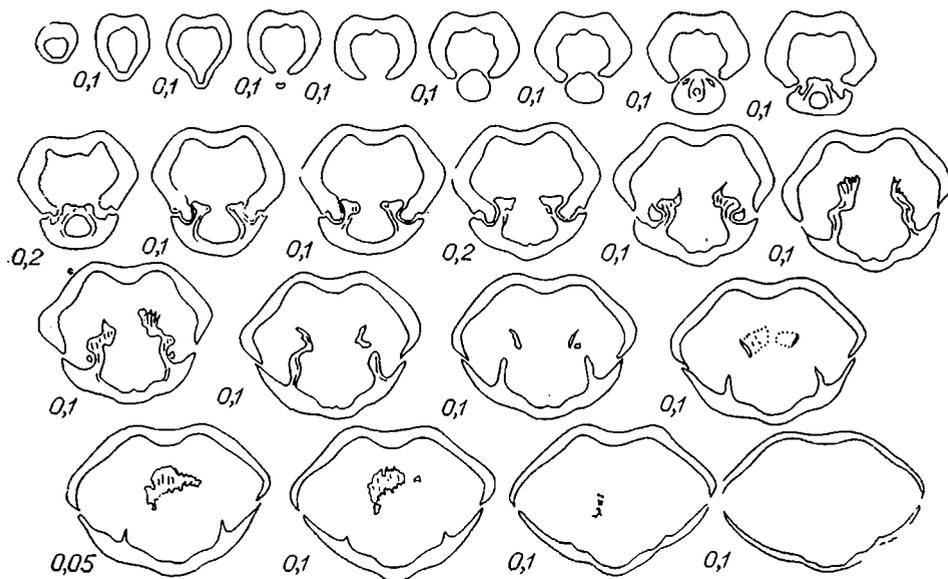


Рис. 58. Серия поперечных срезов через раковину *Laevirhynchia tricostata*; экз. № 394/220, Венгрия, Веспрем, карнийский ярус.

лены. Макушка острая, высокая, загнутая на конце, с округленными плечиками. Палитроп не выражен. Дельтирий широкий, открытый, дельтидиальные пластины не развиты.

В брюшной створке зубные пластины и ножной воротничок отсутствуют. Замочные пластины узкие, слиты с внутренними прямыми гребнями, лежат в смычной плоскости створок. Круры короткие, спикулиферовые. Септальный валик развит слабо или отсутствует. Задние части створок обычно утолщены вторичными отложениями раковинного вещества.

Видовой состав. Типовой вид.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский ярус Южных Альп и Венгрии.

Laevis (лат.) — гладкий.

Раковины обычно складчатые, реже встречаются струйчатые формы. Как правило, хорошо развиты септа и септалей, но они могут быть и редуцированными. Замочный отросток может присутствовать, иногда достигает крупных размеров. Круры преимущественно радулиферовые, калькалиферовые и спинулиферовые. Строение раковинного вещества непористое. Средний ордовик — ныне.

В послепалеозойских отложениях известны представители семейств *Rhynchonellidae* Gray, *Praescylothyrididae* Makridin, *Cyclothyrididae* Makridin, *Wellerellidae* Likharev, *Peregrinellidae* Ager, ? *Cryptoporidae* Cooper, *Dimerellidae* Buckman, *Septirhynchiidae* Muir-Wood et Cooper, *Peregrinelloideidae* Dagys, *Ochotorhynchiidae* Dagys.

Замечания. Как уже отмечалось выше, классификация надсемейства нуждается в серьезных уточнениях, которые в настоящее время не могут быть проведены в связи с отсутствием информации о строении одной из важнейших скелетных частей палеозойских родов — крур.

Очень остро стоит также вопрос о соотношении разных групп, выделяемых в рассматриваемом надсемействе, зачастую обнаруживающих большое морфологическое сходство, но первоначально описанных только из палеозойских или только из мезокайнозойских отложений. Исторически сложилось так, что палеозойские ринхонеллиды, с одной стороны, и более молодые формы — с другой, изучались разными исследователями, зачастую в разной степени детальности и вопросы классификации морфологически сходных и, по-видимому, генетически связанных групп, но имеющих разный возраст, разрабатывались совершенно независимо. Начало было положено Шухертом (Schuchert et Le Vene, 1929), произвольно разделившим всех ринхонеллид на два больших семейства, одно из которых охватывало все без исключения палеозойские роды (*Camarotoechiidae*), а второе (*Rhynchonellidae*) почти все мезозойские формы (за исключением своеобразных *Dimerellidae*). Ревизия системы ринхонеллид, впервые сделанная в широком масштабе М. А. Ржонсницкой (1956), внесла существенные изменения в классификацию палеозойских форм, но мезозойские ринхонеллиды по-прежнему остались обособленными от палеозойских. Такое же положение, по существу, сохранилось и в последних сводках по палеонтологии, изданных в Советском Союзе и Америке, правда, за одним исключением. Б. К. Лихарев (Ржонсницкая и др., 1960) установил новое семейство *Wellerellidae*, которое охватывало кроме палеозойских родов целый ряд форм из нижнего мезозоя.

В последние годы значительный прогресс был достигнут в изучении мезокайнозойских брахиопод (Cooper, 1959; Ager, 1959; Макридин, 1964, и др.), причем все систематические построения по мезозойским брахиоподам выгодно отличаются от исследований более древних ринхонеллид использованием большого комплекса признаков и привлечением для систематики очень важной структуры — типов крур. В. П. Макридиным (1964) из состава *Rhynchonellacea* в качестве самостоятельного надсемейства были отделены базилиолиды, к которым в данной работе добавлен ряд семейств (см. описание *Basilolacea*). Надсемейство *Rhynchonellacea* представлено в мезозое после пересмотра группой монотипических семейств (*Dimerellidae*, *Septirhynchiidae* и др.) и небольшим семейством *Cyclothyrididae*. Подавляющее большинство родов относится к семейству *Rhynchonellidae*.

Пересмотр последнего семейства был проведен В. П. Камышаном (1968), что позволило ему ограничить состав *Rhynchonellidae* только струйчатыми формами. Лишенные струйчатой микроскульптуры ринхонеллиды обособлены в семейство *Praescylothyrididae*, не отличающиеся, по существу, от палеозойских камаротехинд. Оба эти семейства характеризуются общим внешним обликом и скульптурой, лишены замочного отростка.

имеют в разной степени развитые септу и септаллий, а также в целом радулиферовые (или им близкие) круры. Однако всякая попытка уточнить взаимоотношения между семействами *Camarotoechiidae* и *Praescyclothyrididae* разбивается о неполноту изучения типового рода первого семейства — *Camarotoechia* Hall et Clarke. Как показали исследования Сартенера (Sartenaer, 1961), ранние описания типового вида рода *Camarotoechia* — *Atrypa congregata* Conra? не соответствуют действительности, но в то же время приведенные им новые данные не позволяют составить полную картину внутреннего строения рода *Camarotoechia*. Неясными остаются строение крур и характер септалия (наличие или отсутствие дополнительных пластин), являющихся важнейшими таксономическими признаками. В этой связи мы воздерживаемся от каких-либо конкретных номенклатурных выводов, полагая, что окончательное выявление связей камаротехид и прециклотирид возможно лишь на основе ревизии палеозойского материала. Одновременно следует отметить, что многие достаточно хорошо изученные палеозойские роды имеют несомненное морфологическое сходство с мезозойскими *Praescyclothyrididae*.

СЕМЕЙСТВО RHYNCHONELLIDAE GRAY, 1848

Обычно складчатые, продолжительной гладкой стадией, реже ребристые формы. Поверхность раковин струйчатая. Септа и септаллий развиты в разной степени. Круры радулиферовые, калькалиферовые, спинулиферовые. Поздний триас — ныне.

Объединяет подсемейства *Rhynchonellinae* Gray, *Cardinirhynchiinae* Makridin, *Striirhynchiinae* Kamysan, *Hispanirhynchiinae* Cooper, ? *Frieleinae* Cooper.

Замечания. Чрезвычайно сходны с рассматриваемым семейством, особенно с подсемейством *Rhynchonellinae*, девонские *Yunnanellidae*, имеющие струйчатую микроструктуру и аналогично с ринхонеллинами устроенный кардиналий. Имеют ли эти группы прямые филогенетические связи, в настоящее время установить трудно. Значительный стратиграфический разрыв (от девона до позднего триаса) скорее указывает в пользу независимого приобретения струйчатой микроструктуры у девонских и мезокайнозойских форм. Возможно, что детальное изучение внутреннего строения юннанеллид позволит в дальнейшем выявить некоторые морфологические отличия, и в первую очередь в строении крур.

ПОДСЕМЕЙСТВО RHYNCHONELLINAE GRAY, 1848

Раковины гладкие или с пологими складками. Септаллий и септа отчетливы. Круры радулиферовые. Поздний триас — поздняя юра.

Объединяет роды: *Rhynchonella* Fischer, 1809; *Capillirhynchia* Buckman, 1918; *Maxillirhynchia* Buckman, 1918. В триасовых отложениях известен только последний род.

Род *Maxillirhynchia* Buckman, 1918

Табл. XXX, фиг. 6, 7

Maxillirhynchia: Buckman, 1918, с. 55; Дагис, 1965, с. 85; Ager, 1967 с. 150; Камышан, 1968, с. 51.

Типовой вид. *Maxillirhynchia implicata* Buckman, 1918. Тоар Англии. **Диагноз.** Раковины округленно-пятиугольные с продолжительной гладкой стадией и широкими складками у лобного края. Норелловая стадия отчетливая, взрослые экземпляры с ясным синусом на брюшной створке и возвышением на спинной. Зубные пластины расходящиеся, нижней воротничок не развит. Септаллий мелкий, септа развита в разной степени.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Северо-Востока СССР, лейас Англии, средняя юра Кавказа.

[Nom. transl. Kamysban, 1967 (ex Praecyclothyridinae Makridin, 1964)]

Обычно с синусом на брюшной створке и возвышением на спишной, скульчатые формы редки. Скульптура измечивая, струйчатость не развита. Зубные пластины отчётливые. Септа и септалий развиты, иногда прослеживаются только на ранних стадиях развития. Замочный отросток отсутствует. Круры радулиферовые, калькалиферовые и близкие к спинулиферовым. Триас — мел.

Объединяет подсемейства: Tetrarhynchiinae Ager, Praecyclothyridinae Makridin, Acanthothyridinae Schuchert, Ivanoviellinae Makridin, Austrirhynchiinae Ager, Holcorhynchellinae subfam. nov.

ПОДСЕМЕЙСТВО TETRARHYNCHIIINAE AGER, 1965

Складчатые и ребристые раковины с обычно хорошо развитыми синусом и возвышением. Септальные пластины опираются на высокую септу с образованием септалия. Круры радулиферовые, реже переходные к спинулиферовым. Триас — ранний мел. В триасовых отложениях известны следующие роды: *Decurtella* Gaetani, 1966; *Sakawairhynchia* Tokuyama, 1957; *Sinuplicorhynchia* Dagys, 1965; *Pseudohalorella* Dagys, 1965; *Piarorhynchia* Buckman, 1918; *Planirhynchia* Sučić-Prolić, 1969; *Timorhynchia* Ager, 1968; *Abrekia* gen. nov.; *Paranorellina* gen. nov.; *Costinorella* gen. nov.; *Sulcorhynchia* gen. nov.; *Costirhynchia* gen. nov.; *Volirhynchia* gen. nov. (Полный список юрских и меловых родов см. Ager, 1965).

Род *Decurtella* Gaetani, 1966

Табл. XXX, фиг. 3; рис. 59

Decurtella: Gaetani, 1966, с. 344.

Типовой вид. *Terebratulula decurtata* Girard, 1843. Анзийский ярус Италии.

Диагноз. Маленькие треугольных очертаний раковины с прямой или слабоизогнутой макушкой. Створки в равной степени и незначительно выпуклы. Имеются длинные уплощенные лунки. Форамен гипотридный, дельтидальные пластины разъединены. Поверхность створок с редкими высокими ребрами. Зубные пластины слабо расходящиеся, пожной воротничок отсутствует. Септалий неглубокий, поддерживается септой только в задней части. Септа пизкая, короткая. Сильно развиты вторичные утолщения.

Геологическое и географическое распространение. Средний триас Альп, Карпат, Динарид, Кавказа.

Род *Sakawairhynchia* Tokuyama, 1957

Табл. XXXI, фиг. 2; рис. 60

Sakawairhynchia: Tokuyama, 1957a, с. 126; Дагис, 1965, с. 62.

Типовой вид. *Sakawairhynchia tokombensis* Tokuyama, 1957a. Карнийский ярус Японии.

Диагноз. Округленно-пятиугольных очертаний раковины с гладкой задней частью створок, но отчетливо ребристые в передней части. Синус и возвышение уплощенные. Зубные пластины расходящиеся, длинные, пожной воротничок не развит. Замочные пластины узкие, слиты с приямочными гребнями. Септалий неглубокий, септа высокая, прослеживается до 1/3 длины спишной створки.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Японии, Северо-Востока СССР, Приморья и Канады.

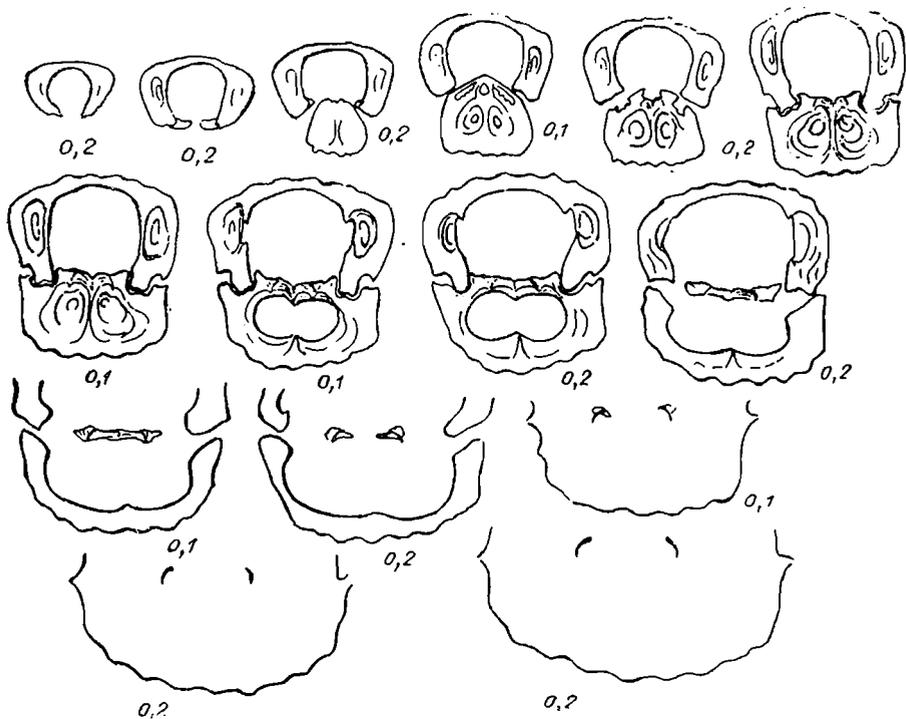


Рис. 59. Серия поперечных срезов через раковину *Fuscicella decurtata*; экз. № 394/222, Болгария, Зап. Старая Плащина, анзийский ярус.

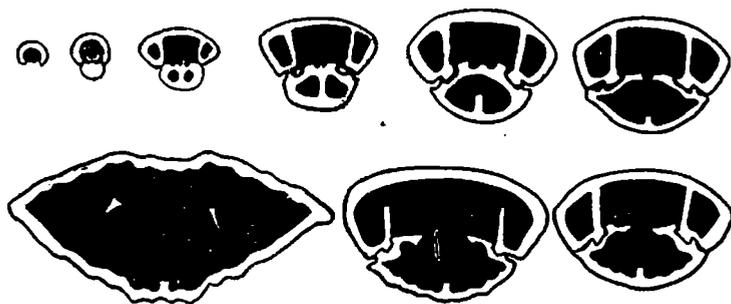


Рис. 60. Серия поперечных срезов через раковину *Sakawairynchia tokombensis*; карнийский ярус Японии (Токуяма, 1957а).

Р о д *Sinuplicorhynchia* Dagys, 1965

Табл. XXX, фиг. 4

Sinuplicorhynchia: Дагис, 1965, с. 56.

Типовой вид. *Sinuplicorhynchia kegalensis* Dagys, 1965. Карнийский ярус Северо-Востока СССР.

Диагноз. Средних размеров округленно-пятиугольные раковины с гладкими боковыми частями и складчатыми синусом и возвышением. Макушка короткая, слабозагнутая, палинтроп неотчетливый. Синус глубокий, соответствующее возвышение хорошо развито. Зубные и астины тонкие, ножной воротничок не развит. Замочные пластины широкие, отделены от прямочпых гребней. Септаллий узкий, септа высокая, тонкая. Круры радулиферовые, длинные, слабоизогнутые.

Геологическое и географическое распространение. Ладинский и карнийский века Северо-Востока СССР и, вероятно, Аляски.

Р о д *Pseudohalorella* Dagys, 1965

Табл. XXX, фиг. 5: рис. 61

Pseudohalorella: Дагис, 1965, с. 66.

Типовой вид. *Pseudohalorella sibirica* Dagys, 1965. Норийско-рэтские отложения Северо-Востока СССР.

Диагноз. Маленькие треугольные раковины со створками, выпуклыми в равной степени и в целом незначительно. Макушка обычно прямая, короткая. Синусы на обеих створках. Поверхность створок с тонкими густыми ребрами, прослеживающимися до макушек. Зубные пластины сильно расходящиеся, ножной воротничок отсутствует. Септалий неглубокий, септа низкая, длинная. Круры спинулиферовые, с небольшим острым, выступающим в передне-спинном направлении.

Геологическое и географическое распространение. Норийско-рэтские отложения Северо-Востока СССР.

Р о д *Piarorhynchia* Buckman, 1918

Piarorhynchia: Buckman, 1918, с. 34; Ager, 1962, с. 115; Дагис, 1965, с. 26.

Типовой вид. *Rhynchonella lineata* var. *radstokiensis* Davidson, 1878. Лейас Англии.

Диагноз. Изменчивых очертаний отчетливо неравносторчатые раковины с синусом и возвышением, развитыми в разной степени. Задняя часть створок гладкая, на передней развиты невысокие, обычно округлые складки. Зубные пластины короткие, расходящиеся. Ножной воротничок отсутствует. Септалий чаще глубокий, поддерживается высокой септой, прослеживающейся на 1/2 длины спинной створки. Вторичные утолщения развиты слабо или отсутствуют. Круры радулиферовые.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Северо-Востока СССР, Северной Америки. Лейас Европы.

Р о д *Omolonella* Moisseiev, 1936

Табл. XXXI, фиг. 1; рис. 62

Omolonella: Моисеев, 1936, с. 39; Моисеев, 1947, с. 68; Дагис, 1965, с. 18.

Типовой вид. *Omolonella omolonensis* Moisseiev, 1936. Норийский ярус Северо-Востока СССР.

Диагноз. Толстые удлиненные раковины с уплощенной брюшной и высокой спинной створками. Макушка короткая, толстая, с округлыми плечиками. Форамен мезотиридный или пермезотиридный. Синус очень широкий, иногда занимает всю поверхность брюшной створки. Поверхность раковины гладкая, с короткими низкими складками вблизи лобного края. Зубные пластины наклонены к плоскости симметрии раковины, слиты с боковыми стенками. Ножной воротничок отсутствует. Септа высокая, септалий узкий. Круры радулиферовые. Вторичные утолщения в задних частях створок исключительно сильно развиты.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Северо-Востока СССР.

Р о д *Planirhynchia* Sučić-Protić, 1969

Planirhynchia: Sučić-Protić, 1969, с. 19.

Типовой вид. *Planirhynchia tantilla* Sučić-Protić, 1969. Средний лейас Югославии.

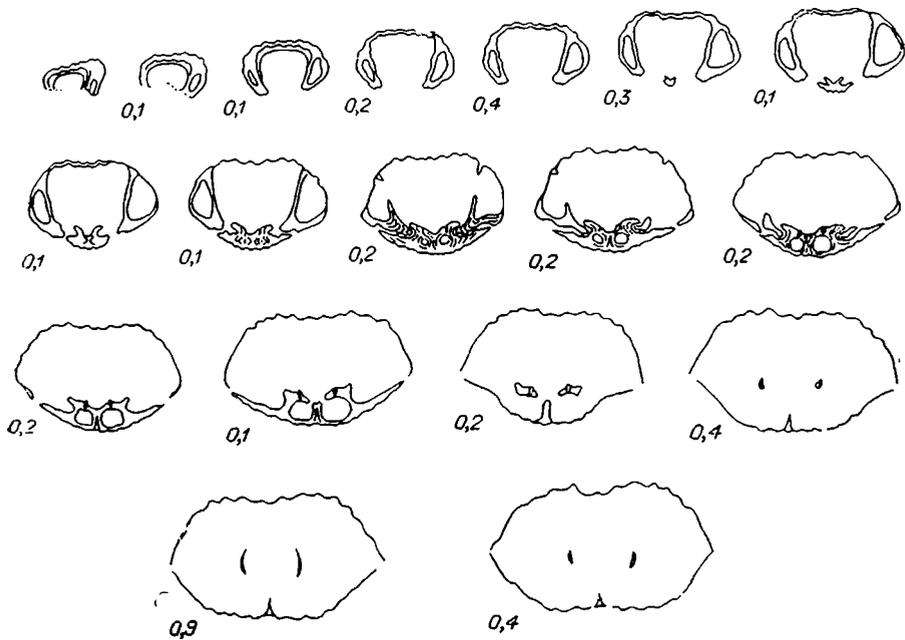


Рис. 61. Серия поперечных срезов через раковину *Pseudohalorella sibirica*; Северо-Восток СССР, р. Русская (Омолонская), норийско-рэтские отложения (Дагис, 1965).

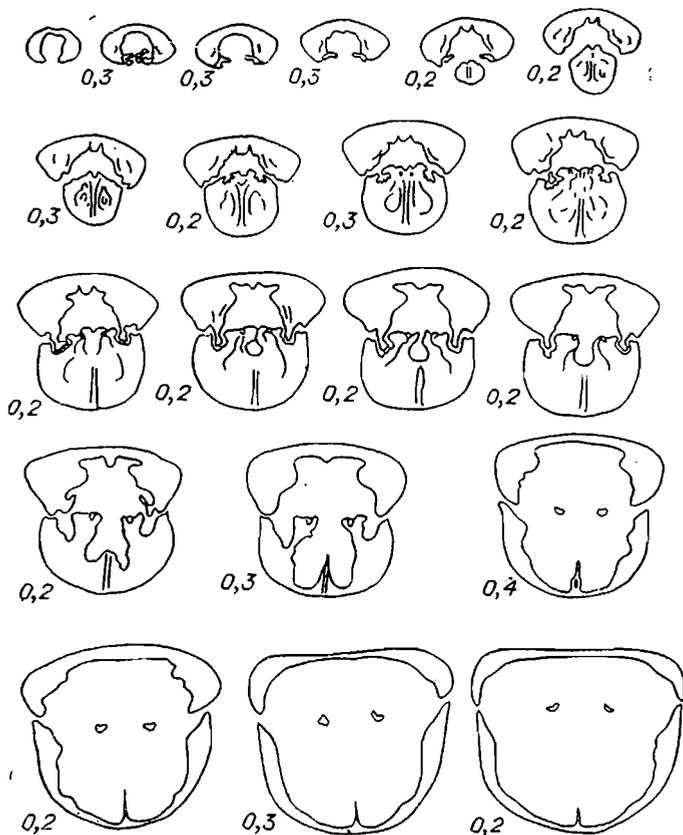


Рис. 62. Серия поперечных срезов через раковину *Omolonnella omolonensis*; Северо-Восток СССР, р. Мунугуджак (басс. р. Омолон), норийский ярус (Дагис, 1965).

Диагноз. Уплощенные, с выпуклыми (примерно в равной степени) створками, небольших и средних размеров раковины, гладкие в задней половине и с малочисленными складками в передней. Макушка прямая или слабозагнутая. Форамен гипотиридный или субмезотиридный. Синус неглубокий, широкий. Ножной воротничок не развит. Септа длинная, септалей глубокий. Круры сильно уплощены с боков, радулиферовые, переходные к спинулиферовым.

Замечания. Кроме форм, описанных З. Сучлч-Протч из лейаса, к роду *Planirhynchia* могут быть отнесены следующие триасовые виды: *Piarorhynchia yakutica* Dagys (1965, с. 32); *P. atrita* Dagys (1965, с. 29); *P. trinodosiformis* Dagys (1965, с. 35); *P. risilla* Dagys (1965, с. 48).

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Северо-Востока СССР. Лейас Англии, ГДР, ФРГ, Балкан.

Р о д *Timorhynchia* Ager, 1964

Табл. XXXI, фиг. 5; рис. 63

Timorhynchia: Ager, 1960—1964, с. 58.

Типовой вид. *Halorella nimassica* Krumbek, 1924. Норийский ярус Индонезии.

Диагноз. Маленькие сжатые овальные или субтригональные ринхонеллиды с уплощенной брюшной створкой и более выпуклой спинной. Спинная створка выпуклая в задней части и отчетливо уплощенная в пе-

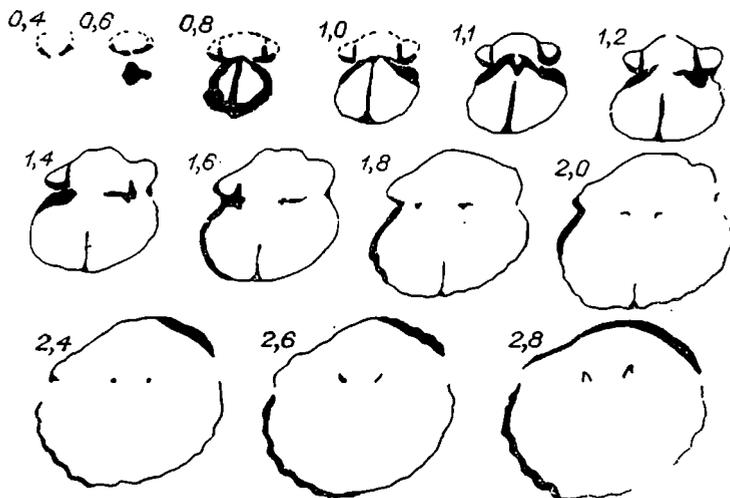


Рис. 63. Серия поперечных срезов через раковину *Timorhynchia nimassica*; Индонезия, Западный Тимор, верхний триас (Ager, 1968).

редней. Синус неглубокий, возвышение не развито. Поверхность ребристая, ребра достигают макушек. Макушка короткая, загнутая. Форамен субмезотиридный. Зубные пластины расходящиеся, ножной воротничок не развит (?). Септа длинная, тонкая, поддерживает короткий септалей. Круры радулиферовые, переходные к каналиферовым.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Тимора.

Р о д *Abrekia* gen. nov.*

Типовой вид. *Abrekia sulcata* sp. nov. Индийский ярус Приморья.

Диагноз. Раковины маленькие, уплощенные, с выпуклыми в равной степени створками и низкими складками, развитыми только в передней

* По бухте Абрек Японского моря.

половине. На спинной створке отчетливый желобок. Синус на брюшной створке развит только вблизи лобного края. Макушка прямая, форамен субмезотиридный. Зубные пластины сильно расходящиеся, короткие. Септаль узкий, септа длинная. Круры сильно загнутые, радулиферовые.

Описание. Раковины маленькие, сильно уплощенные, овальных или округленно-прямоугольных очертаний. Значительная часть поверхности створок гладкая, и только в передней части есть низкие пологие складки. Хорошо развитый желобок на спинной створке обычно прослеживается до лобного края. Молодые раковины имеют отчетливый норелловый облик. Синус широкий, неглубокий, развит только вблизи лобного края, возвышение низкое, с небольшим срединным понижением. Макушка короткая, прямая, с острыми плечиками. Форамен овальный, субмезотиридный, дельтидальные пластины разъединены.

Зубные пластины короткие, сильно расходящиеся, ножной воротничок не развит. Замочные пластины лежат в смычной плоскости створок, довольно широкие, слиты с внутренними приямочными гребнями. Септаль узкий, неглубокий. Септа низкая, прослеживается до 1/2 длины спинной створки. Круры длинные, радулиферовые, уплощенные на дистальных концах.

Видовой состав. *Abrekia sulcata* sp. nov.; *Norella procreatrix* Bittner (1899a, с. 9).

Сравнение. От близких родов *Piarorhynchia* и *Planirhynchia* отличается наличием глубокого желобка на спинной створке и норелловым обликом на ранних стадиях развития. Сходный желобок на спинной створке имеют роды *Holcorhynchia* Buckman и *Sulcorhynchia* gen. nov. От первого *Abrekia* отличается ясным синусом на спинной створке у взрослых особей, прямой макушкой, а также строением кардиналия. От *Sulcorhynchia* описываемый род отличается прямой макушкой с острыми плечиками, положением форамена, не слитыми с боковыми стенками зубными пластинами, отсутствием вторичных утолщений, заполняющих умбональные полости и септалей.

Геологическое и географическое распространение. Ранний триас Приморья и Гималаев.

Abrekia sulcata sp. nov.*

Табл XXXI, фиг. 3, 4; рис. 64

Голотип. ИГиГ, № 394/40; бухта Абрек, Приморье, индский ярус.

Описание. Обычно не превышающие 10 мм в длину поперечно-овальных очертаний раковины. Длина и ширина примерно одинаковы, толщина незначительная (ширина в 2—2,5 раза больше толщины). Максимальная ширина и длина раковины приурочены к средней части. Боковые края округлые, лобный — округлый или слегка уплощенный. Норелловая стадия продолжительная, некоторые экземпляры сохраняют сулькатную лобную комиссуру почти до взрослого состояния (8—9 мм в длину), тогда как другие уже при длине 5—6 мм имеют унцликатную комиссуру. Складки короткие, низкие, иногда угловатые. В синусе, как правило, две складки, реже три и очень редко одна. На боках 2—3 складки. Складки закладываются уже на норелловой стадии.

Сравнение. От *Norella procreatrix*, которая, возможно, относится к роду *Abrekia*, новый вид отличается ясным синусом у взрослых особей. Молодые стадии *A. sulcata* неотличимы от взрослых гималайских форм.

Геологическое и географическое распространение. Индский век Приморья.

Материал. 30 полных экземпляров; бухта Абрек, Приморье.

* *Sulcata* (лат.) — несущая желобок.

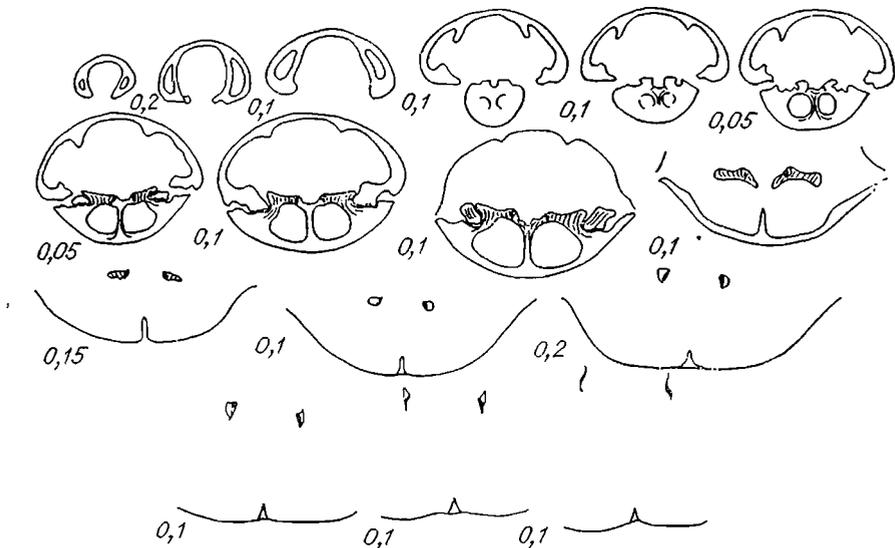


Рис. 64. Серия поперечных срезов через раковину *Abrekia sulcata*, экз. № 394/45, Приморье, бухта Абрек, японский ярус.

Р о д *Paranorellina* gen. nov.*

Типовой вид. *Paranorellina parisi* sp. nov. Оленекский ярус Приморья.

Диагноз. Раковины гладкие, уплощенные, с синусом на спинной створке и возвышением на брюшной. Макушка прямая, форамен гипотиридный. Зубные пластины короткие, расходящиеся, наклонены к плоскости симметрии раковины. Замочные пластины тонкие, широкие, лежат в смычной плоскости. Септаллий узкий, септа высокая, длинная. Круры радулиферовые.

Описание. Раковины маленькие, уплощенные, с несколько сильнее выпуклой брюшной створкой. Поверхность гладкая. Синус на спинной створке широкий и глубокий, соответствующее возвышение слабо развито. Макушка тонкая, короткая, прямая, с острыми плечиками. Форамен гипотиридный, дельтициальные пластины разъединенные.

Зубные пластины короткие, сильно расходящиеся от макушки, наклонены к плоскости симметрии раковины. Ножной воротничок отсутствует. Замочные пластины лежат в смычной плоскости створок, высоко приподняты над дном створки, широкие, слитые с внутренними прямочными гребнями. Септальные пластины опираются на септу с образованием широкого септального. Септа высокая, длинная, достигает $1/2$ длины спинной створки. Круры слабозагнутые, радулиферовые, слегка уплощенные с боков.

Видовой состав. Типовой облик.

Сравнение. Сходные облик и внутреннее строение имеет род *Paranorella* Cloud (1944, с. 59), описанный из пермских отложений Мексики. От последнего *Paranorellina* отличается тонкой прямой макушкой, отсутствием в ней утолщений и массивного септального валика, разделяющего мускульное поле, замочной пластиной, свободно висящей в умбональной полости и не соприкасающейся с дном створки, и другими особенностями.

Геологическое и географическое распространение. Оленекский век Приморья.

* Назван по сходству с родом *Paranorella* Cloud.

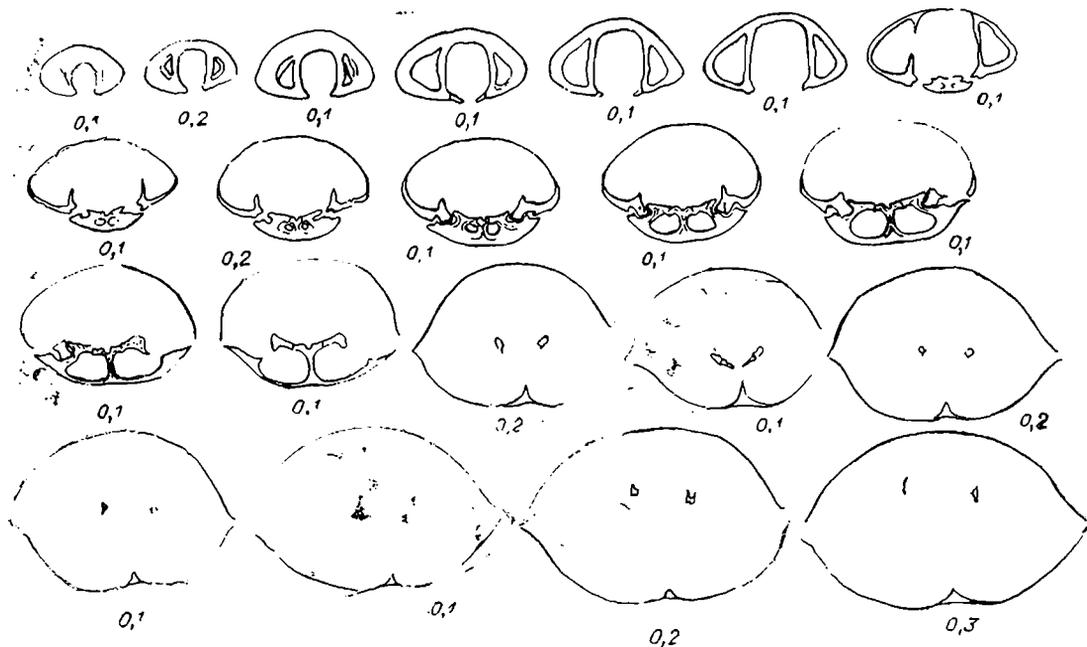


Рис. 65. Серия поперечных срезов через раковину *Paranorellina parisi*; экз. № 394/50, Приморье, о. Русский, бухта Парис, оленекский ярус.

Paranorellina parisi sp. nov.*

Табл. XXXI, фиг. 6; рс. 65

Голотип. ИГиГ, № 394/46. Бухта Парис, о. Русский, Приморье, оленекский ярус (зона *Columbites parisi*anus).

Описание. Раковины маленькие, в среднем имеющие 6—7 мм в длину, 5—6 мм в ширину и около 3 мм в толщину. Очертания округленно-пятиугольные, с более или менее плавно изогнутыми боковыми краями и уплощенным лобным краем. Синус прослеживается до макушки. В задней половине створки он узкий, затем резко расширяется к переднему краю. Возвышение низкое или выделяется в виде небольшого уплощения осевой части створки вблизи лобного края. Синус и возвышение обычно уплощены. Боковые комиссуры прямые, лобная — сулькатная, трапециевидная. Макушка короткая, тонкая, с острыми плечиками, отграничивающими очень узкий палинтроп. Форамен маленький, гипотиридный. Дельтиальные пластины очень узкие, разъединенные, у отдельных экземпляров, возможно, отсутствуют.

Внутреннее строение приведено в описании рода *Paranorellina*.

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

Геологическое и географическое распространение. Оленекский век Приморья.

Местонахождение и материал. Более 100 экз. О. Русский, бухта Парис (Приморье).

Род *Costinorella* gen. nov.**

Типовой вид. *Costinorella zharnikova* sp. nov., аннзийский ярус Приморья.

Диагноз. Маленькие раковины с синусом на спинной створке. Поверхность створок с тонкими густыми ребрами в передней половине и

* Видовое название от бухты Парис на о. Русском.

** Родовое название от costa (лат.) — ребро и рода *Norella*

гладкая в примакушечных частях. Зубные пластины слабо расходящиеся. Септа высокая, септалий неглубокий. Круры спинулиферовые.

Описание. Раковины маленькие, тонкие, с уплощенной спинной створкой и незначительно выгнутой брюшной створкой. Синус на спинной створке постепенно переходит в боковые поверхности. Соответствующее синусу возвышение не развито. Створки гладкие в примакушечных частях и с тонкими густыми ребрами на остальной поверхности. Макушка короткая, слабозагнутая, с неотчетливыми плечиками. Форамен гипотиридный, дельтидиальные пластины соединены.

Зубные пластины слабо расходящиеся, довольно длинные, параллельны плоскости симметрии раковины. Ножной воротничок не развит. Замочные пластины узкие, слиты с прямочными гребнями. Септалий очень мелкий. Септа высокая, длинная, прослеживается до 1/2 длины спинной створки. Круры длинные, узкие, спинулиферового типа.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От сходного по внешнему облику и отчасти строению круп рода *Pseudohalorella* новый род отличается отсутствием синуса на брюшной створке, значительной гладкой стадией, а также более узкими спинулиферовыми крурами, лишенными отростка.

От вышеописанного рода *Paranorellina* род *Costinorella* отличается наличием ребер в передней части раковины и типом крур.

Геологическое и географическое распространение. Анизийский ярус Приморья.

Costinorella zharnikovae sp. nov.*

Табл XXXI, фиг. 7, 8; рис. 66

Голотип. ИГиГ, № 394/50. О. Русский, мыс Житкова. Анизийский ярус.

Описание. Очертания тонких раковин треугольные или округленно-треугольные. Максимальная ширина раковины у лобного края, а максимальная толщина вблизи замочного края. Неравностворчатость почти не развита, но спинная створка немного уплощена и обычно ниже брюшной. Брюшная створка довольно плавно изогнута в поперечном направлении,

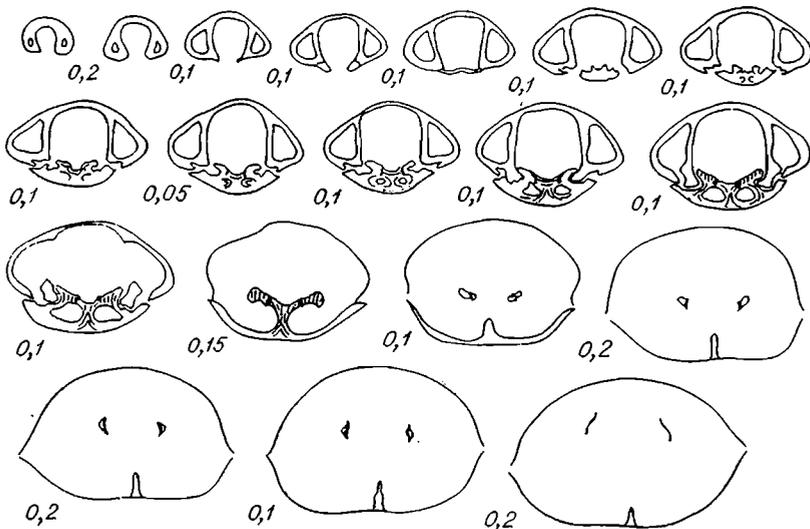


Рис. 66. Серия поперечных срезов через раковину *Costinorella zharnikovae*; экз. № 394/53, Приморье, о. Русский, мыс Житкова. анизийский ярус.

* Вид назван в честь палеонтолога Н. К. Жарниковой.

реже слегка килеватая. Синус узкий в задней части спинной створки и сильно расширяется у лобного края, где почти равен ширине раковины; в боковые поверхности синус переходит постепенно. Боковые и лобный края слегка уплощены, реже лобный край близок к полукруглому. Поверхность створок с тонкими густыми ребрами (20—24 на каждой створке), прослеживающимися до 2/3 длины раковины. Голотип имеет 6 мм в длину, 5 мм в ширину и 3 мм в толщину. Наиболее крупный в коллекции экземпляр достигает 7,5 мм в длину.

Внутреннее строение приведено при описании рода *Costinorella*.

Сравнение. Описываемый вид — единственный представитель рода.

Геологическое и географическое распространение. Анзийский ярус Приморья.

Материал. 3 полные раковины и более 30 разрозненных створок. О. Русский, мыс Житкова (Приморье).

Р о д *Sulcorhynchia* gen nov.*

Табл. XXXII, фпг. 1; рис. 67

Holcorhynchia: Дагис, 1965, с. 14.

Типовой вид. *Holcorhynchia borealis* Dagys, 1965. Карнийский ярус Северо-Востока СССР.

Диагноз. Небольших размеров, обычно уплощенные раковины с отчетливым синусом на спинной створке у молодых экземпляров и синусом

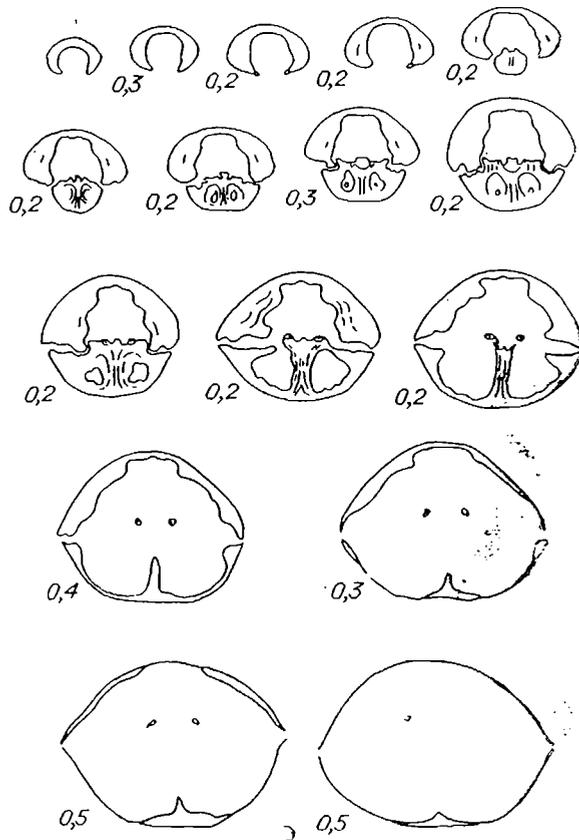


Рис. 67. Серия поперечных срезов через раковину *Sulcorhynchia gishigensis*; Северо-Восток СССР, р. Туромча (басс. р. Глзиги), карнийский ярус (Дагис, 1965).

* *Sulcus* (лат.) — желобок.

на брюшной створке у взрослых форм. Задняя часть створок гладкая, в передней развиты складки. Зубные пластины короткие, обычно слиты с боковыми стенками. Септа и септаллий погружены во вторичные утолщения. Круры радулиферовые.

Описание. Раковины небольших размеров, обычно тонкие. Степень выпуклости створок одинакова, реже спинная створка несколько уплощена. Синус на спинной створке развит у молодых экземпляров, которые имеют норелловый облик. У взрослых форм, как правило, в разной степени развиты синус на брюшной створке и возвышение на спинной, хотя у некоторых педоморфических форм может сохраниться синус на спинной створке и на взрослых стадиях. Макушка короткая, умеренно загнутая, с округленными плечиками. Форамен гипотридное, дельтидпальные пластины разъединены.

Зубные пластины короткие, обычно слиты с боковыми стенками раковины, немного наклонены к плоскости симметрии. Ножной воротничок не развит. В спинной створке мелкий септаллий и длинная септа погружены во вторичные утолщения, обычно полностью заполняющие умбональную полость, а иногда и полость септаллия, в которой могут образоваться наросты, напоминающие замочный отросток. Круры тонкие, радулиферовые.

Видовой состав. *Holcorhynchia borealis* Dagys (1965, с. 75); *H. gizhigensis* Dagys (1965, с. 80); *H. anceps* Dagys (1965, с. 83); *Norella tibetica* Bittner (1899, с. 32).

Сравнение и замечания. Первоначально виды, отнесенные к роду *Sulcorhynchia*, были описаны нами в составе рода *Holcorhynchia*. Эгер (Ager, 1967) указал на существенные отличия, намечающиеся между триасовыми и юрскими родами, которые действительно кажутся достаточными для разделения этих разновозрастных групп видов. Лейасовые виды рода *Holcorhynchia* лишены отчетливого синуса и возвышения, сильно развитых утолщений, заполняющих умбональную и боковые примакушечные полости, а также имеют другой тип крур (по нашему мнению, спинулиферовый).

Отличия от рода *Abrekia* приведены при описании последнего рода.

Геологическое и географическое распространение. Ладинский и карнийский века Северо-Востока СССР и Гималаев.

Р о д *Volirhynchia* gen. nov.*

Табл. XXXI, фиг. 9; рпс. 68

Типовой вид. *Rhynchonella volitans* Bittner, 1890. Анзийский ярус Дшнарид.

Диагноз. Ромбовидные или пятиугольные, обычно тонкие раковины, гладкие в задней части и складчатые в передней. Синус и возвышение отчетливые, норелловая стадия неизвестна. Септа тонкая, высокая, септаллий глубокий. Круры каналиферовые.

Описание. Раковины средних размеров, ромбовидных, реже округленно-пятиугольных очертаний. Поверхность створок гладкая в задней части и несет узкие низкие складки в передней половине. Синус глубокий, резко расширяющийся к переднему краю, четко отделен от боковых поверхностей. Возвышение на спинной створке развито только в передней ее части. Отчетливая норелловая стадия отсутствует, но у большинства форм намечается небольшое уплощение в задней части спинной створки. Макушка прямая или слабозагнутая, с округлыми плечиками. Форамен субмезотридное, дельтидпальные пластины соединены.

Зубные пластины слабо расходящиеся, слегка наклонены к плоскости симметрии раковины. Ножной воротничок развит, слит с зубными пласти-

* Родовое название образовано от типового вида *Rh. volitans*.

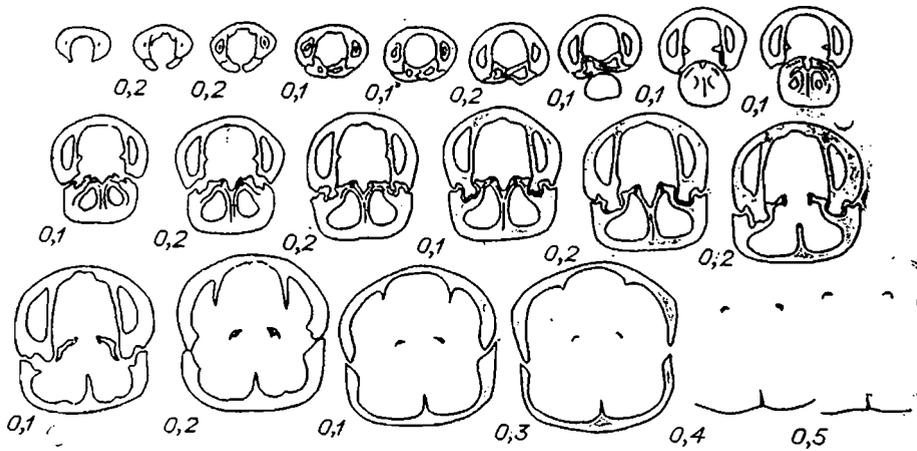


Рис. 68. Серия поперечных срезов через раковину *Volirhynchia volitans*; экз. № 394/228, Северо-Западный Кавказ, р. Ачешбок, апизийский ярус.

нами. Замочные пластины широкие, слиты с внутренними приямочными гребнями, изогнуты в сторону брюшной створки. Септальный глубокий, опирается на высокую септу. Кардиналий тонкий, вторичные утолщения не развиты. Круры короткие, сильно вентрально-загнутые, каналиферового типа.

Состав. *Volirhynchia volitans* (Bittner) (1890, с. 47); *Rhynchonella teutonica* Bittner (1890, с. 49); *Rh. vivida* Bittner (1890, с. 10); *Rh. productifrons* Bittner (1890, с. 41); ? *Rh. projectifrons* Bittner (1890, с. 41); ? *Rh. protractifrons* Bittner (1890, с. 41).

Сравнение. От сходных родов *Piarorhynchia* и *Planirhynchia* новый род отличается более тонкой прямой макушкой с возможным воротничком, формой раковины, а также типом крур. Полуребристую раковину имеют также роды *Sulcorhynchia* и *Abrekia*, но у последних хорошо развита норелловая стадия, чем они достаточно четко отличаются от рода *Volirhynchia*.

Геологическое и географическое распространение. Средний триас Альп, Динарид, Кавказа.

Род *Costirhynchia* gen. nov.

Типовой вид. *C. spatiosa* sp. nov. Карнийский ярус Кавказа.

Диагноз. Обычно вытянутые в ширину небольших и средних размеров раковины. Поверхность створок с острыми ребрами. Макушка прямая или слабозагнутая, форамен гипотиридный. Зубные пластины расходящиеся, ножной воротничок отсутствует. Септальный узкий, короткий, поддерживается массивной септой. Круры радулиферовые.

Описание. Раковины небольших и средних размеров, как правило, вытянутые в ширину, от треугольных до поперечно-овальных. Синус и возвышение развиты в разной степени. Макушка прямая или слабозагнутая, плечки заостренные. Форамен гипотиридный, дельтидиальные пластины разъединенные. Поверхность створок покрыта высокими узкими ребрами, прослеживающимися до макушек.

Зубные пластины короткие, субпараллельные или наклоненные к бокам створки, расходящиеся. Ножной воротничок не развит. Замочные пластины узкие, обычно слегка вентрально-изогнутые, слиты с приямочными гребнями. Септальный короткий, узкий, поддерживается массивной септой разной высоты. В примакушечных частях обеих створок развиты вторичные утолщения. Круры радулиферовые, довольно сильно вентрально-изогнутые.

Видовой состав. Кроме типового вида условно к новому роду могут быть отнесены следующие ребристые триасовые ринхонеллиды: *Costirhynchia spatiosa* sp. nov.; *Terebratulula mentzeli* Buch (1843, с. 258); *Rhynchonella orientalis* Peters (1867, с. 162); *Rh. carantana* Bittner (1890, с. 144); *Septaliphoria tienchungensis* Yang et Yin (Ян, Инь, 1962, с. 93); *S. brevuplicata* Yang et Yin (Ян, Инь, 1962, с. 95).

Сравнение. От рода *Decurtella* описываемый род отличается формой раковины, отсутствием уплощенных лунок на боках раковины, характером ребристости и строения кардиналя (в первую очередь коротким септалем). Другим, полностью ребристым родом ринхонеллид, с синусом на брюшной створке, является *Timorhynchia*. Последний имеет специфический внешний облик, который ему придает уплощенная в передней части спинная створка, очень тонкий кардиналь, близкие к каналиферовым крурам, чем существенно отличается от рода *Costirhynchia*.

Геологическое и географическое распространение. Средний — поздний триас Альп, Карпат, Динард, Кавказа, Китая.

Costirhynchia spatiosa sp. nov.*

Табл. XXXI, флг. 10; рис. 69

Голотип. ИГиГ, № 394/55, Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, карнийский ярус.

Описание. Небольших размеров раковины, до 10—12 мм в длину и 15—17 мм в ширину с поперечно-овальными или субтреугольными очертаниями.

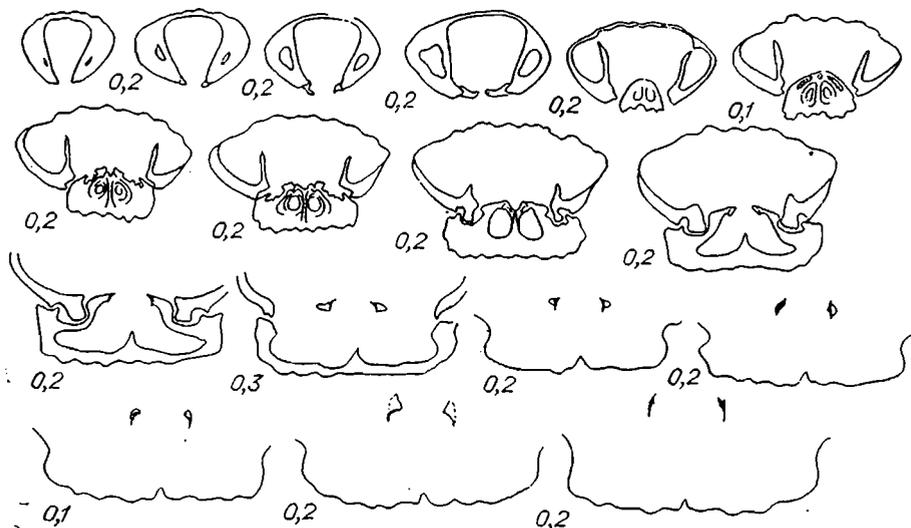


Рис. 69. Серия поперечных срезов через раковину *Costirhynchia spatiosa*; экз. № 394/58. Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, карнийский ярус.

ниями. Наибольшая ширина раковины приурочена к передней части, максимальная толщина находится посередине. Лобный край слегка уплощен у треугольных форм и закруглен у овальных. Синус широкий и глубокий, плавно переходит в боковые поверхности. Соответствующее возвышение развито слабо или отсутствует. Раковина обычно слегка неравностворчатая, спинная створка незначительно выше брюшной. Макушка прямая, широкая, с отчетливыми плечиками. Поверхность створок несет 12—15 острых тонких ребер, прослеживающихся до макушек. Из общего числа ребер 2—4 приходятся на синус.

* *Spatiosa* (лат.) — широкая.

Сравнение. Наиболее близок описываемый вид к *Rhynchonella carantana*, от которой отличается значительно более широкой и тонкой раковиной и иными ее очертаниями.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Кавказа.

ПОДСЕМЕЙСТВО ПРАЕСУСЛОТНУРИДИНАЕ МАКРИДИН, 1964

Ресристые раковины с синусом на брюшной створке и возвышением на спинной. Зубные пластины всегда развиты. Септа низкая или отсутствует. Септаллий только на ранних стадиях развития или отсутствует и тогда септальные пластины крепятся к дну створки. Круры радулиферовые. Поздний триас — мел.

В триасовых отложениях три рода — *Caucasorhynchia* Dagys, 1963; ? *Rimrhynchopsis* Dagys, 1963; *Hagabirhynchia* Jefferies, 1961.

Р о д *Hagabirhynchia* Jefferies, 1961

Табл. XXXII, фиг. 2; рис. 70

Hagabirhynchia: Jefferies, 1961, с. 5.

Типовой вид. *Hagabirhynchia arabica* Jefferies, 1961. Норийский ярус Омана.

Диагноз. Маленькие округленно-пятиугольных очертаний раковины с острыми простыми ребрами, прослеживающимися до макушек. Синус и возвышение развиты слабо. Макушка толстая, слабозагнутая, дельтидальные пластины соединенные. Зубные пластины довольно длинные,

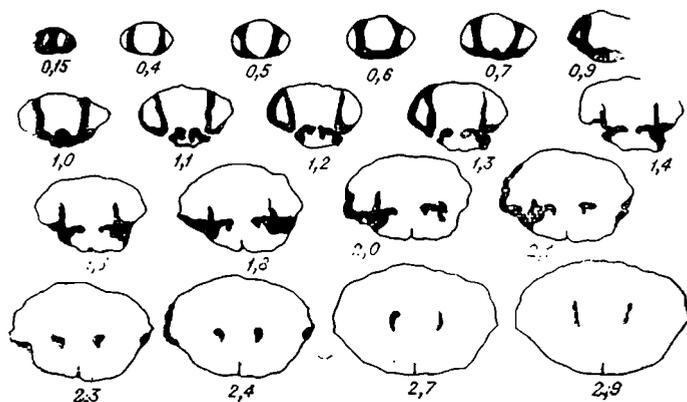


Рис. 70. Серия поперечных срезов через раковину *Hagabirhynchia arabica*; норийский ярус Омана (Hudson, Jefferies, 1961).

расходящиеся, ножной воротничок отсутствует. Септальные пластины очень короткие, опираются на низкую септу (или рядом с септой?). Септа низкая, но длинная. Круры уплощенные с боков, радулиферового (?) типа.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Омана. Гималаев, Индонезия.

Р о д *Caucasorhynchia* Dagys, 1963

Табл. XXXII, фиг. 3; рис. 71

Caucasorhynchia: Дагис, 1963а, с. 66.

Типовой вид. *C. kienensis* Dagys, 1963. Норийский ярус Кавказа.

Диагноз. Средних размеров, обычно округленно-пятиугольные раковины, со слабо развитыми синусом и возвышением. Макушка короткая,

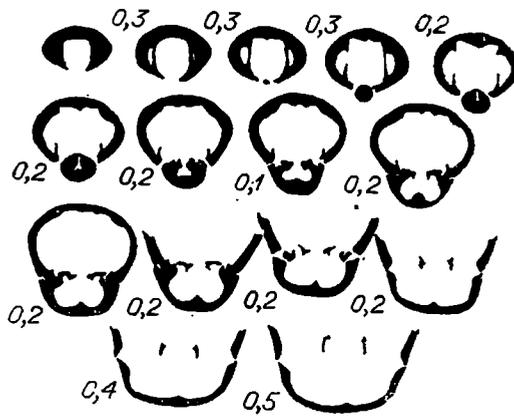


Рис. 71 Серия поперечных срезов через раковину *Caucaserhynchia worobiewi*; Северо-Западный Кавказ, р. Куна, норийский ярус (Дагис, 1963а).

прямая или слабозагнутая, форамен гипотридный. Поверхность створок покрыта интенсивно ветвящимися, неодинаковой высоты ребрами, прослеживающимися до макушек. Зубные пластины короткие, сильно расходящиеся, ножной воротничок не развит. Септа низкая или отсутствует, септалий прослеживается только на ранних стадиях роста. Круры радиальные, широкие, сильно вентрально-загнутые.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Кавказа.

Р о д *Rimirhynchopsis* Dagys, 1963

Табл. XXXII, фиг. 4, 5; рис. 72

Rimirhynchopsis: Дагис, 1963 а, с. 71.

Типовой вид. *R. triadicus* Dagys, 1963. Норийский ярус Кавказа.

Диагноз. Средних размеров, вытянутые в ширину раковины поперечно-овальных или округленно-пятиугольных очертаний с отчетливыми си-

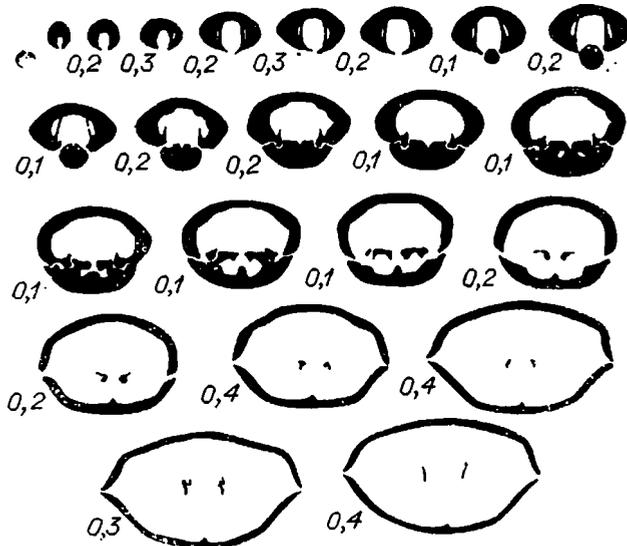


Рис. 72. Серия поперечных срезов через раковину *Rimirhynchopsis triadicus*; Северо-Западный Кавказ, р. Куна, норийский ярус (Дагис, 1963а).

нусом и возвышением. Макушка обычно прямая; форамен гипотиридный, дельтидальные пластины разъединенные. Поверхность раковины покрыта тонкими многочисленными ребрами в задней части и редкими низкими складками в передней. Зубные пластины короткие, расходящиеся, ножной воротничок не развит. Имеется низкая массивная септа и, возможно, септалей, функционирующий на ранних стадиях развития (очень сильно развитые вторичные утолщения не позволяют полностью расшифровать строение кардиналия этого рода).

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Альп и Кавказа.

ПОДСЕМЕЙСТВО AUSTRIRHYNCHIIDAE AGER, 1959

[Nom. transl. hic. (ex Austrirhynchidae Ager, 1959)]

Маленькие равносторчатые сильно уплощенные раковины с сильно развитыми лункообразными палинтропами на обеих створках, достигающими лобного края. Септа и септалей рудиментарны. Круры радулиферовые. Поздний триас.

Включает один род.

Замечания. Эгер (Ager, 1959) одной из характерных черт рассматриваемой группы считал наличие двухлопастного замочного отростка. Дополнительные исследования типового материала показали, что род *Austrirhynchia* лишен замочного отростка и имеет внутреннее строение, очень сходное с таковыми многих многих мезозойских ринхонеллид и в первую очередь прециклотиридин. Вместе с тем внешний облик рода *Austrirhynchia* настолько необычен, что его обособление от остальных ринхонеллид следует считать оправданным.

Р о д *Austrirhynchia* Ager, 1959

Табл. XXXII, фиг. 6; рис. 73

Austrirhynchia: Ager, 1959, с. 325.

Типовой вид. *Terebratula cornigera* Schafhäütl, 1851. Рэтский ярус Альп.

Диагноз. Раковины отчетливо треугольных очертаний, с уплощенными боковыми и лобным краями. Боковые части переднего края нередко вытянуты в виде заостренных отростков. Синус слабо развит, лобная комиссура имеет дорзальный изгиб. Макушка прямая, форамен гипотиридный, дельтидальные пластины соединены. Зубные пластины субпараллельны, ножной воротничок длинный. Септалей рудиментарный, септа низкая, короткая. Круры широкие, радулиферового типа.

Геологическое и географическое распространение. Рэтский век Альп, Карпат. Норийский и рэтский века Кавказа.

ПОДСЕМЕЙСТВО HOLCORHYNCHHELLINAE SUBFAM. NOV.

Небольших размеров раковины с продолжительной гладкой стадией и в разной степени развитыми складками в передней части. Зубные пластины, септа и септалей отчетливые. Круры калькалиферовые. Ранний — средний триас.

Включает роды *Holcorhynchella* gen. nov. и *Piarorhynchella* gen. nov.

Замечания и сравнения. Новое подсемейство объединяет триасовые роды, имеющие ряд общих черт как во внешнем облике, так и в строении внутренних скелетных образований. В первую очередь здесь следует отметить характер скульптуры и тип строения круп. По типу круп новое подсемейство приближается к подсемейству *Ivanoviellinae*, но отличается от него строением кардиналия (у *Ivanoviellinae* септа низкая, септальные пластины часто опираются на дно створки). По всей вероятности, подсе-

мейства *Ivanoviellinae* и *Holcorhynchellinae* объединяют группы родов, лишенных прямых филогенетических связей, и калькалиферовый тип круп в обоих случаях имеет не зависимое от радулиферовых круп происхождение.

Р о д *Holcorhynchella* gen. nov.*

Табл. XXXII, фиг. 7; рис. 74

Типовой вид. *Rhynchonella delicatula* Bittner, 1890. Анзийский ярус Венгрии.

Диагноз. Маленькие, реже средних размеров раковины с синусом на спинной створке у молодых экземпляров и отчетливым синусом на брюшной створке и возвышением на спинной у взрослых форм. Зубные пластины короткие, ножной воротничок не развит. Кардиналий тонкий. Септальный широкий и глубокий. Септа прослеживается до 1/2 длины створки.

Описание. Раковины небольших или средних размеров, от округлых до округленно-пятиугольных. Неравностворчатость раковины слабо выражена, но иногда спинная створка может быть заметно выше брюшной. Норелловая стадия продолжительная. Желобок на спинной створке прослеживается до 1/2 длины створки. Взрослые экземпляры с ясным синусом на брюшной и возвышением на спинной створках. Синус и возвышение резко отделены от боковых частей. Макушка короткая, умеренно или сильно загнутая, со сглаженными плечиками. Форамен субмезотиридный (или гипотиридный), дельтидиальные пластины разьединенные.

Зубные пластины короткие, расходящиеся, наклонены к боковым стенкам створки, ножной воротничок не развит. Замочные пластины слиты с приямочными гребнями, лежат в смычной плоскости или слегка наклонены к септе. Септальный глубокий и широкий, септальные пластины тонкие. Септа высокая, тонкая, прослеживается до 1/2 — 3/5 длины спинной створки. Круры калькалиферовые; резкий, коленообразный изгиб круп наблюдается на некотором расстоянии от кардиналия.

Состав. *Holcorhynchella delicatula* Bittner (1890, с. 17); *Rhynchonella deliciosa* Bittner (1890, с. 155); *Rh. begum* Bittner (1902, с. 557); *Rh. bogumilorum* Bittner (1902, с. 587); *Rh. perpusilla* Bittner (1902, с. 566); *Rh. atomaria* Bittner (1902, с. 599); *Rh. nissa* Bittner (1902, с. 560); *Rh. patarena* Bittner (1890, с. 588); *Rh. trebevicensis* Bittner (1890, с. 564); *Rh. pastrovichiana* Bittner (1890, с. 505); *Rh. proclivis* Bittner (1902, с. 556); *Rh. carresae* Philipp (1904, с. 81); *Rh. tridodon adriatica* Vinassa de Regny (1903, с. 13); *Rh. edheti* Toulou (1896, с. 158);

Сравнение. От рода *Piarorhynchella* описываемый род отличается продолжительной норелловой стадией и наличием отчетливого желобка в задней части спинной створки, сменяющегося с возрастом возвышением.

Геологическое и географическое распространение. Средний триас Альп, Карпат, Динарид, Кавказа, Вьетнама.

Р о д *Piarorhynchella* gen. nov.**

Типовой вид. *Piarorhynchella mangyshlakensis* sp. nov. Оленекский ярус Мангышлака.

Диагноз. Маленькие, обычно вытянутые в ширину раковины с отчетливым синусом и возвышением. Норелловая стадия отсутствует. Складки редкие, угловатые, прослеживаются только в передней половине створок. Макушка короткая, слабозагнутая. Зубные пластины короткие, расходящиеся, ножной воротничок не развит. Замочные пластины массивные, септальный узкий.

Описание. Раковины маленькие, обычно округленно-пятиугольных очертаний, отчетливо неравностворчатые; спинная створка всегда выше

* Род назван по сходству с родом *Holcorhynchia* Buckman.

** Родовое название дано по сходству с родом *Piarorhynchia* Buckman.

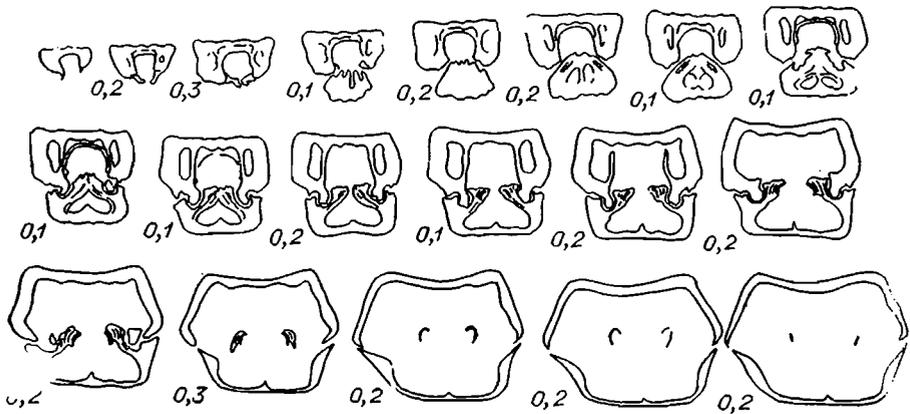


Рис. 73. Серия поперечных срезов через раковину *Austrirhynchia cornigera*; экз. № 394/232, Восточная Австрия, Китцберг, кессенские слои.

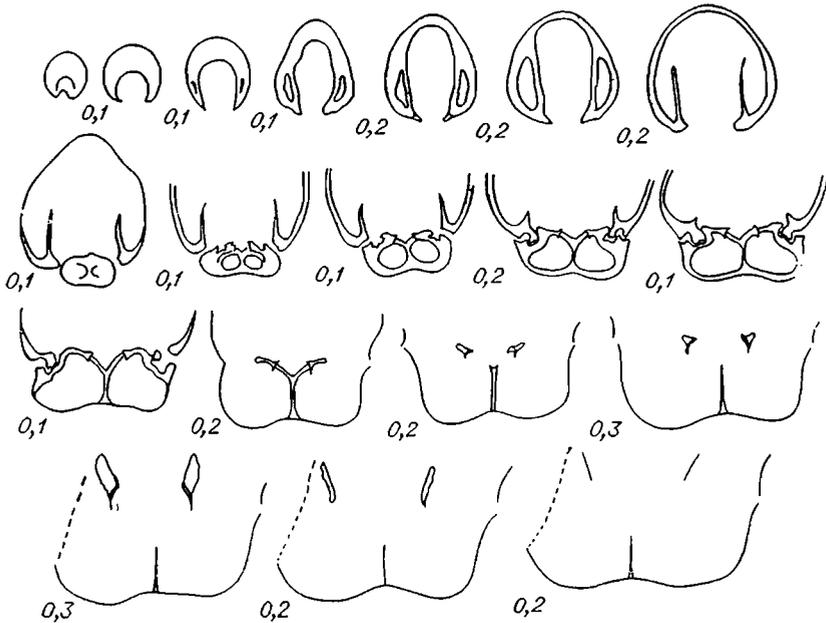


Рис. 74. Серия поперечных срезов через раковину *Holcorhynchella delicatula*; экз. № 394/236, Северо-Западный Кавказ, г. Шапка, анцизийский ярус.

немного уплощенной в задней части брюшной створки. Синус широкий и глубокий, с уплощенным дном, резко отделен от боковых поверхностей. Соответствующее синусу возвышение также хорошо развито. Макушка очень короткая, как правило, слабозагнута. Плечики округленные, неотчетливые. Форамен гипотиридный, дельтидиальные пластины разъединены. Поверхность створок гладкая в задней части и несет редкие, угловатые складочки в передней.

Зубные пластины короткие, толстые, примерно параллельные на поперечных срезах, слабо расходящиеся. Ножной воротничок не развит. Замочные пластины массивные, узкие, слиты с прямочными гребнями. Септаций узкий, глубокий. Септа толстая, прослеживается до 2/3 длины спинной створки. Круры резко изогнуты непосредственно от кардиналия к брюшной створке, отчетливо калькалиферовые по типу строения.

Состав. *Piarorhynchella mangyshlakensis* sp. nov., *Pugnoides triassicus* Girty (1927, с. 434); *Rhynchonella trinodosi* Bittner (1890, с. 13).

Сравнение. Приведено при описании рода *Holcorhynchella*.

Геологическое и географическое распространение. Ранний триас Северной Америки, Приморья, Мангышлака. Средний триас Альп, Динарид, Балкан, Кавказа.

Piarorhynchella mangyshlakensis sp. nov.*

Табл. XXXII, фиг. 8—10; пнс. 75

Голотип. ИГиГ, № 394/61. Мангышлак, хр. Каратаучик, у колодцев Долнаца. Оленекский ярус.

Описание. Маленьких размеров раковины 9—10 мм в длину, 10—12 в ширину и 5—7 мм в толщину. Очертания раковин округленно-пятиугольные или приближающиеся к поперечно-овальным. Синус и возвышение прослеживаются до половины створок, реже несколько больше. Язычок высокий, трапецевидный. Боковые края слегка закруглены, лобный — уплощенный. Макушка слабозагнутая, очень низкая и короткая. Форамен гипотиридный, ограничен узкими дельтидиальными пластинами. В передней части раковины развиты складки, имеющие разную ширину, зависящую от их количества. На боковых частях всегда развиты 2—3 складки. В синусе от 1 до 3 складок. Наиболее часты формы с 2 складками в синусе (58%), более редки с одной складкой (35%) и значительно более редки с 3 складками (7%). Длина складок равна длине синуса и возвышения.

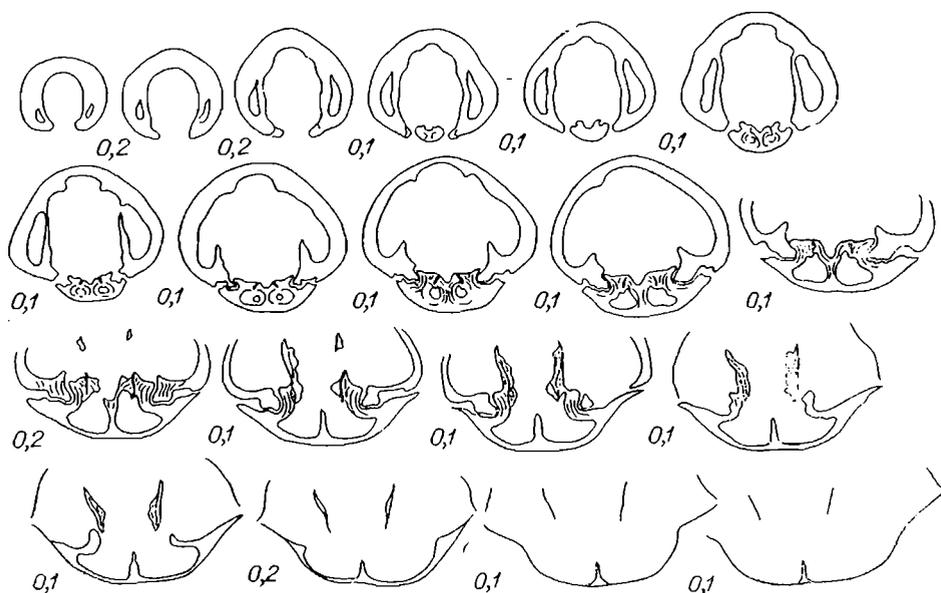


Рис. 75. Серия поперечных срезов через раковину *Piarorhynchella mangyshlakensis*; экз. № 394/66. Мангышлак, хр. Каратаучик, оленекский ярус.

Сравнение. От сходного североамериканского вида *P. triassica* (Girty) описываемый отличается более широкой и тонкой раковинной, сильнее выраженным синусом и высоким язычком. Этими же особенностями, а также более низкой макушкой и меньшими размерами *P. mangyshlakensis* отличается от *P. trinodosi* Bittner.

* Видовое название от п-ова Мангышлак.

Геологическое и географическое распространение. Оленекский ярус Мангышлака.

Материал. 182 полные раковины. Мангышлак, у колодцев Долнапа.

С Е М Е Й С Т В О WELLERELLIDAE LIKHAREW IN RZHONSNITSKAYA,
1956

Ребристые, реже гладкие или с продолжительной гладкой стадией раковины с ясным синусом на брюшной створке и возвышением на спинной. Зубные пластины развиты в разной степени. Имеется внутренняя замочная пластина. Септа слабо развита или отсутствует. Круры префальциферовые или переходные к радулиферовым. ? Девон — ранняя юра.

Замечания. Б. К. Лихарев (Ржонсницкая и др., 1960) в пределах семейства Wellerellidae различал два подсемейства: Wellerellinae (ребристые формы) и Pseudorugnaeinae (гладкие или слабоскладчатые формы). Такое разделение крайне искусственное, поскольку типовой род подсемейства Wellerellinae имеет продолжительную гладкую стадию и в принципе может быть отнесен к подсемейству Pseudorugnaeinae.

Эгер (Ager, 1965) отделил мезозойских веллереллид в новое подсемейство Cirpinae, с чем также трудно согласиться. Никаких отличий в диагностике Cirpinae по сравнению с палеозойскими формами нет, если не считать того обстоятельства, что в состав подсемейства Эгер включил многие роды, лишённые внутренней замочной пластины (*Caucasorhynchia*, *Hagabirhynchia* и др.), которые вследствие этого не могут быть причислены к веллереллидам.

Объём семейства Wellerellidae в настоящее время нуждается у уточнении. Очень сомнительна принадлежность к этому семейству рода *Pleconella* Campbell, имеющего, по-видимому, мелкий септалит, а также родов *Terebratuloides* Waagen и *Gerasimovia* Likharev (Schmidt, 1965), лишенных всяких аналогов внутренней замочной пластины и др. Из мезозойских форм к веллереллидам могут быть отнесены триасовые роды *Euxinella*, *Robinsonella*, *Moisseievia*, *Trigonirhynchella*, *Neowellerella* и лейасовые *Cirpa*, *Calcirhynchia* и *Bodrakella*. Род *Monticlarella* из нижнего мела, отнесенный Б. К. Лихаревым к подсемейству Pseudorugnaeinae, имеет раздельные замочные пластины, иной тип круп (Смирнова, 1965), чем обнаруживает резкие отличия от настоящих веллереллид. Также нет достоверных данных о присутствии веллереллид в юрских отложениях моложе лейаса. Цельная замочная пластина позднеюрского рода *Daghanirhynchia* ассоциирует с септалитом, прободена в апикальной части и не гомологична внутренней замочной пластине веллереллид.

Р о д *Euxinella* Moisseiev, 1936

Табл. XXXIII, фиг. 1, 2; рис. 76

Euxinella: Моисеев, 1936, с. 41; Моисеев, 1947, с. 69; Дагис, 1963а, с. 25.

Типовой вид. *E. iatirgvartaensis* Moisseiev, 1936. Норийско-рэтские отложения Кавказа.

Диагноз. Округлые или округленно-пятиугольные, обычно толстые раковины с острыми тонкими ребрами, прослеживающимися до макушек. Синус и возвышение, как правило, слабо развиты. Макушка короткая, загнутая, с округлыми плечиками, форамен гипотиридный. Зубные пластины субпараллельны к плоскости симметрии раковины. Ножной воротничок развит в разной степени. Цельная замочная пластина лежит в смычковой плоскости створок, внутренняя замочная пластина прямая или слегка

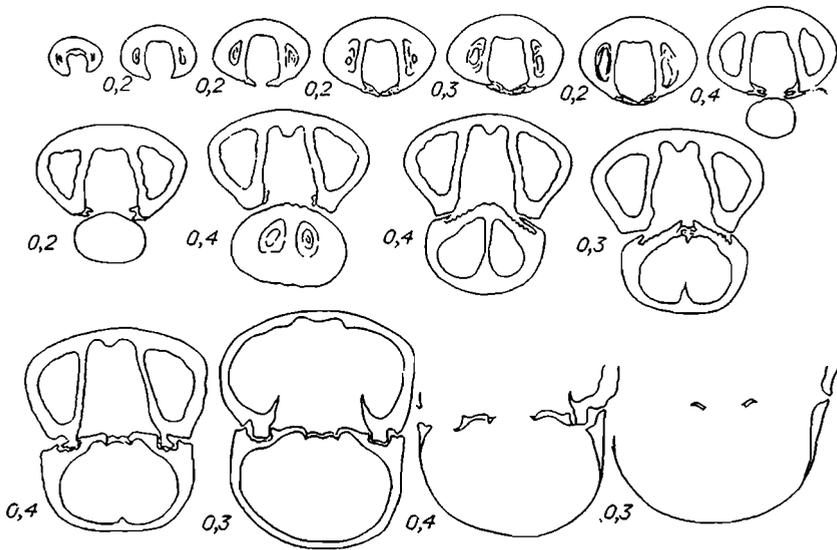


Рис. 76. Серия поперечных срезов через раковину *Euxinella iatirguartensis*; Северо-Западный Кавказ, г. Скирда, норийско-рэтские отложения (Дагис, 1963а).

дорзально-изогнутая. Септы нет, имеется лишь низкий септальный валик. Круры сильно вентрально-загнутые, префальциферовые.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Альп, Карпат, Балкан, Крыма, Кавказа, Памира.

Р о д *Robinsonella* Moisseiev, 1936

Табл. XXXIII, фиг. 3; рнс. 77

Robinsonella: Моисеев, 1936, с. 45; Моисеев, 1947, с. 71; Дагис, 1963а, с. 38.

Типовой вид. *R. mastakanensis* Moisseiev, 1936. Норийско-рэтские отложения Кавказа.

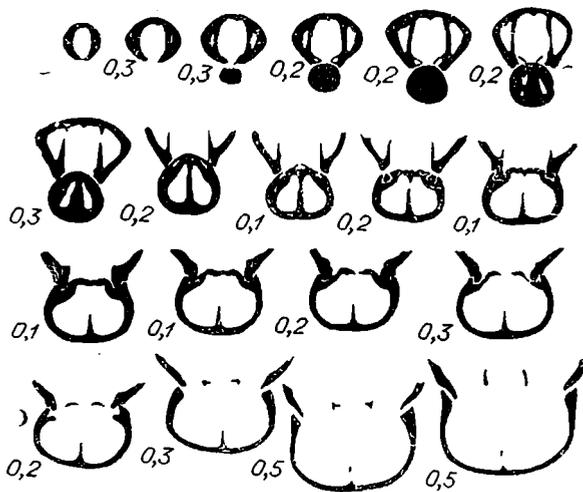


Рис. 77. Серия поперечных срезов через раковину *Robinsonella mastakanensis*; Северо-Западный Кавказ, ур. Бароновы Поляны, норийско-рэтские отложения (Дагис, 1963а).

Диагноз. Округленно-пятиугольных очертаний раковины с грубыми угловатыми ребрами, прослеживающимися до макушек. Синус и возвышение отчетливые. Макушка умеренно- или слабозагнутая с округленными плечиками. Форамен гипотиридный. Зубные пластины массивные, наклонены к плоскости симметрии раковины. Ножной воротничок не развит. Цельная замочная пластина высокая, поддерживается септой у замочного края. Септа довольно высокая прослеживается до 1/3 длины спинной створки.

Геологическое и географическое распространение. Норийский и рэтский века Альп, Балкан, Кавказа.

Р о д *Moisseievia* Dagys, 1963

Табл. XXXIII, фиг. 4; рис. 78

Moisseievia: Дагис, 1963а, с. 46.

Типовой вид. *M. moisseievi* Dagys, 1963. Норийский ярус Кавказа.

Диагноз. Округленно-пятиугольных очертаний раковины с отчетливыми синусом и возвышением. Поверхность створок с низкими сглаженными

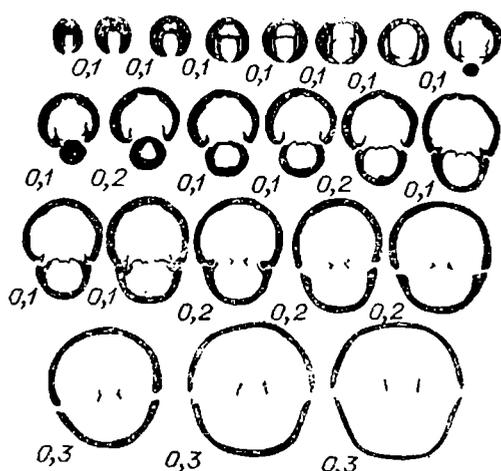


Рис. 78. Серия поперечных срезов через раковину *Moisseievia moisseievi*; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, норийский ярус (Дагис, 1963а).

ми складками. Складки развиты лишь у краев створок на боковых частях и прослеживаются почти до макушек в синусе и на возвышении. Макушка короткая, загнутая, форамен гипотиридный. Зубные пластины тонкие, короткие, приближены к боковым стенкам. Ножной воротничок длинный, слит с зубными пластинами. Кардиналий тонкий, внутренняя замочная пластина с небольшим дорзальным изгибом, располагается несколько ниже внешних замочных пластин. Септа не развита. Круры префальцеферовые.

Геологическое и географическое распространение. Норийский и рэтский века Кавказа, Крыма, Пампра, Балкан.

Р о д *Trigonirhynchella* (Dagys), 1963¹

Табл. XXXIII, фиг. 6; рис. 79

Trigonirhynchia: Дагис, 1961б, с. 84.

Trigonirhynchella: Дагис, 1963а, с. 41.

Типовой вид. *Trigonirhynchia trigona* Dagys, 1961. Норийский ярус Кавказа.

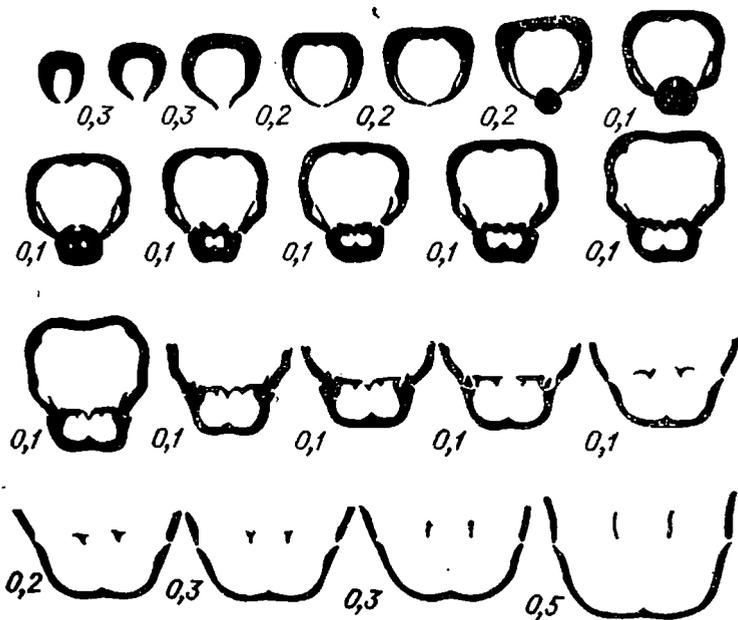


Рис. 79. Серия поперечных срезов через раковину *Trigonirhynchella trigona*; Северо-Западный Кавказ, р. Купа, норрийский ярус (Дагис. 1963а).

Диагноз. Треугольные уплощенные раковины со слабо- и в равной степени выпуклыми створками. Поверхность гладкая, угловатые складки развиты только у лобного края. Желобовидные синусы могут присутствовать на обеих створках. Взрослые экземпляры могут иметь как сулькатную, так и унпликатную лобные комиссуры. Макушка слабозагнутая, с сильно сглаженными плечиками. Зубные пластины наклонены к бокам створки, тонкие, пристенные, короткие. Ножной воротничок не развит. Внутренняя замочная пластина сильно дорзально изогнутая, V-образная на поперечных срезах. Септа не развита. Круры прямые, префальциферовые.

Геологическое и географическое распространение. Норрийский век Памира, Кавказа, возможно, Альп.

Р о д *Neowellere*la gen. nov.*

Типовой вид. *N. vesca* sp. nov. Нижний триас Кавказа.

Диагноз. Маленькие, гладкие в задней части и складчатые в передней части раковины с глубоким синусом и высоким возвышением. Зубные пластины расходящиеся, ножной воротничок отсутствует. Внутренняя замочная пластина вентрально-изогнутая. Септа не развита, имеется низкий септальный валик. Круры широкие, слабозагнутые, префальциферовые.

Описание. Раковины маленькие, округленно-пятиугольные, с глубоким узким синусом на брюшной створке и высоким возвышением на спинной. Поверхность раковины гладкая в задней половине и несет малочисленные угловатые складки вблизи лобного края. Макушка короткая, умеренно загнутая, с округленными плечиками. Форамен гипотеридный, дельтидальные пластины разъемные.

В брюшной створке расходящиеся, субпараллельные на поперечных срезах зубные пластины на значительном расстоянии слиты с боковыми

* Родовое название от рода *Wellerella* Dunbar et Condra, с которым описываемый более молодой род обнаруживает большое сходство.

стенками створки, что связано с заполнением небольших боковых примакушечных полостей вторичными утолщениями. Ножной воротничок отсутствует. В спинной створке внешние замочные пластины лежат в смычной плоскости створок, внутренняя замочная пластина дугообразно вентрально-изогнута. Круральные основания длинные, свисают в умбональную полость. Септа отсутствует, но имеется низкий септальный валик, погруженный во вторичные утолщения в примакушечной части. Круры широкие, уплощенные с боков, слабо вентрально-загнутые, префальциферового типа.

Состав. Типовой вид.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Wellerella* Dunbar et Condra новый род отличается сильно выраженным синусом и возвышением, более короткими складками и отсутствием септы в спинной створке.

В значительной степени гладкую раковину имеет род *Moisseievia* Daguз, от которого *Neowellerella* отличается строением синуса, более редкими и короткими складками, формой внутренней замочной пластины, отсутствием ножного воротничка и др.

Геологическое и географическое распространение. Ранний триас (индский век) Кавказа.

Neowellerella vesca sp. nov.*

Табл. XXXIII, фиг. 5; рис. 80

Голотип. ИГПГ, № 394/71. Г. Суядуки, Северо-Западный Кавказ. Индский ярус.

Описание. Раковины около 7 — 9 мм в длину, 8—9 в ширину и 4—6 мм в толщину, заметно неравностворчатые, с уплощенной, особенно в задней части, брюшной створкой и более высокой спинной створкой. Наибольшая ширина приурочена к средней части, а максимальная толщина — к лобному краю. Синус узкий, достигает не более 1/3 максимальной ширины раковины у лобного края, прослеживается на 2/3 длины створки. Язычок высокий, трапецевидный. Возвышение очень резко отделено от боковых частей, немного уплощено на вершине. Угловатые складки прослеживаются примерно до половины створок. На боковых поверхностях намечаются две, реже три складки. В синусе обычно одна складка, реже две.

Голотип имеет 8,2 мм в длину, 9 в ширину и 6,1 мм в толщину.

Внутреннее строение приведено в диагнозе рода.

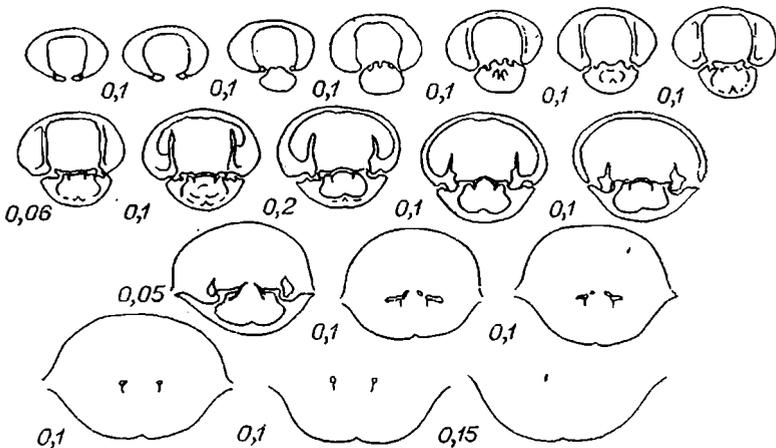


Рис. 80. Серпя поперечных срезов через раковину *Neowellerella vesca*; экз. № 394/72, Северо-Западный Кавказ, г. Гефо, индский ярус.

* *Vesca* (лат.) — мелкая.

Сравнение. Описываемый вид — единственный представитель рода *Neowellerella*.

Геологическое и географическое распространение. Ранний триас, юрский век Кавказа.

Материал. 16 экз., г. Сундуки; 1 экз., г. Гефо; Северо-Западный Кавказ.

С Е М Е Й С Т В О DIMERELLIDAE BUCKMAN, 1918

Небольшие ребристые ринхонеллиды с выпрямленным замочным краем и синусом на спинной створке. Дельтирий открытый. Септа прослеживается до лобного края, круры длинные. Поздний триас.

Включает только типовой род.

Замечания. Первоначально в семействе Dimerellidae Бакмен (Buckman, 1918) объединил ряд родов (*Dimerella* Zittel, *Rhynchonellina* Gemmellaro, *Rhynchonellopsis* Böse (= *Capillirostra* Cooper et Muir-Wood), *Cryptopora* Jeffreys, *Hemithyris* d'Orbigny) преимущественно на основании внешней морфологии. Впоследствии (Рожонницкая, 1956; Ager, 1959; Cooper, 1959) была доказана явная гетерогенность этого таксона и все роды, кроме типового, распределены среди других семейств.

Типовой род семейства Dimerellidae исследован пока крайне слабо. Особенно плохо изучено внутреннее строение рода *Dimerella*, в первую очередь кардиналий. Последнее затрудняет выяснение филогенетических связей, а следовательно, и положение в системе семейства Dimerellidae. Наличие длинной септы указывает на более вероятное родство Dimerellidae с Rhynchonellacea, куда не без некоторой доли условности и отнесено рассматриваемое семейство.

Р о д *Dimerella* Zittel, 1870

Табл. XXXIII, фиг. 7

Dimerella: Zittel, 1870, с. 220.

Типовой вид. *Dimerella guembeli* Zittel, 1870. Поздний триас Альп.

Диагноз. Поперечно-овальные раковины с тонкими многочисленными ребрами, прослеживающимися до макушек. Синус на спинной створке начинается от замочного края. Макушка высокая, с острыми плечиками. Септа низкая в задней части и высокая, почти до брюшной створки в передней половине. Круры достигают 1/3 длины спинной створки, умеренно вентрально-загнутые. Остальные детали внутреннего строения не известны.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Альп.

О Т Р Я Д SPIRIFERIDA WAAGEN, 1883

Двойковыпуклые раковины с обычно более высокой брюшной створкой, характеризующиеся строфическим ростом. Ареп на обеих створках, дельтирий и нототирий развиты, покрыты в разной степени дельтидиальными и хилидиальными образованиями, апикальный форамен отсутствует. Ручные поддержки в виде двух конусовидных спиралей, обращенных вершинами к бокам или частью и к брюшной створке. Круры непосредственно переходят в первичные ленты спиралей, югум простой или отсутствует. Стенка раковины сплошная или пористая. Поздний ордовик — ранняя юра.

Замечание. Объем и таксономический ранг отряда Spiriferida в данной работе понимается по Е. А. Ивановой (1967), считающей эту группу совершенно самостоятельной, имеющей отличное от остальных спиралесодержащих групп происхождение. В работе Е. А. Ивановой проводится детальное обоснование этого взгляда, а также подробная историческая справка, на которых во избежание повторения мы останавливаться не будем.

Очень остро в настоящее время стоит вопрос о подразделениях более низкого ранга в пределах отряда Spiriferida, которые позволили бы дать четкое представление об основных путях развития этой крупнейшей группы ископаемых брахиопод. В последних сводках по палеонтологии (Основы..., 1960; Treatise..., 1965) приведены совершенно разные взгляды на основные подразделения спирифероидных брахиопод. Что касается пористых спириферинид, то Е. А. Ивановой сохранена традиционная точка зрения на эту группу, изложенная еще в работах Ваагена, Дэвидсона, Фредерикса и др. палеонтологов, согласно которой пористые формы, возникшие на ранних этапах развития спириферинид, представляют собой самостоятельную группу, развивавшуюся в течение очень длительного времени независимо от основного ствола непористых форм. Иную точку зрения высказал Питра (Pitrat, 1965), распределивший пористых Spiriferinacea Е. А. Ивановой в разные надсемейства, полагая, что пористость среди спириферид возникла, по крайней мере, трижды. При этих построениях Питра опирались на такие признаки, как рассеченный или же нерассеченный замочный отросток, наличие или отсутствие круральных пластин, общая форма раковины (например, циртиноидная) и другие, которые либо сильно изменчивы, либо не соответствуют действительности (Иванова, 1967).

Представляется, что в настоящее время нет никаких данных для разделения пористых спириферинид по разным группам спирифероидных брахиопод. Наоборот, все имеющиеся сведения свидетельствуют в пользу большого морфологического сходства этой группы.

В первую очередь следует отметить пористость раковины, которая однотипна у всех спириферинаций и представлена округлыми в сечении разного диаметра каналами, ориентированными примерно вертикально к поверхности раковины. Настоящая эндопористость, пронизывающая все слои раковины, тем не менее не является монополией спириферинаций среди отряда Spiriferida и известна и у позднепалеозойских синринготирид (Vandercammen, 1955; Sass, 1965; Armstrong, 1970; и др.). Среди последних детально пористость изучена только у одного рода — *Subansiria* (Armstrong, 1970) и обнаруживает существенные отличия от пористости спириферинаций. У *Subansiria* каждая пора связана с желобком на поверхности раковины, соединенным с шипом. Такая коррелятивная связь текстурных и микроскульптурных элементов не известна у спириферинаций, и не исключено, что пористость у синринготирид возникла независимо от основного ствола пористых спириферид.

Далее следует указать на апикальный аппарат, характеризующийся высокой септой и зубными пластинами, которые в отдельных случаях могут соединяться с образованием сложных спондилярных структур. Не менее свойствен пористым формам и полный югум, резорбирующийся лишь в небольших боковых ветвях спириферинид (в таком случае сохраняются длинные югальные отростки). Наконец, еще и характер микроскульптуры. Последняя однотипна (если не редуцирована) у всех пористых спириферид и представлена разного рода шипами и иголочками. Все эти морфологические критерии позволяют считать пористых спириферид гомогенной группой, вполне оправданно обособленной от остальных спириферид.

НАДСЕМЕЙСТВО SPIRIFERINACEA DAVIDSON, 1884

[Nom. transl. E. Ivanova, 1959 (ex subfam. Spiriferinidae, Davidson, 1884)]

Стенка раковины пронизана поровыми каналами. Югум полный, реже вторично разобщенный. Имеются высокая септа и в разной степени развитые зубные пластины. Микроскульптура в виде разного рода шипов или резорбирована. Силур — ранняя юра.

Включает семейства: Spiriferinidae Davidson, Cyrtinidae Fredericks, Laballidae Dagys.

Замечания. В состав надсемейства нами включаются все пористые спирифериды за исключением сиринготирид и зюссиид. О причинах исключения первых говорилось выше. Для семейства *Suessiidae* была указана непористая стенка раковины, но это утверждение вряд ли соответствует истине. Наши исследования показали, что все триасовые спирифериды пористые, последние непористые спирифериды вымерли в индском веке. Очевидно, что предками лейасовых *Suessiidae* могли быть только триасовые пористые формы. С большой долей вероятности следует ожидать сохранения у зюссиид пористости, одной из наиболее консервативных черт в строении спириферинид. Если в настоящее время есть достоверные данные независимого происхождения пористых форм от непористых, то обратные случаи не зафиксированы пока ни в одной из групп брахиопод.

Несмотря на высказанные соображения, семейство *Suessiidae* мы не включаем в состав *Spiriferinacea*, поскольку многие другие детали внутреннего строения рода *Suessia* необычны не только для *Spiriferinacea*, но и для спириферид вообще. В первую очередь следует указать на своеобразную поперечную пластину на септе и югум с Т-образным отростком*. Окончательное решение вопроса о филогенетических связях зюссиид и спириферинид может быть принято лишь после дополнительного изучения рода *Suessia*, тем более что в случае положительного ответа, который вполне реален, придется предпринять серьезные номенклатурные изменения, поскольку *Suessiidae* является старейшим таксоном семейственной группы среди рассматриваемых форм.

Во всех последних работах среди пористых спириферид выделяются две группы — циртинида и спирифериниды. Такое деление достаточно общепринято, что избавляет нас от необходимости приводить историю развития взглядов на систематику пористых спириферид. Нами от *Cyrtinidae* отделены мезозойские представители (семейство *Laballidae*), имеющие определенные отличия в морфологии раковины, которые указывают на независимое от циртинид происхождение *Laballidae*. Также предпринята первая попытка выявления филогенетических ветвей среди семейства *Spiriferinidae*, на основании чего установлен ряд новых подсемейств.

С Е М Е Й С Т В О SPIRIFERINIDAE DAVIDSON, 1884

[Nom. transl. E. Ivanova, 1959 (ex subfam. *Spiriferinidae* Davidson, 1884)]

Изменчивой формы раковины с арей различной высоты. От гладких до густоресбистых, синус в разной степени развития. Микроскульптура в виде разного рода шипов и иголок, но у ряда групп редуцирована. В брюшной створке высокая септа и неодинаково развитые зубные пластины. Спираль направлена к бокам, югум простой, без отростка, иногда разобщенный. Югальных поддержек нет. Ранний карбон — ранняя юра.

Объединяет пять подсемейств: *Spiriferininae* Davidson, *Mentzeliinae*, subfam. nov., *Balatonospirinae* subfam. nov., *Punctospirellinae* subfam. nov. *Pennospiriferininae* Dagys.

ПОДСЕМЕЙСТВО SPIRIFERININAE DAVIDSON, 1884

Септа и зубные пластины хорошо развиты, разъединены. Югум полный. Микроскульптура в виде разного рода иголок и шипов всегда развита. Карбон — лейас.

Объединяет роды: *Spiriferina* d'Orbigny, 1847, *Sinucosta* Dagys, 1963; *Pseudocyrtina* Dagys, 1963; *Triadispira* Dagys, 1961; *Mentzeliopsis* Trechman, 1918; *Viligella* Dagys, 1965; *Dentospiriferina* Dagys, 1965; *Costispiriferina* gen. nov., *Mentzelioides* gen. nov.; *Canadospira* gen. nov.; *Boreiospira* gen.

* У рода *Suessia* не известна спираль, кардиналлы теребратулопдный, первичные левты с югумом наоминают остаток сложной петли теребрателлид.

нов.; *Dinarispira* gen. nov. из мезозойских отложений и, вероятно, роды *Aitiplectus* Stehli, 1954; *Reticulariina* Fredericks, 1916; *Sinuliplica* Campbell, 1961; *Zaissania* Sokolskaya, 1968 из верхнего палеозоя.

Род *Sinucosta* Dagys, 1963

Табл. XXXIII, фиг. 9; рис. 81

Sinucosta: Дагис, 1963а, с. 104.

Guseriplia: Дагис, 1963а, с. 107.

Типовой вид. *Spirifer emmrichi* Suess, 1854. Рэтский ярус Восточных Альп.

Диагноз. Раковины небольших размеров, арка разной высоты. Длина замочного края меньше наибольшей ширины раковины, замочные углы закруглены. Арка гладкая, дельтирий открытый. Поверхность створки покрыта обычно тонкими ребрами, развитыми также в синусе и на возвышении. Микроскульптура в виде густых коротких шипов.

Видовой состав: *Sinucosta emmrichi* (Suess) (1853, с. 24); *Guseriplia multicosata* Dagys (1963а, с. 107); *G. bittneri* Dagys (1963а, с. 109); *G. songdae* Dagys (1965, с. 51); *Spiriferina evanescens* Bittner (1890, с. 133); *S. gregaria* Suess (1867, с. 391); ? *S. impressula* Bittner (1890, с. 76); *S. oligoptycha* Bittner (1892, с. 16); *S. pectinata* Bittner (1890, с. 31); ? *S. pontica* Bittner (1890, с. 32, про *S. gregaria*: Peters, 1867, с. 162).

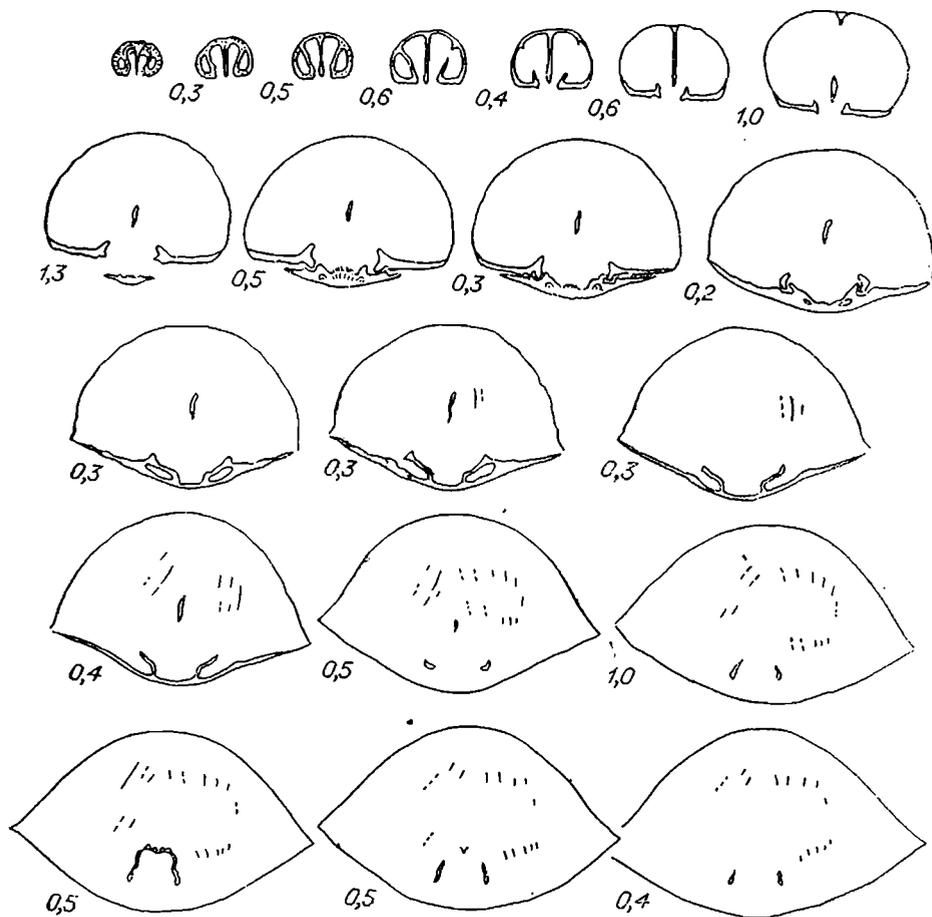


Рис. 81. Серия поперечных срезов через раковину *Sinucosta emmrichi*; Северо-Западный Кавказ, ур. Бароновы Поляны, норийско-рэтские отложения (Дагис, 1963а).

Замечания. Питра (Pitrat, 1965) в синонимике рода *Sinucosta* свел род *Guseriplia*, с чем вполне можно согласиться. Дополнительные исследования рода *Sinucosta* показали, что у него отсутствуют настоящие септальные пластины, а ребристость варьирует в больших пределах.

Ян и Ин (1962) описали род *Aequispiriferina* с ребристыми синусом и возвышением из среднего триаса Китая, который как будто бы имеет зубные пластины, разведенные с септой. Внешний облик этого рода тождествен облику рода *Kooveskallina*. Возможно, один из установленных нами родов является младшим синонимом рода *Aequispiriferina*, что пока не может быть определено в связи с крайней фрагментарностью сведений о внутреннем строении китайского рода.

Из состава рода исключены виды *Spiriferina meridionalis* Bittner и *Sp. lipoldi* Bittner, которые имеют существенные отличия от типичных представителей рода *Sinucosta* в строении апикального аппарата и микроскульптуры и поэтому отнесены соответственно к родам *Kooveskallina* и *Balatonospira*.

Кроме триасовых видов к рассматриваемому роду, по всей вероятности, следует отнести некоторые лейасовые формы (*Spiriferina collenoti* E. Deslongchamps, *Sp. yaltensis* Moisseiev), имеющие ребристые синус и возвышение, внутреннее строение которых в настоящее время неизвестно.

Геологическое и географическое распространение. Средний — поздний триас Тетиса (от Альп до Индонезии). Возможно, ранний лейас Европы.

Р о д *Pseudocyrtina* Dagys, 1962

Табл. XXXIII, фиг. 8

Pseudocyrtina: Дагис, 1962а, с. 53; Дагис, 1963а, с. 102.

Типовой вид. *Pseudocyrtina norica* Dagys, 1962. Норийский ярус, Северо-Западный Кавказ.

Диагноз. Сильно неравностворчатые, с очень высокой брюшной створкой и уплощенной спиной, циртиноидного облика раковины. Наибольшая ширина приурочена к замочному краю, замочные углы прямые. Дельтириальное отверстие открытое. Синус и возвышение отчетливые, гладкие, боковые поверхности покрыты редкими грубыми ребрами. Зубные пластины резко изогнуты к плоскости симметрии на месте слияния дельтидиальных кпелей и вентральных админкул.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Кавказа.

Р о д *Triadispira* Dagys, 1961

Табл. XXXV, фиг. 1—4; рис. 82

Triadispira: Дагис, 1961а, с. 457; Дагис, 1963а, с. 84.

Типовой вид. *Triadispira caucasica* Dagys, 1961. Норийско-рэтские отложения Северо-Западного Кавказа.

Диагноз. Крупные раковины округлых очертаний. Замочный край короче максимальной ширины раковины, замочные углы округленные. Арея низкая, лежит в смычной плоскости створок. Синус и возвышение отчетливые. Поверхность раковины гладкая. Микроскульптура — тонкие пицы. Септа длинная, массивная, зубные пластины короткие, админкулы развиты лишь в примакушечной части. Апикальная часть брюшной створки заполнена вторичными утолщениями. Спираль с большим числом оборотов, югом слегка изогнут в сторону лобного края.

Замечания. Рассматриваемый род первоначально отнесен к спириферидам в связи с тем, что у него не были обнаружены поровые каналы в стенке раковины (Дагис, 1961а). Дополнительные исследования показали, что

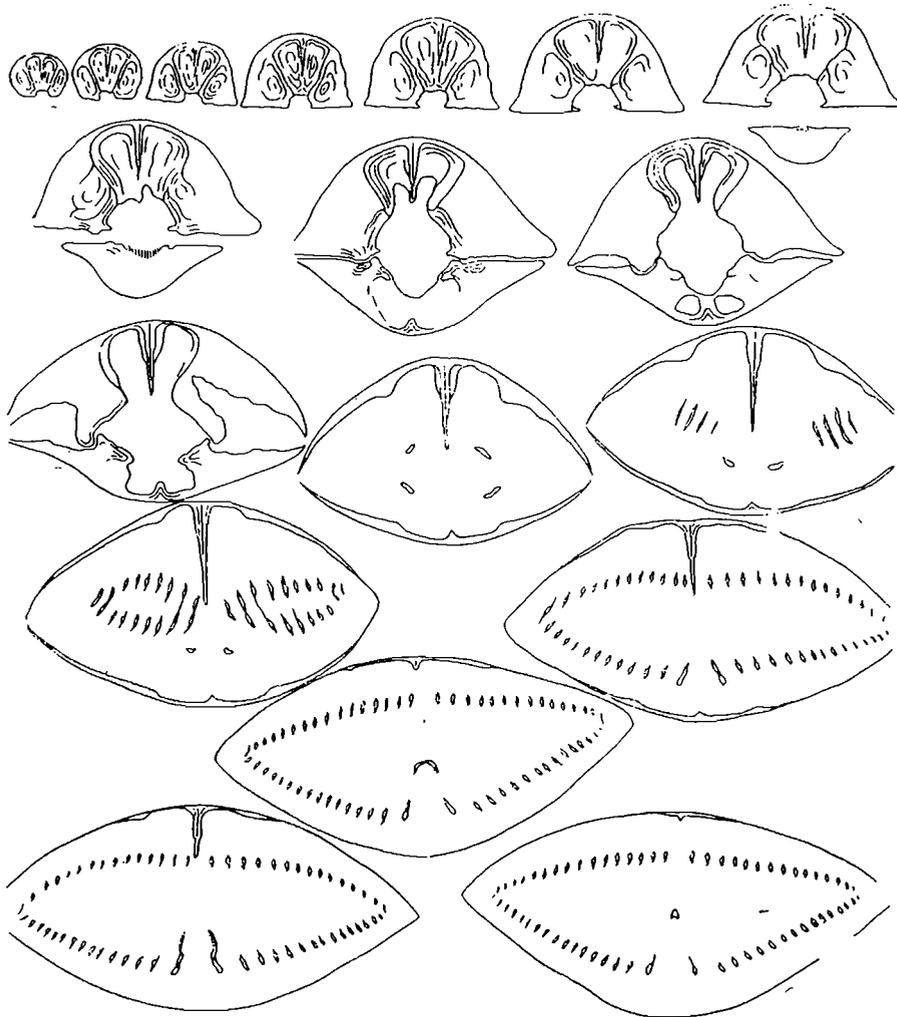


Рис. 82. Серия поперечных срезов через раковину *Triadispira caucasica*; Северо-Западный Кавказ, р. Белая, норийско-рэтские отложения (Дегис, 1963а).

типовой вид имеет очень тонкие (около 0,01 мм в диаметре) и редкие поровые каналы. Это позволило уточнить систематическое положение рода *Triadispira*.

Геологическое и географическое распространение. Норийско-рэтские отложения Кавказа.

Р о д *Dentospiriferina* Dagys, 1965

Табл. XXXIV, фиг. 1—5; рис. 83

Dentospiriferina: Дегис, 1965, с. 109.

Типовой вид. *Dentospiriferina pepeliaevi* Dagys, 1965. Карнийский ярус Северо-Востока СССР.

Диагноз. Выгнутые в ширину раковины с отчетливым спуском и возвышением. Длина замочного края меньше максимальной ширины раковины. Макушка загнутая, арча узкая, двойная. Первичная арча гладкая, вторичная с грубыми вертикальными желобками. Замочный край гладкий у первичной арчи и зубчатый у вторичной. Боковые поверхности створок гладкие или с сильно сглаженными неотчетливыми складками. Микро-

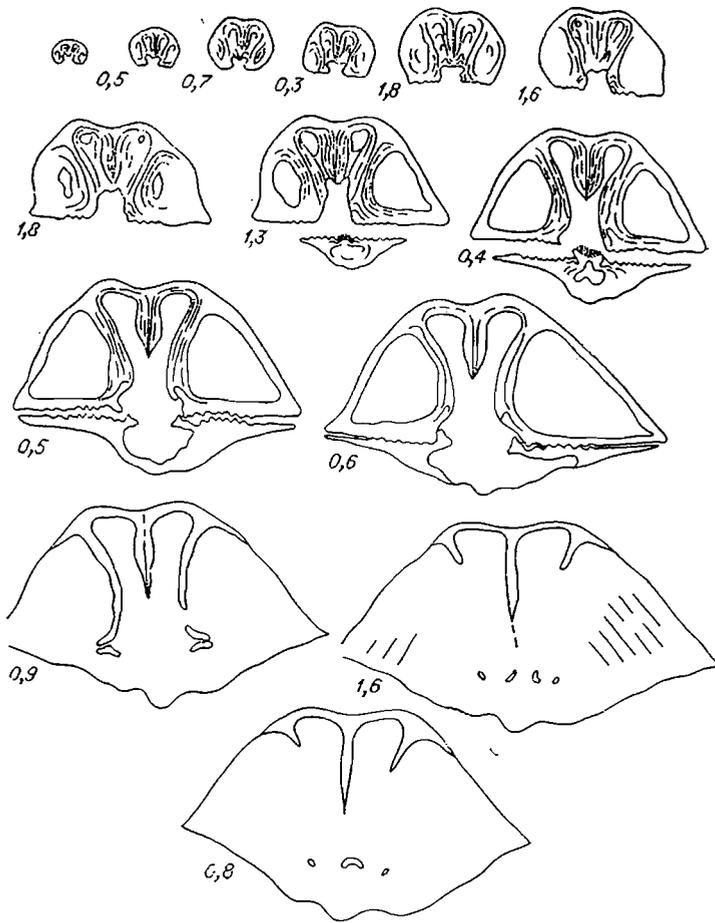


Рис. 83. Серия поперечных срезов через раковину *Dentospiriferina pereliaevi*; Северо-Восток СССР, р. Ясачная, карнийский ярус (Дагис, 1965).

скульптура — тонкие густые шипы, расположенные равномерно на поверхности створок. Септа и зубные пластины длинные, в апикальной части сильно развиты вторичные утолщения.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Северо-Востока СССР.

Р о д *Viligella* Dagys, 1965

Табл. XXXVI, фиг. 1—3; рис. 84

Viligella: Дагис, 1965, с. 116.

Типовой вид. *Mentzelia rotunda* Tuschkov, 1956. Норийско-рэтские отложения Охотского побережья (Северо-Восток СССР).

Диагноз. Раковины слабо неравносторчатые, округлых очертаний, с неясно выраженными синусом и возвышением. Замочный край значительно меньше максимальной ширины раковины, замочные углы закруглены. Макушка короткая, аррея сильно наклонена к смычной плоскости створок. Боковые поверхности гладкие или с низкими неотчетливыми складками. Микроскульптура — тонкие, густые шипы. Зубные пластины короткие,

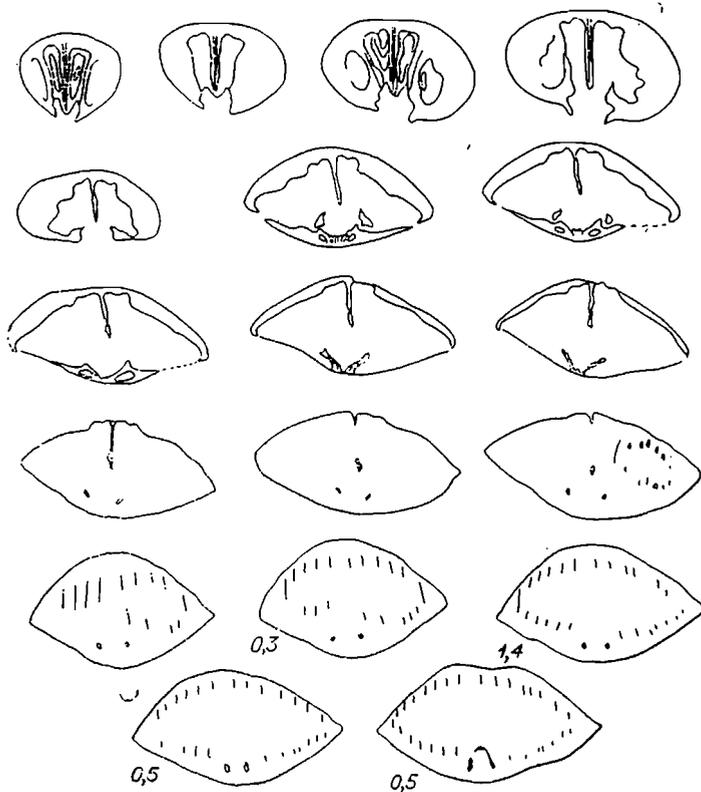


Рис. 84. Серия поперечных срезов через раковину *Viligella rotunda*; Северо-Восток СССР, р. Аппашыкан (басс. р. Виллиги), норийско-рэтские отложения (Дагльс, 1965).

обычно слитые с боковыми стенками раковины. Вторичные утолщения в апикальной части сильно выражены.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Северо-Востока СССР.

Р о д *Canadospira* Dagys, 1972

Табл. XXXVII, фиг. 1, 2; рис. 85

Spiriferina (*Rasteliger*): Logan, 1967, с. 24 (part.).

Canadospira: Дагльс, 1972, с. 40.

Типовой вид. *Spiriferina* (*Psioidea*) *canadensis* Logan, 1967. Карнийский ярус Арктической Канады.

Диагноз. Сильно неравносторчатые полуцилиндрические раковины. Замочный край короче максимальной ширины раковины. Синус и возвышение отчетливые, гладкие. Боковые поверхности гладкие или складчатые. Арея высокая, вся покрыта вертикальными желобками, замочный край зубчатый.

Описание. Раковины средних размеров, очень слабо вытянутые в ширину, сильно неравносторчатые, цилиндрического облика. Макушка прямая, реже слабозагнутая. Замочный край значительно меньше максимальной ширины раковины, замочные углы округлены. Арея высокая, обычно перпендикулярная к плоскости смыкания створок, целиком покрыта тонкими вертикальными желобками. Замочный край зубчатый. Синус и возвышение хорошо развитые, прослеживаются до макушек, гладкие. Боковые поверхности гладкие или с немногочисленными закругленными складками. Характер микроскульптуры не выявлен.

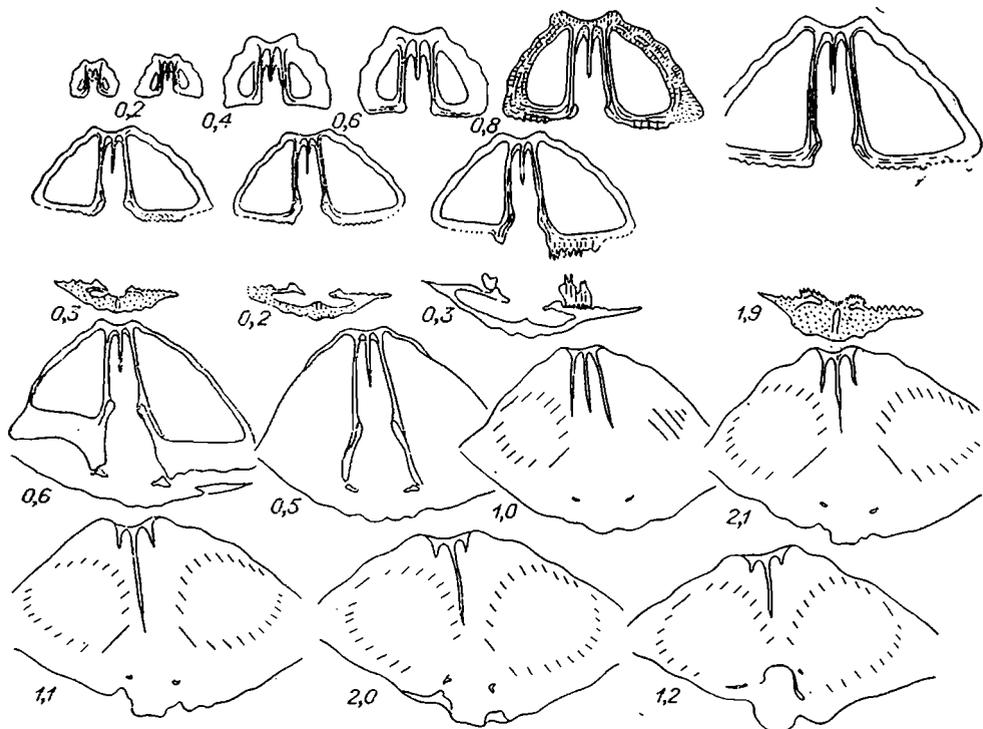


Рис. 85. Серия поперечных срезов через раковину *Canadospira canadensis*; Северо-Восток СССР, р. Ненкал, карнийский ярус.

В брюшной створке довольно длинные зубные пластины, состоящие из очень коротких дельтиральных килей и длинных субпараллельных адмникул. Септа высокая, вторичные утолщения развиты слабо. Замочный отросток низкий, с пластинчатым мюффором. Круральные пластины узкие. Спираль с 10—12 оборотами, югум цельный, в виде вентрально-изогнутой дуги.

Видовой состав. *Canadospira canadensis* Logan (1967, с. 26) и *C. ochotica* Dagys (1972, с. 42).

Сравнение. Наиболее близок к описываемому виду, бесспорно, *Dentospiriferina*, от которого *Canadospira* отличается полностью зубчатым замочным краем, отсутствием апикального утолщения и формой раковины.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Северо-Востока СССР и Арктической Канады.

Р о д *Boreiospira* gen. nov.*

Табл. XXXVII, фиг. 5—7

Spiriferina (*Rastelligera*): Logan, 1967, с. 24 (part.).

Типовой вид. *Spiriferina lundgreni* Boehm, 1903. Карнийский ярус о. Медвежьего.

Диагноз. Раковины слабо неравносторчатые, сильно вытянутые в ширину, с длинными заостренными ушками. Арея низкая, линейная, полностью покрыта тонкими желобками. Замочный край зубчатый. Синус и возвышение глубокие, боковые поверхности с отчетливыми, но немногочисленными ребрами.

Описание. Раковины небольших размеров, очень слабо неравносторчатые, створки выпуклые почти в равной степени, сильно вытянуты

* *Boreus* (лат.) — северный.

в ширину. Наибольшая ширина приурочена к замочному краю, замочные углы острые, оттянуты в виде длинных ушек. Макушка короткая, загнутая. Арея низкая, очень широкая, ее поверхность покрыта тонкими желобками. Замочный край полностью зубчатый. Дельтидпальное отверстие открытое. Снус и возвышение отчетливые, прослеживаются до макушек, четко отделены от боковых поверхностей, гладкие. Боковые поверхности покрыты редкими грубыми ребрами. Микроскульптура в виде густых, коротких шипов.

В брюшной створке длинная невысокая септа и очень короткие прищепленные зубные пластины. Замочный отросток низкий, куральные пластины узкие, не достигают дна створки. Спираль направлена к бокам, с большим числом оборотов. Строение югума не выяснено.

Видовой состав. *Boreiospira lundgreni* Boehm (1903, с. 13); *B. lindstroemi* Boehm (1903, с. 12).

Замечания и сравнение. Типовой вид нового рода детально был изучен Логаном (Logan, 1967) по превосходной сохранности матерпалу из Арктической Канады. На основании формы раковины и главным образом наличия целиком зубчатого замочного края *Spiriferina lundgreni* Boehm была отнесена Логаном к подроду *Spiriferina (Rastelligera)*. Такое построение следует считать вполне оправданным для того времени, поскольку род *Rastelligera* не был изучен в деталях, а общая характеристика *Sp. lundgreni* хорошо совпадала с имевшимися краткими диагнозами рода *Rastelligera*.

Кэмпбелл (Campbell, 1968) в своей ревизии рода *Rastelligera* показал, что все виды рода лишены игольчатой микроскульптуры, чем существенно отличаются от арктических видов, отнесенных к этому роду Логаном. Последнее обстоятельство послужило основанием для обособления северных видов в самостоятельный род.

Род *Boreiospira* по характеру замочного края приближается к роду *Canadospira*, но резко отличается по форме раковины, характеру ребристости и строению апикального аппарата. От другого близкого рода — *Dentospiriferina* описываемый род кроме указанных признаков отличается еще и полностью зубчатым замочным краем.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век о. Медвежьего, о. Баренца (Шпицбергена), Якутии и Арктической Канады.

Р о д *Costispiriferina** gen. nov.

Табл. XXXIV, фиг. 7,8; табл. XXXIX, фиг. 4, 5; рис. 86

Типовой вид. *Spiriferina shalshalensis* Bittner, 1899. Карнийский ярус Гималаев.

Диагноз. Раковины обычно небольших размеров, неравносторчатые. Длина замочного края равна максимальной ширине раковины или несколько меньше последней. Арея разной высоты, гладкая, дельтириальное отверстие открытое. Снус и возвышение отчетливые, прослеживаются до макушек, гладкие. Боковые поверхности ребристые. Микроскульптура — густые мелкие шипы.

Описание. Раковины небольших, реже средних размеров, неравносторчатые, с более высокой брюшной створкой. Длина замочного края изменчива. В состав рода включены виды как с максимальной шириной, приуроченной к замочному краю, так и формы, вмещающие более короткий замочный край. (Подобная изменчивость наблюдается у типового вида рода *Costispiriferina*.) Соответственно замочные углы могут быть от прямых или даже острых до округлых. Макушка обычно невысокая, умеренно или слабо загнутая. Арея разной высоты, гладкая, лишенная вертикаль-

* Родовое название от *costa* (лат.) — ребро и названия рода *Spiriferina*.

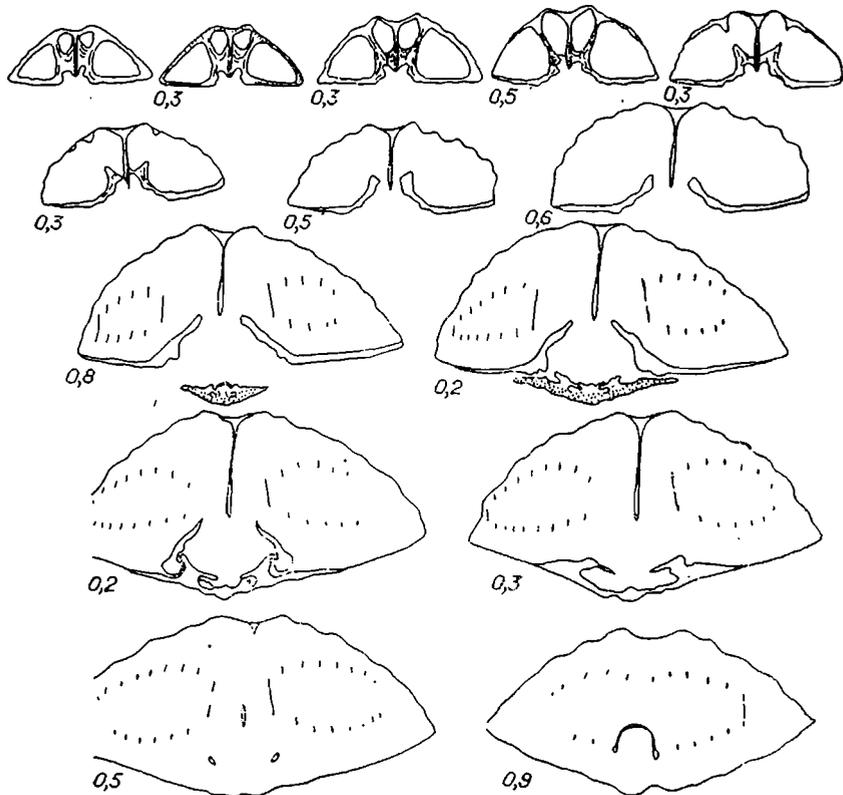


Рис. 86. Серия поперечных срезов через раковину *Costispiriferina shalshalensis*; Северо-Восток СССР, р. Булукт, карийский ярус (Дагис, 1965).

ных желобков. Дельтапериальное отверстие открытое. Синус и возвышение отчетливые, но не широкие, прослеживаются до макушек, четко отграничены от боковых поверхностей. Боковые поверхности несут обычно угловатые ребра.

В брюшной створке высокая септа и короткие зубные пластины. Круральные пластины широкие, не опираются на дно спинной створки. Замочный отросток низкий, обычно широкий, с пластинчатым мюфором. Спирали направлены к бокам, югу в виде вентрально направленной дуги.

Видовой состав. *Costispiriferina shalshalensis* (Bittner) (1899, с. 42); ? *Spiriferina homphrayi* Gabb (1864, с. 35); *Sp. lilangensis* Stoliczka (1866, с. 38); *Sp. manca* Bittner (1890, с. 30); ? *Sp. megathyridiformis* Bittner (1892, с. 11); *Sp. possarti* Phillipi (1895, с. 718); ? *Sp. subfragilis* Loczy (1899, с. 158); *Sp. mansfieldi* Girty (1927, с. 436); *Sp. ellesmerensis* Logan (1967, с. 19); *Sp. terekhovi* Dagys (Дагис, 1965, с. 124); *Sp. asiatica* Dagys (Дагис, 1965, с. 128); ? *Sp. viligensis* Dagys (Дагис, 1965, с. 129); *Sp. tsinghaiensis* Yang et Yin (Ян, Инн, 1962, с. 105); *Sp. pauciplicata* Yang et Yin (Ян, Инн, 1962, с. 107); ? *Sp. pittensis* Smith (1927, с. 124).

Замечания и сравнение. Новый род объединяет ребристых спириферинид, которые, по нашему мнению, обнаруживают глубокие отличия от типового вида рода *Spiriferina*. Последний род понимался обычно очень широко и включал почти всех мезозойских порпстых спириферид. Тип рода *Spiriferina* до последнего времени был предметом дискуссии, и одни исследователи в качестве типового вида выделяли *Spiriferina walcotti* (Иванова, 1960; Pitrat, 1965), другие же — *Sp. rostrata* (Westerman

1962; Logan, 1967; и др.). Причина путаницы в том, что Долл (Dall, 1877) установил в качестве типа рода *Spiriferina* — *Terebratulites rostratus* Schloth., синонимом которого он считал *Spirifer walcotti* Sow. При этом подчеркивалось, что в работе 1849 г., где Орбиньи впервые указал состав рода, в общем списке *Sp. rostrata* отсутствовала. Следовательно, если считать, что первым типом рода *Spiriferina* определил Долл, типом этого рода, согласно статье 69, а, III—IV Международного кодекса зоологической номенклатуры, должна быть *Sp. walcotti*. Как указывает Логан, Орбиньи в 1850 г. обозначил в качестве типа рода *Spiriferina Terebratulites rostratus* Schloth., и возникший в литературе спор не имеет под собой никакой почвы. При таком понимании типа рода *Spiriferina* его объем ограничивается гладкими формами *Sp. alpina*, а также формами *Sp. tumida*, у которых продолжительная гладкая стадия и лишь на более поздних стадиях появляются низкие складочки на боках раковины.

Описываемый род отличается от *Spiriferina* s. s. наличием ребер на боковых поверхностях, начинающихся от макушек (нет продолжительной гладкой стадии), а также более широким замочным краем. От другого сходного рода — *Pseudocyrina Costispiriferina* отличается формой раковины и строением апикального аппарата.

Кроме приведенного списка триасовых видов к этому роду, вполне вероятно, относятся многие лейасовые виды (группа *Spiriferina walcotti* (Congo, 1927)). Не исключена возможность, что род объединяет также и некоторые позднелейасовые виды.

Геологическое и географическое распространение. Триас, возможно, лейас, повсеместно.

Р о д *Mentzeliopsis* Trechman, 1918

Табл. XXXVII, фиг. 3, 4

Mentzeliopsis: Trechman, 1918, с. 229; Marwick, 1953, с. 35.

Типовой вид. *Mentzeliopsis spinosa* Trechman, 1918. Ладивский (каихуан) ярус Новой Зеландии.

Диагноз. Раковины овальных очертаний, небольших размеров. Замочный край меньше максимальной ширины раковины, замочные углы округленные. Неравностворчатость выражена слабо. Макушка низкая, загнутая в разной степени, дельтирий узкий, открытый. Зубцы пластин короткие, расходящиеся. Синус и возвышение широкие, гладкие, боковые поверхности с малочисленными пологими складками, отчетливо выражены у лобного края и сглаживающимися по направлению к макушкам. Микроскульптура в виде крупных, равномерно расположенных шипов.

Замечания. Род *Mentzeliopsis* был указан нами (Дагис, 1963) из верхнетриасовых отложений Кавказа, по ознакомлению с типовым материалом Тречмана, хранящимся в Британском музее естественной истории, позволило заметить глубокие отличия в скульптуре и микроскульптуре, существующие между новозеландскими и кавказскими формами, в связи с чем последние были обособлены в качестве самостоятельного рода, а объем рода *Mentzeliopsis* ограничен новозеландскими видами.

Тречман указывал на неполный югум у рода *Mentzeliopsis*, но эти сведения получены на материале неудовлетворительной сохранности и требуют проверки. В первоначальном описании рода не отмечены поровые каналы в стенке раковины, которые достаточно хорошо прослеживаются на типовом материале.

Геологическое и географическое распространение. Каихуан ярус Новой Зеландии.

Mentzeliopsis: Дагис, 1963а, с. 229.

Типовой вид. *Mentzeliopsis meridialis* Dagys, 1963. Норийский ярус Северо-Западного Кавказа.

Диагноз. Крупных и средних размеров неравносторчатые гладкие раковины с отчетливыми синусом и возвышением. Замочный край короче максимальной ширины, замочные углы закругленные. Макушка прямая или слабозагнутая. Микроструктура в виде неравномерно расположенных шипов, которые имеют отличное от остальных спириферинид строение, заключающееся в том, что каналы шипов пронизывают не только первичный, но и вторичный слой раковины.

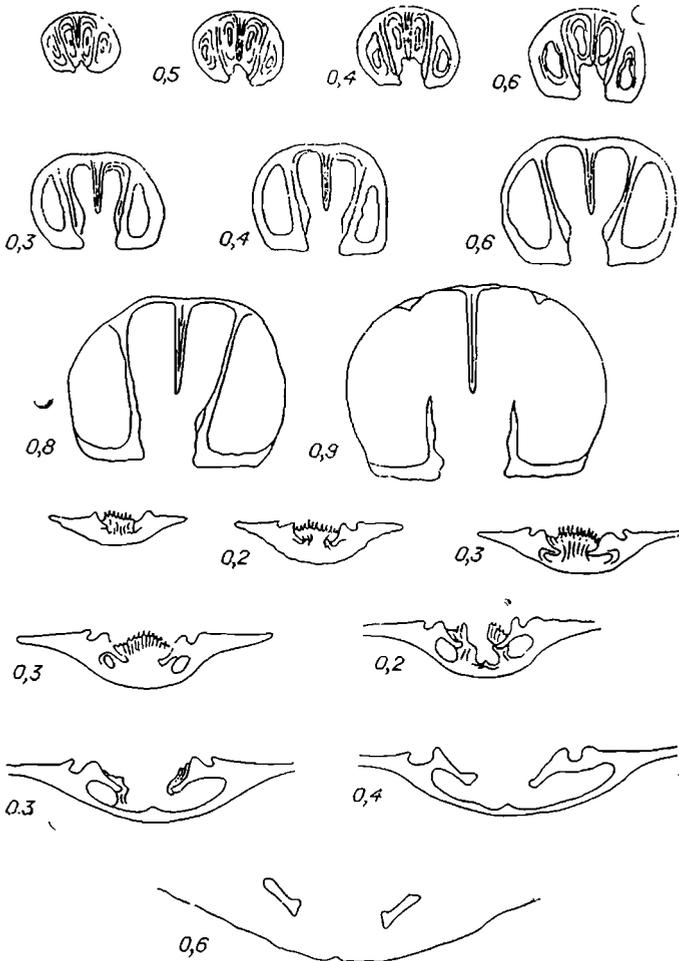


Рис. 87. Серия поперечных срезов через раковину *Mentzelioides meridialis*; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийский ярус (Дагис, 1963а):

Описание. Раковина крупных размеров у типового вида, но вполне вероятно, что к этому роду относится ряд видов, имеющих несколько меньшие размеры. Замочный край короткий, всегда меньше максимальной ширины раковины, замочные углы закруглены. Макушка прямая

* Родовое название дано по сходству с родом *Mentzelia*.

или незначительно загнутая. Арея изменчивой высоты от катаклинной до апсаклинной. Снус и возвышение хорошо развитые, гладкие, прослеживаются до макушек. Боковые поверхности гладкие, хотя возможно, что *Mentzelioides* включает виды и с небольшими складочками у лобного края. Микроскульптура состоит из изменчивой длины и толщины шпиков, неравномерно, без определенного порядка расположенных на поверхности раковины. На некоторых экземплярах наблюдается приуроченность более тонких и коротких шпиков к задним и боковым частям створок. Шпы имеют отличное от остальных спириферинид строение. Каналы шпиков не ограбчиваются первичным слоем, они пронизывают и вторичный слой раковины.

Септа высокая и длинная, зубные пластины отчетливые, с довольно длинными адмарикулами. Замочный отросток низкий, с сильно расчлененным мнофором. Круральные пластины широкие. Строение спирали и югума неизвестно.

Видовой состав. Достоверно типовой вид. Вполне вероятно, к этому же роду относятся *Spiriferina praecursor* Zugmayer (1880, с. 25), *Sp. budensis* Hofmann (1874, с. 183), *Sp. halobiarum* Bittner (1890, с. 248), *Sp. myrina* Bittner (1892a, с. 32), имеющие характерные черты рода *Mentzelioides*, но детали строения микроструктуры которых не изучены.

Сравнение. Род *Mentzelioides* по внешнему облику и внутреннему строению очень близок к роду *Spiriferina* Orbigny, от которого отличается неравномерным расположением шпиков микроскульптуры, а также иным их строением. Этими же особенностями и, кроме того, формой раковины, положением арей и более высокой макушкой *Mentzelioides* отличается от рода *Viligella*.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Кавказа, возможно, Альп и Карпат.

Р о д *Dinarispira* gen. nov.*

Табл. XXXVII, фиг. 8; рис. 88

Типовой вид. *Spiriferina pia* var. *dinarica* Bittner, 1890. Анизийский ярус Динарид.

Диагноз. Небольших размеров раковины с сильно уплощенной спинной створкой и в разной степени выпуклой брюшной створкой. Замочный край короче максимальной ширины раковины. Боковые поверхности ребристые, снус и возвышение гладкие или ребристые. Септа высокая, зубные пластины редуцированы. Имеются лишь низкие дельтидальные валики.

Описание. Раковины небольших размеров, неравносторчатые, с сильно уплощенной, почти плоской спинной створкой и в разной степени выпуклой брюшной створкой. Замочный край несколько короче максимальной ширины раковины, замочные углы закруглены. Макушка невысокая, обычно слегка загнутая. Арея разной высоты, но не очень высокая, от катаклинной до апсаклинной. Дельтириальное отверстие открытое. Снус и возвышение отчетливые, прослеживаются на всю длину створок. Боковые поверхности покрыты ребрами, обычно простыми, реже вставившимися. Снус и возвышение также ребристые, реже гладкие. У форм с вставившимися ребрами ребра в снусе ветвятся наиболее интенсивно. Стенка раковины крупнопористая, микроскульптура в виде толстых коротких шпиков, равномерно распределенных на всей поверхности раковины.

В брюшной створке высокая септа, но отсутствуют зубные пластины. Имеются лишь очень низкие дельтидальные валики, представляющие

* Родовое название от Динарид.

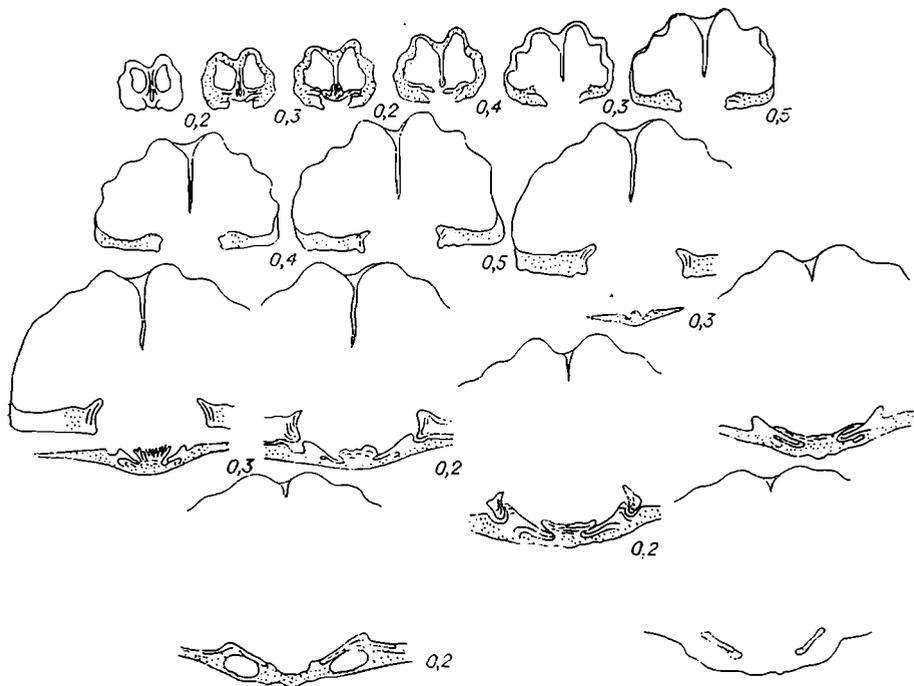


Рис. 88. Серия поперечных срезов через раковину *Dinarispira dinarica*; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, анзыйский ярус.

собою небольшие утолщения по обеим сторонам дельтирия. Замочный отросток низкий, широкий, с сильно рассеченным миофором. Круральные пластины широкие, на значительном расстоянии соприкасаются с дном створки. Спираль направлена к бокам, имеет около 10 оборотов, югум цельный.

Видовой состав. *Dinarispira dinarica* (Bittner, 1890, с. 35); *Spiriferina avarica* Bittner (1890, с. 35); *Sp. pia* Bittner (1890, с. 34); ? *Sp. solitarius* Bittner (1902, с. 514); *Sp. loczyi* Renz (Frech, 1904, с. 24).

Замечания и сравнение. Новый вид по внешнему облику (сильно уплощенная спинная створка) и особенно по строению апикального аппарата очень резко отличается от всех известных родов Spiriferinae. Наиболее близким является род *Sinuocosta*, от которого *Dinarispira* отличается отсутствием зубных пластин.

Как уже отмечалось, к подсемейству Spiriferinae род *Dinarispira* отнесен условно. По редуцированному апикальному аппарату и характеру сигнальной ребристости он напоминает представителей подсемейства Valatonspirinae, которые, однако, лишены игольчатой микроструктуры.

Геологическое и географическое распространение. Средний триас Южных Альп, Дюпарид, Карпат и Кавказа.

ПОДСЕМЕЙСТВО PENNOSPIRIFERININAE DAGYS, 1972

Раковины с одинаково выпуклыми створками или слабо перавностворчатые, обычно очень сильно вытянутые в ширину, с замочными углами, оттянутыми в виде ушек. Арен широкие, линейные. Игольчатая микроструктура отсутствует. Зубные пластины опираются у основания септы или на ее среднюю часть с образованием спондилля. Югум разобценный.

Средний — поздний триас.

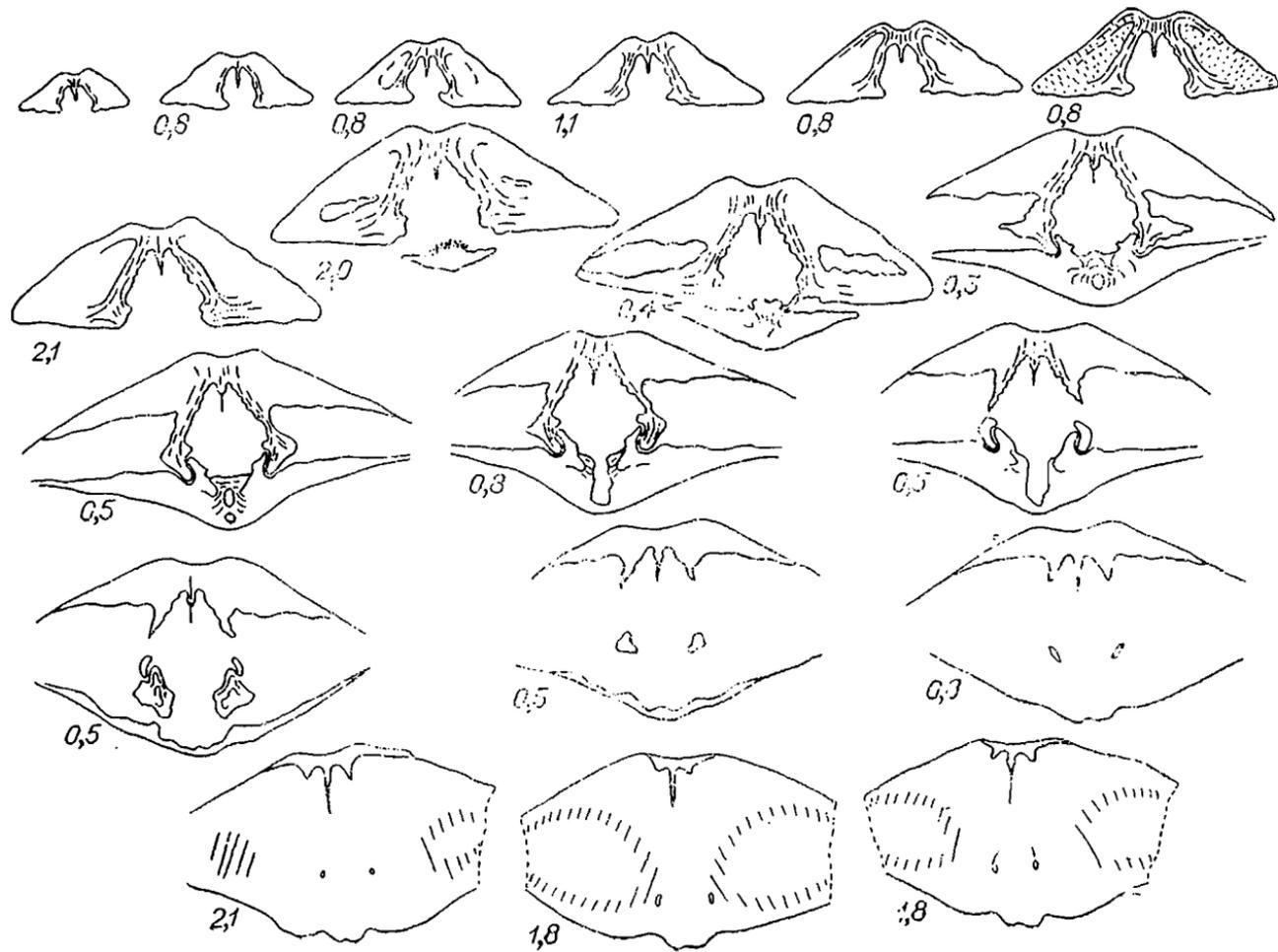


Рис. 89. Серия поперечных срезов через раковину *Pennospiriferina (Pennospiriferina) porovi*; Северо-Восток СССР, р. Тас-Альбяк, ладанский ярус (Дагис, 1965).

Включает роды: *Pennospiriferina* Dagys, 1965 с двумя подродами — *Pennospiriferina* (*Pennospiriferina*) Dagys, 1965 и *P. (Spondylospiriferina)* Dagys, 1972в, *Psioidea* Hector, 1879; *Rastelligera* Hector, 1879.

Замечания и сравнение. Подсемейство объединяет группу своеобразных крылатых спириферинид, распространенных исключительно в западной части Тихоокеанского бассейна. От номинального подсемейства *Pennospiriferininae* отличается отсутствием полного югума, иглочатой микроструктуры и строением апикальной части брюшной створки. Игольчатой микроструктуры лишены также описываемые ниже подсемейства *Punctospirellinae* и *Valatonospirinae*, от которых *Pennospiriferininae* отличается апикальным аппаратом, а от последнего — и разобщенным югумом.

Р о д *Pennospiriferina* Dagys, 1965

Пенноспириферины с ареей, лишенной желобков, и полностью гладким замочным краем. Включает два подрода — *Pennospiriferina* (*Pennospiriferina*) и *P. (Spondylospiriferina)*.

Подрод *Pennospiriferina* (*Pennospiriferina*) Dagys, 1865

Табл. XXXVIII, фиг. 1, 2; рис. 89

Pennospiriferina: Дагис, 1965, с. 112; Дагис, 1972в, с. 38.

Типовой вид. *Pennospiriferina popovi* Dagys, 1965. Ладинский ярус Северо-Востока СССР.

Диагноз. Крупных размеров, гладкие или складчатые на боках раковины, с оттянутыми ушками. Зубные пластины прилегают к сетке у ее основания.

Видовой состав. *P. (Pennospiriferina) popovi* Dagys (1965, с. 113), *P. (P.) pacifica* Dagys (1965, с. 116); *P. (P.) costata* Dagys (1972в, с. 38).

Геологическое и географическое распространение. Ладинский и карнийский века Северо-Востока СССР и Приморья.

Подрод *Pennospiriferina* (*Spondylospiriferina*) Dagys, 1972

Табл. XXXVIII, фиг. 5; рис. 90

Pennospiriferina (Spondylospiriferina): Дагис, 1972в, с. 38.

Типовой вид. *P. (Spondylospiriferina) glabra* Dagys, 1972. Карнийский ярус Северо-Востока СССР.

Диагноз. Небольших для подсемейства размеров, слегка неравностворчатые раковины с гладкими боковыми поверхностями. Ушки на концах замочного края обычно не развиты. Зубные пластины опираются на среднюю часть сетки с образованием отчетливого спондилля.

Геологическое и географическое распространение. Ладинский и карнийский века Северо-Востока СССР, Приморья, Японии и Новой Зеландии.

Р о д *Psioidea* Hector, 1879

Табл. XXXVIII, фиг. 8]

Psioidea: Hector, 1879, с. 538; Trechman, 1918, с. 215; Allan, 1945, с. 16; Marwick, 1953, с. 38.

Psioidiella: Campbell, 1968, с. 33.

Типовой вид. *Spiriferina nelsonensis* Marwick, 1953. Карнийский ярус Новой Зеландии.

Диагноз. Слабо неравностворчатые раковины с ребристыми боковыми поверхностями и гладким синусом и возвышенным. Арея двойная, причем вторичная арея несет вертикальные желобки. Замочный край зуб-

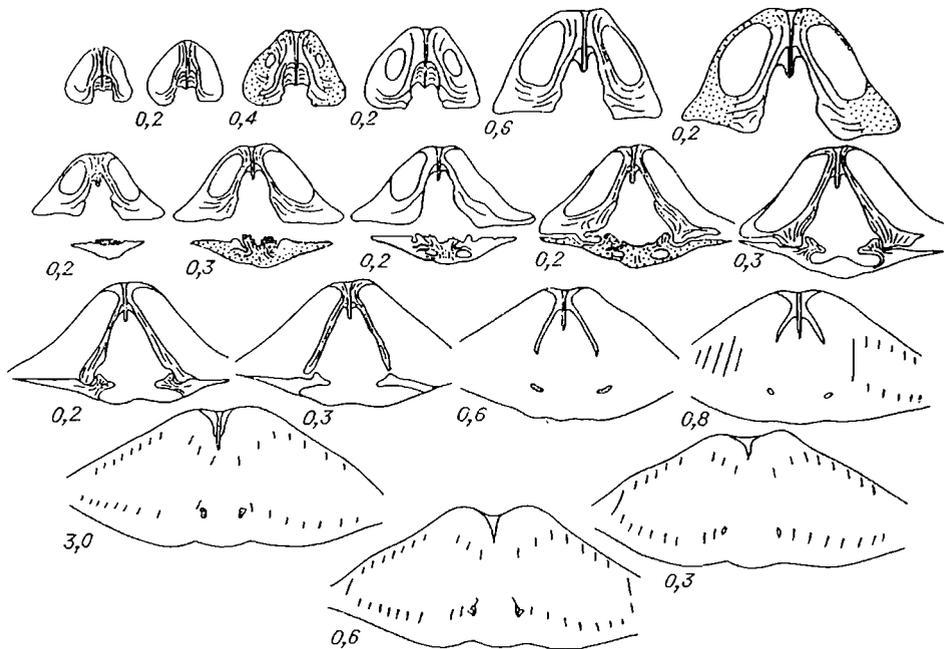


Рис. 90. Серия поперечных срезов через раковину *Pennospiriferina (Spondylospiriferina) glabra*; Северо-Восток СССР, р. Нелью (басс. р. Коркодон), карнийский ярус.

чатый у вторичной ареи и гладкий в остальных частях. Зубные пластины опираются на септу с образованием спондия.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Новой Зеландии и Новой Каледонии.

Р о д *Rasteliger* Hector, 1879

Табл. XXXVIII, фиг. 7

Rasteliger: Hector, 1879, с. 538; Thomson, 1913, с. 49; Trechman, 1918, с. 215; Allan, 1945, с. 17; Marwick, 1953, с. 41; Campbell, 1968, с. 23.

Типовой вид. *Rasteliger elongata* Hector (in Thomson, 1913). Рэтский ярус Новой Зеландии.

Диагноз. Очень широкие, с сильно оттянутыми ушками раковины и практически в равной степени выпуклыми створками. Синус и возвышение гладкие, четко отграничены от боковых ребристых поверхностей. Арея полностью покрыта желобками, замочный край зубчатый. Зубные пластины в брюшной створке опираются на основание септы.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Новой Зеландии.

ПОДСЕМЕЙСТВО PUNCTOSPIRELLINAE DAGYS, 1973

Септа и зубные пластины хорошо развиты, всегда разъединены, спондлий отсутствует. Игольчатая микроскульптура не развита. Югум разобщенный. Карбон (?) — средний триас.

В триасовых отложениях один род — *Punctospirella* gen. nov. Возможно, в состав подсемейства следует включить палеозойские роды *Calispirina* Cooper et Muir-Wood, 1951; *Paraspiriferina* Reed, 1944; *Sarganostega* Cooper et Grant, 1969.

Замечания и сравнение. Несмотря на своеобразие морфологической характеристики *Punctospirellinae*, его объем в настоящее время не вполне

ясен. По внешнему облику, характеру микроскульптуры и строению апикального аппарата к новому подсемейству могут быть отнесены некоторые пермские роды, но в связи с тем, что строение ручного аппарата у них не выявлено или имеет противоречивую характеристику, они отнесены в состав подсемейства *Punctospirellinae* условно.

От номинального подсемейства *Punctospirellinae* отличаются отсутствием игольчатой микроскульптуры и разобщенным югомом. Наиболее близко к описываемому подсемейству подсемейство *Pennospiriferinae*. *Punctospirellinae* отличается от него разобщенными с септой и расходящимися от макушки зубными пластинами, которые имеют отличное от пенноспириферии функциональное значение и не являются местом крепления мускулов. С другой стороны, очевидно, что *Punctospirellinae* — наиболее близкое к пенноспириферинам подсемейство, по всей вероятности, родоначальное.

Р о д *Punctospirella* Dagens, 1973

Табл. XXXIX, фиг. 2, 3; рис. 91

Punctospirella: Дagens 1973.

Типовой вид. *Terebratula fragilis* Schlotheim, 1814. Средний триас ФРГ.

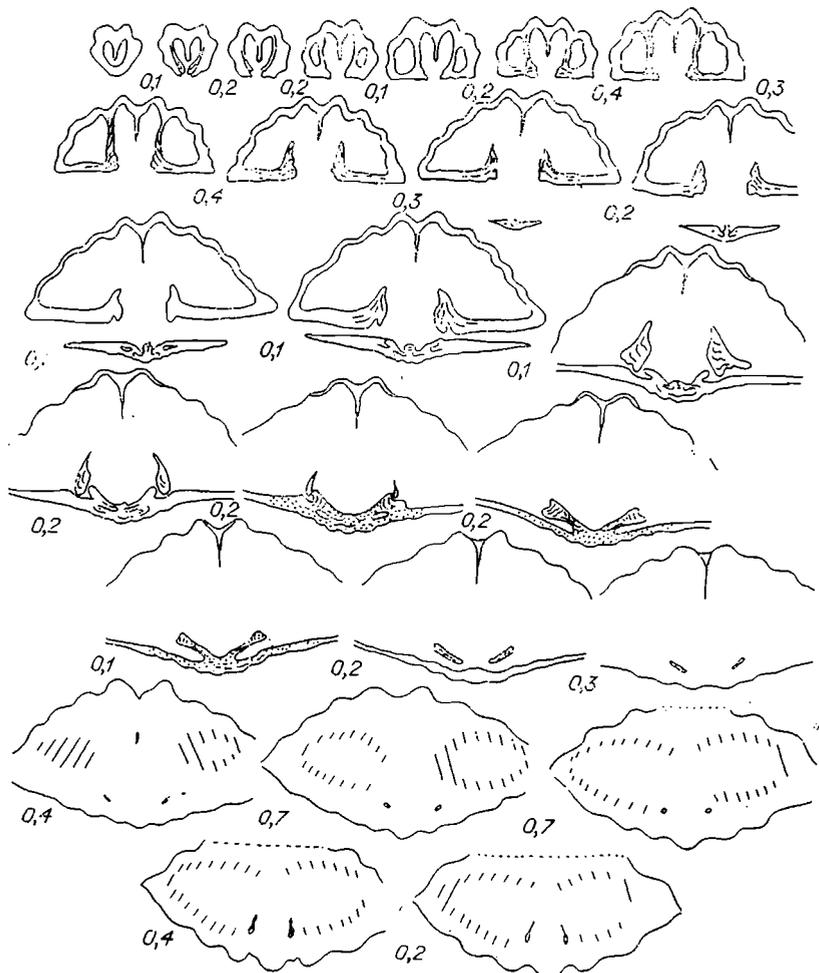


Рис. 91. Серия поперечных срезов через раковину *Punctospirella fragilis*; экз. № 394/241. Албания, г. Альшизес, анизипский ярус.

Диагноз. Вытянутые в ширину раковины с отчетливыми гладкими синусом и возвышением и ребристыми боковыми поверхностями. Замочный край равен максимальной ширине раковины, замочные углы острые или оттянуты в виде небольших ушек. Дельтириальные кили низкие, вентральные админиклы высокие, длинные. Замочный отросток узкий, миофор слабо рассечен. Круральные пластины широкие, соединены в примакушечной части с дном створки.

Геологическое и географическое распространение. Средний триас ФРГ, Альп, Кавказа, Гималаев, Японии, Приморья, Гренландии, Северо-Востока СССР и Канады.

ПОДСЕМЕЙСТВО BALATONOSPIRINAE DAGYS, 1973

Мелкие раковины с ребристым синусом и возвышением. Септа высокая, зубные пластины редуцированы. Югум полный. Игольчатая микро- скульптура отсутствует.

Поздний триас.

Включает только типовой род.

Сравнение. От подсемейства Spiriferinae описываемое подсемейство отличается отсутствием игольчатой микро-скульптуры и зубных пластин. Разграничение со сходным по характеру микро-скульптуры подсемейством Punctospirellinae достаточно отчетливо проводится по характеру югальных образований и апикального аппарата. Игольчатой микро-скульптуры также лишено подсемейство Pennospiriferinae, от которого Balatonospirinae четко отличается по внешнему облику (форма раковины, характер, ареал, ребристость и др.), строении апикального аппарата, а также полным югумом.

Р о д *Balatonospira* Dagys, 1973

Табл. XXXIX, фиг. 1; рис. 92

Balatonospira: Дагис, 1973.

Типовой вид. *Spiriferina lipoldi* Wittner, 1890. Карнийский ярус Альп.

Диагноз. Небольших размеров, слабо неравносторчатые раковины с коротким замочным краем и закругленными замочными углами. Ма-

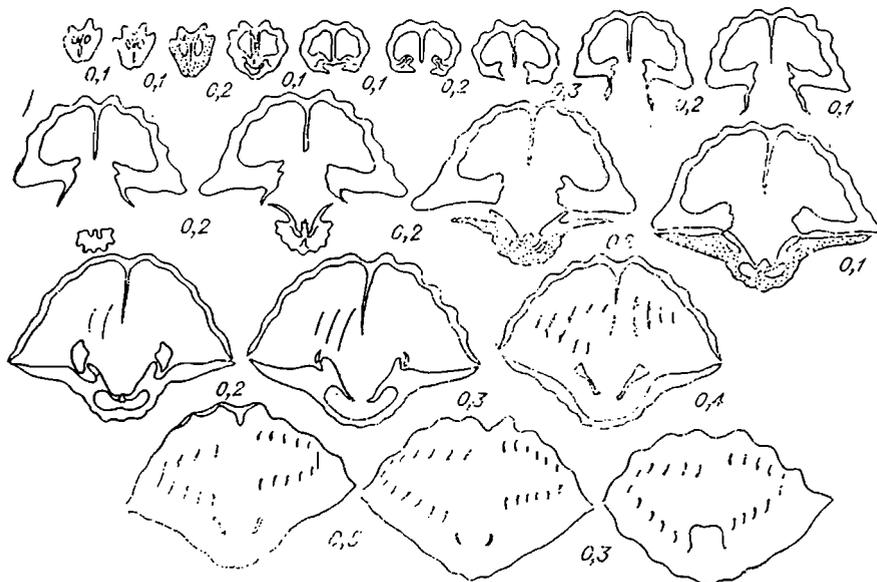


Рис. 92. Серия поперечных срезов через раковину *Balatonospira lipoldi*; экз. № 394/247, Венгрия, Веспрем, карнийский ярус.

кушка загнутая, арча низкая, апсаклинная. Имеются несоединенные дельтидальные и хилидпальные пластны. Боковые части створок, а также синус и возвышение ребристые.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Альп, Карпат, Кавказа.

ПОДСЕМЕЙСТВО MENTZELIINAE DAGYS, 1973

Маленьких размеров раковины с пзмечливой скульптурой. Микроскульптура в виде густых длинных иголок. В брюшной створке спондилей, образованный слиянием высокой септы и очень коротких зубных пластин. Югум разобщенный. Средний — поздний триас.

Включает роды: *Mentzelia* Quenstedt, 1871; *Hirsutella* Cooper et Muir-Wood, 1951; *Spiriferinoides* Tokuyama, 1957; *Koeveskallina* Dagys, 1965.

Замечания и сравнение. Систематическое положение включенных в рассматриваемое подсемейство родов долгое время оставалось неясным. Обычно для них указывалась непористая стенка раковины, в связи с чем они сближались с разными группами непористых палеозойских спириферид (например, род *Mentzelia*, который в большинстве сводок включен в состав семейства Martiniidae (Schuchert et Le Vene, 1929, Pitrat, 1965; и др.), иногда же на основании наличия спондилля отдельные роды относились к цитринидам (например, *Hirsutella* (Pitrat, 1965)).

Проведенные исследования большого числа экземпляров этих родов показали, что все они имеют настоящую эндпористость, но поровые каналы у них очень тонкие (0,01—0,02 мм) и зачастую не видны не только на поверхности раковин, но даже в прозрачных шлифах. Только на прокаленных экземплярах ментцелиин пористость обнаруживается достаточно четко.

Все роды подсемейства имеют очень стабильное и одинаковое строение апикального аппарата, который первоначально был истолкован нами (Дажис, 1963а) как состоящий из септы и дельтиральных килей, слитых с последней при помощи вторичных утолщений. Более сложное и неясное толкование апикального аппарата рода *Hirsutella* было предложено Кирхнером (Kirchner, 1934). Обнаруженные редкие экземпляры родов *Mentzelia* и *Koeveskallina*, у которых «вторичные утолщения» отходят от септы и выступают в виде очень коротких, но вполне самостоятельных админикул, позволили пересмотреть морфологию апикального аппарата ментцелиин и дать их уточненную характеристику (подробнее см. в главе «Морфология»).

От подсемейства Spiriferiniinae ментцелиины кроме устройства апикального аппарата отличаются разобщенным югумом, а также очень тонкой игольчатой микроскульптурой. Разобщенный югум имеют также подсемейства Pennospiriferiniinae и Punctospirellinae. От последних *Mentzeliinae* отличаются как апикальным аппаратом, так и наличием игольчатой микроскульптуры.

Р о д *Mentzelia* Quenstedt, 1871

Табл. XL, фиг. 1, 2; рпс. 93

Mentzelia: Quenstedt, 1871, с. 522; Bittner, 1890, с. 291; Дажис, 1963а, с. 78.

Типовой вид: *Spirifer mentzeli* Dunker, 1851 (= *Spirifer medianus* Quenstedt, 1871). Апузийский ярус ФРГ.

Диагноз. Обычно слабо неравносторчатые раковины округлых или овальных очертаний. Замочный край значительно меньше максимальной ширины раковины, замочные углы округлены. Арча разной высоты, дельтирий открытый. Синус и возвышение развиты в разной степени, иногда они могут отсутствовать. Боковые поверхности гладкие, реже с несколькими пологими складками в передней части.

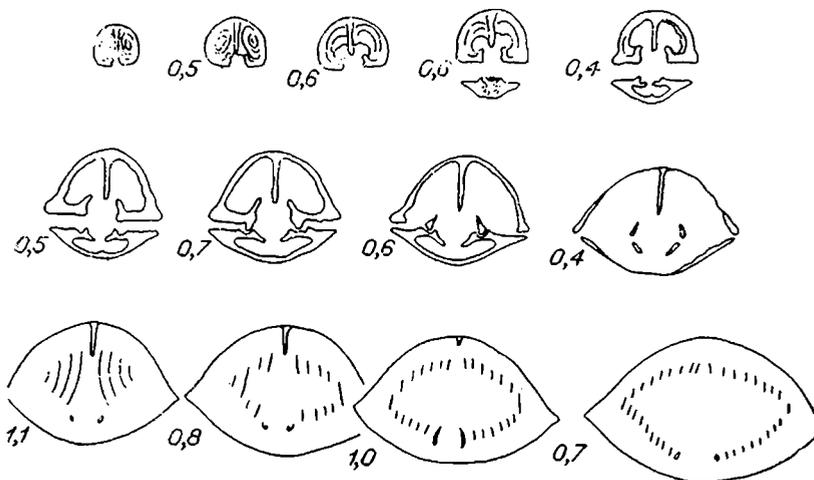


Рис. 93. Серия поперечных срезов через раковину *Mentzelia mentzeli*; Албания, г. Альпизес, апизийский ярус (Данис, 1963а).

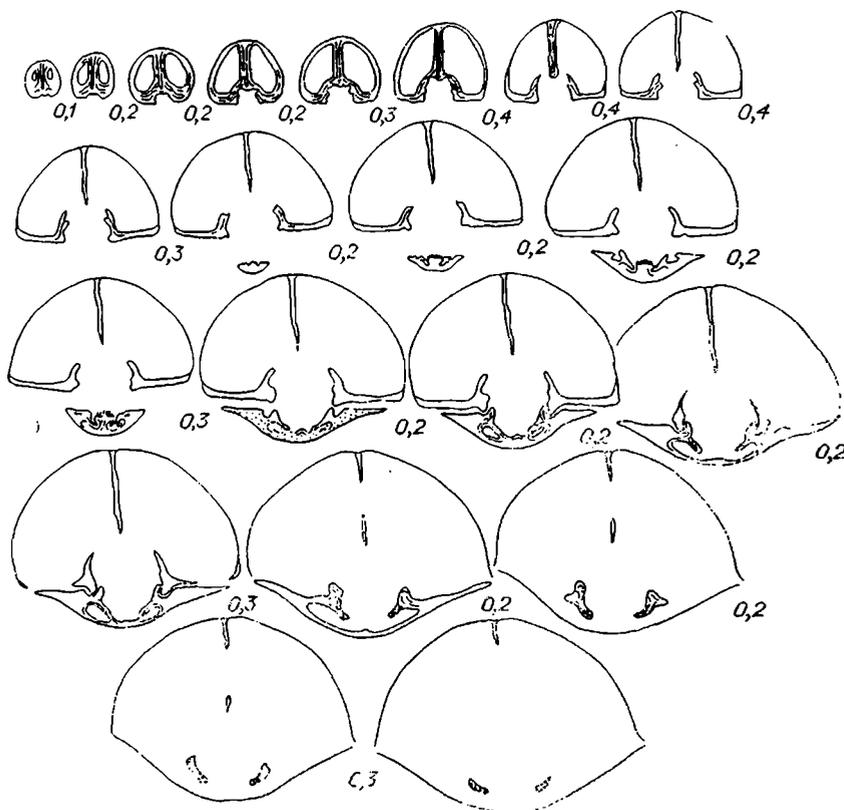


Рис. 94. Серия поперечных срезов через раковину *Koeveskallina koeveskalliensis*; экз. № 394/250, Северо-Западный Кавказ, г. Шапка, апизийский ярус.

Геологическое и географическое распространение. Средний — поздний триас Альп, Карпат, Динарид, Кавказа, Памира, Гималаев, Вьетнама, Южного Китая.

Р о д *Koeveskallina* Dagys, 1965

Табл. XL, фиг. 3, 4; рис. 94

Koeveskallina: Дагис, 1965, с. 172.

Типовой вид. *Spiriferina koeveskalliensis* Воецкх, 1873. Анзийский ярус Венгрии.

Диагноз. Слабо неравностворчатые овальных очертаний раковины с коротким замочным краем и закругленными замочными углами. Синус и возвышение отсутствуют или слабо развиты. Вся поверхность створок (включая синус и возвышение, если таковые намечаются) покрыты топкими многочисленными ребрами.

Описание. Раковины обычно маленьких размеров, слабо неравностворчатые. Очертания всех известных видов приближаются к овальным. Макушка чаще короткая, немного загнутая. Арея узкая, дельтирий открытый. Замочный край всегда значительно короче максимальной ширины раковины, замочные углы закруглены. Синус и возвышение обычно отсутствуют, реже синус появляется в виде небольшого уплощения осевой части раковины или развит только в передней половине. Вся поверхность раковины, включая синус и возвышение, покрыта одинаковыми тонкими очень слабо расширяющимися к переднему краю многочисленными ребрами. Микроскульптура в виде очень тонких и густых игolocек, равномерно распределенных на всей поверхности створок. Строение стенки створок тонкопористое (диаметр пор 0,01—0,02 мм).

В брюшной створке длинная септа, достигающая 2/3 длины створки, и высокие дельтириальные кили. Адмидикулы развиты только в примакушечной части, где они опираются на септу с образованием короткого спондия.

Замочный отросток довольно высокий, круральные пластины широкие, соединены в примакушечной части с дном створки вторичными утолщениями. Спираль до 10 оборотов, югом разобцешный.

Видовой состав. *Koeveskallina koeveskalliensis* Воецкх, 1873, с. 175; *Orthis dalmani* Klipstein (1843, с. 235); *Spiriferina paleotypus* Loretz (1875, с. 802); *Spiriferina meridionalis* Bittner (1902, с. 519).

Замечания к сравнению. Описываемый род выделен в 1965 г., но тогда он был снабжен лишь очень кратким дифференцированным диагнозом, в связи с чем в данной работе дается его полная характеристика.

Род *Koeveskallina* отличается от рода *Mentzelia* присутствием тонких густых ребер, покрывающих всю поверхность раковины. В некоторой степени сходный характер ребристости имеет род *Hirsutella*, отличающийся от описываемого цитируемой формой раковины, более широким замочным краем и значительно более грубыми ребрами.

Геологическое и географическое распространение. Анзийский — карийский века Альп, Динарид, Карпат, Крыма, Кавказа, Гималаев.

Р о д *Hirsutella* Cooper et Muir-Wood, 1951

Табл. XXXIX, фиг. 7, 8; рис. 95

Hirsutina: Kirchner, 1934, с. 106.

Hirsutella: Cooper, Muir-Wood, 1951, с. 195.

Типовой вид. *Spirifer hirsutus* Alberti, 1864. Средний триас ФРГ.

Диагноз. Обычно сильно неравностворчатые, цитируемого облика раковины, с высокой полупирамидальной брюшной створкой и уплощенной спиной. Замочный край равен максимальной ширине раковины.

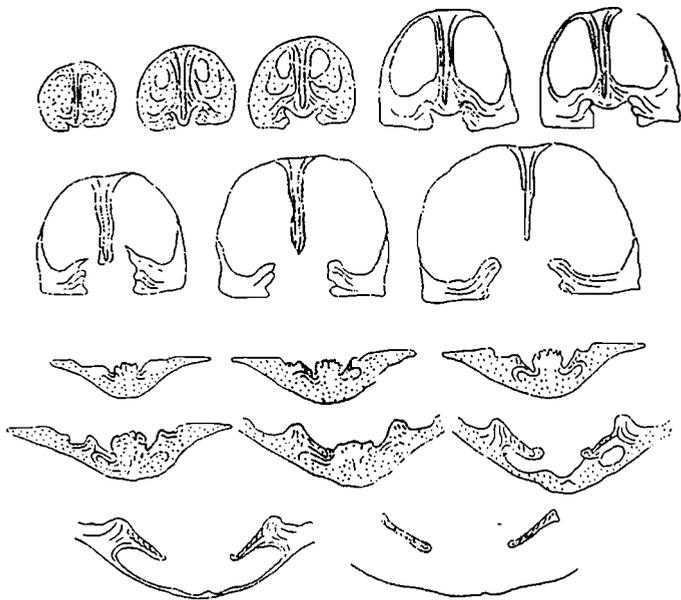


Рис. 95. Серия поперечных срезов через брюшную (вверху) и спинную (внизу) створки *Hirsutella hirsuta*; Крым, басс. р. Альмы, ашшзйский ярус.

Арея высокая, катаклинная. Синус и возвышение развиты в разной степени. Поверхность раковины, включая синус и возвышение, покрыта ребрами, прослеживающимися до макушек.

Видовой состав. *Hirsutella hirsuta* (Alberti) (1864, с. 156); *Spiriferina canavarica* Tommasi (1885, с. 216); ? *Sp. hirsuta* var. *incurvata* Renz (Frech, 1904, с. 25).

Геологическое и географическое распространение. Средний триас Германии, Альп, Дниарид, Карпат, Крыма, Кавказа.

Род *Spiriferinoides* Tokuyama, 1957

Табл. XXXIX, фиг. 9, 10; рис. 96

Spiriferinoides: Tokuyama, 1957b, с. 101.

Типовой вид. *Spiriferinoides sakawanus* Kobayashi et Tokuyama (in Tokuyama, 1957b). Карнийский ярус Японии.

Диагноз. Раковины маленькие, с разной высоты брюшной створкой и уплощенной спиной створкой. Замочный край меньше максимальной ширины раковины, замочные углы закруглены. Макушка прямая. Арея разной высоты. Синус и возвышение четко отделены от боковых частей, прослеживаются до макушек, гладкие. Боковые поверхности с редкими низкими ребрами.

Замечания. При оригинальном описании этого рода Токуяма указал, что раковина *Spiriferinoides* ложнопористая. Из карнийских отложений Приморья нами был изучен типовой вид рода *Spiriferinoides*, все экземпляры которого имеют наряду с тонкими иголочками хорошо развитые поры. Токуяма для рода *Spiriferinoides* также указывал полный югум, но принятая им за югум структура представляет собой посторонний предмет в раковине (Токуяма, 1957b, рис. 2). Если принять точку зрения Токуяма, пришлось бы констатировать, что югум у *Spiriferinoides* отходит в дорзальном направлении от первичных лент спирали, что

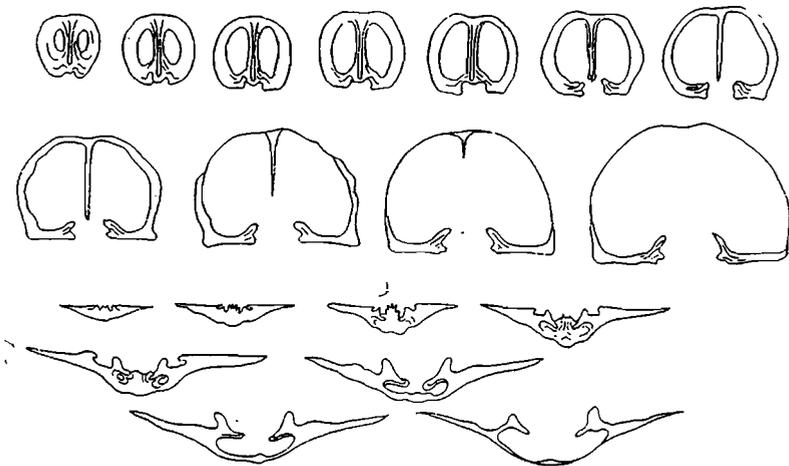


Рис. 96. Серпя поперечных срезов через брюшную (вверху) и спинную (внизу) створки *Spiriferinoides sakawanus*; Приморье, басс. р. Судзухэ, карнийский ярус.

противоречит характеристике всего отряда Spiriferida. Токуяма в состав рода включил многие альпийские виды, которые не имеют ничего общего с родом *Spiriferinoides* и отнесены нами к разным родам подсемейства Spiriferinae. Объем рассматриваемого рода ограничивается японскими видами.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Японии и Приморья.

СЕМЕЙСТВО LABALLIDAE DAGYS, 1962

[Nom. transl. Dagys, 1965 (ex Laballinae Dagys, 1962)]

Резко неравностворчатые циртиноидного облика раковины с высокой ареей. Дельтирий открытый, реже закрыт дельтидиальными образованиями. Зубные пластины слиты с септой и образуют спондилей, в который вдается свободный конец септы. Тихоринум отсутствует. Югум цельный, без отростка, соединен с дном створки югальными supports. Спираль направлена вершинами конусов в задне-боковом направлении.

Средний — поздний триас.

Объединяет два семейства: Laballinae Dagys и Thecocyrtellinae Dagys.

Общие замечания и сравнение. Первоначально это семейство рассматривалось в составе спириферинид (Дэгис, 1963а), но дополнительные исследования показали, что Laballidae существенно отличается от них строением важнейших структур. Прежде всего следует назвать спондилей и уникальные для всего отряда Spiriferida пластины, поддерживающие югум.

Во всех последних сводках формы, отнесенные в данной работе к семейству Laballidae, включались в состав семейства Cyrtinidae на основании общей формы раковины и наличия спондилей. Однако между таксонами существуют глубокие различия, свидетельствующие об отсутствии прямых филогенетических связей между семействами Cyrtinidae и Laballidae. Спондилей Laballidae имеет иное строение, он лишен характернейшей черты палеозойских циртинид — тихоринума. Совершенно по-другому построен и брахидий у сравниваемых семейств. У Cyrtinidae спираль направлена к вершине брюшной створки и югум имеет длинный отросток. Для лабаллид же характерна преимущественно боковая ориентация

конусов спиралей, югум всегда лишен отростка и соединен с дном створки особыми пористыми или сплошными пластинами — югальными подержками.

Среди семейства Laballidae в настоящее время намечаются две группы, имеющие существенные отличия в строении дельтидпальных образований и брахидия. Это, с одной стороны, роды *Laballa*, *Zugmayerella* и др. (с открытым дельтирием), с другой — роды *Thecocyrtella* и *Klipsteinella*, имеющие дельтидий, прободенный фораменом, и соединенные круры, которые рассматриваются в качестве самостоятельных подсемейств.

ПОДСЕМЕЙСТВО LABALLINAE DAGYS, 1962

Дельтириальные отверстия открытые, круры свободные. Средний — поздний триас.

Объединяет роды: *Laballa* Moisseiev, 1962; *Spondylospira* Cooper, 1944; *Lepismatina* Wang, 1955; *Zugmayerella* Dagys, 1963; *Orientospira* Dagys, 1965; *Pseudolaballa* gen. nov.; *Spinolepismatina* gen. nov.

Р о д *Laballa* Moisseiev in Dagys, 1962

Табл. XL, фиг. 8, 9; рис. 97

Laballa: Моисеев, Дагис, 1962а, с. 51; Дагис, 1963а, с. 87; Дагис, 1965, с. 92.

Типовой вид. *Spiriferina suessi* Winkler, 1859. Рэтский ярус Восточных Альп.

Диагноз. Раковины резко неравносторчатые, гладкие или с пологими складками на боках. Синус и возвышение развиты в разной сте-

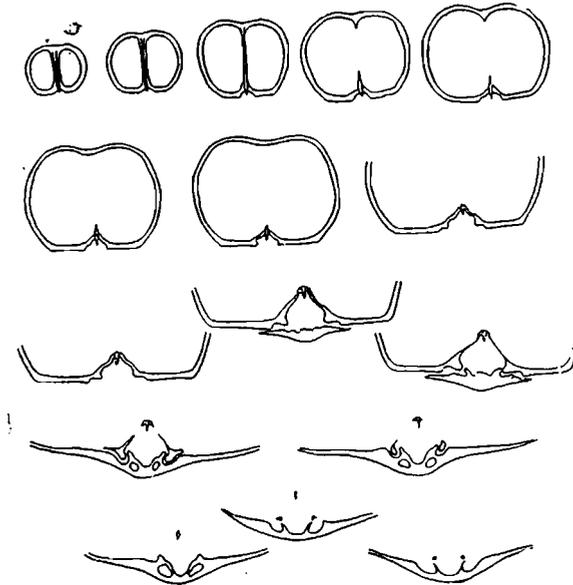


Рис. 97. Серия поперечных срезов через раковину *Laballa suessi*; Северо-Западный Кавказ, г. Скирда, норийско-рэтские отложения (Дагис, 1963).

пени. В спинной створке длинные субпараллельные септальные пластины. Микроскульптура в виде коротких шплов.

Геологическое и географическое распространение. Норийский и рэтский века Альп, Карпат, Балкан, Крыма, Кавказа, Памира, Вьетнама.

Род *Lepismatina* Wang, 1955

Табл. XL, фиг. 6, 7; рис. 98

Lepismatina: Wang, 1955, с. 353; Дагис, 1963а, с. 95; Дагис, 1965, с. 95.

Типовой вид. *Lepismatina hsui* Wang, 1955. Средний триас Юго-Западного Китая.

Диагноз. Раковины резко неравностворчатые, с гладким синусом

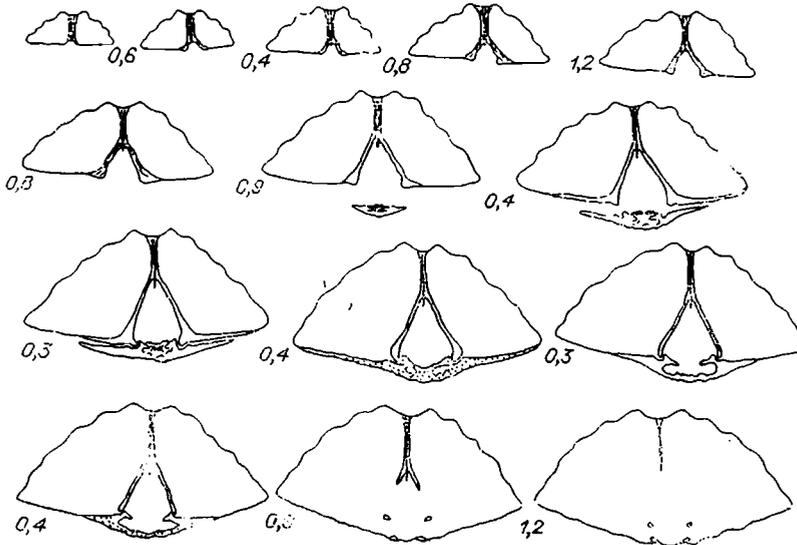


Рис. 98. Серия поперечных срезов через раковину *Lepismatina austriaca*; Юго-Восточный Тамир. Аю-Джол, норийско-рэтские отложения (Дагис, 1963а).

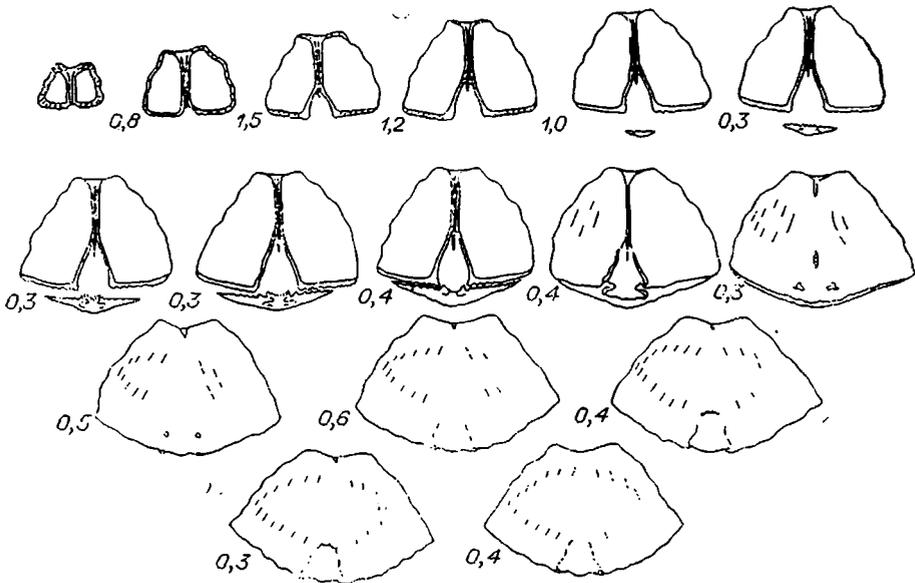


Рис. 99. Серия поперечных срезов через раковину *Zugmayerella koessenensis*; Северо-Западный Кавказ, г. Ятыргварта, норийско-рэтские отложения (Дагис, 1963а).

и возвышением, ребристыми боковыми поверхностями. Арея гладкая, замочный край без зубчиков. Игольчатая микроскульптура отсутствует.

Геологическое и географическое распространение. Средний триас Балкан, Китая; поздний триас Альп, Кавказа, Памира, Гималаев, Северо-Востока СССР, Северной Америки.

Р о д *Spondylospira* Cooper, 1944

Табл. ХLI, фиг. 5—9

Spondylospira: Cooper, 1942, с. 232 (nomen nudum); Cooper, 1944, с. 359.

Типовой вид. *Spondylospira reesidei* Cooper, 1944. Поздний триас Северной Америки (Айдахо).

Диагноз. Циртшоидного облика раковины, покрытые густыми тонкими ребрами. Спнус и возвышение несут такие же ребра, как и боковые части раковины. Арея покрыта тонкими желобками, замочный край зубчатый.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Северной и Южной Америк.

Р о д *Zugmayerella* Dagys, 1963

Табл. XL, фиг. 5; рис. 99

Zugmayerella: Дагис, 1963а, с. 99; Дагис, 1965, с. 98.

Типовой вид. *Spiriferina koessenensis* Zugmayer, 1880. Рэтский ярус Восточных Альп.

Диагноз. Резко неравносторчатые раковины с ребристыми боковыми частями. Спнус гладкий или осложнен низким средним ребром. Арея покрыта тонкими вертикальными желобками, замочный край зубчатый. Микроскульптура в виде коротких шипов.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас (норийский и рэтский века) Альп, Карнат, Балкан, Крыма, Кавказа, северо-востока Азии и Южной Америки.

Р о д *Orientospira* Dagys, 1965

Табл. ХLI, фиг. 3; рис. 100

Orientospira: Дагис, 1965, с. 101.

Типовой вид. *Orientospira gregaria* Dagys, 1965. Норийский ярус Северо-Востока СССР.

Диагноз. Слабо неравносторчатые раковины с сильно загнутой макушкой брюшной створки. Боковые поверхности покрыты грубыми редкими ребрами, спнус и возвышение гладкие. Арея несет вертикальные желобки, замочный край зубчатый. Апикальный аппарат исключительно массивный. Игольчатая микроскульптура отсутствует.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век севера Сибири и Дальнего Востока.

Р о д *Pseudolaballa* gen. nov.

Табл. XL, фиг. 10

Laballa: Дагис, 1965, с. 92 (part.).

Типовой вид. *Laballa bittneri* Dagys, 1965. Карпийский ярус севера Сибири.

Диагноз. Довольно крупных размеров, двуполостного облика гладкие раковины. Синус и возвышение отчетливые. Арея без желобков, замочный край ровный. Септальные пластины отсутствуют. Игольчатая микроскульптура не развита.

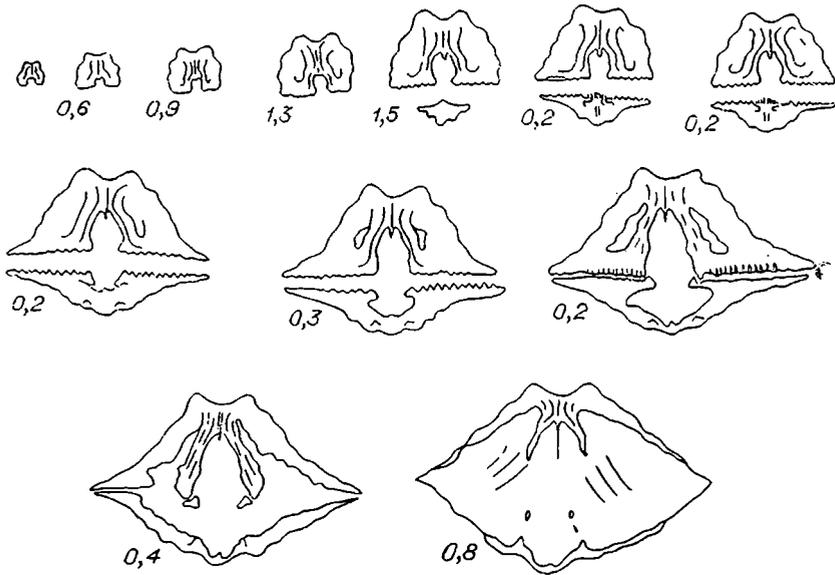


Рис. 100. Серия поперечных срезов через раковину *Orientospira gregaria*; Северо-Восток СССР, р. Булун (Россоха), норвежский ярус (Дагис, 1965).

Описание. Раковины средних и крупных для подсемейства размеров, резко неравностворчатые, с высокой ареей, обычно перпендикулярной к плоскости смыкания створок. Поверхность ареей гладкая, замочный край незазубренный, короче максимальной ширины раковины, замочные углы закруглены. Синус и возвышение всегда ясно выраженные, гладкие, как и боковые поверхности створок. Раковины крупнопористые, игольчатая микроскульптура отсутствует.

В брюшной створке спондиллий, в который вдается свободный конец септы. Замочный отросток низкий, рассеченный, круральные пластины узкие. Септальные пластины отсутствуют. Строение спирали и югума не выявлено.

Видовой состав: *Pseudolaballa bittneri* (Dagys) (Дагис, 1965, с. 93); *Spiriferina suessi* var. *australis* Trechman (1918, с. 225).

Замечания и сравнение. Типовой вид первоначально был описан нами в составе рода *Laballa*, из объема которого он выделен в связи с выявленными существенными различиями в строении кардиналия и микроскульптуры. Форма, описанная Тречменом из карнийских отложений Новой Зеландии как *Spiriferina suessi* var. *australis*, имеет все характерные признаки нового рода. Указания Тречмена о наличии вертикальных желобков на поверхности *Ps. australis* ошибочны, в чем мы могли убедиться после изучения типового экземпляра в Британском музее естественной истории.

От рода *Laballa* описываемый род отличается отсутствием игольчатой микроскульптуры и септальных пластин. Игольчатой микроскульптуры также лишен род *Lepismalina*, от которого *Pseudolaballa* разнится гладкими боковыми поверхностями раковины.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Северо-Востока СССР, Новой Зеландии и Новой Каледонии.

Lepismatina: Дагис, 1963а, с. 95 (part.).

Типовой вид. *Lepismatina rara* Dagys, 1963. Верхний триас Северо-Западного Кавказа.

Диагноз. Небольших размеров, резко неравностворчатые раковины с гладкими синусом и возвышением и ребристыми боковыми частями. Арея гладкая, замочный край не зазубрен. Микроскульптура в виде густых коротких шипиков.

Описание. Раковины небольших размеров, резко неравностворчатые, цирттиноидного облика, с высокой ареей. Положение наибольшей ширины изменчиво. У одних видов она приурочена к замочному краю и тогда замочные углы довольно острые, иногда оттянутые в виде небольших ушек, в то время как у других видов ширина замочного края меньше максимальной ширины раковины и замочные углы закруглены. Арея гладкая, без вертикальных желобков. Боковые поверхности покрыты немногочисленными, обычно низкими ребрами. Синус и возвышение гладкие. Поверхность раковины, кроме поверхности ареей, покрыта мелкими, густыми расположенными равномерно шипами.

В брюшной створке спондиллий с вдающимся в него свободным концом септы. Замочный отросток низкий, круральные пластины узкие.

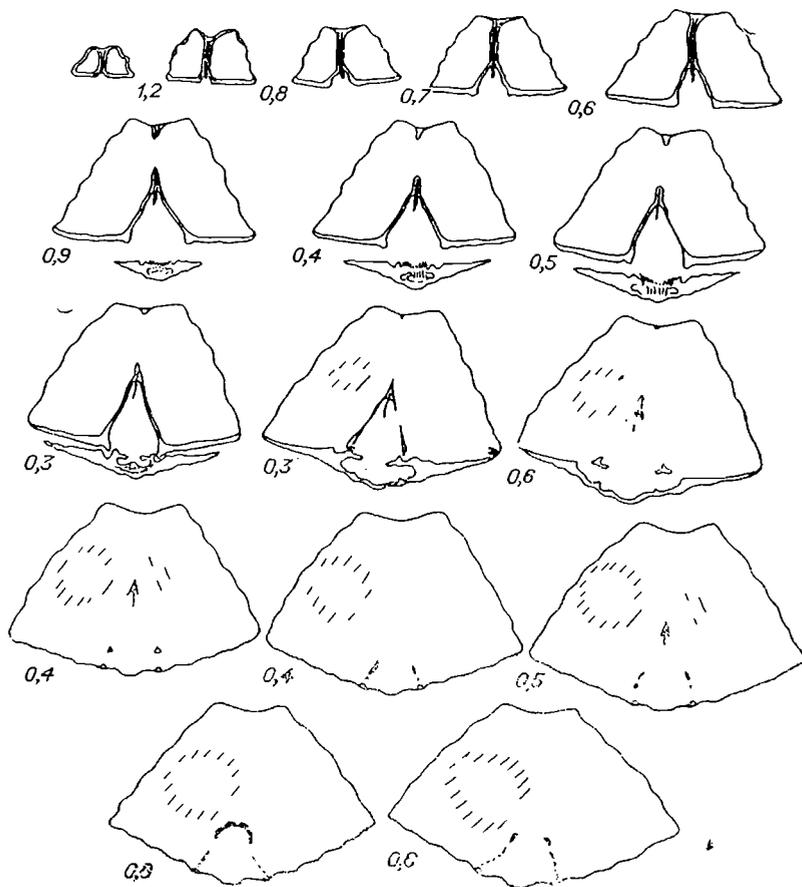


Рис. 101. Серия поперечных срезов через раковину *Spinolepismatina rara*; Северо-Западный Кавказ, г. Ачешбок, норийско-рэтские отложения (Дагис, 1963а).

Югум уплощенный на вершине, с отчетливой насечкой. Югальные поддержки сильно пористые, сеткообразные.

Видовой состав. *Spinolepismatina rara* (Dagys) (1963a, с. 95); *Sp. inconstans* sp. nov.; *Sp. penesckei* Bittner (1890, с. 55).

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас западных частей Тетиса.

Spinolepismatina inconstans sp. nov.*

Табл. ХLI, фиг. 2

Голотип, ИГпГ, № 394/73. Р. Сахрай, Северо-Западный Кавказ; норийский ярус.

Описание. Небольших для рода размеров, несколько вытянутые в длину раковины. Длина брюшной створки голотипа 15 мм, спинной створки 10, ширина раковины 14, высота арее около 8 мм. Замочный край всегда короче максимальной ширины раковины, замочные углы закруглены. Спинная створка слабовыпуклая, овальных очертаний. Очень высокая брюшная створка с загнутой в разной степени макушкой. Арея слабоизогнутая, нечетко отграничена от боковых поверхностей, плечики макушки округлены. Все экземпляры описываемого вида имеют в разной степени искривленную, иногда повернутую макушку. Синус и возвышение отчетливые, но не сильно выраженные, начинаются от макушек, слабо расширяются к переднему краю. На боковых поверхностях обычно два низких ребра, степень выраженности которых убывает от синуса к краям створки. Микроскульптура в виде коротких шипов, равномерно расположенных по всей поверхности раковины.

Внутреннее строение аналогично строению типового вида.

Сравнение. От *S. penesckei* новый вид отличается удлиненной раковинной, загнутой макушкой, более коротким замочным краем и низкими ребрами на боковых поверхностях; от *S. rara* — меньшими размерами и иными очертаниями раковины, характером замочного края, более узким синусом, сглаженными плечиками макушки и др.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Кавказа и Памира.

Материал. 32 экз. — р. Сахрай, Северо-Западный Кавказ; 2 экз. — сай Шинды, Юго-Восточный Памир.

ПОДСЕМЕЙСТВО THECOCYRTELLINAE DAGYS, 1965

Дельтирий закрыт дельтидием, прободенным небольшим фораменом. Круры соединены на концах. Поздний триас (карпийский век).

Объединяет роды: *Thecocyrtella* Bittner, 1892; *Klisteinella* gen. nov.

Р о д *Thecocyrtella* Bittner, 1892

Табл. ХLII, фиг. 1—3; рис. 102

Cyrtotheca: Bittner, 1890, с. 116.

Thecocyrtella: Bittner, 1892, с. 45; Иванова, 1960, с. 279; Даус, 1965, с. 106.

Bittnerula: Hall et Clarke, 1894, с. 764.

Типовой вид. *Cyrtotheca impressa* Bittner, 1890. Карпийский ярус Южных Алыч.

Диагноз. Обычно малых размеров, крайние сильно неравностворчатые раковины с очень высокой брюшной створкой и низкой или уплощенной спинной створкой. Поверхность раковины гладкая, отчетливые синус и возвышение не развиты. Стенка раковины тонкопористая, поверхность песет мелкие густые шипы.

* *Inconstans* (лат.) — непостоянный

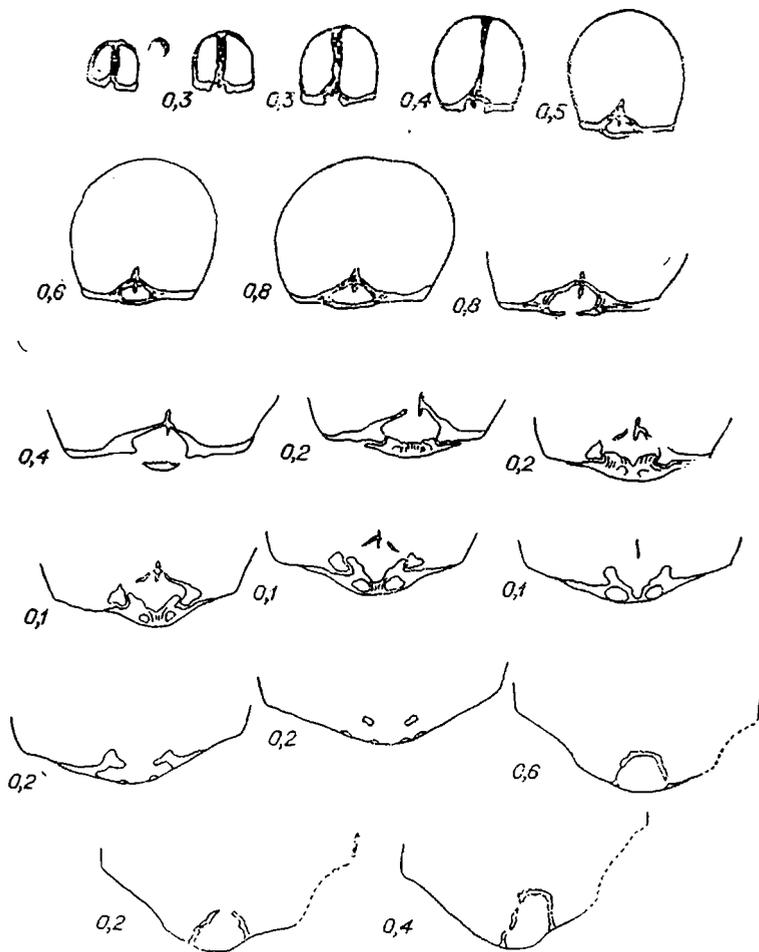


Рис. 102. Серия поперечных срезов через раковину *Thecoscyrtella orientalis*; Приморье, р. Рудная, карийский ярус (Дагис, 1965).

Видовой состав. *Thecoscyrtella ampezzana* (Bittner) (1890, с. 116); *Spirifer buchi* Klipstein (1843, с. 230); *Th. orientalis* E. Ivanova (1960).

Замечания. Первоначально рассматриваемый род был описан Биттнером на основании изучения единственного экземпляра неполной сохранности. В качестве характерных особенностей рода Биттнер указал гладкую раковину, септу в брюшной створке, дельтидий и след прирастания. Однако на приведенном им изображении ясно видно, что за след прирастания Биттнером принят обломанный конец макушки, на котором отчетливо просматриваются детали внутреннего строения. Этот экземпляр, по словам Биттнера, был утерян художником. Позднее еще один экземпляр типового вида был описан и изображен Биттнером из карийских отложений Венгрии. Он также имел обломанную макушку и не внес ясности в способ прикрепления *Th. ampezzana*.

Е. А. Иванова (1960) к этому роду отвела новый вид *Th. orientalis*, который в целом вполне соответствует диагнозу, данному Биттнером (кроме способа прикрепления). На основании детального изучения последнего вида составлен диагноз рода *Thecoscyrtella*.

Е. А. Иванова (1960) высказала предположение, что род *Bittnerula* Hall et Clarke — синоним *Thecoscyrtella*. Эта точка зрения была поддержана нами, а также Кауеном и Радвиком (Cowen, Rudwick, 1967). Типом последнего рода является *Cyrtina zitteli* Bittner. Голотипом ее следует счи-

тать экземпляр, описанный и изображенный Лаубе (Laube, 1865, Taf. XII, fig. 12g-l) как *Cyrtina buchi* Klipstein, для которого Биттнер (Bittner, 1890, с. 78) предложил новое имя — *Cyrtina zitteli* nom. nov. Экземпляр, изображенный Лаубе, имеет обломанную макушку, и у него отчетливо видны септа и спондиллий, сходные с таковыми циртиниид (Laube, 1866, с. 14). Одновременно с установлением нового названия для экземпляров Лаубе Биттнером были описаны новые экземпляры *C. zitteli*, также происходящие из кассьянских слоев. Для них отмечены спиральные ручные поддержки, пористость, наличие септы, а кроме того, грануляции, скорее всего являющейся основанием обломанных коротких шипов. Насколько можно судить по первым описаниям *C. zitteli*, данным Лаубе и Биттнером, он не обнаруживает никаких существенных отличий от клипштайновского вида *Thecoscyrtella buchi* и является, по всей вероятности, младшим синонимом последнего.

Cyrtina zitteli впоследствии описывалась Биттнером из других коллекций (Bittner, 1890, с. 117; 1892, с. 15), но в этих случаях им изображены совершенно другие формы с несомненными следами прикрепления к субстрату. Эти формы, послужившие Холлу и Кларку основой для выделения нового рода *Bittnerula* (Hall et Clarke, 1894, с. 764), в действительности не имеют ничего спирифероподобного и их сходство с *Thecoscyrtella* чисто внешнее. По деталям внутреннего строения они очень сходны со строфоменидным родом *Thecoscyrtella* Bittner и выделены в качестве нового рода *Bittnerella* подсемейства Thecoscyrtellinae (см. описание строфоменид).

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Альп и Приморья.

Р о д *Klipsteinella* gen. nov.

Табл. XLII, фиг. 4

Типовой вид. *Spirifer calceola* Klipstein, 1843, Карнийский ярус Южных Альп.

Диагноз. Маленькие, очень сильно неравносторчатые раковины с ребристыми боковыми поверхностями. Спирус и возвышение узкие, лишь немногим шире ребер, развитых на боковых поверхностях. Стенка раковины толкопористая, поверхность несет мелкие шипы.

Описание. Раковины очень мелких размеров, сильно неравносторчатые, с очень высокой пирамидальной брюшной створкой и обычно уплощенной спишной створкой. Арея высокая, плоская, перпендикулярная к смычной плоскости. Замочный край равен максимальной ширине раковины, замочные углы близки к прямым. Дельтидий слегка вышуклый, свободен в верхней части маленьким форамеом. Боковые поверхности несут немногочисленные низкие ребра. Спирус и возвышение гладкие, слабо развитые, узкие, лишь незначительно шире ребер, покрывающих боковые поверхности створок. Стенка раковины пронизана густыми мелкими поровыми каналами. Микроскульптура в виде коротких тонких шипов, равномерно расположенных на всей поверхности раковины.

В брюшной створке имеется длинная септа, к которой присоединяются зубные пластинки с образованием спондиллия. Передний конец септы свободен, вдается в спондиллярную полость, но не достигает поверхности дельтидия. Внутреннее строение спишной створки не изучено.

Видовой состав. *Klipsteinella calceola* (Klipstein) (1843, с. 227); *Cyrtina loczyi* (Bittner) (1900, с. 23). Также, вероятно, к этому роду относится форма, описанная Биттнером как *Cyrtina fritschi* (Bittner, 1890, с. 79).

Замечания и сравнение. Новый род установлен на основании изучения *K. calceola* из коллекции Клипштайна, хранящейся в Британском музее естественной истории. В связи с ограниченностью материала типовой вид не был пришлифован и детали внутреннего строения спишной

створки остаются невыясненными. Тем не менее строение апикального аппарата, дельтидия, характер микроскульптуры дают все основания отнести *Klipsteinella* к рассматриваемому подсемейству.

От рода *Thecocyrtella* новый род четко отличается ребристыми боковыми поверхностями.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Альп и Карпат.

НАДСЕМЕЙСТВО DELTHYRIACEA PHILLIPS, 1841*

СЕМЕЙСТВО AMBOCOELIIDAE GEORGE, 1931

Род *Crurithyris* George, 1931

Crurithyris ? *extima* Grant, 1970

Табл. XLII, фиг. 5; рис. 103

Crurithyris? *extima*: Grant, 1970, с. 143, табл. 3, фиг. 1—3.

Описание. Маленьких и средних для рода размеров раковины поперечно-овальных очертаний. Наиболее крупный в коллекции экземпляр около 9 мм в длину. Спинальная створка сильно уплощена, брюшная более выпуклая, но не очень высокая. Синусы на брюшной створке, а также сужатость лобной комиссуры не известны. Замочный край довольно

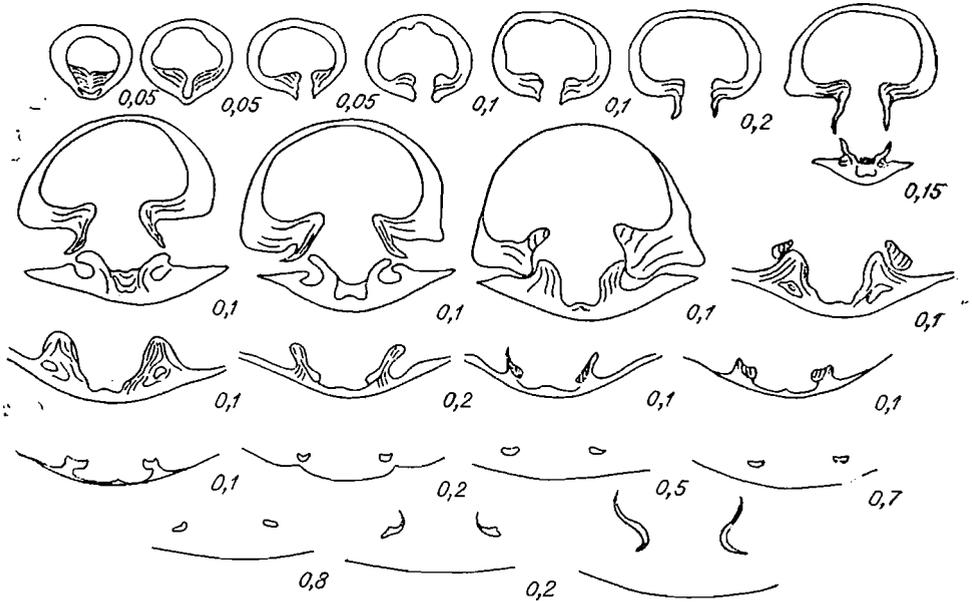


Рис. 103. Серия поперечных срезов через раковину *Crurithyris* *extima*; Северо-Западный Кавказ, г. Суздук, иудейский ярус.

широкий, но меньше максимальной ширины раковины. Макушка невысокая, умеренно или сильнозагнутая. Плечики макушки неотчетливые, арка низкая. Имеются короткие дельтидиальные пластины, а также пластины, ограничивающие края нототирия. Поверхность раковины несет мелкие шпильки.

В брюшной створке септа и зубные пластины отсутствуют. Также нет отчетливых дельтидиальных валиков. Замочный отросток низкий,

* Система пелористых спириферид в данной работе не рассматривается и приводится по «Основам палеонтологии...», поскольку в мезозойских отложениях известен пока лишь один вид этой группы.

с пластинчатым миофором. Круральные пластины широкие и длинные, соединены с дном створки. Настоящие септальные пластины, по всей вероятности, отсутствуют.

Сравнение. Кавказские экземпляры этого вида вполне сходны с пакистанскими, описанными Грантом (Grant, 1970), и отличаются лишь несколько меньшими размерами. Отличия триасового вида от позднепалеозойских представителей рода *Crurithyris* детально рассмотрены Грантом.

Геологическое и географическое распространение. Индский век Пакистана и Кавказа.

Материал. Более 200 экз. разной сохранности — г. Сувдуки, г. Гефо, Северо-Западный Кавказ.

ОТ Р Я Д А Т H Y R I D I D A B O U C O T, J O H N S O N E T S T A T O N, 1964

[Nom transl. hic. (ex suborder Athyridoidea Boucot, Johnson et Staton, 1964)]

Раковины двояковыпуклые, лишенные арей на обеих створках. Форамен апикальный, дельтирий закрыт в разной степени дельтидиальными образованиями. Ручной аппарат в виде конусовидных спиралей, направленных вершинами к бокам раковины. Первичные ленты, расположенные между конусами спирали, резко изогнуты в задне-спинном направлении. Югум полный, обычно сложный. Поздний ордовик — триас.

Замечания. Идея отделения атирид в качестве самостоятельного отряда не нова, и возможность подобного построения неоднократно получала поддержку в научной печати (Рожонская, 1964; Иванова, 1967; и др.). По сути дела, эта же мысль высказана и в «Основах палеонтологии...», однако ввиду недостаточной изученности материала осталась не доведенной до логического конца.

В настоящее время трудно разделить точку зрения Буко и других (Boucot et al., 1965), возродивших старое воззрение Ваагена (его подотряд *Helicoregmata*), гласящие, что все формы со спиральным ручным аппаратом представляют гомогенную группу, которая должна быть объединена в одном отряде. Как резонно было подмечено Е. А. Ивановой (1967), спиральный брахийд указывает лишь на общий тип лофофора, который кроме спириферид, атрипид и атирид был свойствен всем беззамковым, ринхонеллидам, многим строфоменидам и в таком толковании вряд ли представляет интерес для систематики. Известковые ручные поддержки тоже не уникальное явление и в настоящее время известны у двух возникших скорее совершенно независимо групп строфоменоидных брахиопод.

С другой стороны, по типу построения ручные поддержки атирид обнаруживают существенные отличия от спиралей иных форм. От ручного аппарата атрипид спирали атирид отличаются обратным направлением навивания и положением первичных лент между конусами спирали, тогда как последние у атрипид имеют латеральное положение. Кроме того, спирали у атирид латеральной, а не дорзальной ориентировки, со сложными югальными отростками, отсутствующими у атрипид. Таким образом, спирали атирид и атрипид построены совершенно по иному плану.

Спирали спириферид имеют тот же с атиридами план навивания (левая спираль закручена по часовой стрелке) и одинаково ориентированы, но здесь намечаются и глубокие отличия. Если первичные ленты спириферид являются прямым продолжением крур и проведение границы между этими образованиями часто представляет большие трудности, то первичные ленты атирид резко отогнуты от концов крур в задне-спинном направлении, имеют в начальной части обратное направление. Сложные югальные образования атирид, приводящие иногда к образованию двойной спирали, также неизвестны среди спириферид.

В целом по строению ручных поддержек атириды более близки к спирифиридам, но по характеру макушки и нестрофическому росту раковины у большинства (но не у всех) родов обнаруживают большее сходство с атрипсидами. Кардиналий атрид значительно сложнее такового атрипсида и спирифирид и сильно отличается от кардиналия последних групп.

Таким образом, отличия в морфологии раковины между рассматриваемыми тремя группами брахиопод, имеющими спиральные ручные поддержки, примерно одного порядка. Учетывая гомогенность этих групп, которая ни у кого не вызывает сомнения, а также проблематичность их происхождения, нам кажется логичным в настоящее время рассматривать их в качестве таксонов одного ранга, т. е. отрядов.

В состав отряда включены два подотряда — *Athyrididina* и *Retziidina*, но из состава первого исключены *Koninckinacea*.

ПОДОТРАД ATHYRIDIDINA BOUCOT, JOHNSON ET STATON, 1964

Непористые атириды.

Поздний ордовик — триас.

Включает два надсемейства: *Meristellacea* Waagen (nom. transl. hic. (ex *Meristellinae* Waagen, 1883)) и *Athyridacea* M'Coу.

НАДСЕМЕЙСТВО ATHYRIDACEA M'COY, 1844

[Nom. transl. Williams, 1956 (ex *Athyridae* M'Coу, 1844)]

Замочная пластина цельная, прободенная висцеральным фораменом или лишенная последнего. Поздний силур — триас.

Включает семейства: *Athyrididae* M'Coу, *Spirigerellidae* Grunt, *Nucleospiridae* Davidson.

Замечания. Среди атирид совершенно отчетливо выделяются две группы, отличающиеся по строению кардиналия. Во-первых, это *Athyridacea*, позднесилурийские представители которых уже имеют возвышающуюся над дном створки цельную замочную пластину, сохраняющую основные черты строения вплоть до конца триаса (исчезает только висцеральный форамен).

Во-вторых, это *Meristellacea*, объединяющие два семейства — *Meristellidae* и *Athyrisinidae* (ребристые меристеллиды)*, имеющие раздельную замочную пластину, которая обычно поддерживается септальными образованиями. Кроме того, меристеллиды лишены всяких концентрических скульптурных образований, столь свойственных атиридам, имеют несколько иное строение югума (отсутствует югальное седло).

Положение в системе семейства *Uncitidae* требует уточнения.

СЕМЕЙСТВО ATHYRIDIDAE M'COY, 1844

Атириды с замочной пластиной, прободенной висцеральным фораменом. Замочный отросток отсутствует. Поздний силур — пермь. Объединяет подсемейства — *Protathyridinae* Boucot, Johnson et Staton, *Athyridinae* M'Coу и *Helenathyridinae* subfam. nov.

ПОДСЕМЕЙСТВО PROTATHYRIDINAE BOUCOT, JOHNSON ET STATON, 1964

Древнейшие атириды со слабо развитым югальным седлом и короткими югальными отростками. Поздний силур — средний девон.

*. Подробнее о систематическом положении *Athyrisinidae* см. в систематике речных брахиопод.

Замечания. Буко и др. выделили это подсемейство на основании отсутствия у него югального седла, но, по-видимому, такая характеристика не точна. Мы имеем возможность ознакомиться с материалом, изученным и описанным Н. Ш. Кульковым (1967) из лудлова Горного Алтая. Этот исследователь показал, что у *Protathyris didyma* имеется югальное седло, но только слабо развитое по сравнению с югальным седлом у родов *Athyris*, *Actinocoenochus* и др. атиридий. Подсемейство требует дальнейшего изучения. Возможно, оно является синонимом Athyridinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО ATHYRIDINAE M'COY, 1844

[Nom. transl. Waagen, 1883 (ex Athyridae M'Coey, 1844)]

Югум с отростками, заканчивающимися между первым и вторым оборотами спирали, югальное седло отчетливое. Ранний девон — пермь.

ПОДСЕМЕЙСТВО HELENATHYRIDINAE SUBFAM. NOV.

Ветви югума длинные, прослеживаются до вершин конусов спирали. Ранний девон. Объединяет один род — *Helenathyris* Alekseeva, 1969.

СЕМЕЙСТВО SPIRIGERELLIDAE GRUNT, 1965

[Nom. transl. hic. (ex Spirigerellinae Grunt, 1965)]

Замочная пластина без висцерального форамена. Имеется в разной степени развитый двухлопастной замочный отросток. Поздняя пермь — триас.

Объединяет подсемейства Spirigerellinae Grunt и Diplospirellinae Schuchert.

Сравнение и замечания. Семейство Spirigerellidae отличается от семейства Athyrididae неперфорированной замочной пластиной и появлением замочного отростка с отчетливо расчлененным миофором. Указания о наличии у типового рода — *Spirigerella* Waagen висцерального форамена ошибочны (подробнее см. в главе «Морфология...»).

Спиригереллиды появились в поздней перми Тетиса, по наибольшего расцвета достигли в триасе. Все триасовые роды относятся к рассматриваемому семейству; формы с перфорированной замочной пластиной в триасе не известны.

ПОДСЕМЕЙСТВО SPIRIGERELLINAE GRUNT, 1965

Югальные ветви заканчиваются между первым и вторым оборотами спирали. Поздняя пермь — триас.

Включает роды — *Spirigerella* Waagen, 1883; *Septospirigerella* Grunt, 1965; *Araxathyris* Grunt, 1965; ? *Comelicania* Frech, 1901 из перми и роды *Anomactinella* Bittner, 1890; *Clavigera* Hector, 1879; *Dioristella* Bittner, 1890; *Majkopella* Moisseiev in Dagys, 1962; *Misolia* Seidlitz, 1913; *Ochoathyris* gen. nov.; *Oxycolpella* Dagys, 1962; *Pentactinella* Bittner, 1890; *Spirigerellina* gen. nov.; *Stolzenburgella* Bittner, 1902; *Tetractinella* Bittner, 1890 из триаса.

Род *Anomactinella* Bittner, 1890

Табл. XLIII, фиг. 1

Anomactinella: Bittner, 1890, с. 300.

Типовой вид. *Terebratula flexuosa* Münster, 1841. Карнийский ярус Южных Альп.

Диагноз. Маленькие раковины с низкой макушкой, гладкие в задней части и несущие тонкие складки в передней. Каждой складке на спинной створке соответствует складка на брюшной створке. Синус и возвышение не развиты. Строение кардиналия и апикального аппарата неизвестно. Югальные ветви очень короткие.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Южных Альп.

Р о д *Clavigera* Hector, 1879

Табл. XLV, фиг. 2

Clavigera: Hector, 1879, с. 538; Thomson, 1913, с. 411; Marwick, 1953, с. 45.

Hectoria: Trechman, 1918, с. 233.

Hectorina: Finlay, 1927, с. 533.

Типовой вид. *Clavigera bisulcata* Hector in Thomson, 1913. Рэтский ярус Новой Зеландии.

Диагноз. Крупных размеров пятиугольные раковины с прямым замочным краем, который обычно равен максимальной ширине раковины. Макушка маленькая, низкая, сильнозагнутая, с точечным апикальным фораменом. На обеих створках синусы, ограниченные от гладких боковых частей. Замочный отросток и замочная пластина массивные. Югальные ветви короткие, остальные детали строения югума неизвестны.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Новой Зеландии и Новой Каледонии.

Р о д *Dioristella* Bittner, 1890

Табл. XLIII, фиг. 3; рис. 104

Dioristella: Bittner, 1890, с. 299.

Типовой вид. *Terebratulina indistincta* Beyrich, 1862. Карнийский ярус Южных Альп.

Диагноз. Маленькие гладкие раковины со слабо развитым синусом или без него. Иногда на обеих створках развиты узкие продольные желобки. В брюшной створке короткие, расходящиеся, приближенные к боковым стенкам зубные пластины. Пожной воротничок простой, слабо развитый. Замочный отросток двухлопастной, замочная пластина тонкая, высокая. Югум отходит от умбональных лопастей первичных лепт, югальные ветви короткие, свободные.

Замечания. В первом описании рода *Dioristella*, данном Биттнером (Bittner, 1890, с. 299), для него были реконструированы югальные ветви, вторично соединяющиеся с брахидием, наподобие некоторых *Meristellidae*. В нашем распоряжении было несколько сотен экземпляров типового вида *D. indistincta*, детальное изучение которых показало, что для него характерен в принципе тот же план построения югума, как и у остальных *Spirigerellinae*. Отличия рода *Dioristella* заключаются лишь в том, что у него югум отходит не от средней части первичных лепт, а непосредственно от умбональных лопастей.⁷

Геологическое и географическое распространение. Карнийский ярус Альп, Карпат, Кавказа.

Р о д *Majkopella* Moisseiev in Dagys, 1962

Табл. XLIV, фиг. 1, 2; рис. 105

Majkopella: Дагис, 1962б, с. 61; Дагис, 1963а, с. 113.

Типовой вид. *Athyris worobievi* Moisseiev, 1947. Верхний триас Кавказа.

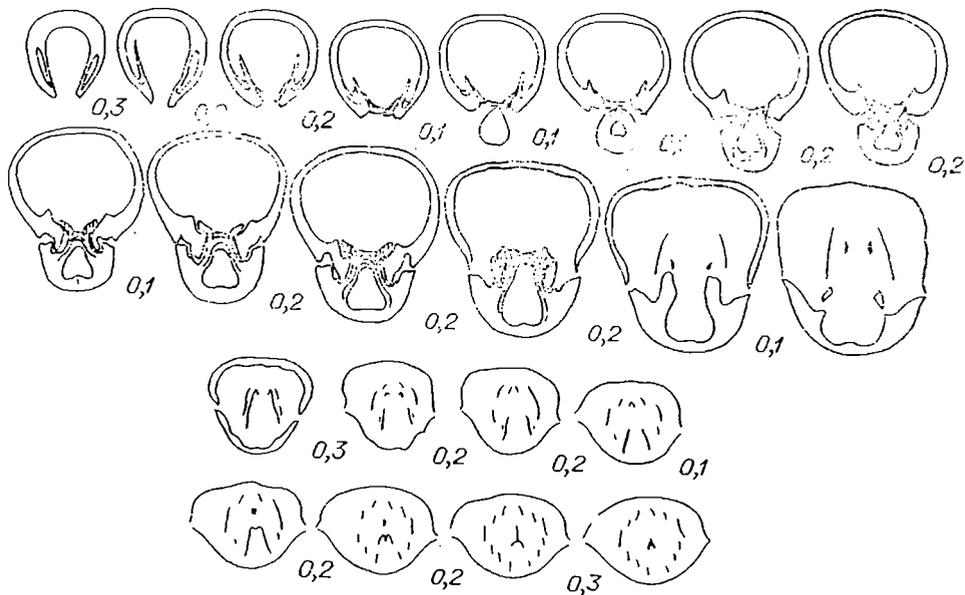


Рис. 104. Серия поперечных срезов через раковину *Dioristella indistincta*; экз. № 394/265, Венгрия, Веспрем, карнийский ярус.

Диагноз. Крупных размеров, обычно вытянутые в ширину раковины с прямым замочным краем. Поверхность раковины гладкая, с редкими пластинами нарастания. Синус и возвышение развиты слабо, плавно переходят в боковые части раковины. Внутренние скелетные образования массивные, призматический слой раковины хорошо развит. Зубные пластины короткие, субпараллельные. Ножной воротничок сложно-построенный. Замочный отросток высокий, массивный, отчетливо двухлопастной, сильно вдается в дельтириальную полость брюшной створки. Замочная пластина массивная, миофрагм низкий.

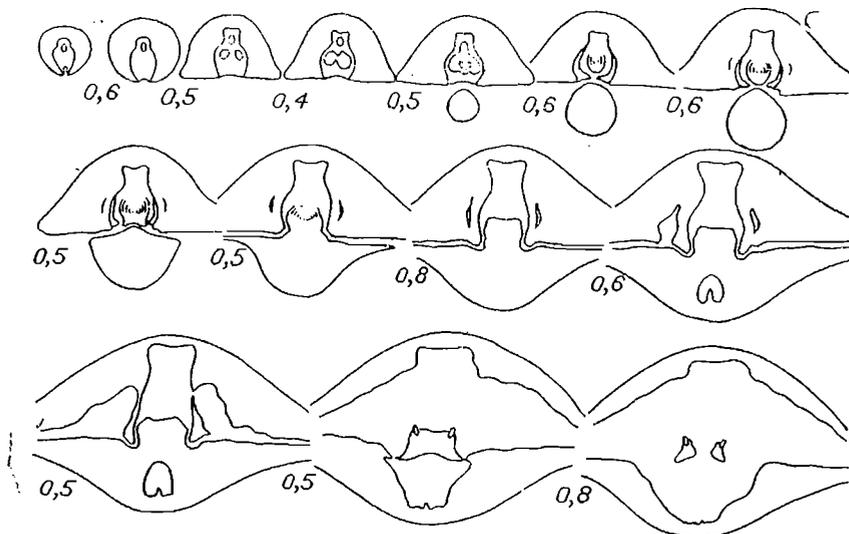


Рис. 105. Серия поперечных срезов через раковину *Majkopella worobievi*; г. Тхач, норийско-рэгекские отложения (Дагис, 1963а).

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Кавказа, Крыма, Турции, Балкан.

Р о д *Misolia* Seidlitz, 1913

Табл. XLIII, фиг. 4

Misolia: Seidlitz, 1913, с. 172; Hudson, Jefferies, 1961, с. 19.

Типовой вид. *Misolia misolica* Seidlitz, 1913. Норийский ярус Индонезии.

Диагноз. Удлиненно-овальных очертаний груборебристые раковины. Ребра прослеживаются до макушек, гладкая стадия отсутствует. Синус и возвышение развиты в разной степени. Макушка короткая, с крупным апикальным фораменом. Зубные пластины опираются на дно створки лишь в примакушечной части раковины. Замочный отросток невысокий, двухлопастной; замочная пластина высокая, тонкая. Югум без югального стержня, югальные ветви отходят непосредственно от заостренного югального седла.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Омана, Гималаев, Индонезии.

Р о д *Oxycolpella* Dagys, 1962

Табл. XLV, фиг. 1; рис. 106

Oxycolpella: Дагис, 1962б, с. 68; Дагис, 1963а, с. 120.

Типовой вид. *Spirigera oxycolpos* Emmrich, 1853. Рэтский ярус Альп.

Диагноз. Раковины крупных размеров, округлых, реже округленно-пятиугольных очертаний. Макушка толстая, с крупным фораменом. Синус и возвышение развиты в разной степени. Поверхность гладкая, с редкими концентрическими пластинами нарастания. В брюшной створке отчетливые, но не длинные зубные пластины и сильно развитый ножной воротничок. В спинной створке массивный, двухлопастной замочный отросток и такая же массивная замочная пластина. Примакушечные части створок сильно утолщены, призматический слой толстый.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Альп, Балкан, Карпат, Крыма, Кавказа, Памира, Новой Зеландии.

Р о д *Pentactinella* Bittner, 1890

Табл. XLIII, фиг. 6, 7

Pentactinella: Bittner, 1890, с. 300

Типовой вид. *Terebratula quinquecostata* Münster, 1841. Карнийский ярус Южных Альп.

Диагноз. Маленькие раковины с короткой макушкой, лишены синуса и возвышения. Вокровые поверхности с грубыми узкими ребрами, разделенными широкими плоскими межреберными промежутками. Комиссуры ровные. В брюшной створке довольно длинные, тонкие, сильно расходящиеся зубные пластины. Замочный отросток низкий, замочная пластина тонкая. Имеется низкий септальный валик. Спираль с малым числом оборотов (около 5).

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Южных Альп.

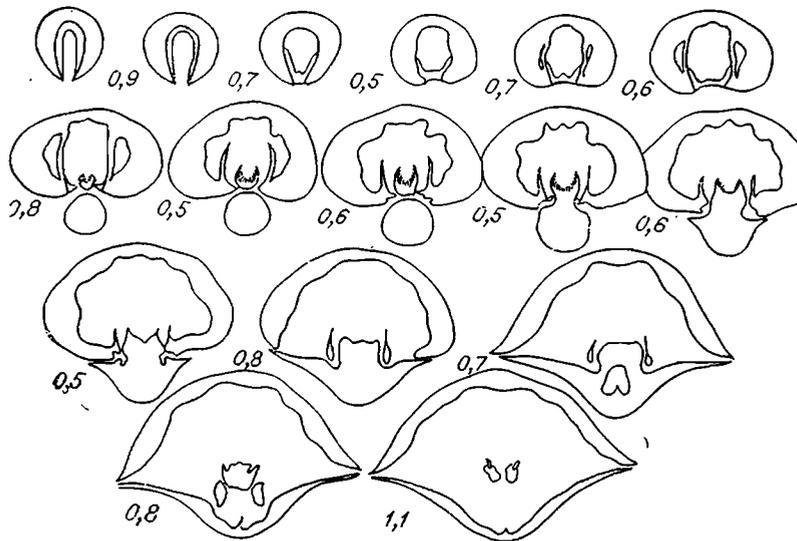


Рис. 106. Серия поперечных срезов через раковину *Oxycorrella oxycorpos*; Северо-Западный Кавказ, г. Ятыргварт, порфиро-рэтские отложения (Далис, 1963а).

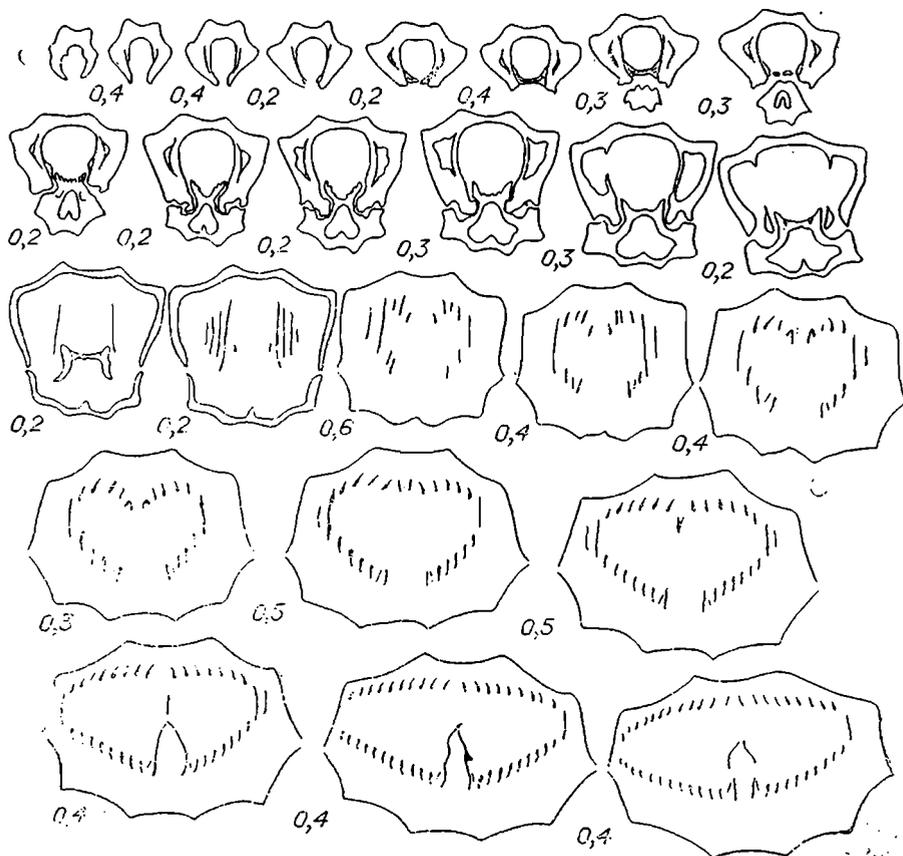


Рис. 107. Серия поперечных срезов через раковину *Tetractinella trigonella*; экз. № 394/273, Северо-Западный Кавказ, р. Ачешбок, анизийский ярус.

Р о д *Stolzenburgiella* Bittner, 1902

Табл. XLIII, фиг. 2

Stolzenburgiella: Bittner, 1902, с. 508.

Типовой вид. *Spirigera (Stolzenburgiella) bukowskii*, Bittner, 1902. Анизийский ярус Динарид.

Диагноз. Небольших размеров округлые раковины, покрытые тонкими интенсивно ветвящимися ребрами, прослеживающимися до макушек. Макушка короткая, острая, форамен точечный. Синус и возвышение развиты слабо. Стрoение кардиналия и апикального аппарата не известно. Югальные ветви короткие, спираль с малым числом оборотов.

Геологическое и географическое распространение. Анизийский век Динарид.

Р о д *Tetractinella* Bittner, 1890

Табл. XLV, фиг. 3; рис. 107

Tetractinella: Bittner, 1890, с. 300.

Типовой вид. *Terebratulites trigonellus* Schlotheim, 1820. Средний триас ФРГ.

Диагноз. Небольших размеров раковины без синуса и возвышения. На поверхности каждой створки развиты четыре высоких тонких гребневидных ребра, разделенных широкими плоскими межреберными промежутками.

В брюшной створке брюшные пластины тонкие, длинные. Ножной воротничок слабо развитый. Замочный отросток низкий, не вдается в дельтириальную полость. Замочная пластина тонкая, высокая. Вторичные отложения в раковине не развиты. Югум с небольшим седлом. Югальные ветви прослеживаются до половины первичных лент.

Геологическое и географическое распространение. Средний триас Альп, Карпат, Балкан, Динарид, Кавказа, Памира.

Р о д *Ochotathyris* gen. nov.

Табл. XLIII, фиг. 5; рис. 108

Типовой вид. *Oxycolpella ochotica* Dagens, 1965. Норийский ярус Северо-Востока СССР.

Диагноз. Раковины гладкие, без концентрических пластин нарастания. Синус слабо развитый, плавно переходит в боковые стороны. Макушка толстая, сильнозагнутая. Зубные пластины редуцированы, имеют вид коротких дельтириальных килей. Ножной воротничок слабо развитый. Замочный отросток низкий, не вдается в дельтириальную полость, замочная пластина массивная. Югум с небольшим седлом, югальные ветви короткие.

Описание. Раковины средних размеров, слегка вытянутые в длину. Синус и возвышение слабо развитые, плавно переходят в боковые поверхности створок. Макушка толстая, сильнозагнутая, достигает спинной створки. Поверхность раковины гладкая, концентрические пластины нарастания отсутствуют. Сильно развит призматический слой раковины.

Зубные пластины очень короткие, не достигают дна створки, выступают в виде коротких килей, наклоненных к смычной плоскости створок. Ножной воротничок слабо развитый, имеет вид тонкой перемишки между основаниями зубных пластин. Замочный отросток низкий, уплощенный, не вдается в дельтириальную полость брюшной створки, разделение на лопасти почти не выражено. Замочная пластина массивная, низкая. Миофрагм длинный, низкий. Спираль с большим числом оборотов (до 12—15), югум берет начало от средней части первичных лент. Имеется неболь-

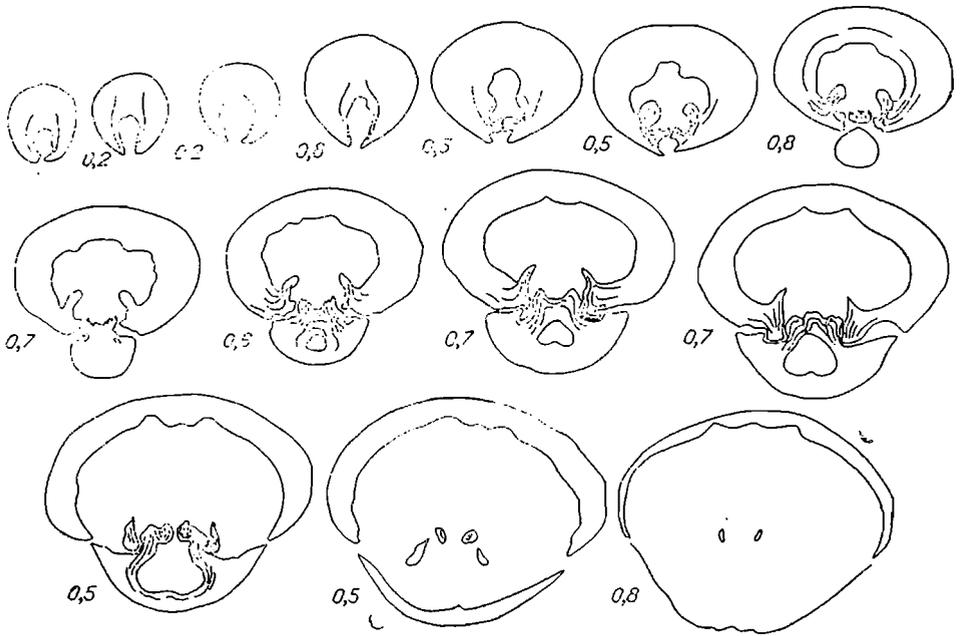


Рис. 108. Серия поперечных срезов через раковину *Ochotathyris ochotica*; Северо-Восток СССР, р. М. Туромча (басс. р. Гляжги), норийский ярус (Дагис, 1965).

шое югальное седло. Ветви югума очень короткие, заканчиваются в начальной части умбоальных допастей.

Видовой состав. *Ochotathyris ochotica* Dagys, 1965a, с. 132; *Oxycolpella* sp. (Дагис, 1965a, с. 135).

Сравнение. Первоначально виды, отнесенные нами к роду *Ochotathyris*, были описаны в составе рода *Oxycolpella*, от которого существенно отличаются редуцированными зубными пластинами, слабым развитием и простым строением пошного воротничка, маленьким, не вдающимся в брюшную створку замочным отростком, а также крайне короткими югальными ветвями.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Северо-Востока СССР, Приморья.

Р о д *Spirigerellina* gen. nov.

Типовой вид. *Spirigerellina pygmaea* sp. nov. Оленекский ярус Мангышлака.

Диагноз. Маленькие гладкие раковины, синус и возвышение обычно развиты. Макушка тонкая, низкая. Форамен точечный. Зубные пластины тонкие, длинные, расходящиеся. Замочный отросток низкий, не вдается в брюшную створку. Замочная пластина тонкая, уплощенная, лежит в смычной плоскости створок. Югум с очень короткими ветвями.

Описание. Раковины округлых или округленно-прямоугольных очертаний, маленьких размеров. Синус и возвышение развиты в разной степени, обычно плавно переходят в боковые поверхности. Иногда присутствуют узкие средние желобки на обеих створках. Макушка короткая, прободенная очень тонким точечным фораменом. Обе створки обычно выпуклые в равной степени. Поверхность створок гладкая, концентрические пластины нарастания отсутствуют. Призматический слой не развит.

В брюшной створке длинные тонкие зубные пластины, слегка расходящиеся от макушки. Пошной воротничок слабо развит. Замочный отросток низкий, не вдается в дельтиральную полость брюшной створки. Замочная пластина тонкая, уплощенная, лежит в смычной плоскости

створок, неперфорированная. Обычно имеется низкий септальный валок. Спираль с малым числом оборотов (6—10). Югум соединяет средние части первичных лент, имеет высокий югальный стержень. Югальные ветви короткие, заканчиваются у начальных частей умбональных доластей.

Видовой состав. *Spirigerellina pygmaea* sp. nov.; ? *Spirigera ausseana* Bittner (1890, с. 245); ? *S. canaliculata* Bittner (1902, с. 573); *S. erubescens* De Toni (1914, с. 188); *S. hunica* Bittner (1899, с. 31); *S. kittli* Bittner (1902, с. 571); *S. stoliczkai* Bittner (1899a, с. 23).

Сравнение. Новый род обнаруживает большое сходство с пермским родом *Araxathyris* Grunt и, по всей вероятности, является непосредственным потомком последнего. Однако между триасовыми и пермскими формами существует ряд устойчивых отличий в морфологии раковины, позволяющих разделять эти роды.

Так, все исследованные виды рода *Spirigerellina* имеют низкий замочный отросток, не выдающийся в дельтиральный полость брюшной створки, со слабо намечающимися долями, тогда как у *Araxathyris* замочный отросток массивный, отчетливо двухлопастной и вдается в брюшную створку. *Spirigerellina* имеет тонкую уплощенную замочную пластину, тогда как у *Araxathyris* она массивная, крышеобразно изогнутая. Отличаются эти роды и по строению спирали. Триасовые представители имеют меньшее количество оборотов спирали, очень короткие югальные ветви и длинный югальный стержень. У рода *Araxathyris*, насколько можно судить по пришлифовкам этого рода, данным Т. А. Грунт (1965, рис. 42), югальные ветви достигают половины длины первичных лент, а югальный стержень короткий, сильно наклоненный, имеет вид не сплошного стержня, а крышеобразной пластины. Кроме того, у всех видов рода *Spirigerellina* отсутствует призматический слой, столь характерный для рода *Araxathyris*.

Геологическое и географическое распространение. Оленекский — карийский века Альп, Динарид, Карпат, Кавказа, Приморья.

Spirigerellina pygmaea sp. nov.*

Табл. XLIII, фиг. 8; рис. 109

Голотип. ИГиГ, № 394/76. Мангышлак, хр. Каратаучук, колодцы Долпапа; оленекский ярус.

Описание. Округленно-пятиугольных или поперечно-овальных очертаний небольших размеров раковины. Голотип имеет 12 мм в длину, 13 в ширину, 8 мм в толщину. Обе створки выпуклы в равной степени, или брюшная створка несколько выше спинной. Боковые края округлены, лобный, как правило, несколько уплощен. Максимальная толщина раковины приурочена к средней части, а положение наибольшей ширины сдвинуто к лобному краю. На брюшной створке широкий и довольно глубокий синус, прослеживающийся до 1/2 ее длины. Возвышение на спинной створке слабо развито. Язычок полукруглый или трапецевидный, низкий. Макушка короткая, загнутая, обычно соприкасается со спинной створкой.

Зубные пластины тонкие, боковые примакушечные полости не заполнены вторичными утолщениями. Ножкой воротничок выступает в виде перемычки между передними частями зубных пластин. Замочный отросток низкий, с неотчетливыми долями, плавно переходит в замочную пластину. Внутренняя замочная пластина отделена от внешних вентрально выступающими круральными основаниями. Кардиналий в целом тонкий, вторичные утолщения не развиты. Септальный валок низкий. Спираль

* *Pygmaea* (лат.) — мелкорослая.

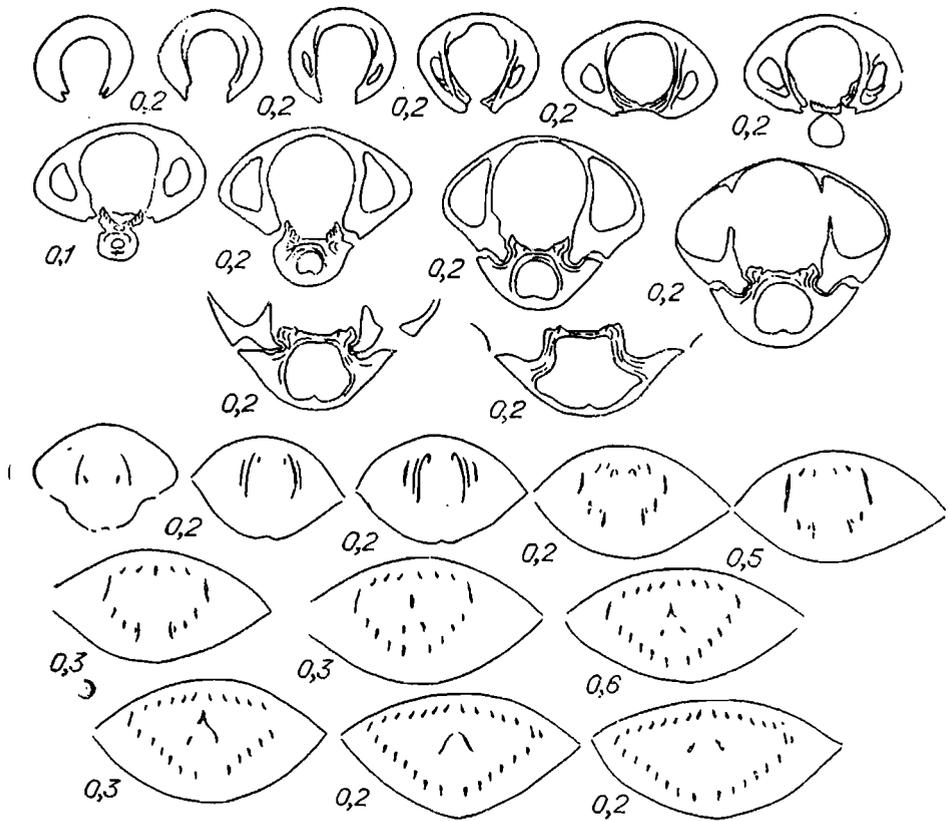


Рис. 109. Серия поперечных срезов через раковину *Spirigerellina pygmaea*; экз. № 394/84, Мангышлак, хр. Каратаучик, оленекский ярус.

с 8—10 оборотами, югальные ветви прослеживаются до $1/3$ длины первичных лент спирали.

Сравнение. От сходного и несомненно относящегося к роду *Spirigerellina* вида *S. stoliczkae* пз среднего триаса Гималаев новый вид отличается более широкой раковиной и иными её очертаниями, сильнее развитым синусом и в два раза меньшими размерами.

Близкая по размерам и очертаниям *S. kittli* имеет хорошо видимый желобок на спишней створке, а также более узкий и слабее выраженный синус, чем достаточно четко отличается от *S. pygmaea*.

Геологическое и географическое распространение. Оленекский век Мангышлака и Приморья.

Материал. Более 50 полных экземпляров — колодцы Долнапа, Мангышлак; 12 разрозненных створок — мыс Балка, о. Русский, Приморье.

ПОДСЕМЕЙСТВО DIPLOSPIRELLINAE SCHUCHERT, 1894

Югальные ветви длинные, прослеживаются до вершин спиральных конусов. Средний — поздний триас.

Объединяет роды: *Diplospirella* Bittner, 1890; *Anisactinella* Bittner, 1890; *Euractinella* Bittner, 1890; *Pexidella* Bittner, 1890.

Р о д *Diplospirella* Bittner, 1890

Табл. XLV. фиг. 4

Diplospirella: Bittner, 1890, с. 297.

Типовой вид. *Terebratula wismani* Münster, 1841, Карийский ярус Южных Альп.

Диагноз. Раковины маленькие, гладкие, примерно равносторчатые. Синус плохо выражен или отсутствует. Макушка низкая, форамен точечный. Зубные пластины тонкие, слегка расходящиеся. Замочный отросток низкий, короткий, не вдается в дельтириальную полость брюшной створки. Замочная пластина толкая, уплощенная. Югум начинается от первой половинки первичных лепт, имеет длинный стержень, от которого отходят югальные ветви, прослеживающиеся до вершины конусов спиралей.

Геологическое и географическое распространение. Авизийский — карнийский века Альп, Карпат, Динарид, Кавказа.

Р о д *Pexidella* Bittner, 1890

Табл. XLV, фиг. 6; рис. 110

Pexidella: Bittner, 1890, с. 300.

Типовой вид. *Spirigera strohmayeri* Suess, 1855. Норийский ярус Восточных Альп.

Диагноз. Маленькие гладкие удлиненные раковины с обычно хорошо развитым синусом и возвышением и довольно толстой умеренно загнутой макушкой. Зубные пластины рудиментарны, часто слиты с боковыми стенками раковины. Замочный отросток низкий, не вдается в брюшную створку, замочная пластина массивная. Задние части обеих створок сильно утолщены. Югум начинается от очень широких умбоначальных лопастей, лишен стержня. Длинные югальные ветви, прослеживающиеся до вершины конусов спиралей, отходят непосредственно от югального седла.

Геологическое и географическое строение. Средний — поздний триас Альп, Карпат, Динарид, Кавказа, Памира.

Р о д *Anisactinella* Bittner, 1890

Табл. XLV, фиг. 5; рис. 111

Anisactinella: Bittner, 1890, с. 302.

Типовой вид. *Terebratulа quadruplecta* Münster, 1841. Карнийский ярус Южных Альп.

Диагноз. Маленькие уплощенные раковины с резко отграниченными от боковых частей синусом и возвышением. Боковые поверхности гладкие, синус и возвышение складчатые. Зубные пластины короткие, слиты с боковыми стенками створки. Замочный отросток очень высокий, сильно вдается в брюшную створку, сложнопостроенный; замочная пластина массивная. Детали строения югума не известны (возможно, такие же, как у *Pexidella*), югальные ветви длинные.

Геологическое и географическое распространение. Авизийский — карнийский века Альп, Карпат, Динарид, Кавказа.

Р о д *Euractinella* Bittner, 1890

Табл. XLV, фиг. 7

Euractinella: Bittner, 1890, с. 302.

Типовой вид. *Terebratulа contraplecta* Münster, 1841. Карнийский ярус Южных Альп.

Диагноз. Маленькие округлые раковины, лишенные синуса и возвышения. На поверхности раковины редкие пологие складки. Каждая складка на брюшной створке соответствует складке на спинной. Из внутреннего строения известны только длинные югальные ветви, прослеживающиеся до вершины конусов спиралей.

Геологическое и географическое распространение. Ладинский — карнийский века Южных и Северных Альп.

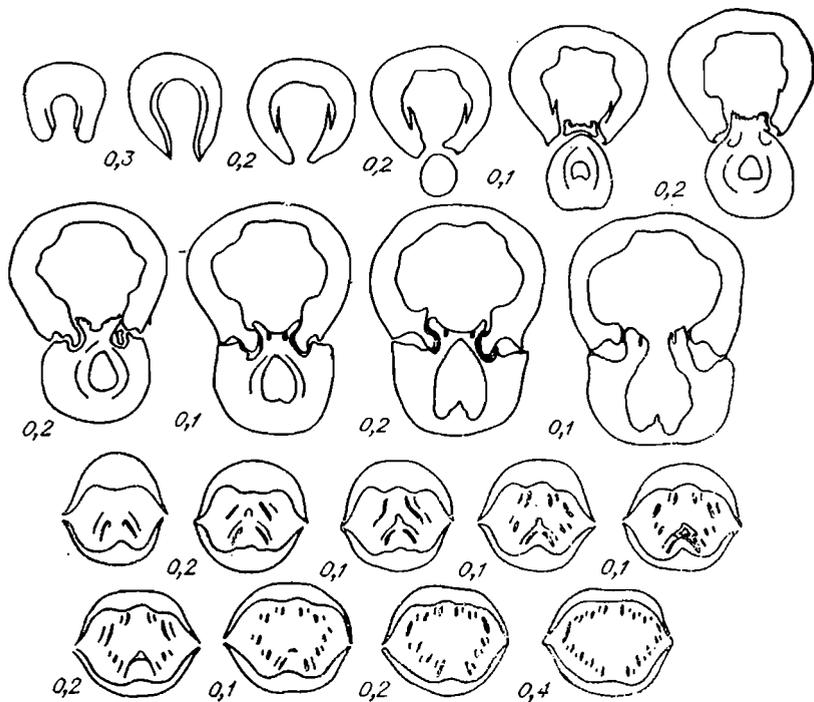


Рис. 110. Серия поперечных срезов через раковину *Pexidella strohmayri*; экз. № 394/275, Северо-Западный Кавказ, г. Шапка, поррийский ярус.

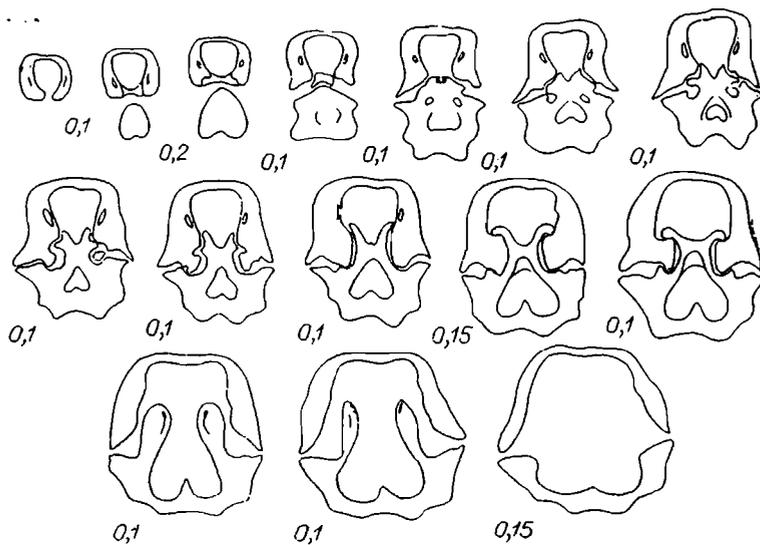


Рис. 111. Серия поперечных срезов через раковину *Anisactinella quadriplicata*; Венгрия, Веспрем, карпийский ярус.

Пористые атириды.

Силур — поздний триас.

Включает два семейства — Rhynchospirinidae Schuchert et Le Vene и Retziidae Waagen.

Замечания. Буко и др. (Boucot et al., 1964, 1965) в последней ревизии этой группы с ретциидами объединили подсемейство Athyrisinae Grabau (обычно относимое к Athyrididae), ранг которого они повысили до надсемейства. Таким образом, по схеме Буко и др. подотряд Retziidina включал два надсемейства — Retziacea и Athyrisinacea. К последнему таксону они отнесли совершенно разные формы главным образом на основании радиальной скульптуры и отсутствия пористости.

Род *Dzieduszyckia*, как показала Г. Бернат (Biernat, 1967), является ринхонеллоидной формой. Род *Misolia* характеризуется всеми структурами кардиналия и ручных поддержек, свойственных мезозойским Spirigerellidae, к которым он, без всяких сомнений, относится. Если исключить еще неясный род *Uncinella*, в составе рассматриваемого таксона остаются только два очень близких рода *Athyrisina* и *Molongia*. В нашей коллекции нет типового вида рода *Athyrisina*, но проведенные дополнительные исследования *Retziella weberi* Никифорова (Никифорова, 1937) из верхнего силура Ферганы показали, что этот вид имеет все особенности как внешнего, так и внутреннего строения рода *Athyrisina*. Для *R. weberi* характерен ринхонеллоидный облик с ясным синусом и возвышением, загнутая макушка и мезотиридный форамен, грубые ребра и отсутствие пористости стешки раковины. Из внутренних структур ему свойственно наличие зубных пластин, замочной пластины, небольшого септальня и септы (Данис, 1972б). Все эти признаки характерны для рода *Athyrisina* согласно новому описанию этого рода, данному Буко и др.

Отсутствие пористости и совершенно иное строение кардиналия ставят под сомнение возможность сближения Athyrisinidae и Retziidae, что, впрочем, отмечали и Буко и др. (Boucot et al., 1964), считая, что эти морфологические отличия предполагают «только рудиментарные связи между пористыми и непористыми ветвями» (с. 815). С другой стороны, совершенно очевидна чрезвычайная близость строения апикальной части брюшной створки, кардиналия и структуры раковины Athyrisinidae с таковыми Meristellidae, куда мы и предлагаем отнести эту группу, ограничив Retziidina только пористыми формами.

В пределах подотряда Retziidina в современном его понимании в разное время были выделены два таксона семейственной группы — Retziinae Waagen, 1883 и Rhynchospirinidae Schuchert et Le Vene (= Rhynchospirinae Schuchert, 1894), в которые вкладывался, несмотря на разные названия, примерно одинаковый смысл. В этой связи последний таксон обычно считался синонимом первого. Буко и другие (Boucot et al., 1964) рассматривали эти семейства как самостоятельные на основании небольших вариаций в ребристости раковины и ограничили объем Rhynchospirinidae лишь двумя родами — *Rhynchospirina* и *Homeospira*. При такой трактовке семейства Rhynchospirinidae оно очень трудно отделимо от ретциид. Вместе с тем древнейшие ретциидные формы имеют определенное и существенные отличия от более молодых родов, заключающиеся в строении ручных поддержек и в первую очередь югума. Югум у древнейших ретциидных родов очень просто устроен, имеет вид заостренной на вершине перемычки и лишен всяких отростков в отличие от более поздних форм, снабженных разного рода отростками, иногда сложно-построенными.

Намеченные крупные различия в строении брахидия, который при жизни организмов служил поддержкой одного из важнейших органов —

лофофора, по нашему мнению, могут быть положены в основу выделения таксонов семейственного ранга. В этом случае в семействе Rhynchospiridae, кроме древнейших родов *Homoospira* и *Rhynchospirina* с простым югумом, должны быть объединены и роды *Trematospira*, *Parazyga* и, возможно, *Leptospira*, которые в силу устойчивых морфологических отличий (форма раковины), а также биогеографических и стратиграфических особенностей могут быть обособлены в качестве самостоятельного подсемейства. Этот вывод, сделанный на основании анализа филогенетической схемы ретциид, составленной Буко и другими (Boucot et al., 1964, рис. 4), к сожалению, не отражен в системе этой группы, предложенной теми же авторами. Формы с более сложным строением югума, представляющие следующий этап морфогенеза брахидия, нами рассматриваются в составе семейства Retziidae. В пределах последнего на основании модификаций дистального конца югального отростка и его соотношения с первичной лентой устанавливается несколько групп родов — самостоятельных подсемейств, описания которых приводятся ниже.

С Е М Е Й С Т В О RETZIIDAE WAAGEN, 1883

[Nom. transl. Hall et Clarke, 1895 (ex Retziinae Waagen, 1883)]

Ретциидины, имеющие югальный стержень и обычно в разной степени развитые югальные ветви.

Ранний девон — триас.

Объединяет три подсемейства — Retziinae Waagen, Hungarispirinae Dagys, Neoretziinae Dagys.

ПОДСЕМЕЙСТВО RETZIINAE WAAGEN, 1883

Югум с простым стержнем или с короткими свободными югальными ветвями. Девон — средний триас.

Включает роды *Retzia* King, 1850; *A cambona* White, 1862; ? *Eumetria* Hall, 1864; *Hustedia* Hall et Clarke, 1893; ? *Plectospira* Cooper, 1942; *Husteddiella* Dagys, 1972; *Schwagerispira* Dagys, 1972.

Замечания. Систематика рассматриваемого таксона нуждается в дальнейшем изучении. Не исключена возможность, что при предложенном объеме подсемейства Retziinae оно объединяет не одну филогенетическую ветвь. В первую очередь здесь следует отметить род *Eumetria*, имеющих ушкальное строение кардиналия не только для ретциид, но и всего отряда Athyridida. В настоящее время детализация системы подсемейства невозможна в связи с явно недостаточными сведениями о строении брахидия палеозойских форм.

Р о д *Husteddiella* Dagys, 1972

Табл. XLII, фиг. 6, 7; рис. 112

Husteddiella: Дагис, 1972б, с. 100.

Типовой вид. *Husteddiella planicosta* Dagys, 1972. Оленекский ярус Приморья.

Диагноз. Маленькие овальные раковины со сглаженными ребрами. Макушка короткая, обычно прямая, форамен мезотрипидный. Без зубных пластин, но с отчетливым пожным воротничком. Замочный отросток низкий, септа короткая. Югум с толстым стержнем, лишены шпиров. Югальные ветви не развиты.

Геологический возраст и географическое распространение. Ранний триас Приморья и, возможно, Шлидбергена.

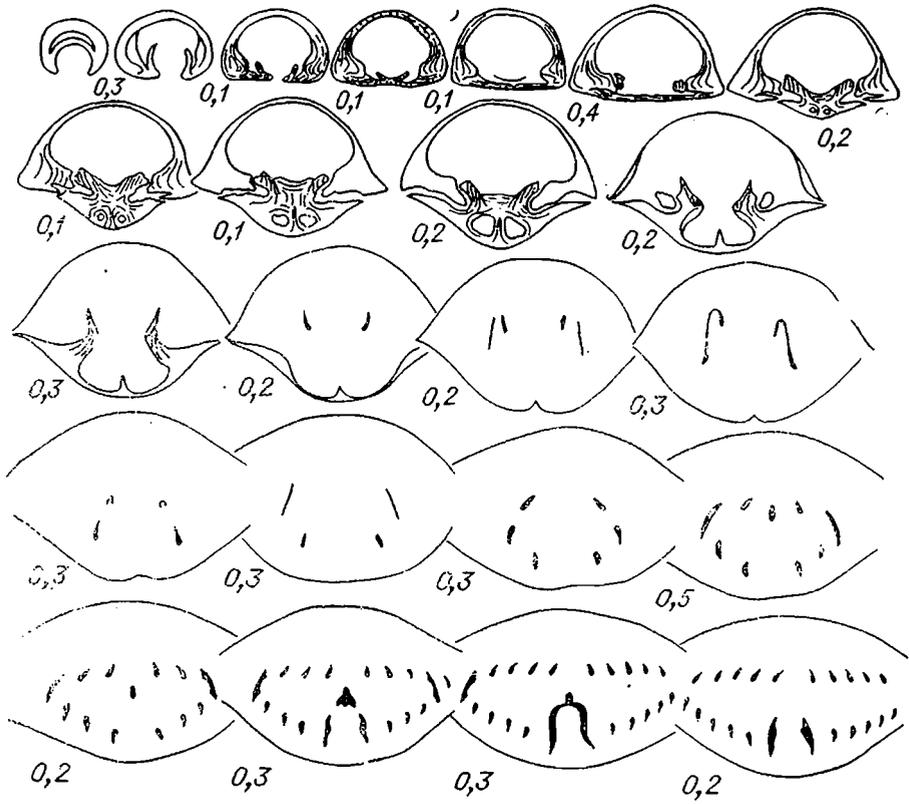


Рис. 112. Серия поперечных срезов через раковину *Hustedella planicosta*; экз. № 380/3. Приморье, о. Русский, оленекский ярус.

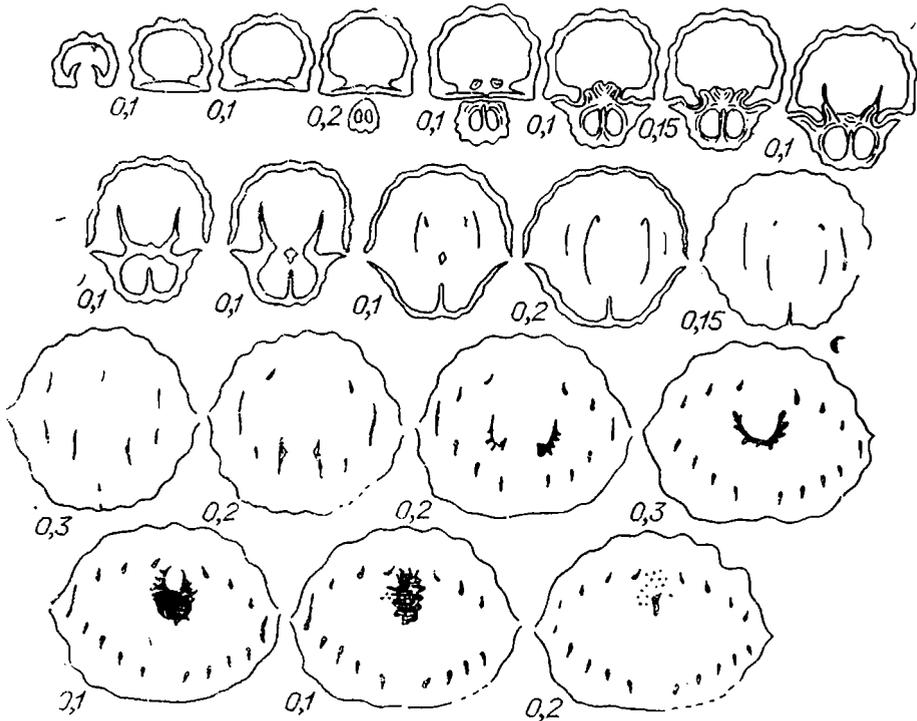


Рис. 113. Серия поперечных срезов через раковину *Schwagerispira schwageri*; экз. № 394/283. Болгария, Зап. Старая Планина, Мелено, анципийский ярус.

Р о д *Schwagerispira* Dagys, 1972

Табл. XLII, фиг. 8; рис. 113

Schwagerispira: Дагис, 1972б, с. 101.

Типовой вид. *Retzia schwageri* Bittner, 1890. Средний триас Венгрии.

Диагноз. Раковины небольших и средних размеров, несут грубые угловатые ребра. Макушка загнутая, форамен пермезотиридний. Зубные пластины отсутствуют. Замочный отросток сильноразвитый, круральные пластины высокие. Югум отходит от умбональных лопастей, стержень югума желобковидный, не раздвоенный на конце, несет длинные шпиги.

Геологическое и географическое распространение. Средний триас Альп, Карпат, Динарид, Балкан, Кавказа, Памира, возможно, Китая.

ПОДСЕМЕЙСТВО HUNGARISPIRINAE DAGYS, 1972

Югум с отростком, дающим начало длинным вторичным ветвям, прослеживающимся между лентами до вершины конусов спиралей. Поздний триас. Объединяет один род.

Р о д *Hungarispira* Dagys, 1972

Табл. XLII, фиг. 12; рис. 114

Hungarispira: Дагис, 1972б, с. 102.

Типовой вид. *Retzia aracanga* Bittner, 1900. Венгрия, карнийский ярус.

Диагноз. Маленькие, сильно вытянутые в длину раковины с очень высокой брюшной створкой. Палинтроп отклонен от смычной плоскости в сторону брюшной створки. Поверхность раковины несет густые тонкие ребра. Зубные пластины и ножной воротничок не развиты. Высокий двулопастной замочный отросток сильно вдается в брюшную створку. Югум отходит от средней части первичных лент, югальный стержень длинный. Спираль с малым числом оборотов (около 5).

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Южных Альп и Венгрии.

ПОДСЕМЕЙСТВО NEORETZIINAE DAGYS, 1972

Отросток югума вторично соединен с вентральными частями первого оборота спирали. Средний — поздний триас.

Объединяет два рода — *Neoretzia* Dagys, 1963 и *Cassianospira* Dagys, 1972.

Р о д *Cassianospira* Dagys, 1972

Табл. XLII, фиг. 11; рис. 115

Cassianospira: Дагис, 1972б, с. 103.

Типовой вид — *Retzia loczyi* Bittner, 1903. Венгрия, карнийский ярус.

Диагноз. Маленькие сильно неравностворчатые раковины с округленно-четырёхугольной спиной створкой и высокой колпачковидной брюшной створкой. Поверхность створок с редкими грубыми ребрами, прослеживающимися до макушек. Форамен субмезотиридний. Замочный край очень широкий, почти равен максимальной ширине раковины. Ножной воротничок отсутствует. Замочный отросток низкий, круральные пластины высокие. Септа длинная, прослеживается более чем на половину длины спиной створки. Спираль с малым числом оборотов.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Альп и Карпат.

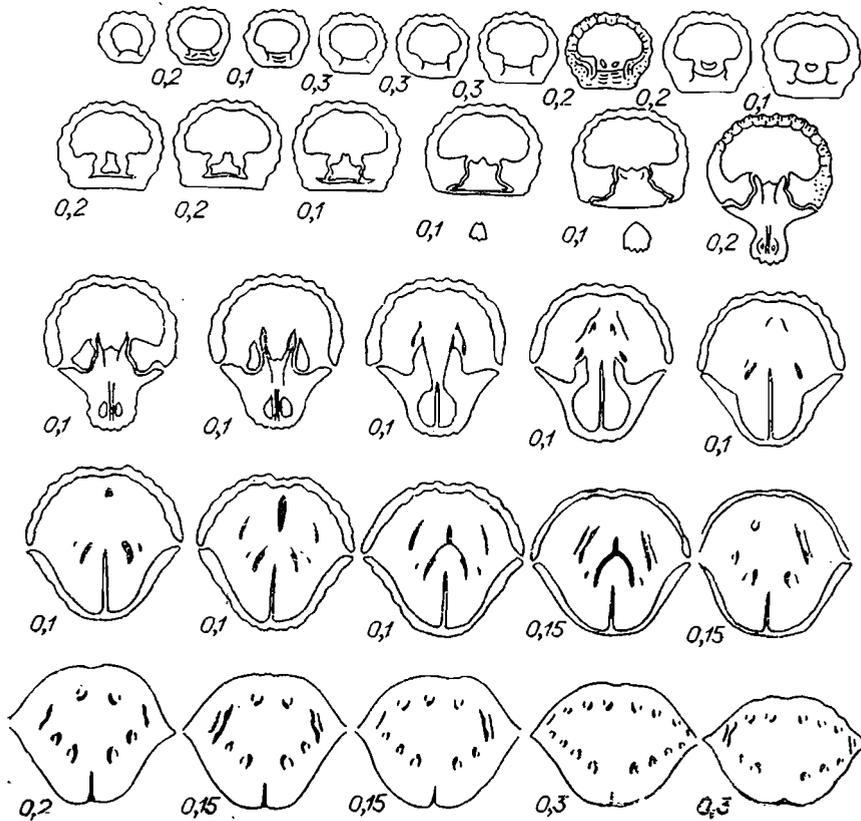


Рис. 114. Серия поперечных срезов через раковину *Hungarispira aracanga*; экз. № 394/286, Венгрия, Веспрем, карийский ярус.

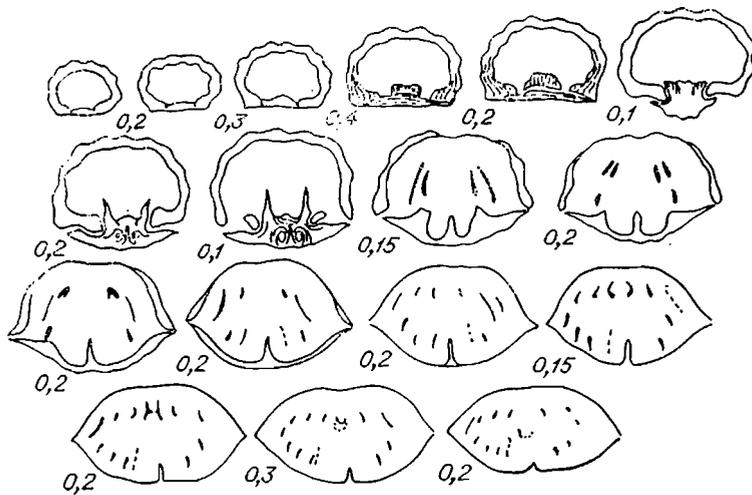


Рис. 115. Серия срезов через раковину *Cassianospira loczyi*; экз. 394/289, Венгрия, Веспрем, карийский ярус.

Neoretzia: Дагис, 1963а, с. 130.

Типовой вид. *Retzia superbescens* Bittner, 1890. Норийский ярус Чехословакии.

Диагноз. Крупных размеров удлинненно-овальные раковины с выпуклыми примерно в равной степени створками. Макушка короткая. Форамен пермезотиридный. Палиятроп лежит в смычной плоскости раковины. Нет зубных пластин, но хорошо развит ножкой воротничок. Замочный отросток массивный, круральные пластины высокие. Седла тонкая, высокая. Поровые каналы интенсивно ветвятся, резко дифференцированы на внутренней поверхности раковины.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Альп, Карпат, Крыма, Кавказа, Памира, Гималаев.

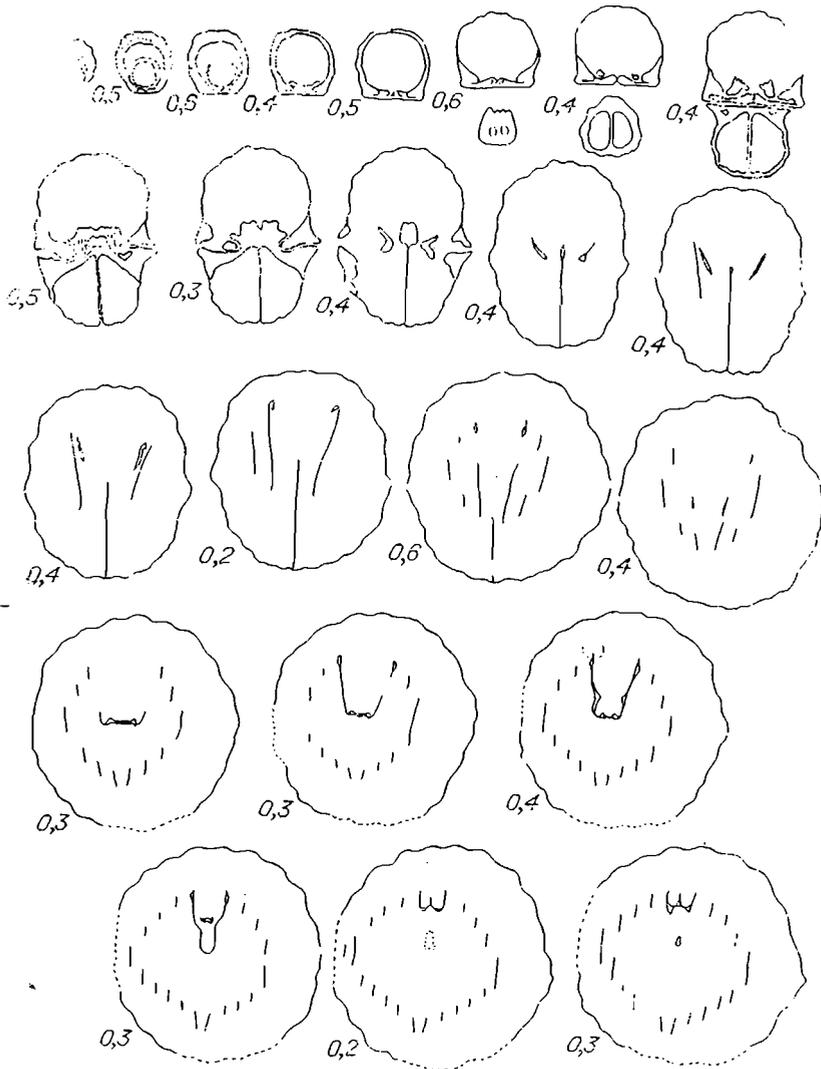


Рис. 116. Серия поперечных срезов через раковину *Neoretzia superbescens*; Северо-Западный Кавказ, г. Ятыргварта, норийско-ретские отложения.

Двояковыпуклые раковины с нестрофическим ростом. Брюшной палитроп с дельтириальным отверстием, в разной степени закрытым дельтидиальными образованиями. Ручные поддержки в виде разной сложности петли. Спиккулы обычно развиты в мантии, лофофоре и стенке тела. Лофофор у современных форм трохлоф, шизолоф, птихолоф, циголоф или плектолоф, но среди ископаемых встречаются роды с иным строением лофофора. Стенка раковины пористая, поровые каналы пронизывают все слои раковины (кроме периостракума). Ранний девон — ныне.

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

Стели (Stehli, 1956) на основании обзора эволюции петли теребратулоид пришел к выводу, что среди этой группы имеются три основных типа петель — центронелловая, теребратулоидная и теребрателлоидная, зародившиеся в начале развития отряда и, кроме первого, исчезнувшего в палеозос, известные без существенных изменений до настоящего времени. Последние три типа ручных поддержек им были положены в основу выделения трех подотрядов (Stehli, 1965).

Эта система достаточно убедительна при рассмотрении взрослых форм и онтогенеза современных видов, но ее искусственный характер сразу обнаруживается, если привлечь данные по постэмбриональному развитию ручных поддержек ископаемых форм. Как было показано (Дагис, 1968, 1972а), сходные во взрослом состоянии петли в разных генетических ветвях развивались совершенно разными путями и в ряде случаев независимо. С другой стороны, сходные онтогенетические модификации, благодаря отклонениям на последних стадиях развития, могут привести к принципиально новым типам строения петли. Следовательно, всякое формальное использование только морфологии петель взрослых экземпляров, без учета их онтогенеза и тенденций исторического развития (филогенеза), чревато серьезными ошибками в систематических построениях.

Явная полифилетичность длиннопетельчатых теребратулоид не позволяет объединить все группы, имеющие петли с длинными нисходящими и восходящими ветвями, в один подотряд, как это было предложено Стелли (Stehli, 1965). Также нельзя считать принципиальными отличия в онтогенезе петли у *Terebratulidina* и *Terebratellidina*. В обеих группах известны вторичные элементы петли, возникающие от септального столбика или вертикальной пластины центронелловой петли и являющиеся гомологичными образованиями. Соединение петли с септой носит вторичный характер и может отсутствовать у древних *Terebratellidina* (семейство *Zeilleridae*) или иметь эпизодический характер (семейство *Aulacothyrapsidae*).

На основании этих соображений, подробнее изложенных в следующей главе, мы отказались от традиционного деления теребратулоид на две группы независимо от того, какой таксономический ранг этим группам

придавался. Также, по-видимому, нет необходимости выделять подотряд *Centronellidina*, в состав которого входят древнейшие теребратулиды единственного надсемейства *Stringocerphalacea*.

Отряд *Terebratulida* объединяет в настоящее время восемь надсемейств: *Stringocerphalacea* King, *Cryptonellacea* Thomson, *Cranaenacea* Cloud, 1942 [nom. transl. hic. (ex *Cranaeninae* Gray)], *Loboidothyridacea* Makridin, *Dallinacea* Beecher, *Terebratellacea* King.

НАДСЕМЕЙСТВО *DIELASMATACEA* SCHUCHERT, 1913

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

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

Объединяет семейства: *Dilasmataceae* Schuchert, *Centronelloideidae* Stehli, *Gileidiidae* Campbell, *Aulacothyroideidae* Dagys, *Angustothyrididae* fam. nov., ? *Heterelasminidae* Likharew.

СЕМЕЙСТВО *DIELASMATIDAE* SCHUCHERT, 1913

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

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

Объединяет подсемейства: *Dielasmatinae* Schuchert, *Girtyellinae* Stehli, *Zugmayeriinae* Dagys, ? *Juvavellinae* Bittner.

ПОДСЕМЕЙСТВО *DIELASMATINAE* SCHUCHERT, 1913

Петля диелазмондная, без длинных фланг. Зубные пластины в разной степени развития. Септальные пластины хорошо развиты, могут опираться на септу с образовавшем септалью. Круры инфузиформные, префальциформные или диелазмондные. Карбон — триас.

Включает роды *Dielasma* King, 1859; *Balanococoncha* Campbell, 1957; *Dielasmina* Waagen, 1882; *Fletcherithyris* Campbell, 1965; *Hemiptychina* Waagen, 1882; *Lowenstamia* Stehli, 1961; *Whitspakia* Stehli, 1964; *Jochelsonia* Stehli, 1961; *Hoskingia* Campbell, 1968 из верхнего палеозоя и триасовые роды *Adygella* Dagys, 1959; *Arctothyris* Dagys, 1965; *Aspidothyris* Dierper, 1908; *Coenothyris* Douvillé, 1879; *Dinarella* Bittner, 1892; *Propygope* Bittner, 1890; *Rhaetina* Waagen, 1883; *Sulcatothyria* gen. nov.; *Sulcatinella* gen. nov.; ? *Cruratula* Bittner, 1890.

Род *Adygella* Dagys, 1959

Табл. XLVI, фиг. 1; рис. 117, 118

Adygella: Дагис, 1959а, с. 25; Дагис, 1963а, с. 167.

Типовой вид. *Adygella cubanica* Dagys, 1959. Норийский ярус Кавказа.

Диагноз. Разных размеров, но чаще маленькие раковины с унипликатной или сульципликационной комиссурой. Макушка короткая, с округленными плечиками, форамен пермезотиридный. Зубные пластины тонкие, расходящиеся. Замочный отросток отсутствует. Замочные пластины лежат в смежной плоскости створок, четко отделены от приямочных гребней

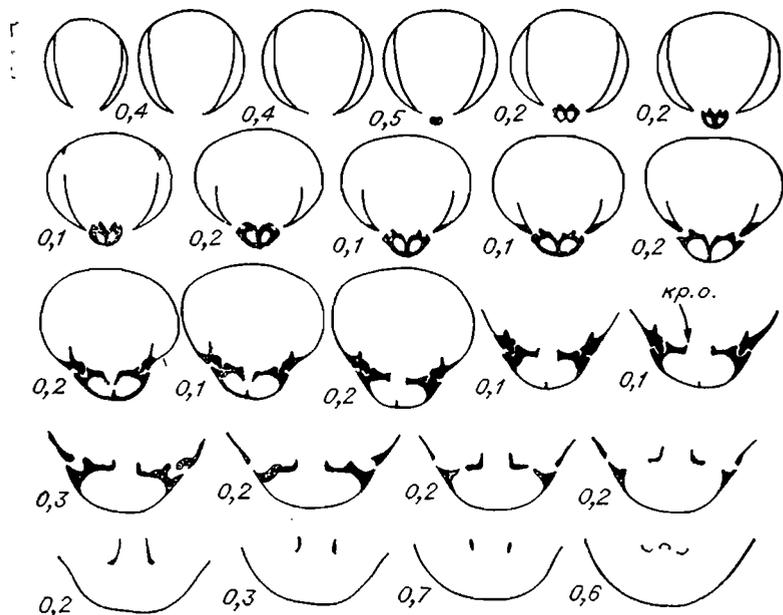
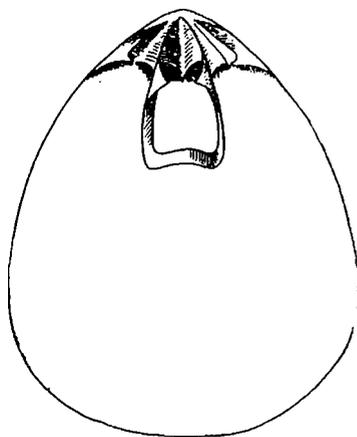


Рис. 117. Серия поперечных срезов через раковину *Adyrella sibanica*; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, порийский ярус (Дагис, 1963а).

Рис. 118. Реконструкция внутреннего строения спиной створки *Adyrella sibanica* (по рис. 117).



и круральных оснований. Имеются септа и глубокий септаллий. Петля короткая, с уплощенной поперечной лентой.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Альп, Карпат, Кавказа.

Р о д *Arctothyris* Dagys, 1965

Табл. XLVI, фиг. 6; рис. 119

Arctothyris: Дагис, 1965а, с. 140.

Типовой вид. *Arctothyris solitus* Dagys, 1965. Ладинский ярус Северо-Востока СССР.

Диагноз. Удлиненно-овальные раковины с равновыпуклыми створками. Лобная комиссура унпликатная. Макушка короткая, с округлыми плечиками. Зубные пластины отсутствуют, имеется ножной воротничок. Замочный отросток широкий, низкий, не расчленен на лопасти. Замочные

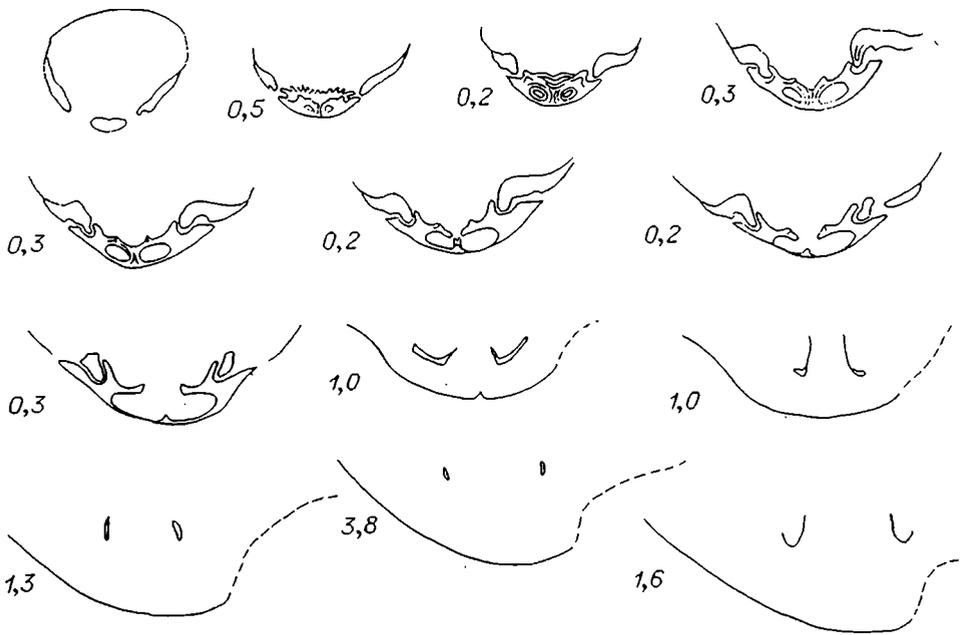


Рис. 119. Серия поперечных срезов через раковину *Arctothyris solitus*; Северо-Восток СССР, р. Буякут, ладинский ярус (Данис, 1965).

пластины широкие, лежат в смычной плоскости створок, четко отделены от приямочных гребней и круральных оснований. Септа короткая, септалей мелкий. Круры инфулиферового типа.

Геологическое и географическое распространение. Ладинский век Северо-Востока СССР.

Р о д *Aspidothyris* Diener, 1908

Рис. 120

Aspidothyris: Diener, 1908, с. 58.

Типовой вид. *Aspidothyris krafftii* Diener, 1908. Карнийский ярус Гималаев.

Диагноз. Маленькие раковины со слабовздутыми створками и ровной лобной комиссурой. Макушка короткая, сильнозагнутая. Зубные пластины отчетливые. Имеются септальные пластины и септа. Петля центро-нелловая, достигает половины длины спинной створки, с высокой вертикальной пластиной, простирающейся как дорзально, так, возможно, и вентрально.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Гималаев.

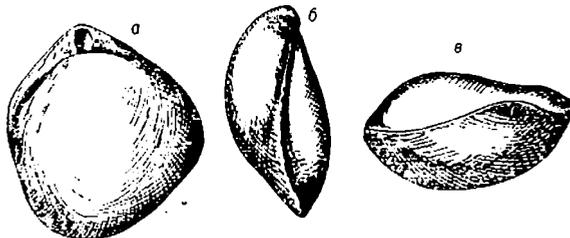


Рис. 120. *Aspidothyris krafftii*.

а — со стороны спинной створки; б — со стороны брюшной створки; в — с лобной стороны (Diener, 1908).

Р о д *Coenothyris* Douvillé, 1879

Табл. XLVI, фиг. 2

Coenothyris: Douvillé, 1879, с. 270.

Типовой вид. *Terebratulites vulgaris* Schlotheim, 1820. Средний триас ФРГ.

Диагноз. Равностворчатые средних размеров раковины с унпликатной или сульципликатной лобной комиссурой. Макушка короткая, с угловатыми плечиками, форамен пермезотиридный. Зубные пластины развиты в разной степени, иногда слиты со стенкой раковины. Ножной воротничок массивный, короткий. Замочный отросток низкий, замочные пластины узкие, часто слиты с приямочными гребнями, наклонены к септе. Септалий обычно глубокий. Круры префальциферового типа, петля короткая, с пологоизогнутой поперечной лентой.

Геологическое и географическое распространение. Средний триас Западной Европы, Кавказа, Гималаев.

Р о д *Dinarella* Bittner, 1892

Табл. XLVI, фиг. 7

Dinarella: Bittner, 1892, с. 24.

Типовой вид. *Dinarella haueri* Bittner, 1892. Норийский ярус Динарид.

Диагноз. Маленькие раковины с уплощенной спинной створкой и умеренно вздутой брюшной. Отчетливый синус на спинной створке и возвышение на брюшной, лобная комиссура сулькатная. Макушка короткая, с острыми плечиками и гипотиридным (?) фораменом. Зубные пластины слабо развитые. Имеются септа и, по всей вероятности, септалий. Петля центронелловая, с короткими нисходящими ветвями и длинной вертикальной пластиной. Остальные детали внутреннего строения неизвестны.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Альп и Динарид.

Р о д *Propygope* Bittner, 1890

Табл. XLVI, фиг. 8

Propygope: Bittner, 1890, с. 210.

Типовой вид. *Terebratula (Propygope) hagar* Bittner, 1890. Карнийский ярус Альп.

Диагноз. Маленьких размеров раковины с сильно вздутыми створками. Лобная комиссура сулькатная. Глубокий синус на спинной створке, соответствующее возвышение выражено слабо. Макушка короткая, с не отчетливыми плечиками, форамен маленький, мезотиридный (?). Зубные пластины отсутствуют. В спинной створке септа и, по-видимому, связанный с нею септалий. Остальные детали строения кардиналия неизвестны. Петля короткая, около 1/3 длины спинной створки, без флангов.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Альп и Динарид.

Р о д *Rhaetina* Waagen, 1883

Табл. XLVI, фиг. 3

Rhaetina: Waagen, 1883, с. 334; Дагис, 1963а, с. 142.

Типовой вид. *Terebratula gregaria* Suess, 1854. Рэтский ярус Восточных Альп.

Диагноз. Обычно крупных размеров раковины с одинаково выпуклыми створками. Лобная комиссура от прямой до сульципликатной. Ма-

кушка толстая, короткая с округленными плечиками, форамен пермезотиридный. Зубные пластины отсутствуют, ножной воротничок развит у всех видов. Замочный отросток маленький, не расчленен на лопасти. Замочные пластины узкие, наклоненные к септе, обычно плохо отделены от приямочных гребней. Септальные пластины длинные, как правило, опирающиеся на дно створки и реже на септальный валок с образованием широкого септалия. Круры диелязмоидные, петля короткая, около 1/3 длины створки, с плавно изогнутой поперечной лентой.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Альп, Карпат, Балкан, Турции, Крыма, Кавказа, Памира, Индокитая.

Р о д *Sulcatothyris* gen. nov.*

Типовой вид. *Sulcatothyris tkhachensis* sp. nov. Карнийский ярус Кавказа.

Диагноз. Раковины неравносторчатые, с сильно уплощенной спинной створкой и выпуклой брюшной. На спинной створке отчетливый синус, лобная комиссура сулькатная. Макушка короткая, с неотчетливыми плечиками, форамен мезотиридный. Зубные пластины отсутствуют. Замочный отросток низкий, нерасчлененный. Замочные пластины узкие, слиты с приямочными гребнями. Септальные пластины соединены, образуют септалий. Петля около 1/3 длины спинной створки, с низкой поперечной лентой.

Описание. Раковины маленькие, створки выпуклые в разной степени. Спинная створка уплощена, с отчетливым синусом в передней части. Брюшная створка равномерно выпуклая, без возвышения. Лобная комиссура сулькатная. Макушка короткая, слабо- или умеренно загнутая, плечики макушки округленные. Форамен довольно крупный, мезотиридный.

★ В брюшной створке зубные пластины отсутствуют. Ножной воротничок короткий, массивный. Замочный отросток низкий, широкий, с сильно рассеченным мнофором. Внешние замочные пластины узкие, слиты с внутренними приямочными гребнями. Септальные пластины широкие, опираются на низкую и толстую септу с образованием очень широкого и мелкого септалия. Септа короткая, низкая, прослеживается до 1/3 длины спинной створки, с субпараллельными нисходящими ветвями и низкой поперечной лентой. Фланги на концах петли не развиты.

Видовой состав. Кроме типового вида к рассматриваемому роду, по всей вероятности, относится *Terebratulula aulacothyroidea* Bittner (1890, с. 62) из карнийских отложений Альп.

Сравнение. Сходный внешний облик у рода *Dinarella* Bittner, от которого *Sulcatothyris* отличается типом петли. Близкий облик и у описываемого ниже нового рода *Sulcatinella*, но он имеет зубные пластины, более длинную, снабженную шипами петлю, чем существенно отличается от рода *Sulcatothyris*.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Кавказа и, возможно, Альп.

Sulcatothyris tkhachensis sp. nov.**

Табл. XLVI, фиг. 4; рис. 121

Голотип. ИГГ, № 394/290. Северо-Западный Кавказ, г. Б. Тхач, карнийский ярус.

Описание: Раковины до 14 мм в длину, 12 в ширину и 7 мм в толщину удлиненно-овальных или округленно-ромбических очертаний. Спинная створка уплощена, с широким и неглубоким синусом, начинающимся

* *Sulcatus* (лат). — с бороздой, желобком.

** Видовое название от г. Тхач.

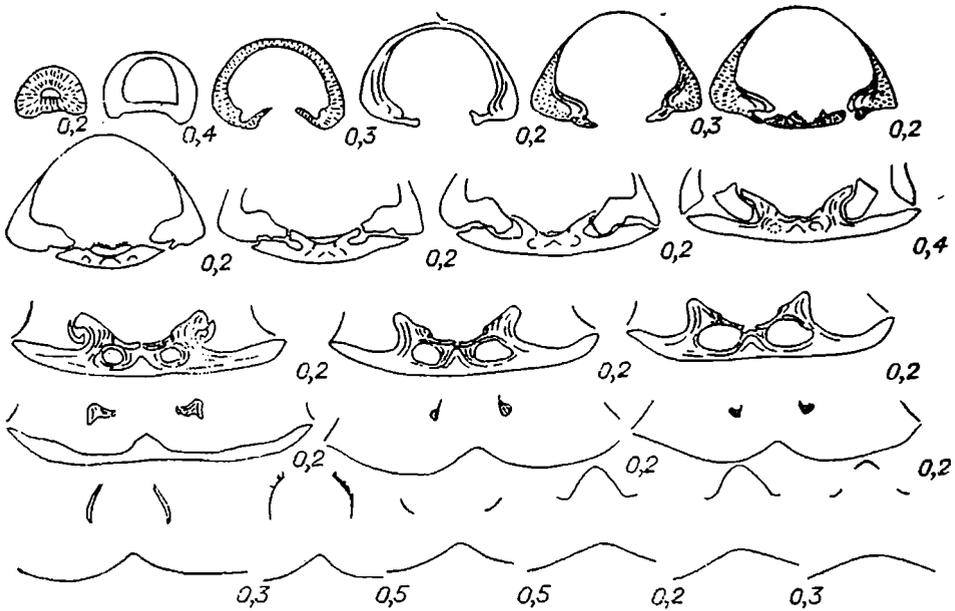


Рис. 121. Серпя срезов через раковину *Sulcatothyris tkhachensis*: экз. № 394/295. Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, карпийский ярус.

от замочного края. Брюшная створка колпачковидная, довольно резко изогнутая от осевой линии к бокам. Макушка толстая, короткая, не выступает над замочным краем. Замочный край изогнут под тупым углом, боковые края закруглены. Лобный край закругленный или слегка уплощенный. Максимальные толщина и ширина раковины расположены посередине. Боковые комиссуры прямые или с небольшим дорзальным изгибом, лобная комиссура отчетливо, но не сильно изогнута в сторону брюшной створки. Внутреннее строение приведено в описании рода.

Сравнение. От *Terebratula aulacothyroidea*, которая, возможно, относится к роду *Sulcatothyris*, описываемый вид отличается более уплощенной спиной створкой, массивной макушкой и колпачковидной брюшной створкой.

Геологическое и географическое распространение. Карпийский век Кавказа.

Род *Sulcatinella* gen. nov.

Типовой вид. *Sulcatinella sulcata* sp. nov. Анзийский ярус Кавказа.

Диагноз. Маленькие раковины с сильно уплощенной спиной створкой, на которой развит широкий синус. Лобная комиссура скулькатная. Зубные пластины и кожшой воротничок развиты. Замочный отросток низкий, замочные пластины слиты с приямочными гребнями. Септа длинная, септалий глубокий. Круры префальциферовые. Петля достигает половины длины спиной створки, несет шипы на дистальном конце.

Описание. Раковины малых размеров, со слабовыпуклой, уплощенной спиной створкой и более высокой брюшной створкой. На спиной створке ясный синус, обычно очень широкий, постепенно переходящий в боковые части створки. Существующее возвышение на брюшной створке не развито. Лобная комиссура скулькатная. Макушка низкая, тонкая, с заостренными плечиками. Форамен мезотиридный, маленький.

В брюшной створке короткие, приближенные к боковым стенкам, сильно расходящиеся зубные пластины и кожшой воротничок, выступающий в виде низкого кольца вокруг внутренней части форамепа. Замочные

пластины довольно широкие, но слитые с приямочными гребнями. Замочный отросток низкий, не расчлененный на лопасти, с рассеченным миофором. Септа длинная, достигает 1/2 длины спинной створки, септаций глубокий. Круры префальциферовые. Петля довольно длинная, достигает половины длины спинной створки, с высокой поперечной лентой, оттянутой к замочному краю. Дистальные концы петли несут отчетливые шипы.

Видовой состав. Достоверно типовой вид. Вполне вероятно, что к этому роду относятся многие виды, описанные из среднего триаса в составе рода *Aulacothyris*, такие как *A. waehneri* Bittner (1902, с. 543), *A. gregalis* Bittner (1902, с. 551), *A. semiplana* Bittner (1902, с. 543) и др. К сожалению, для большинства видов, описанных Биттнером из разных районов Европы, не известны детали внутреннего строения, в связи с чем определить в настоящее время объем рода *Sulcatinella* трудно.

Сравнение. От рода *Dinarella*, имеющего сульфатную комиссуру, описываемый род отличается типом петли. Такая же комиссура у рода *Prorugore*, от которого *Sulcatinella* разнится наличием зубных пластин и более длинной петлей, снабженной шипами.

Геологическое и географическое распространение. Средний триас Кавказа, Крыма, Балкан. Возможно, средний триас остальных частей Тетиса и Южного Китая.

Sulcatinella sulcata sp. nov.

Табл. XLVI, фиг. 5; рис. 122, 123

Голотип. ИГиГ, № 394/296. Северо-Западный Кавказ, г. Шапка. Анзыйский ярус.

Описание. Раковины небольших размеров, имеющие около 10—11 мм в длину и ширину и 5—6 мм в толщину. Очертания округленно-ромбические или приближающиеся к округленно-пятиугольным. Длина и ширина раковины одинаковые, реже ширина несколько больше длины. Спинная створка выпуклая вблизи замочного края и уплощенная в остальной части. Синус широкий, плавно переходит в боковые поверхности. Брюшная створка значительно выше спинной, равномерно изогнута в по-

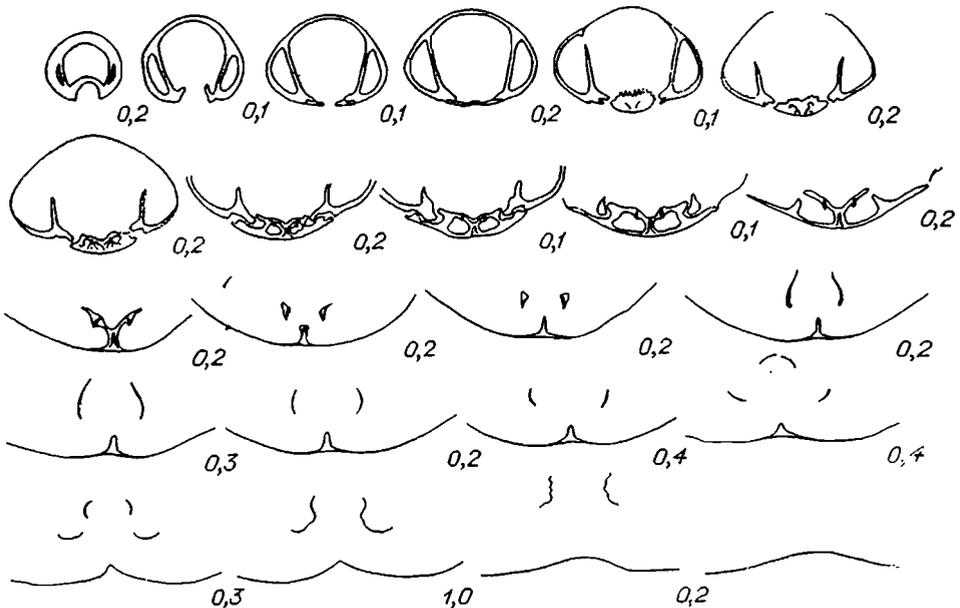


Рис. 122. Серия поперечных срезов через раковину *Sulcatinella sulcata*; экз. № 394/300, Северо-Западный Кавказ, г. Шапка, анзыйский ярус.

перечном направлении. Замочный край широкий, изогнут под тупым углом, лобный и боковые края закруглены, реже лобный край слегка уплощен. Лобная комиссура с довольно высоким дугообразным вентральным изгибом, боковые комиссуры прямые. Голотип имеет 14,2 мм в ширину, 12 в длину и 7,2 мм в толщину.

Внутреннее строение приведено в диагнозе рода *Sulcatinella*.

Сравнение. От *Aulacothyris wachneri* Bittner и *A. gregalis* Bittner, которые, вероятно, относятся к роду *Sulcatinella*, новый вид отличается очертаниями раковины, меньшей уплощенностью спинной створки, более глубоким у лобного края синусом, а от первого вида, кроме того, и значительно более широким замочным краем.

Геологическое и географическое распространение. Анизийский ярус Кавказа.

Материал. 12 экз.— г. Шапка; 23 экз.— г. Капустина; Северо-Западный Кавказ.

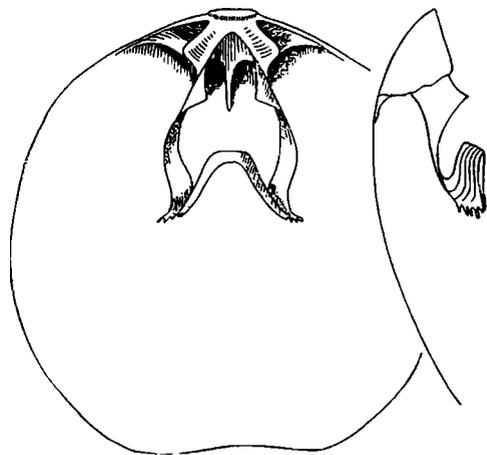


Рис. 123. Реконструкция внутреннего строения спинной створки *Sulcatinella sulcata* (по рис. 122).

Р о д *Cruratula* Bittner, 1890

Табл. XLVII, фиг. 1

Cruratula: Bittner, 1890, с. 66.

Типовой вид. *Waldheimia eudora* Laube, 1865. Карнийский ярус Южных Альп.

Диагноз. Средних и крупных размеров треугольные или грушевидные раковины с гладкой поверхностью. Спинная створка обычно уплощена, с разной длины синусом. Лобная комиссура сулькатная. Макушка умеренно или сильнозагнутая, толстая и длинная, с округлыми плечиками. Зубные пластины отсутствуют или слиты с уплощенными боковыми стенками раковины. В спинной створке длинная тонкая септа и связанный с нею септаль. Остальные детали внутреннего строения, в том числе и ручные поддержки, не известны.

Геологическое и географическое распространение. Преимущественно карнийский век Альп (Южных и Северных) и Венгрии, но первые формы, по-видимому, появились в ладинском веке.

ПОДСЕМЕЙСТВО ZUGMAYERINAE DAGYS, 1963

[Nom. transl. hic. (ex Zugmayeridae Dagys, 1963)]

Петля короткая, диэлязмодная, без флагов. Зубные пластины развиты. Септа и септальные пластины отсутствуют или рудиментарны. Круры фальциферовые.

Поздний триас.

Включает два рода — *Adygelloides* Dagys, 1959 и *Zugmayeria* Waagen, 1883.

Р о д *Adygelloides* Dagys, 1959

Табл. XLVII, фиг. 2; рис. 124

Adygelloides: Дагис, 1959а, с. 28; Дагис, 1963а, с. 121.

Типовой вид. *Adygelloides labensis* Dagys, 1959. Норийско-рэтские отложения Северо-Западного Кавказа.

Диагноз. Гладкие раковины со створками, выпуклыми в равной степени. Лобная комиссура унипликатная. Макушка острая, сильнозагну-

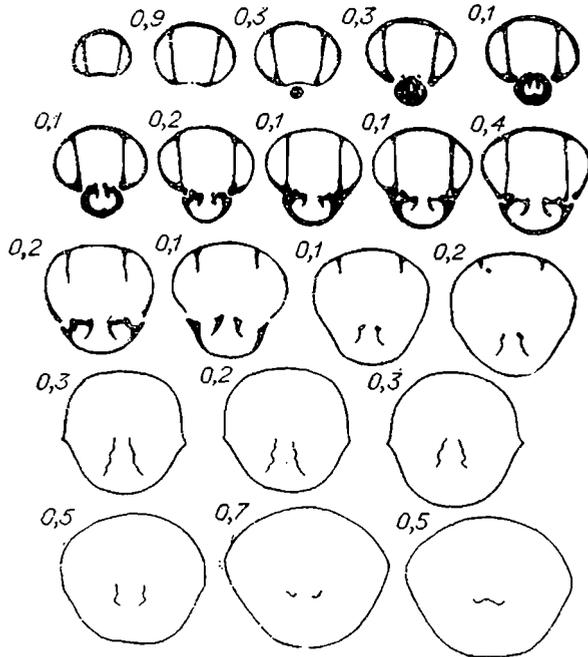


Рис. 124. Серия поперечных срезов через раковину *Adygelloides labensis*; Северо-Западный Кавказ, г. Скирда, норийско-рэтские отложения (Дагис, 1963а).

тая, форамен пермезотиридный. Зубные пластины длинные, параллельные. Замочный отросток низкий. Замочные пластины лежат в смычной плоскости створок, четко отделены от прямочных гребней. Септальные пластины рудиментарны. Круры фальциферовые, очень широкие. Длина петли составляет около $1/4$ длины спинной створки.

Геологическое и географическое распространение. Норийский и рэтский (?) века Кавказа.

Р о д *Zugmayeria* Waagen, 1883

Табл. XLVII, фиг. 3

Zugmayeria: Waagen, 1883, с. 334.

Типовой вид. *Terebratula rhaetica* Zugmayer, 1880. Рэтский ярус Альп.

Диагноз. Удлиненно-овальные раковины с прямой лобной комиссурой. Макушка загнутая, с округлыми плечиками, форамен скорее пермезотиридный. Зубные пластины тонкие, слегка наклонены к плоскости симметрии раковины. Замочные пластины узкие, слиты с прямочными гребнями. Петля достигает около $1/3$ длины спинной створки. Септа отсутствует. Остальные детали внутреннего строения не известны.

Геологическое и географическое распространение. Рэтский век Альп.

Маленькие гладкие с ровными комиссурами или сулькатные формы с центронелловой петлей. Поздний триас. Включает три рода: *Juvavella* Bittner, 1888; *Nucleatula* Bittner, 1888; *Juvavellina* Bittner, 1896.

Замечания. Биттнер (Bittner, 1896) объединял все триасовые роды с центронелловой петлей в группу «Juvavellinen» или «Neocentronellini» на основании одной особенности — появления архаического типа петли. К этой группе он причислил роды *Dinarella*, *Juvavella*, *Juvavellina* и *Nucleatula*. Диенер отнес эти роды к центронеллидам, присоединив к ним род *Aspidothyris* (Diener, 1920). Шухерт на основании внешнего облика (главным образом сулькатности раковины) поместил эти роды в подсемействе *Nucleatidae*, среди теребратуллид (Schuchert, Le Vene, 1929). Наконец, Мюир-Вуд восстановила группу Биттнера в качестве подсемейства в семействе *Dielasmatidae* и отделила от нее сулькатные формы в новое подсемейство *Nucleatulinae* (Muir-Wood, 1965).

Многие роды, включенные Мюир-Вуд в подсемейства *Nucleatulinae* и *Juvavellinae*, имеют кардиналий дпелязматин, в связи с чем в данной работе и отнесены к ним, несмотря на центронелловую петлю, которая в результате явлений фетализации может появиться в совершенно независимых ветвях. Типовые роды рассматриваемых подсемейств изучены плохо и по имеющимся на сегодняшний день данным отличаются только наличием или отсутствием сулькатной лобной комиссуры. Это недостаточно для выделения таксонов подсемейственного ранга, поэтому *Nucleatulinae* рассматривается в качестве синонима *Juvavellinae*.

К семейству *Dielasmatidae* рассматриваемое подсемейство отнесено условно, поскольку строние кардиналия ни у одного включенного в его состав рода неизвестно. Все роды требуют ревизии и изучения внутреннего строения.

Р о д *Juvavella* Bittner, 1888

Табл. XLVII, фиг. 4

Juvavella: Bittner, 1888, с. 127.

Типовой вид. *Juvavella suessi* Bittner, 1888. Норийский ярус Альп.

Диагноз. Маленькие раковины с равновыпуклыми створками и прямой или слабоушипчатой комиссурой. Зубные пластины не развиты. Петля очень короткая, достигает 1/4 длины спишной створки, центронелловая. Вертикальная пластина простирается только в вентральном направлении. Септа отсутствует. Остальные детали внутреннего строения не известны.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Альп.

Р о д *Juvavellina* Bittner, 1896

Juvavellina: Bittner, 1896, с. 132.

Типовой вид. *Juvavellina kittli* Bittner, 1896. Норийский ярус Альп.

Диагноз. Маленькие гладкие раковины с прямой или слабосулькатной лобной комиссурой. Петля центронелловая, с вентрально (?) ориентированной вертикальной пластиной, достигает половины длины спишной створки. Остальные детали внутреннего строения не известны. Возможно, синоним рода *Juvavella*.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Альп.

Nucleatula: Bittner, 1888, с. 126; Bittner, 1890, с. 208.

Типовой вид. *Rhynchonella retrocita* Suess, 1855. Норийский ярус Альп.

Диагноз. Раковины маленькие, с уплощенной спинной створкой, несущей широкий синус. Лобная комиссура сулькатная. Макушка острая, загнутая, с неотчетливыми плечикамп. Зубные пластины и септа отсутствуют. Петля центронелловая, достигает половины длины спинной створки. Вертикальная пластина направлена вентрально. Остальные детали внутреннего строения не известны.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский и норийский века Альп.

С Е М Е Й С Т В О AULACOTHYROIDEIDAE DAGYS, 1972

Петля длинная, состоящая из нисходящих и восходящих ветвей, которые образуются в онтогенезе путем резорбции эхмидия и вертикальной пластины и интенсивного разрастания поперечной ленты. Ручные подержки проходят центронелловую, мутационеллиформную и сулькати-неллиформную стадии развития. Зубные пластины хорошо развиты. Поздний триас.

Включает роды *Aulacothyroides* Dagys, 1965 и *Anadyrella* gen. nov.

Р о д *Aulacothyroides* Dagys, 1965

Табл. XLVII, фиг. 6—8, рис. 125—128

Aulacothyroides: Дагис, 1965, с. 155.

Типовой вид. *Aulacothyroides bulkutensis* Dagys, 1965. Карнийский ярус Северо-Востока СССР.

Диагноз. Раковины с сильновыпуклой брюшной и уплощенной спинной створками. Синус на спинной створке, лобная комиссура сулькатная или интрапликатная. Макушка короткая, толстая, с округленными плечиками, форамен мезотиридный. Зубные пластины короткие, сильно расходящиеся. Ножной воронничок развит. Замочные пластины узкие, слиты с прямочными гребнями. Септа и септалий в разной степени развития. Круры диелазмондные или инфулиферовые. Петля с приближенными нисходящими и восходящими ветвями несет шипы в передней части.

Видовой состав. *Aulacothyroides bulkutensis* Dagys (1965, с. 156); *A. sudzuchensis* Dagys; *A. gizhigensis* sp. nov.; *Terebratula teres* Boehm, 1903, с. 15).

Геологическое и географическое распространение. Ладинский, карнийский и норийский века Северо-Востока СССР и о. Медвежьего.

Aulacothyroides gizhigensis sp. nov.*

Табл. XLVII, фиг. 8; рис. 127, 128

Голотип. ИГиГ, № 394/86. Р. Малая Туромча, бассейн р. Гижиги (Северо-Восток СССР); норийский ярус.

Описание. Раковины округленно-треугольных очертаний. Голотип имеет 19 мм в длину, 15 — в ширину и 10,5 мм в толщину. Спинная створка очень слабовыпуклая, с широким, плавно переходящим в боковые поверхности синусом, начинающимся от замочного края. Брюшная створка высокая, колпачковидная, но не килеватая. В поперечном направлении брюшная створка изогнута равномерно. Боковые и лобный края слегка уплощены. Замочный край узкий, изогнут под углом, близким к прямому. Лобная комиссура сулькатная.

* Видовое название дано по р. Гижиге.

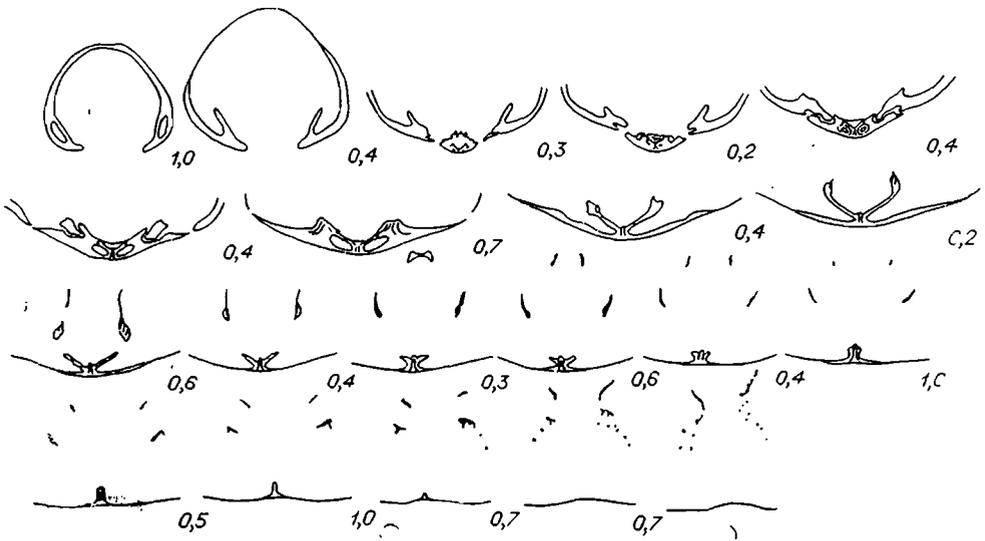


Рис. 125. Серпя поперечных срезов через раковину *Aulacothyroides bulkutensis*: экз. 394/89, Северо-Восток СССР, р. Омкучан, карнийский ярус.

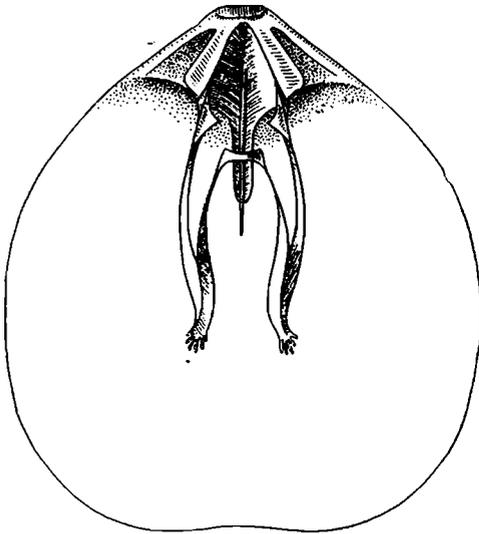


Рис. 126. Реконструкция внутреннего строения спинной створки *Aulacothyroides bulkutensis* (по рис. 125).

Зубные пластины тонкие, расходящиеся. Замочный отросток низкий, кардиналий в целом тонкий. Замочные пластины слегка наклонены к сетке, септалий глубокий. Септа прослеживается до $1/3$ длины спинной створки. Петля с тонкими нисходящими и восходящими ветвями, снабжена длинными шипами в передней части.

Сравнение. От *A. bulunensis* Daguz новый вид отличается очертаниями раковины, зауженной ее задней частью и более длинным синусом на спинной створке; от *A. sudzuchensis* — более простой сульфатной комиссурой.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Северо-Востока СССР.

Материал. 2 экз. — р. М. Туромча, басс. р. Гижигп.

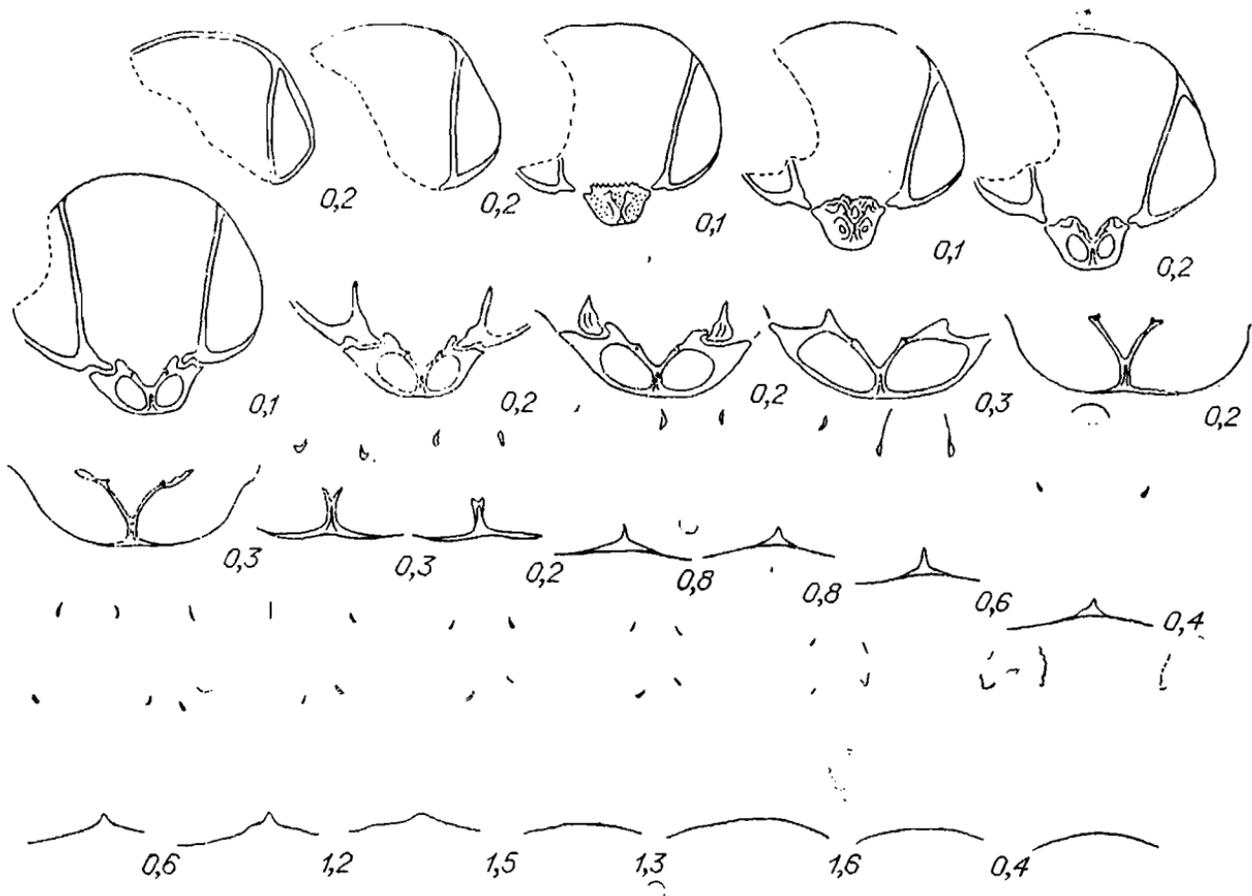


Рис. 127. Серия срезов через раковину *Aulacothyroides gizhigensis*; экз. № 394/86, Северо-Восток СССР, р. Туромча, басс. р. Гижиги, норильский ярус.

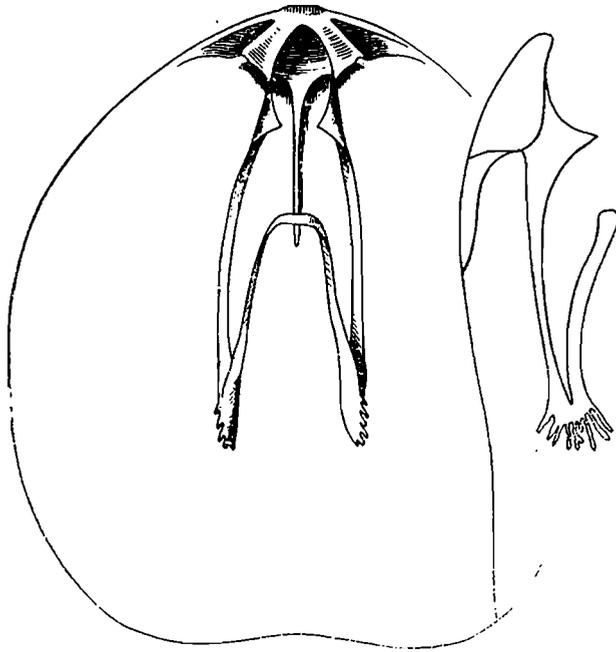


Рис. 128. Реконструкция внутреннего строения спиной створки *Aulacothyroides gishigensis* (по рис. 127).

Р о д *Anadyrella* gen. nov.*

Типовой вид. *A. infrequens* sp. nov. Норийский ярус Северо-Востока СССР.

Диагноз. Раковины с уплощенной спиной створкой и умеренно выпуклой брюшной. Лобная комиссура сулькатая или слабоинтрапликатная. Макушка короткая, толстая. Зубные пластины и ножной воротничок развиты. Септальные пластины опираются на дно створки. Септа отсутствует.

Описание. Раковины средних размеров, тонкие, с уплощенной спиной створкой и умеренно выпуклой брюшной. В передней части спиной створки имеется широкий синус, а на брюшной небольшая складка, иногда осложненная желобком. Лобная комиссура сулькатая, реже переходная к интрапликатной. Макушка тонкая, короткая, слабозагнутая, с округленными плечиками. Форамен крупный, перимезотиридный.

В брюшной створке короткие расходящиеся приблизительно к боковым стенкам зубные пластины и короткий ножной воротничок. Замочный отросток не расчленен на лопасти, с рассеченным мпофором. Замочные пластины узкие, слиты с внутренними прямыми гребнями, сильно наклонены к дну створки. Септальные пластины низкие, опираются на дно створки, сильно расходятся от макушки. Септа отсутствует. Круры диелязмондные. Петля со сближенными нисходящими и восходящими ветвями, несет на передней части шипы, прослеживается более чем на $2/3$ длины спиной створки.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От рода *Aulacothyroides* отличается главным образом сильно расходящимися септальными пластинами, а также отсутствием септы и септаллы.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Северо-Востока СССР.

* Родовое название дано по р. Анадырь.

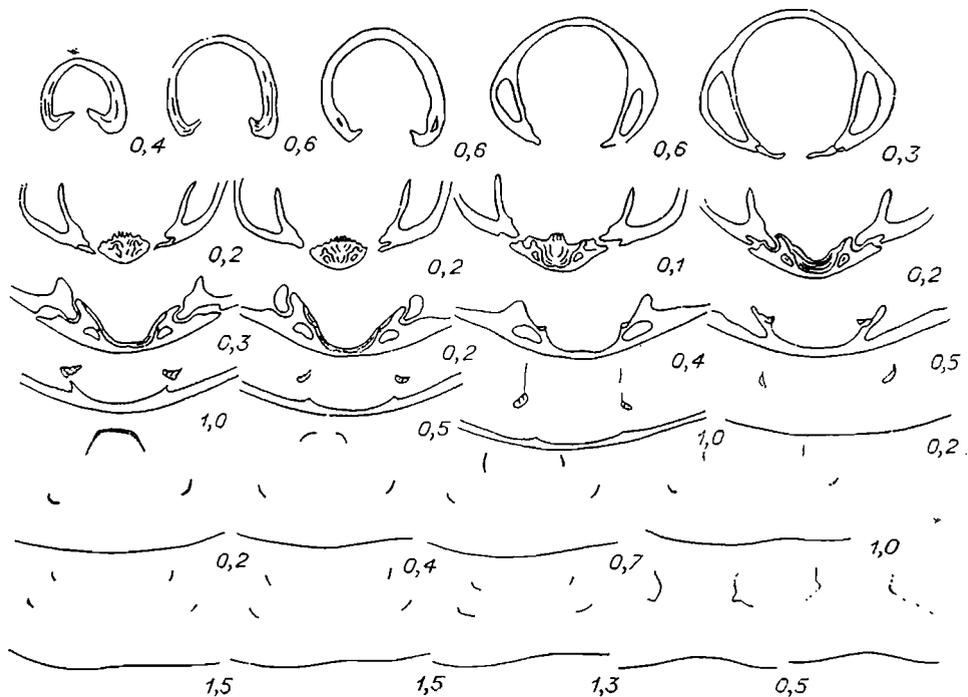


Рис. 129. Серия поперечных срезов через раковину *Anadyrella infrequens*: экз. 394/87, Северо-Восток СССР, междуречье Убнвек и Белой, норийский ярус.

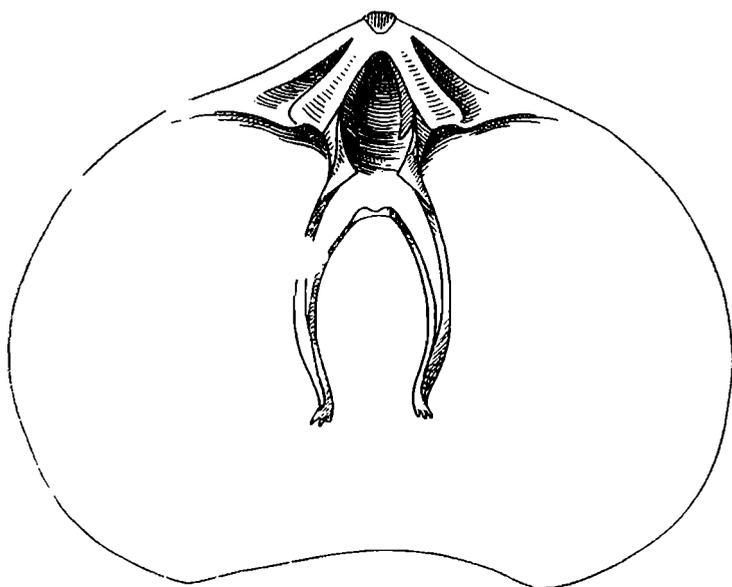


Рис. 130. Реконструкция внутреннего строения спиной створки *Anadyrella infrequens* (по рис. 129).

Anadyrella infrequens sp. nov.*

Табл. XLVII, фиг. 9; рис. 129, 130

Голотип. ИГиГ, № 394/87. Северо-Восток СССР, междуречье Убинек и Белой; норрийский ярус.

Описание. Раковины тонкие, пятиугольных очертаний, с длиной, примерно равной ширине. Голотип имеет 21 мм в длину, 22 в ширину и 11 мм в толщину. Спинная створка слабовыпуклая в задней части и уплощенная на остальной поверхности, имеет округленно-прямоугольные очертания. Спинус широкий, прослеживается только на передней трети створки. Брюшная створка умеренно выпуклая, слегка уплощенная в осевой части, низкое возвышение развито лишь у лобного края. Замочный край широкий, изогнут под тупым углом, боковые края закруглены. Лобный край уплощенный. Боковые комиссуры прямые, лобная сулькатная с вентральным трапециевидным изгибом. Внутреннее строение приведено в диагнозе рода.

Сравнение. Описываемый вид — единственный представитель рода *Anadyrella*.

Геологическое и географическое распространение. Норрийский век Северо-Востока СССР.

Материал. 2 экз. — р. М. Туромча, басс. р. Гижиги; 1 экз. — междуречье Убинек и Белой.

С Е М Е Й С Т В О А N G U S T O T H Y R I D I D A E D A G Y S, 1972

Петля относительно длинная, без ясно дифференцированных нисходящих и восходящих ветвей. Поперечная лента образуется из вторичных элементов, возникающих в онтогенезе на вентральной части вертикальной пластины. Петля проходит центронелловую, квазипрекампагиформную, квазикампагиформную и диктотриридиформную стадии развития.

Зубные пластины рудиментарны или отсутствуют. Триас.

Включает роды: *Angustothyris* Dagys, 1972; *Praecubanothyris* gen. nov.; *Cubanothyris* Dagys, 1959; *Caucasothyris* gen. nov.

Р о д *Angustothyris* Dagys, 1972

Табл. XLVIII, фиг. 1; рис. 131

Angustothyris: Дагис, 1972а, с. 53.

Типовой вид. *Waldheimia angustaeformis* Boekh, 1872. Средний триас (анизийский ярус) Венгрии.

Диагноз. Небольших размеров раковины с выпуклой брюшной и уплощенной спинной створкамп. В спинной створке хорошо видимый желобок, лобная комиссура сулькатная. Зубные пластины обычно отсутствуют. Ножной воротничок отчетливый. В спинной створке высокие прямочные гребни слиты с внутренними замочными пластинами. Септальные пластины опираются на септу с образованием глубокого септалея. Петля достигает около 1/2 длины спинной створки.

Геологическое и географическое распространение. Средний триас Альп, Динарид, Балкан, Карпат, Крыма, Кавказа.

Р о д *Praecubanothyris* gen. nov.

Типовой вид. *Praecubanothyris obtusus* sp. nov. Анизийский ярус Северо-Западного Кавказа.

Диагноз. Двойковыпуклые толстые раковины с длинной загнутой, нависающей над спинной створкой макушкой. Лобная комиссура слабовульчатая. Замочные пластины узкие, наклоненные, септалий глубо-

* *Infrequens* (лат.) — нечастая, редкая.

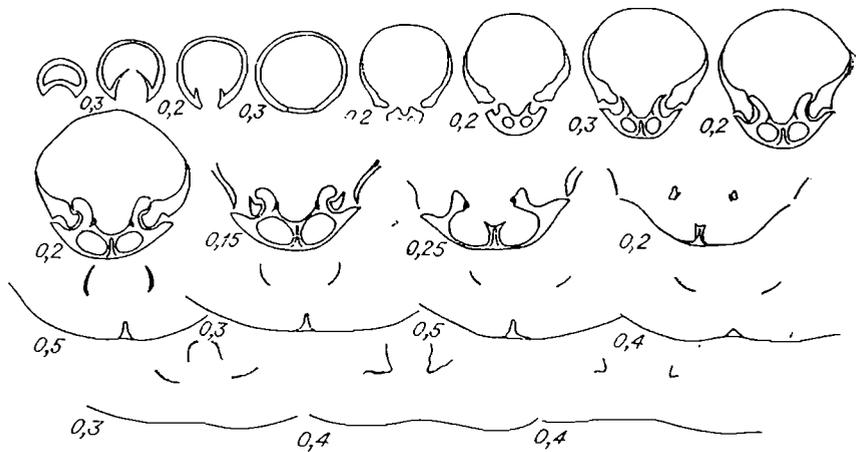


Рис. 131. Серия поперечных срезов через раковину *Angustothyris angustaeformis*; экз. № 394/305, Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, анизийский ярус.

кий. Септа низкая, но длинная. Петля с низкой, оттянутой к замочному краю поперечной лентой достигает $\frac{3}{5}$ длины спинной створки.

Описание. Раковины небольших размеров, двояковыпуклые, со створками, вздутыми в одинаковой степени. На спинной створке узкий желобковидный синус, лобная комиссура слабоупликатная. Иногда небольшой желобок протягивается на спинной створке, но в тогда лобная комиссура имеет небольшой вентральный изгиб. Макушка длинная, загнута в разной степени, но обычно сильно нависает над спинной створкой. Плечики макушки округленные. Форамен овальный, пермезотиридный.

Зубные пластины отсутствуют, ножной воротничок длинный. Замочные пластины узкие, слитые с внутренними прямыми гребнями и круральными основаниями, наклонены к дну створки. Септальные пластины тонкие, широкие, опираются на низкую септу с образованием глубокого септалия. Септа низкая, но очень длинная, прослеживается до $\frac{2}{3}$ длины створки. Замочный отросток не развит. Петля длинная, достигает $\frac{3}{5}$ длины спинной створки, с невысокой, но сильно оттянутой к замочному краю поперечной лентой.

Видовой состав. Типовой вид — *Terebratulula sulcifera* Schaufroth (1855, с. 504).

Сравнение. Очень близким к описываемому роду по внешнему облику, строению апикального аппарата и кардиналия является род *Cubanothyris*, от которого *Praecubanothyris* отличается иным типом петли. Остальные роды семейства *Angustothyrididae* имеют сульфатную раковину, чем легко отличаются от нового рода.

Геологическое и географическое распространение. Средний триас Альп, Диварид, Кавказа, Памира.

Praecubanothyris obtusus sp. nov.*

Табл. XLVIII, фиг. 2; рис. 132, 133

Голотип. ИГиГ, № 394/90. Р. Сахрай, Северо-Западный Кавказ; анизийский ярус.

Описание. Удлиненно-овальные или грушевидные раковины небольших размеров. Голотип имеет 15 мм в длину, 11,5 в ширину, 9,5 мм в толщину. Раковины толстые, обе створки выпуклы в равной степени, реже брюшная створка несколько выше спинной. Спинная створка равномерно

* *Obtusus* (лат.) — толстый.

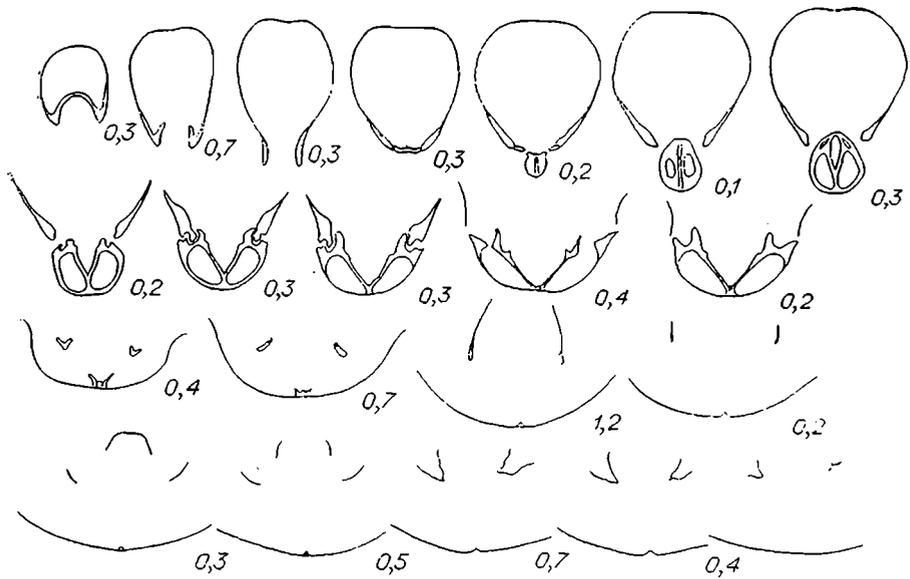


Рис. 132. Серия поперечных срезов через раковину *Praecubanothyris obtusus*; экз. 394/96, Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, анзийский ярус.

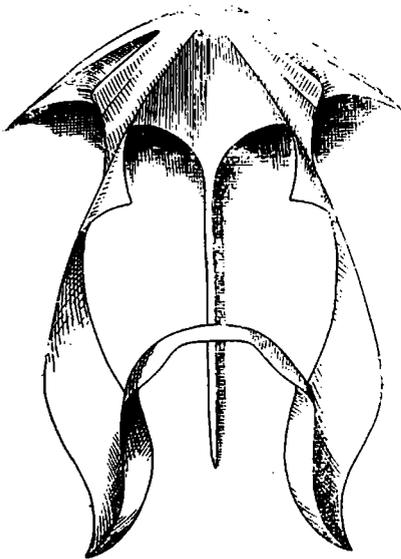


Рис. 133. Реконструкция брахидия *Praecubanothyris obtusus* (по рис. 132).

изогнута в продольном и поперечном направлениях, брюшная створка уплощена в осевой части и довольно круто изогнута к боковым краям. Синус узкий, неглубокий, длинный, может проследиваться до макушки. Соответствующее возвышение на спинной створке не развито. Макушка толстая, округлая в сечении, сильнозагнута, нависает над спинной створкой. Лобный и боковые края закруглены. Замочный край узкий, изогнут под острым или прямым углом. Внутреннее строение приведено в диагнозе рода.

Сравнение. От *Praecubanothyris sulcifera* описываемый вид отличается отсутствием глубокого желобка на спинной створке.

Геологическое и географическое распространение. Анзийский век Кавказа.

Материал. Более 50 экз., находящихся на разных стадиях роста, р. Сахрай, Северо-Западный Кавказ.

Cubanothyris: Дагис, 1959а, с. 35; Дагис, 1963а, с. 162.

Типовой вид. *Cubanothyris elegans* Dagys, 1959. Норийско-рэтские отложения Кавказа.

Диагноз. Толстые двояковыпуклые раковины с ровной лобной комиссурой. Макушка толстая, загнутая, с округлыми плечиками. Ножной воротничок длинный, трубковидный, зубные пластины отсутствуют. Замочные пластины узкие, наклоненные, септалий глубокий. Петля длинная, центронеллового типа, с высокой вертикальной пластиной, направленной преимущественно вентрально.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Крыма, Кавказа, Памира.

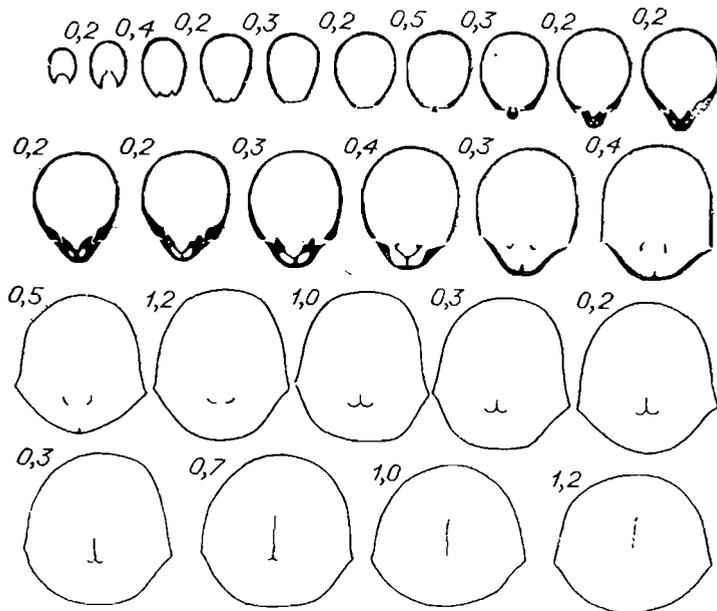


Рис. 134. Серия поперечных срезов через раковину *Cubanothyris elegans*; Северо-Западный Кавказ. р. Куна, норийский ярус.

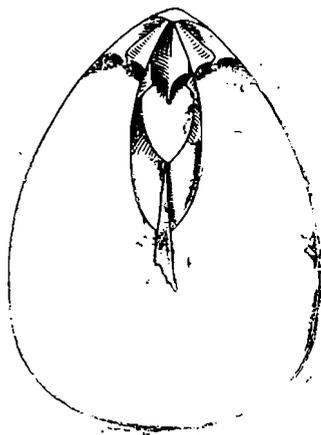


Рис. 135. Реконструкция внутреннего строения спиной створки *Cubanothyris elegans* (по рпс. 134).

Cubanothyris primarius sp. nov.*

Табл. XLVIII, фиг. 5; рис. 136, 137

Голотип. ИГиГ, № 394/98. Р. Сахрай, Северо-Западный Кавказ; порийский ярус.

Описание. Очень маленьких для рода размеров раковины удлиненно-овальных очертаний. Голотип имеет 7 мм в длину и 5 мм в ширину и толщину. Наиболее крупные раковины не превышают 8 мм в длину. Обе створки сильно и в одинаковой степени выпуклые, раковины в целом

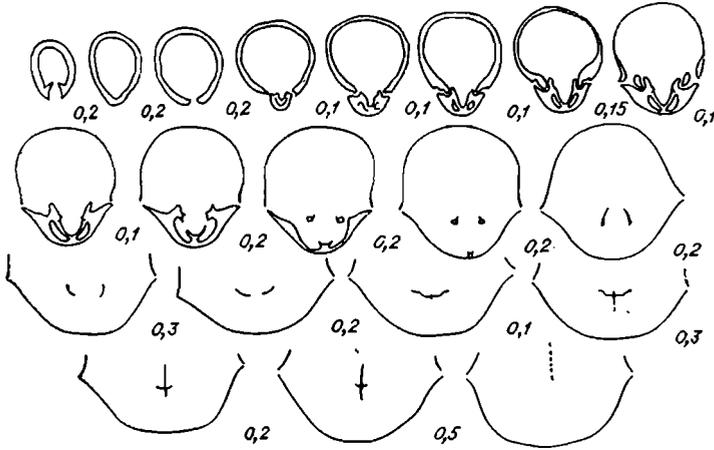


Рис. 136. Серия поперечных срезов через раковину *Cubanothyris primarius*; экз. № 394/102, Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, порийский ярус.

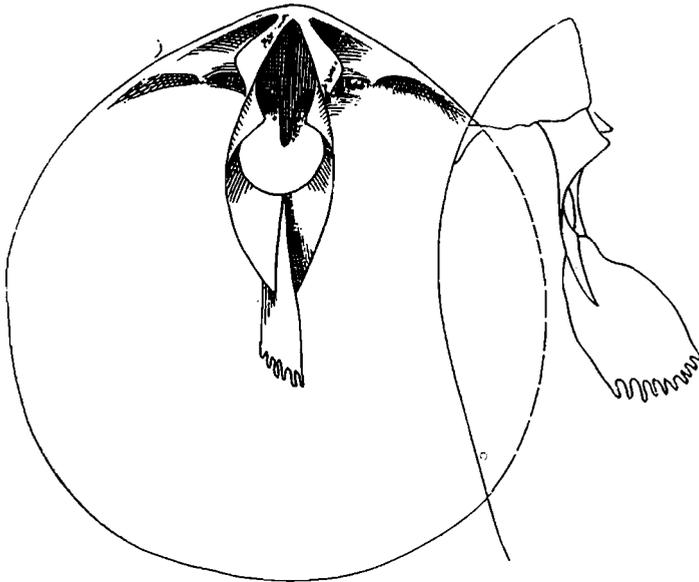


Рис. 137. Реконструкция внутреннего строения спинной створки *Cubanothyris primarius* (по рис. 136).

толстые. Лобный и боковые края закруглены. Синусы не развиты, комиссуры прямые. Макушка короткая, тонкая, с закругленными плечиками. Ножной воротничок короткий. Замочные пластины наклонены

* *Primarius* (лат.) — один из первых.

к септе, септалий очень глубокий. Септа низкая, короткая. Петля достигает $2/3$ длины спинной створки. Вертикальная пластина высокая, прослеживается как в вентральном, так и в дорзальном направлении, очень длинная.

Сравнение. От *C. elegans* Dagys и *C. corpulentus* Dagys описываемый вид отличается короткой тонкой макушкой, наличием на петле вертикальной пластины, прослеживающейся не только в вентральном, но и в дорзальном направлении, а также почти в 3 раза меньшими размерами.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Кавказа и Памира.

Материал. Более 100 экз.— р. Сахрай, Северо-Западный Кавказ; 32 экз.— сай Шинды, Юго-Восточный Памир.

Р о д *Caucasothyris* gen. nov.*

Типовой вид. *C. angustiplicatus* sp. nov. Норийский ярус Кавказа.

Диагноз. Раковины маленькие, с уплощенной спинной створкой, лобная комиссура интрапликатная. Замочный отросток массивный. замочные пластины узкие, слитые с приямочными гребнями. Септальные пластины подходят к высокой септе без образования желобовидного септалия. Петля с очень широкой, наклоненной к замочному краю поперечной лентой.

Описание. Раковины маленькие, с отчетливо уплощенной спинной створкой и умеренно или сильновыпуклой брюшной створкой. Лобная комиссура интрапликатная. На спинной створке синус, осложненный средним валиком, брюшная створка с двумя складками. Макушка низкая, короткая, с округлыми плечиками и большим округлым пермезотиридным фораменом.

Зубные пластины не развиты, имеется очень короткий ножной воронничок, выступающий в виде низкого кольца вокруг внутренней поверхности форамена. Замочные пластины узкие, лежат в смычной плоскости створок, слиты с внутренними приямочными гребнями. Септальные пластины короткие, также лежат в смычной плоскости, соединяются с септой без образования глубокого септалия. Замочный отросток массивный, широкий, с сильно расчлененным миофором. Септа очень высокая, доходит до плоскости смыкания створок и прослеживается на $2/3$ длины спинной створки. Петля достигает $1/2$ длины спинной створки, имеет очень широкую, сильно наклоненную к замочному краю поперечную ленту.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение с родом *Angustothyris* приведено при описании последнего. От остальных родов семейства *Angustithyrididae* отличается внешним обликом, в первую очередь интрапликатной лобной комиссурой, а также строением кардиналия.

Caucasothyris angustiplicatus sp. nov.**

Табл. XLVIII, фиг. 3; рис. 138, 139

Голотип. ИГиГ, № 394/106. Р. Сахрай, Северо-Западный Кавказ; норийский ярус.

Описание. Округленно-пятиугольных очертаний раковины небольших размеров. Голотип имеет 8 мм в длину, 7,5 в ширину и 5 мм в толщину. Спинная створка уплощена, с синусом, узким в задней части и резко расширяющимся в передней половине. Брюшная створка высокая, колпачковидная, сильно изогнутая от осевой части к бокам. На ее поверхности развиты две сближенные низкие складки, прослеживающиеся у отдель-

* Родовое название дано по Кавказу.

** *Angustiplicatus* (лат.) — узкоскладчатый.

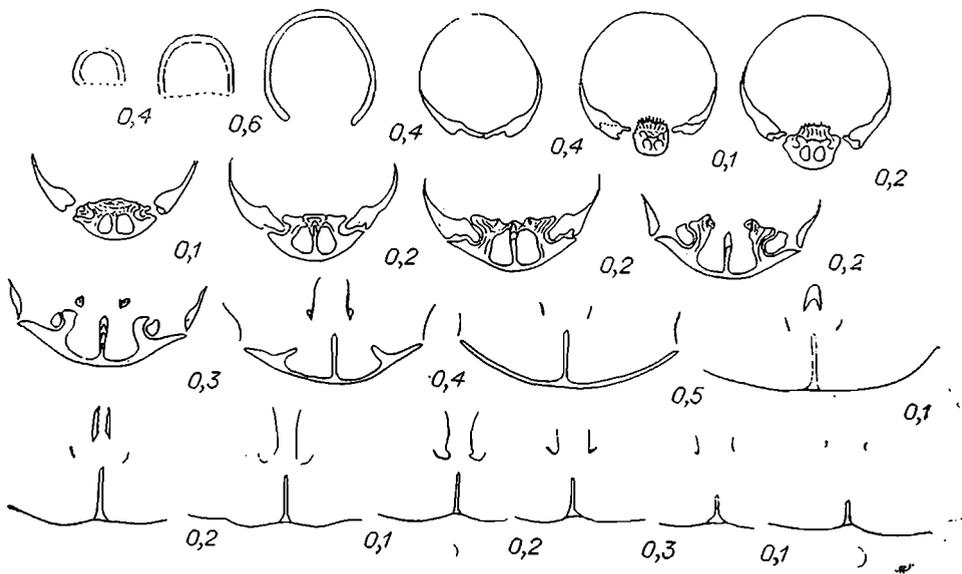


Рис. 138. Серия поперечных срезов через раковину *Caucasothyris angustiplicatus*; экз. № 394/108, Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийский ярус.

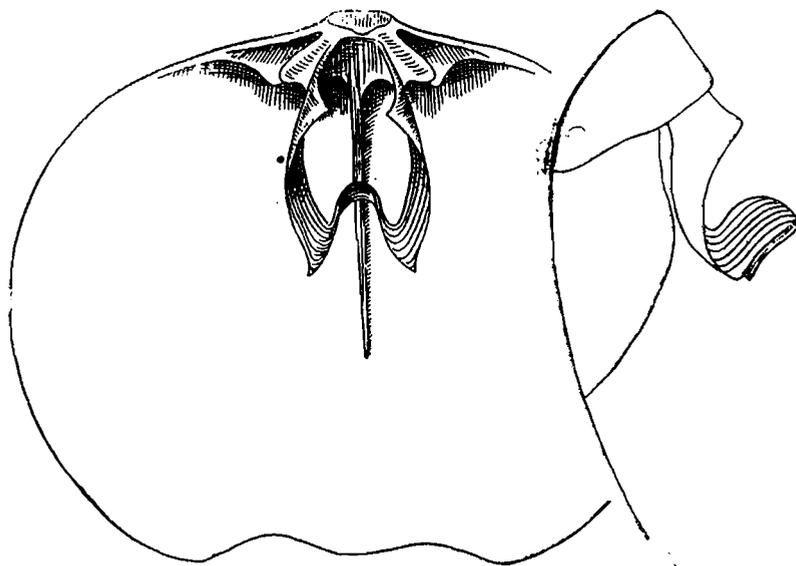


Рис. 139. Реконструкция строения сшной створки *Caucasothyris angustiplicatus* (по рис. 138).

ных экземпляров до макушки. Боковые компрессуры прямые, лобная сильно изогнута к брюшной створке, W-образная (интерплекатная). Замочный край узкий, изогнут примерно под прямым углом, боковые края закруглены. Лобный край, как правило, немного уплощен. Внутреннее строение приведено при описании рода.

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

Геологическое и географическое распространение. Норийский ярус Кавказа.

Материал. 8 экз. полных, р. Сахрай, Северо-Западный Кавказ.

[Nom. transl. Schuchert et Le Vene, 1929 (ex Terebratulidae Gray, 1840)]

Зубные пластины, септа и септальные пластины не развиты. Петля короткая, состоит только из первичных элементов. Поперечная лента образуется путем резорбции эхмидия и вертикальной пластины у древних представителей и в результате простого соединения нисходящих лент у более молодых форм. Поздний карбон (?), поздняя пермь — ныне.

Объединяет семейства: Terebratulidae Gray, 1840; Orthotomidae Muir-Wood, 1936; Cancellothyrididae Thomson, 1926; Nucleatidae Schuchert et Le Vene, 1929 (=Pygopidae Muir-Wood, 1965), Gibbithyrididae Muir-Wood, 1965.

СЕМЕЙСТВО TEREBRATULIDAE GRAY, 1840

Поверхность раковины гладкая, обычно с широкими складками в передней части, реже с многочисленными угловатыми складками. Замочный край узкий, сильноизогнутый. Петля с несоединенными круральными отростками. Внешние замочные пластины хорошо развиты, внутренние замочные пластины могут присутствовать. Поздняя пермь — ныне.

Объединяет подсемейства: Terebratulinae Gray, 1840 (=Rectithyridinae Muir-Wood, 1965), Carneithyridinae Muir-Wood, 1965; Loboathyridinae Makridin, 1964 (=Sellithyridinae Muir-Wood, 1965), Plectoconchinae subfam. nov.

Замечания. Подсемейство Sellithyridinae Muir-Wood, характеризующееся инфулиферовыми крурами и лишенное внутренних замочных пластин, — очевидный синоним подсемейства Loboathyridinae Makridin. Подсемейство Rectithyridinae, по Мюир-Вуд (Muir-Wood, 1965), является сборным таксоном. Часть родов (*Praelongithyris*, *Rhombothyris*) обладает всеми признаками Loboathyridinae, в то время как номинативный род и род *Neolithyrina* имеют внутренние замочные пластины, в связи с чем их следует рассматривать в составе подсемейства Terebratulinae. Соответственно Rectithyridinae рассматривается как младший синоним подсемейства Terebratulinae.

В триасовых отложениях известны представители только двух подсемейств — Loboathyridinae и Plectoconchinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО LOBOTHYRIDINAE MAKRIDIN, 1964

Поверхность раковины гладкая или с пологими редкими складками. Внутренние замочные пластины не развиты. Круры инфулиферовые или лоботиройдные. Поздняя пермь — ныне.

В триасовых отложениях известны только два рода — *Lobothyris* Buckman, 1918 и *Pamirothyris* gen. nov. Основное развитие подсемейства приходится на юру и нижний мел (полный список родов см. Дагис, 1968, с. 85). Условно к этому подсемейству отнесен род *Wittenburgella*.

Сравнение. От номинативного подсемейства отличается отсутствием внутренних замочных пластин. От остальных подсемейств — типом крур.

Р о д *Lobothyris* Buckman, 1918

Типовой вид. *Terebratula punctata* Sowerby, 1813. Лейас Франции.

Диагноз. Гладкие раковины, без отчетливой складчатости, с ровной лобной комиссурой. Макушка короткая, слабозагнутая, форамен пермезотиридный или эпитиридный. Замочные пластины дорзально выгнутые, широкие, круры лоботиройдные. Замочный отросток маленький, трехлопастной.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Альп, Крима, Кавказа, Памира. Ранняя юра Европы.

Типовой вид. *Lobothyris kushlini* Dagys, 1963. Поздний триас Памира.

Диагноз. Гладкие раковины с равновыпуклыми створками и прямой лобной комиссурой. Макушка широкая, загнутая, форамен мезотипридный и пермезотипридный. Замочные пластины лежат в смычной плоскости створок, круры инфулиферовые.

Описание. Раковины маленькие, с умеренно и в равной степени выпуклыми створками. Складки отсутствуют, лобная комиссура прямая.

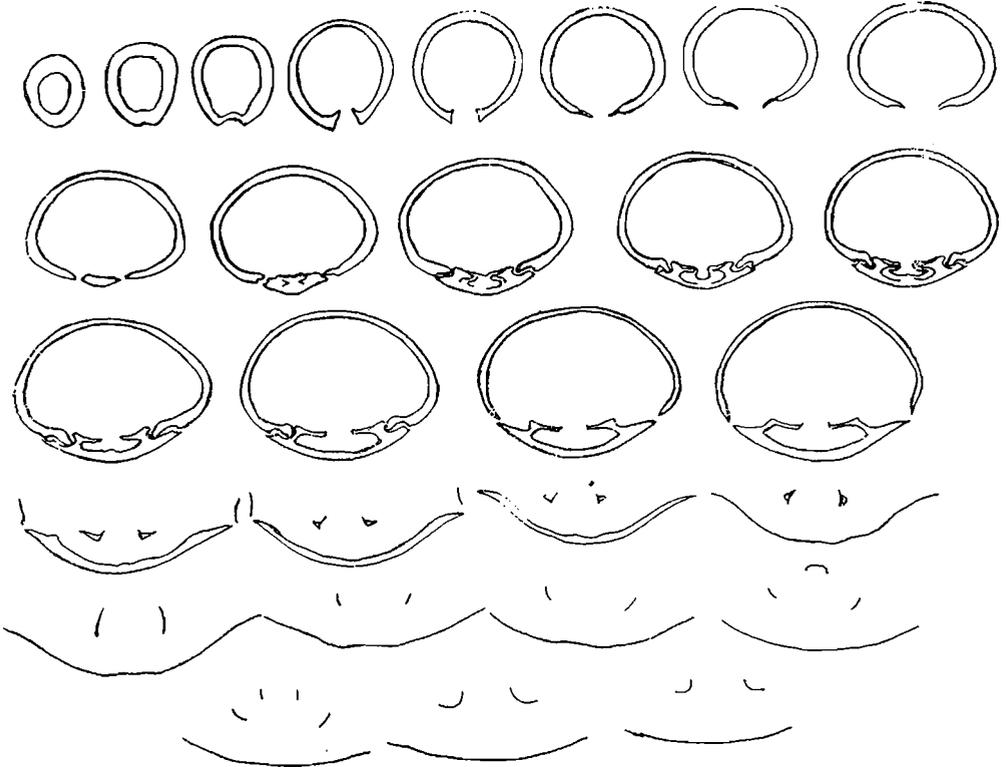


Рис. 140. Серия поперечных срезов через раковину *Pamirothyris kushlini*; Юго-Восточный Памир, с. Аю-Джол, норийско-рэтские отложения.

Макушка широкая, низкая, с закругленными плечиками, обычно сильно загнутая. Форамен округлый, мезотипридный или пермезотипридный. Симфитий низкий, широкий.

В брюшной створке короткий ножной воротничок. Замочный отросток низкий, не разделенный на лопасти, миофор рассеченный. Замочные пластины тонкие, широкие, лежат в смычной плоскости створок. Круры узкие, инфулиферовые по типу строения, круральные основания почти не выражены. Петля с закругленными концами, короткая, достигает $\frac{1}{3}$ длины спинной створки.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От сходного рода *Lobothyris* описываемый род отличается прямыми замочными пластинами и характером крур. Этими же особенностями, а также отсутствием синуса на спинной створке род *Pamirothyris* отличается от лейасового рода *Rhapidothyris* Tuluweit (1965, с. 72).

Геологическое и географическое распространение. Норийский и рэтский века Памира.

* Родовое название дано с Памиру.

Wittenburgella: Дагис, 1959а, с. 30; Дагис, 1963а, с. 174.

Типовой вид. *W. minuta* Dagys, 1959. Норийский ярус Кавказа.

Диагноз. Раковины очень малых для подсемейства размеров, лишённые складок, но иногда с желобками на обеих створках. Лобная комиссура прямая. Макушка короткая, низкая. Замочные пластины широкие, соединены с дном спинной створки, круры скорее лоботиридные. Петля центронеловая, достигает 1/2 длины спинной створки. Верти-

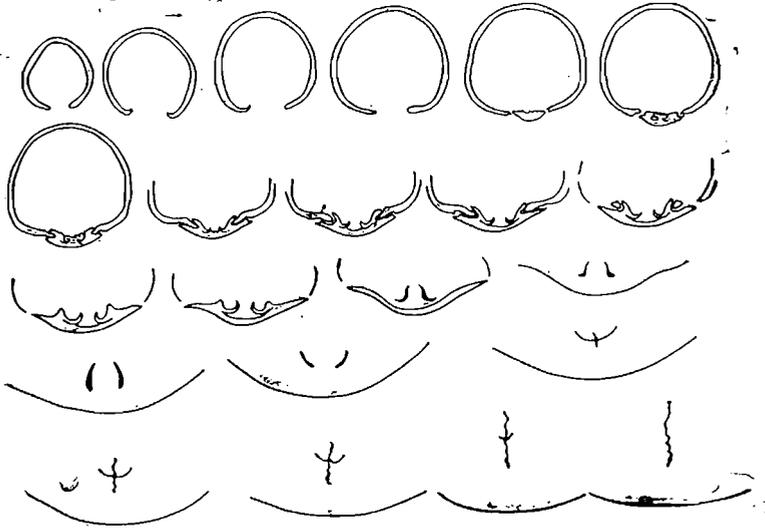


Рис. 141. Серия поперечных срезов через раковину *Wittenburgella minuta*; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, норийский ярус.

кальная пластина простирается как в дорзальном, так и в вентральном направлении, имеет большую длину по сравнению с исходящими лентами.

Замечания. Ранее этот род был отнесен нами (Дагис, 1959а, 1963а) к семейству *Heterelasminidae* Likharew на основании некоторого сходства кардиналия рода *Wittenburgella* и типичных гетерелязминид.

Дополнительные исследования показали, что у триасового рода — настоящие внешние замочные пластины, только слитые с дном створки, в связи с чем они приобретают сходство с кардиналем гетерелязминид, в то время как у последних замочные пластины полностью редуцированы и круры крепятся непосредственно к дну створки.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Кавказа.

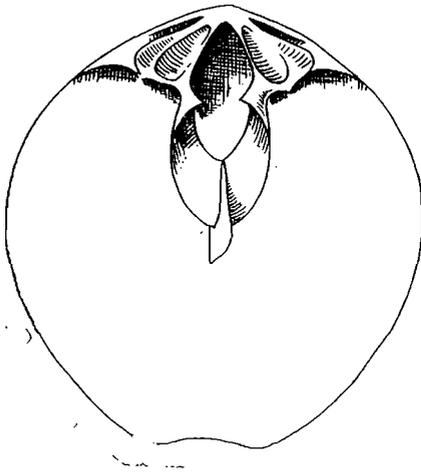


Рис. 142. Реконструкция внутреннего строения спинной створки *Wittenburgella minuta* (по рис. 141).

Поверхность раковины с многочисленными угловатыми складками. Внутренние замочные пластины не развиты. Круры префальциферового типа. Центронелловая стадия отчетливая. Триас. Включает только типовой род.

Сравнение. Сходный тип крур у позднемелового подсемейства *Gibbituridinae* п, вероятно, подсемейства *Garneithuridinae*, встречающихся также в верхнемеловых отложениях, но эти группы, несомненно, не имеют прямых филогенетических связей с триасовыми *Plectosconchinae*. У представителей подсемейства *Plectosconchinae* центронелловая стадия, утраченная меловыми формами, тонкий кардиналий, специфическая скульптура раковины, чем они существенно отличаются от меловых подсемейств.

Р о д *Plectosconcha* Cooper, 1942

Табл. XLVIII, фиг. 8; рис. 143

Plectosconcha: Cooper, 1942, с. 233.

Типовой вид. *Rhynchonella aequiplicata* Gabb, 1864. Верхний триас Северной Америки.

Диагноз. Раковины небольших размеров, с прямой лобной комиссурой. Задние части створок гладкие, на остальной поверхности узкие

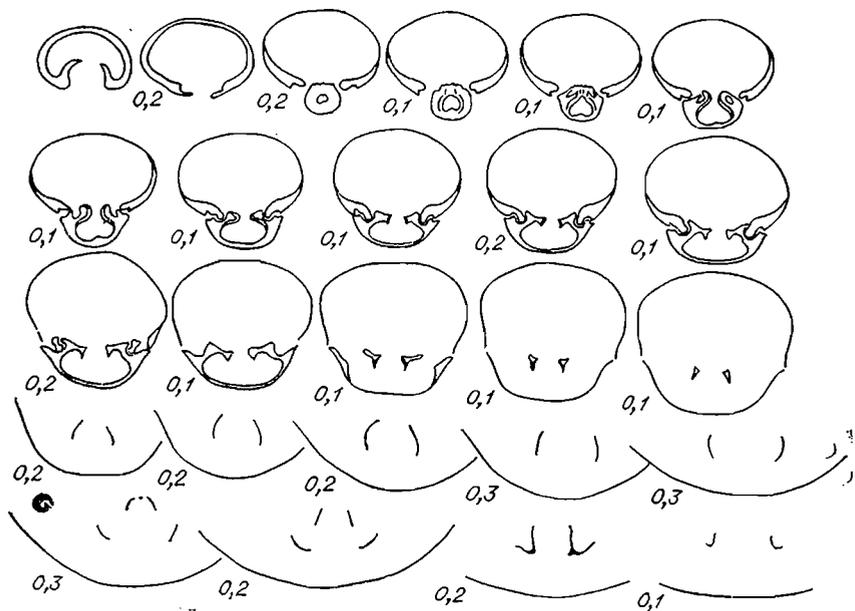


Рис. 143. Серпя поперечных срезов через раковину *Plectosconcha variabilis*; Приморье, Амурский залив, мыс. Атласова, анзйский ярус.

частые угловатые складочки. Макушка короткая, загнутая, с округлыми плечиками, форамен пермезотпридный. Ножной воротничок развит. Замочные пластины узкие, лежат в смычной плоскости створок; замочный отросток низкий, не расчлененный на лопасти. Петля достигает 2/5 длины спинной створки, с высокой поперечной лентой.

Геологическое и географическое распространение. Триас Северной Америки и Приморья.

НАДСЕМЕЙСТВО LOBOIDOTHYRIDACEA MAKRIDIN, 1964

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

Петля относительно длинная, нередко с выдающимися флангами. Поперечная лента образуется из вторичных элементов, возникающих в онтогенезе на вентральной части вертикальной пластины, петля проходит центронелловую, квазипрекампагиформную, квазикампагиформную и диктиотиридиформную стадии. Зубные пластины отсутствуют, замочный отросток хорошо развит. Септальные пластины могут присутствовать. Триас — мел.

Объединяет семейства: Loboidothyrididae Makridin, 1964; ? Dictyothyrididae Makridin, 1964; Boreiothyrididae Dagys, 1968; ? Cheniothyrididae Muir-Wood, 1965; ? Tegulithyrididae Muir-Wood, 1965.

Замечания. Постэмбриональное развитие ручных поддержек известно только у представителей семейств Loboidothyrididae и Boreiothyrididae. Род *Dictyothyris* имеет взрослую петлю, очень сходную с одной из стадий онтогенеза петли у лобойдотириридид, что позволяет предполагать наличие сложных стадий в постэмбриональном развитии петли у диктиотириридид.

Монотипическое семейства Tegulithyrididae и Cheniothyrididae отнесены к Loboidothyridaceae весьма условно, лишь на основании их некоторого морфологического сходства с семейством Dictyothyrididae, указывающего на возможное существование филогенетических связей между этими группами.

С Е М Е Й С Т В О LOBOIDOTHYRIDIDAE MAKRIDIN, 1964

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

Поверхность раковин гладкая, лобный край от ровного до двускладчатого. Септальные пластины отсутствуют. Поздний триас — ранний мел.

Включает два триасовых рода — *Triadithyris* Dagys и *Laevithyris* gen. nov. (Полный список родов семейства см. Дагис, 1968, с. 89).

Сравнение. От семейства Boreiothyrididae Dagys описываемое семейство отличается отсутствием септальных образований. Семейство Dictyothyrididae имеет интрапликатный лобный край и сложную скульптуру раковины, чем легко отличается от семейства Loboidothyrididae.

Р о д *Triadithyris* Dagys, 1963

Табл. XLVIII, фиг. 6; рис. 144

Triadithyris: Дагис, 1963а, с. 187.

Типовой вид. *Terebratula gregariaformis* Zugsmauer, 1882. Рэтский ярус Восточных Альп.

Диагноз. Небольших размеров, пятиугольные, отчетливо двускладчатые раковины. Лобная комиссура сульцилликатная. Макушка короткая, с округлыми плечиками. Замочные пластины узкие, слиты с внутренними приямочными гребнями, замочный отросток плоский, двухлопастной. Круральные основания не выражены. Круры узкие, инфулиферовые. Петля до 1/2 длины, с высокой поперечной лентой.

Геологическое и географическое распространение. Норийский и рэтский века Альп, Карпат, Балкан, Крыма, Кавказа, Памира.

Р о д *Laevithyris* gen. nov.*

Табл. XLVIII, фиг. 10; рис. 145

Типовой вид. *Lobothyris rossochae* Dagys, 1965. Карнийский ярус Северо-Востока СССР.

Диагноз. Удлиненно-овальные гладкие раковины со слабоинфиликатной лобной комиссурой. Замочные пластины узкие, но четко отделены

* *Laevis* (лат.) — гладкий.

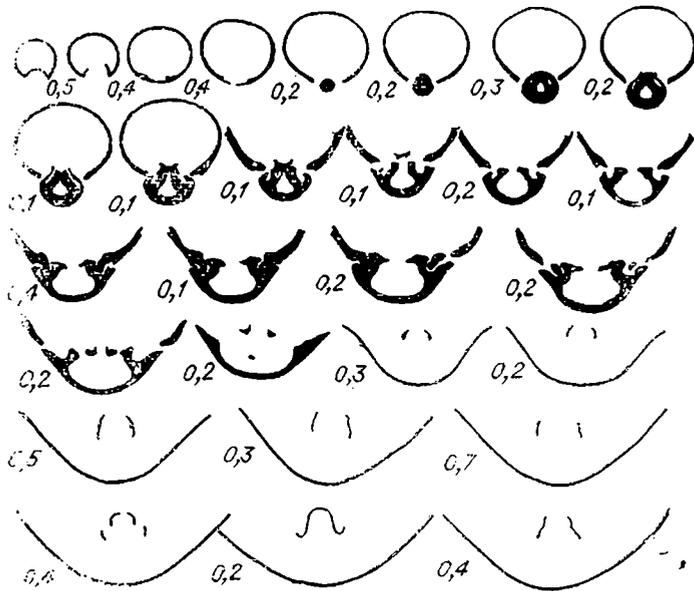


Рис. 144. Серия поперечных срезов через раковину *Triadithyris gregariaformis*; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, порийский ярус (Дагис, 1963а).

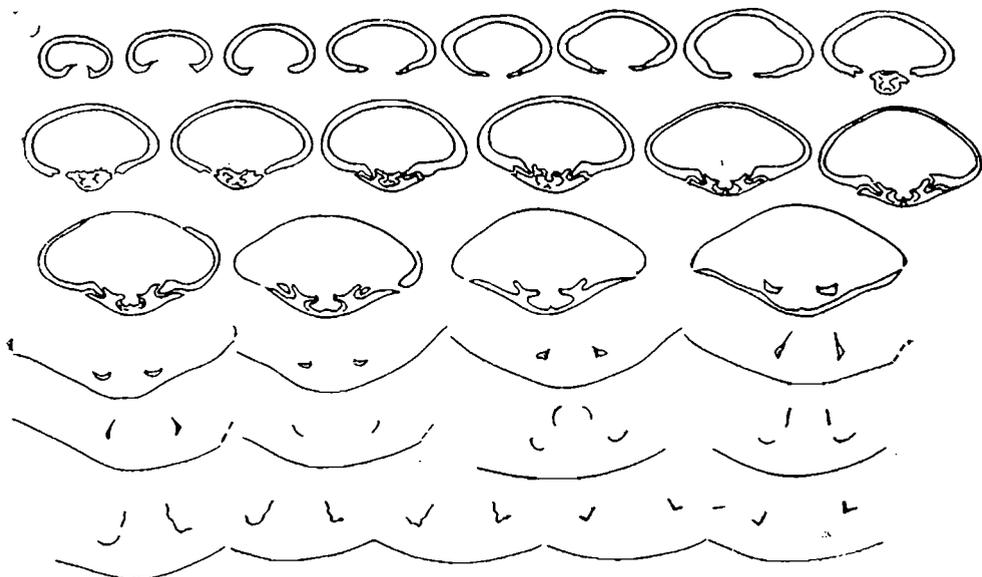


Рис. 145. Серия поперечных срезов через раковину *Laevithyris rossochae*; Северо-Восток СССР, р. Булун, карнийский ярус.

от приямочных гребней, круральные основания высокие. Замочный отросток не расчленен на лопасти, низкий.

Описание. Раковины средних размеров, довольно отчетливо вытянуты в длину, овальных очертаний. Поверхность створок гладкая, складчатость не развита. Лобная комиссура слабоупликатная. Макушка короткая, толстая, слабозагнутая, с округлыми плечиками. Форамен большой, округлый, пермезотиридный.

Ножной воротничок короткий. Замочный отросток низкий, уплощенный, не разделенный на лопасти. Замочные пластины узкие, но ясно от-

делены от приямочных гребней, лежат в смычной плоскости створок. Круральные основания высокие, направлены вентрально, круры инфулиферового типа, широкие. Петля достигает 1/2 длины раковины, имеет короткие, но отчетливые фланги. Поперечная лента высокая, немного оттянута к замочному краю.

Видовой состав. Типовой вид *Lobothyris tuchkovi* Dagys (1965, с. 146).

Замечания и сравнение. Наиболее близок к описываемому роду лейасовый род *Viligothyris* Dagys (1968, с. 89), отдельные виды которого практически неотличимы по внешнему облику от видов описываемого рода. У рода *Laevithyris* отсутствует внутренняя разобценная замочная пластина, свойственная роду *Viligothyris*, а также длинные фланги петли.

Развитие ручных поддержек у нового рода полностью не изучено. Имеются лишь отдельные наблюдения, которые дают возможность убедиться, что поперечная лента у рода *Laevithyris* развивалась как вторичные образования петли. Последнее достаточно надежно определяет положение нового рода в составе семейства Loboidothyrididae.

К описываемому роду, вероятно, кроме сибирских видов относится форма, описанная Смитом (Smith, 1927, с. 127) как *Terebratula pyriformis* Süsser из позднего триаса Северной Америки.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Северо-Востока СССР и Приморья, возможно, также Северной Америки.

НАДСЕМЕЙСТВО DALLINACEA BEECHER, 1893

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

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

Объединяет семейства: Zeilleriidae Rollier, 1915; Aulacothyropsidae fam. nov.; Dallinidae Beecher, 1893; Laqueidae Hatai, 1965, Eudesiidae Muir-Wood, 1965.

СЕМЕЙСТВО ZEILLERIIDAE ROLLIER, 1915

Даллинации, лишенные связи петли с септой на всех стадиях постэмбрионального развития. Исходные в онтогенезе ручные поддержки центронеллового типа. Триас — юра.

Замечания. Цейллериды В. П. Макридным (1964) были возведены в ранг надсемейства на основании отсутствия у них на всех стадиях роста связи петли с септой или дном створки. Поэтому же цейллериды были исключены из теребрателлид. Надсемейство Zeilleriacea приняла Мюир-Вуд (Muir-Wood, 1965) и добавила в его состав новое монотипическое семейство Eudesiidae. По не совсем понятным соображениям цейллериадии Мюир-Вуд отнесла к подотряду Terebratellidina.

Детальное изучение постэмбрионального развития петли у триасовых и лейасовых видов рода *Zeilleria* (Дагис, 1968) позволило установить полное сходство отдельных стадий развития петли у цейллерид и даллинид. Последнее обстоятельство, при учете вторичного характера соединения петли с септой у древних длиннопетельчатых форм, послужило основой для объединения рассматриваемых групп.

Мюир-Вуд к семейству Zeilleriidae отнесла более двадцати родов из триасовых, юрских и раннемеловых отложений, имеющих свободную петлю во взрослом состоянии. Онтогенез ручных поддержек почти у всех родов не изучен и, по всей вероятности, в результате дальнейшего накопления фактического материала большое количество цейллероидных

родов окажется даллинидами. По-видимому, настоящие цейллерониды существовали преимущественно в триасовое и лейасовое время, а более поздние формы являются уже настоящими даллинидами. В пользу этого говорит характер пегги, которая, начиная со среднеюрских форм (роды *Antiptychina*, *Digonella*, *Ornithella* и др.), приобретает густые шипы, несвойственные цейллеронидам и обычные среди даллинид.

В триасовых отложениях известны только четыре рода цейллерид: *Zeilleria* Bayle, *Aulacothyris* Douville, *Worobievella* Dagys, *Kolymithyris* Dagys.

Р о д *Zeilleria* Bayle, 1878

Типовой вид. *Terebratula cornuta* Sowerby, 1824. Лейас Англии.

Диагноз. Гладкие двояковыпуклые раковины с обычно прямой лобной комиссурой. Макушка тонкая, с острыми плечиками и маленьким мезотиридным фораменом. Зубные пластинки расходящиеся, разной длины, ножной воротничок отсутствует. Замочные пластинки слиты с приямочными гребнями, септалей разной глубины. Септа не более 1/2 длины спинной створки. Замочный отросток отсутствует. Круры префальциферовые, петля лишена шипов.

Геологическое и географическое распространение. Средний — поздний триас Тетиса. Лейас — повсеместно. Находки в более молодых отложениях требуют проверки.

Zeilleria babukensis sp. nov.

Табл. XLIX, фиг. 1; рис. 146

Голотип. ИГиГ, № 394/109. Рч. Ачешбок, Северо-Западный Кавказ. Анзийский ярус.

Описание. Средних для рода размеров раковины округленно-пятиугольных или округленно-ромбических очертаний. Голотип имеет 16 мм в длину, 15 в ширину и 9 мм в толщину, но отдельные особи могут достигать 20 мм в длину. Створки незначительно и в равной степени выпуклы, раковины в целом тонкие. Максимальная ширина располагается посередине, а наибольшая толщина — ближе к замочному краю. Замочный край довольно широкий, изогнут под углом, близким к прямому, боковые края закруглены. Лобный край также закруглен или слегка уплощен (у округленно-пятиугольных экземпляров). Комиссуры ровные. Ма-

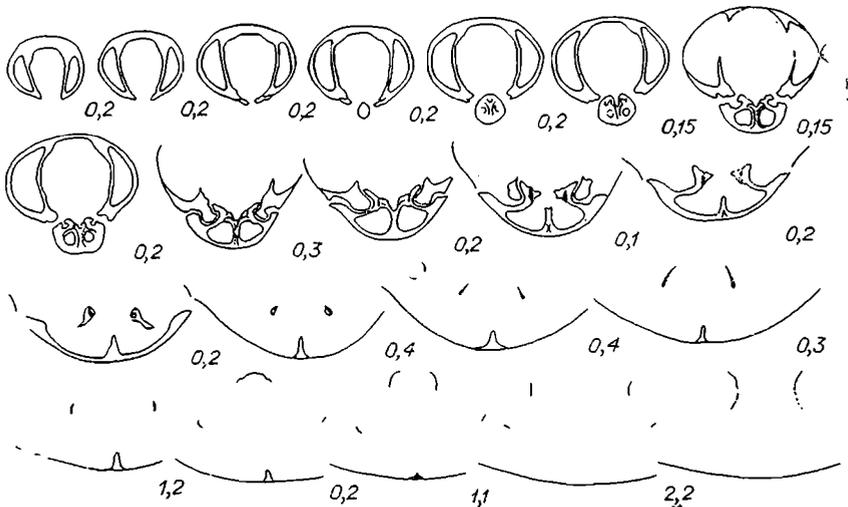


Рис. 146. Серпя поперечных срезов через раковину *Zeilleria babukensis*; экз. № 394/115. Северо-Западный Кавказ, р. Ачешбок, анзийский ярус.

кушка короткая, слабозагнутая. Плечики макушки острые. Форамен мезотиридный, округлый, очень маленький. Зубные пластины тонкие, слабо расходящиеся, субпараллельные на поперечных срезах. Септальный короткий, глубокий. Замочные пластины толстые, узкие, слиты с приямочными гребнями. Септа достигает 1/2 длины спинной створки. Петля с тонкими нисходящими и восходящими ветвями.

Сравнение. От наиболее сходных видов (*Zeilleria elliptica* Zugmauer и *Z. austriaca* Zugmauer) новый вид отличается более широкой раковиной, меньшей выпуклостью створок и меньшими размерами.

Геологическое и географическое распространение. Анкзпийский век Кавказа.

Материал. 47 экз.— рч. Ачешбок, басс. р. Лабы, Северо-Западный Кавказ.

Р о д *Aulacothyris* Douville, 1879

Типовой вид. *Terebratula resupinata* Sowerby, 1816. Лейас Англии.

Диагноз. Разных размеров раковины с уплощенной, несущей синус спинной створкой и выпуклой брюшной створкой. Лобная комиссура сультатная. Макушка тонкая, с угловатыми плечиками, форамен мезотиридный. Внутреннее строение аналогично таковому рода *Zeilleria*.

Замечания. Олькотиридный облик имеет почти половина триасовых теребратулид, но в связи с отсутствием данных о внутреннем строении систематическая принадлежность большинства из этих форм остается неясной. Среди многих ревизованных нами видов с олькотиридным обликом к роду *Aulacothyris* можно отнести только *A. angusta* Schothheim (1820, с. 285) и *A. supina* Bittner (1902, с. 498). Несомненно, что дальнейшее изучение внутреннего строения триасовых олькотиридного облика форм значительно увеличит список триасовых видов рода *Aulacothyris*.

Геологическое и географическое распространение. Триас Тетиса; юра — повсеместно.

Р о д *Worobievella* Dagys, 1959

Табл. XLIX, фиг. 3, 4; рис. 147

Worobievella: Дагис, 1959а, с. 33; Дагис, 1963а, с. 202.

Типовой вид. *Worobievella caucasica* Dagys, 1959. Норийский ярус Кавказа.

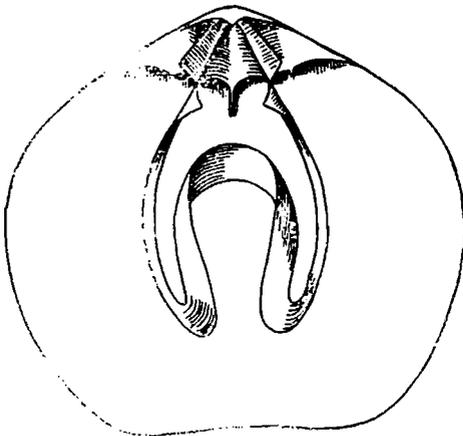


Рис. 147. Реконструкция брахидия *Worobievella caucasica*.

Диагноз. Маленькие гладкие раковины с расширенным замочным краем, округленно-прямоугольных очертаний. Спинная створка уплощена, с синусом, лобная комиссура сультатная. Макушка широкая, тонкая, плечики острые, форамен мезотиридный. Зубные пластины короткие, ножной воротничок отсутствует. Замочные пластины узкие, септальный мелкий. Замочный отросток не развит. Петля с тонкими нисходящими и очень широкими восходящими ветвями. Поперечная лента является прямым продолжением восходящих ветвей, изогнута в сторону замочного края.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Кавказа.

Типовой вид. *Zeilleria kolymensis* Moisseiev, 1937. Карныйский ярус Северо-Востока СССР.

Диагноз. Раковины средних или крупных размеров с равновыпуклыми створками и прямыми комиссурами. Макушка низкая, форамен мезотиридный. Зубные пластины толстые, слиты с боковыми стенками. Ножной воротничок не развит. В спинной створке исключительно сильно развит кардиналий, образованный слиянием замочного отростка замочных пластин и септы. Замочный отросток глубоко вдаётся в дельтириальную полость. Боковые примакушечные, дельтириальные и умбональная полости обычно сильно заполнены вторичными утолщениями. Петля длинная, с узкими нисходящими и восходящими лентами.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Северо-Востока СССР и Приморья. Возможно, норийский век Новой Зеландии.

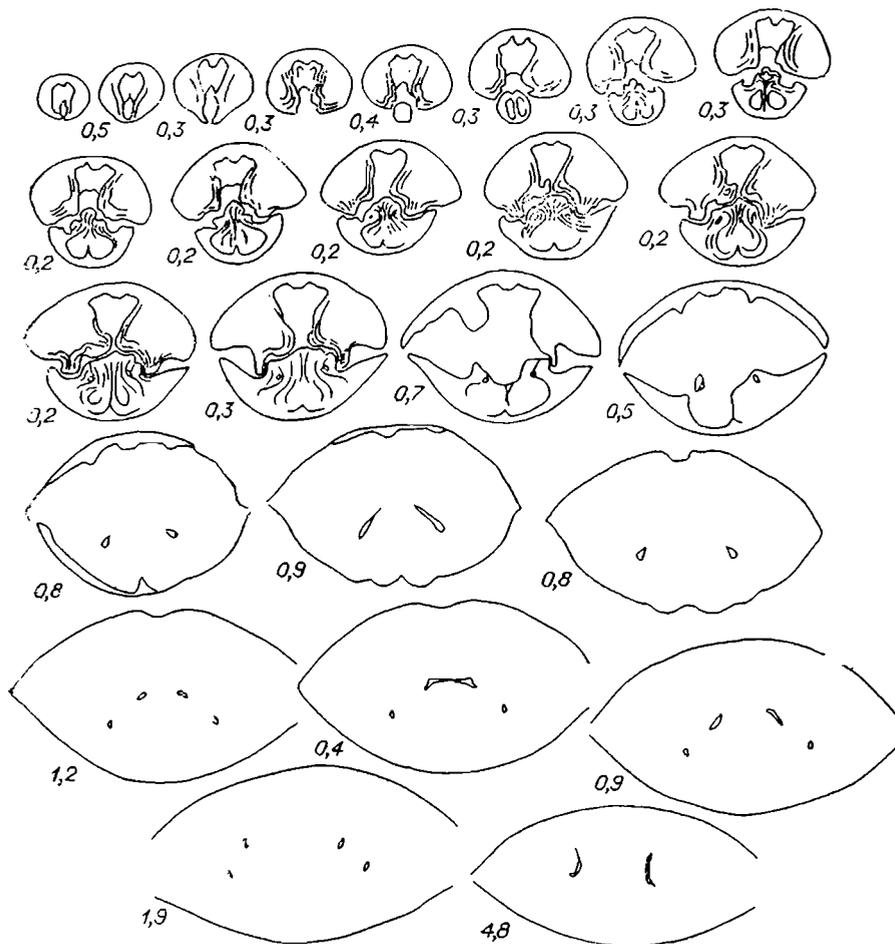


Рис. 148. Серия поперечных срезов через раковину *Kolymithyris kolymensis*; Северо-Восток СССР р. Аймапыкан (басс. р. Вьлиги), норийско-рэтские отложения (Датис, 1965).

Преимущественно сульфатные формы с модифицированной кампагиформной петлей у взрослых особей. Связь петли с септой развита в разной степени. Средний — поздний триас.

Включает роды: *Aulacothyropsis* Dagys, 1959; *Camerothyris* Bittner, 1890; *Pseudorugitela* Dagys, 1959; *Eodallina* Elliott, 1959; *Babukella* gen. nov.; *Ornatothyrella* gen. nov.

Замечания и сравнение. Семейство объединяет группу триасовых родов с очень своеобразной петлей, имеющей соединенные на всем протяжении нисходящие и восходящие ветви. Подобного типа петля близка к петле кампагиформной стадии, наблюдаемой у даллинид, но отличается разведенными левой и правой половинами ручных поддержек.

Ручные поддержки, сходные с таковыми аулякотиропсид, известны и у более молодых родов — *Zittelina* Rollier, *Trigonellina* Buckman и других, но принадлежность последних к семейству *Aulacothyropsidae* маловероятна. Скорее всего, это педоморфические даллиниды, имеющие вторично модифицированную кампагиформную петлю. По этим же соображениям аулякотиропсиды не могут быть сближены и с кингенинами.

В состав семейства *Aulacothyropsidae* включены роды, имеющие разное соотношение с септой. У рода *Ornatothyrella* петля лишена соединения с септой на прекампагиформной стадии и, по-видимому, на более ранних стадиях развития. У рода *Aulacothyropsis* ясные следы вторичного присоединения петли к септе на ранних стадиях развития, которые исчезают где-то на кампагиформной стадии. Наконец, род *Babukella* имеет соединенную с септой петлю у взрослых экземпляров. Вместе с тем общность строения всех остальных скелетных образований, а также одинаковый ход метаморфоза петли не оставляют никаких сомнений в однородности этой группы.

Род *Aulacothyropsis* Dagys, 1959

Табл. XLIX, фиг. 5; рнс. 149, 150

Aulacothyropsis: Дагис, 1959б, с. 99; Дагис, 1963а, с. 205.

Типовой вид. *Waldheimia (Aulacothyris) reflexa* Bittner. Норийский ярус Северных Альп.

Диагноз. Плоско-выпуклые раковины с синусом на спинной створке и сульфатной комиссурой. Макушка короткая, с угловатыми плечиками,

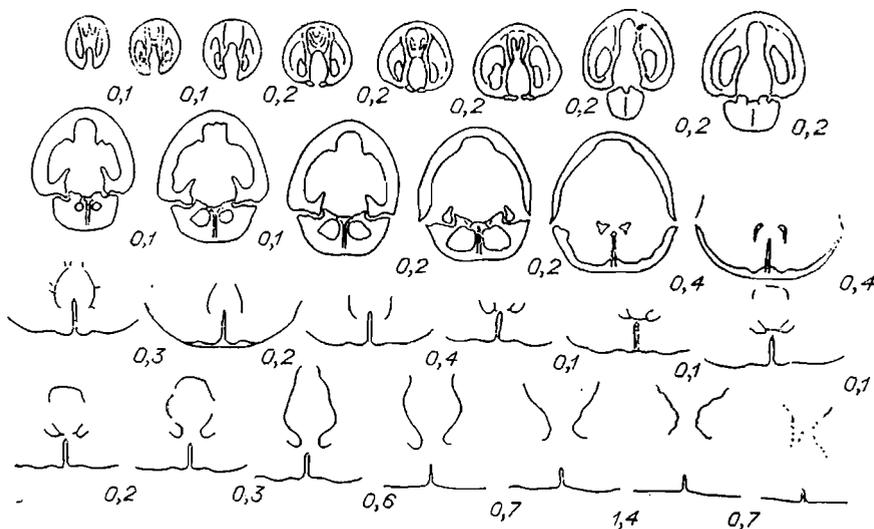


Рис. 149. Серия поперечных срезов через раковину *Aulacothyropsis reflexa*; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийско-рэтские отложения.

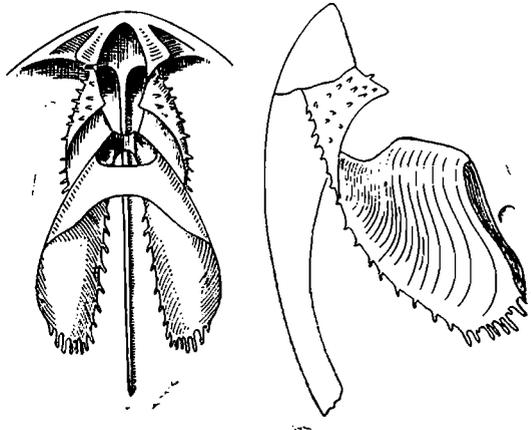


Рис. 150. Реконструкция брахидия *Aulacothyris reflexa* (по рис. 149).

форамен мезотридный. Зубные пластины параллельные, ножной воротничок развит. Замочные пластины слиты с внутренними приямочными гребнями, септалий развит в разной степени. Септа обычно длинная, достигает любого края. Петля соединена с септой на ранних стадиях развития и свободна во взрослом состоянии.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Альп, Балкан, Крыма, Кавказа, Памира.

Р о д *Camerothyris* Bittner, 1890

Табл. XLIX, фиг. 9

Camerothyris: Bittner, 1890, с. 318.

Типовой вид. *Terebratula subangusta* Muenster, 1841. Карнийский ярус Южных Альп.

Диагноз. Двойковыпуклые или плоско-выпуклые раковины, обычно с синусом на спинной створке. Макушка короткая, с угловатыми или округлыми плечиками и точечным мезотридным фораменом. Зубные пластины соединены, опираются на короткую септу и образуют спондилей. Замочные пластины узкие, слиты с приямочными гребнями. Септалий отчетливый. Септа длинная, но не достигает лобного края. Петля с неразъединенными правой и левой частями, не исключено, что ряд видов имеет аультотиросидную петлю.

Видовой состав. *Camerothyris subangusta* (Muenster) (1841, с. 64); *Aulacothyris* (*Camerothyris*) *cymbula* Bittner (1902, с. 546); *Waldheimia* (*Aulacothyris*) *major* Bittner (1890, с. 137); *W.* (*Aulacothyris*) *dualis* Bittner (1890, с. 134); *W.* (*Aulacothyris*) *sandlingensis* Bittner (1890, с. 201); *W.* (*Aulacothyris*) *commendai* Bittner (1890, с. 201); *Camerothyris minor* sp. nov.

Замечания. Холл и Кларк (Hall et Clarke, 1894) в качестве типа рода *Camerothyris* предложили вид *Waldheimia ramsaueri* Bittner, однако последний не был включен Биттнером в состав рода *Camerothyris* (см. Bittner, 1890, с. 318). Согласно статье 67h Международного кодекса зоологической номенклатуры, такой вид не может быть обозначен в качестве типового вида этого рода. Кроме того, *W. ramsaueri* имеет стабильно расходящиеся зубные пластины, и в случае изображения этого вида в качестве типового пришлось бы роду *Camerothyris* дать иной диагноз по сравнению с характеристикой этого рода, приведенной Биттнером.

В связи с вышеизложенным в качестве типового вида рода *Camerothyris* предлагается *Terebratula angustiaeformis* Muenster — первый вид из списка видов рода *Camerothyris*, приведенного Биттнером.

Геологическое и географическое распространение. Средний — поздний триас Альп, Динарид, Кавказа.

Голотип. ИГПГ, № 394/120, г. Скирда, Северо-Западный Кавказ. Норрийский ярус.

Описание. Очень маленькая для рода раковины удлиненно-овальных очертаний. Длина голотипа 4,2 мм, ширина 2,8, толщина 2,6 мм. Длина раковины всегда значительно больше ширины. Створки довольно сильно выпуклые, причем брюшная несколько выше спинной, толщина раковины незначительно меньше ширины. Лобный и боковые края плавно, дугообразно изогнуты. Отчетливый синус на спинной створке, свойственный большинству видов рода *Camerothyris*, не развит. Лишь в передней части спинной створки имеется небольшое понижение. Лобная комиссура слабосулкатная.

Зубные пластины короткие, опираются на септу, прослеживающуюся примерно на 1/4 длины брюшной створки. Септальный глубокий, септа в спинной створке пзмечивой длины, но не превышает 2/3 длины створки. Петля типа ранней кампагиформной, не соединена с септой.

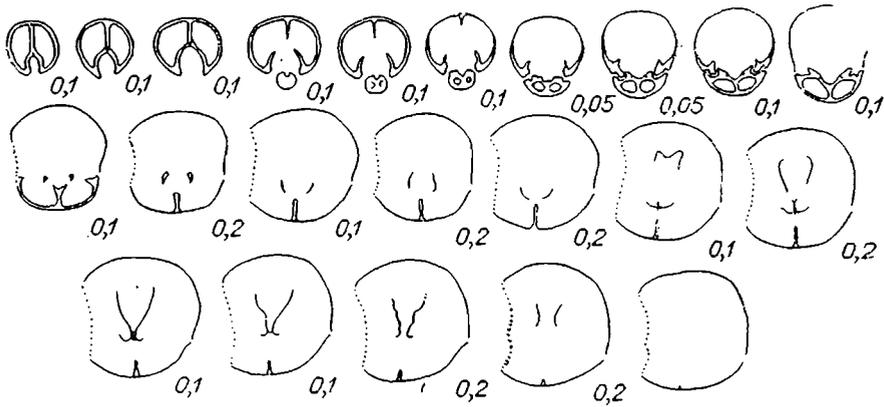


Рис. 151. Серия поперечных срезов через раковину *Camerothyris orientalis*; Северо-Западный Кавказ. г. Скирда, Норрийский ярус.

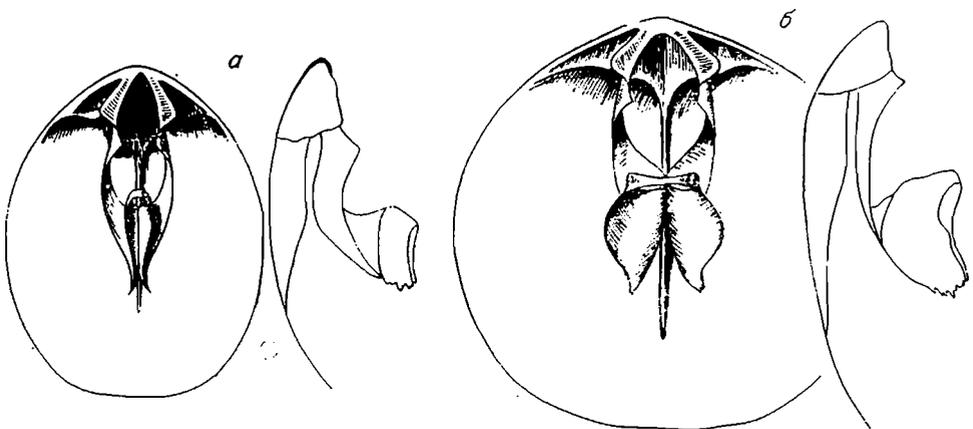


Рис. 152. Реконструкция внутреннего строения спинной створки *Camerothyris orientalis*. а — длина экз. 3,2 мм; б — длина экз. 4 мм.

* Minor (лат.) — маленький.

Сравнение. От близкого по размерам *C. dualis* Bittner новый вид отличается более узкой раковиной, лишенной ясного желобка на спинной створке, и в 2—2,5 раза меньшими размерами. Близкие очертания раковины имеет *C. commendai* Bittner, от которого *C. minor* отличается более выпуклой спинной створкой, сильнее выраженной скулькатностью лобной комиссуры и в три раза меньшими размерами.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Кавказа.

Материал. 18 экз. — р. Скирда, Северо-Западный Кавказ.

Р о д *Pseudorugitella* Dagys, 1959

Табл. XLIX, фиг. 6; рис. 153

Pseudorugitella: Дагис, 1959б, с. 100; Дагис, 1963а, с. 216.

Типовой вид. *Waldheiniä (Aulacothyris) pulchella* Bittner, 1890. Норийский ярус Альп.

Диагноз. Двояковыпуклые раковины, иногда с желобковидными синусами на обеих створках. Лобная комиссура прямая. Поверхность ра-

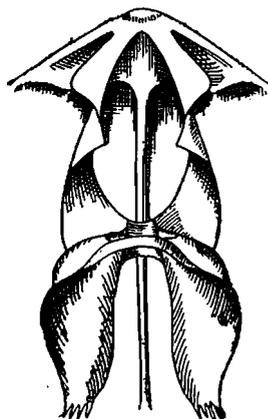


Рис. 153. Реконструкция брахидия *Pseudorugitella pulchella*, Северо-Западный Кавказ, р. Куна, норийский ярус.

ковины покрыта концентрическими ступенями нарастания. Зубные пластины тонкие, параллельные. Замочные пластины наклонены к сетке, слиты с приямочными гребнями. Септальный глубокий, V-образный. Септа прослеживается до лобного края. Соединительная лента на петле развита.

Геологическое и географическое распространение. Норийский ярус Альп, Кавказа, Памира.

Р о д *Eodallina* Elliott, 1959

Рис. 154

Eodallina: Elliott, 1959, с. 146.

Типовой вид. *Eodallina peruviana* Elliott, 1959. Верхний триас Перу.

Диагноз. Очень маленькие двояковыпуклые гладкие раковины. В передней части спинной створки развит мелкий синус, лобная комиссура слабоскулькатная. Макушка прямая, дельтириальное отверстие открытое. Септальный неглубокий, септа достигает половины длины спинной створки. Петля кампагиформная, соединена с септой. Зубные пластины не известны.

Замечания. Род является монотипическим. Впервые он был описан Стели (Stehli, 1956), но этот автор не дал перуанским формам самостоятельного названия, поскольку они были представлены молодыми формами. Эллиотт установил род *Eodallina* без дополнительного изучения материала,

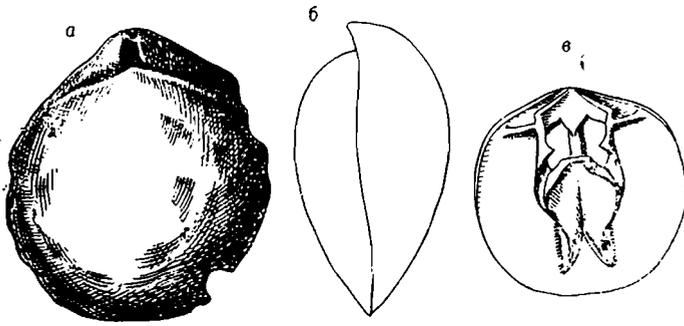


Рис. 154. *Eodallina peruviana*.
 а — вид со стороны спинной створки; б — вид сбоку (x8); в — внутреннее строение (x6) (по Stehli, 1965).

и есть все основания полагать, что взрослые формы этого рода еще не известны и скорее должны характеризоваться аулякотиропсидной петлей.

Геологическое и географическое распространение. Поздний триас Перу.

Род *Babukella* gen. nov.*

Типовой вид. *B. locus* sp. nov. Карнийский ярус Кавказа.

Диагноз. Маленькие раковины с синусами, отделенными от боковых поверхностей угловатыми гребнями, на обеих створках. Лобная комиссура прямая или сулькатная. Зубные пластины короткие, расходящиеся. Септаллий отчетливый. Септа до $2/3$ длины спинной створки. Петля аулякотиропсидная, соединена с септой у взрослых экземпляров.

Описание. Раковины маленькие, пятиугольные, с уплощенным лобным краем. На обеих створках развиты неглубокие, но отчетливые, слегка уплощенные синусы, прослеживающиеся до макушек, отделенные от боковых поверхностей угловатыми гребнями. Лобная комиссура прямая или слабосулькатная. Макушка короткая, умеренно загнута, с округлыми плечиками. Форамен удлиненно-овальный, пермезотиридный.

Зубные пластины короткие, слегка расходящиеся, ножной воротничок не развит. Замочные пластины узкие, слиты с внутренними прямыми гребнями, немного наклонены к септе. Септаллий узкий, с округленным дном. Септа достигает $2/3$ длины спинной створки. Петля с широкими, соединенными нисходящими и восходящими ветвями (аулякотиропсидная), соединена с септой у взрослых экземпляров. Дистальные концы петли несут шпцы.

Видовой состав. Кроме типового вида, по всей вероятности, к данному роду относится *Waldheimia cinctella* Bittner (1890, с. 30).

Сравнение. От остальных родов семейства Aulacothropidae описываемый род отличается крайне своеобразным внешним обликом, а также наличием связи петли с септой у взрослых экземпляров.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский и норрийский века Кавказа, Памира и, вероятно, Альп.

Babukella locus sp. nov.**

Табл. XLIX, фиг. 8; рис. 155, 156

Голотип. ИГиГ, № 394/125. Г. Б. Тхач. Северо-Западный Кавказ, карнийский ярус.

Описание. Раковины маленькие, меньше 10 мм в длину, с округленно-треугольными или яйцевидными очертаниями. Голотип имеет 9 мм в длину, 8 в ширину и 6,5 мм в толщину. Створки выпуклы в разной степени, брюш-

* Родовое название дано по хр. Бабук на Северо-Западном Кавказе.

** *Locus* (лат.) — гроб.

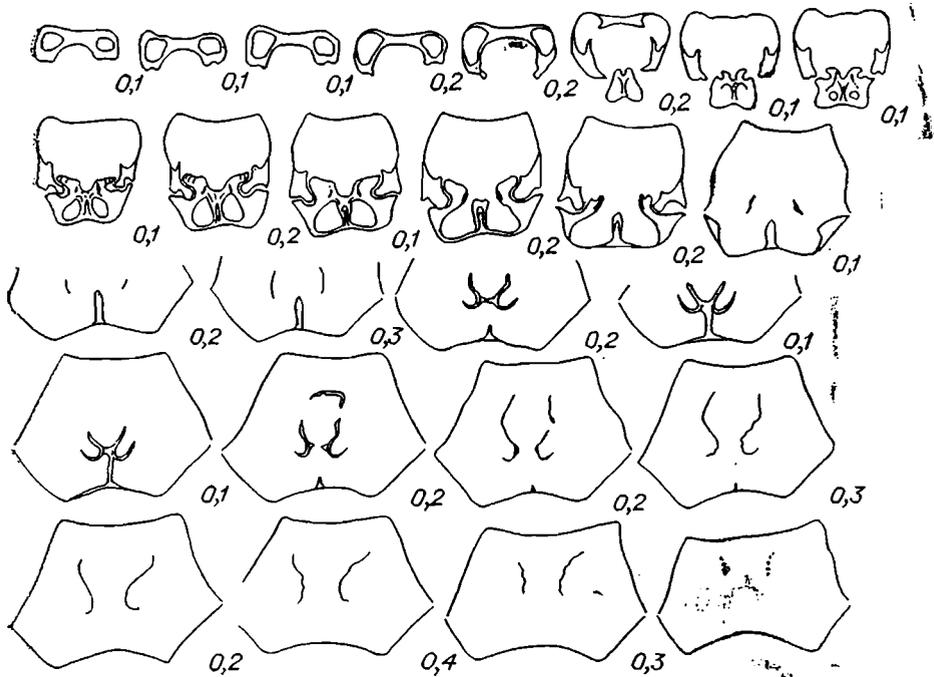


Рис. 155. Серия поперечных срезов через раковину *Babukella locus*; экз. № 394/12, Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, карнийский ярус.

ная створка всегда несколько выше спинной, но неравностворчатость выражена слабо. Боковые края округлены у яйцевидных форм и отчетливо уплощены у треугольных экземпляров. Лобный край всегда уплощен. Синусы на обеих створках изменчивой ширины, прослеживаются до макушек. Гребни, отделяющие синусы от боковых поверхностей, угловатые, хорошо заметны от лобного края до макушек. Поверхности створок, находящиеся по бокам синусов, очень круто, иногда под прямым углом изогнуты к боковым комиссурам. Последние прямые или с легким дорзальным изгибом, лобная комиссура обычно слабосувькатная и лишь у редких экземпляров прямая.

Сравнение. От «*Waldheimia*» *cinctella*, принадлежности которой к роду *Babukella* весьма вероятно, новый вид отличается значительно более сильно выраженными синусами, ограниченными угловатыми гребнями и более круто изогнутыми боковыми поверхностями.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский и норрийский века Кавказа и Памира.

Материал. 18 экз.— г. Б. Тхач; 2 экз.— г. Скирда, Северо-Западный Кавказ; 2 экз.— сай Шинды, Юго-Восточный Памир.

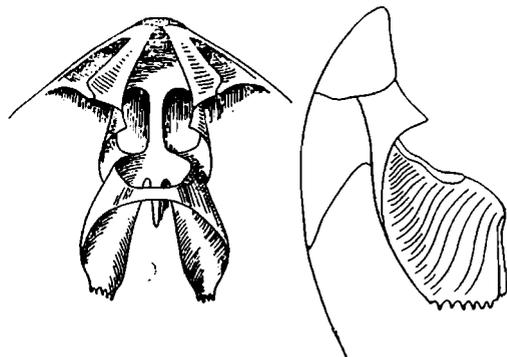


Рис. 156. Реконструкция брахидия *Babukella locus* (по рис. 155).

Типовой вид. *O. ornata* sp. nov. Норийский ярус Кавказа.

Диагноз. Маленькие двояковыпуклые раковины с прямой комиссурой. Поверхность створок с отчетливыми ступенями нарастания. Зубные пластины наклонены к плоскости симметрии раковины. Септалий мелкий, септа короткая. Петля без соединительной ленты.

Описание. Раковины маленькие, удлиненно-овальные, с выпуклыми примерно в одинаковой степени створками. Лобная комиссура прямая, синусы на обеих створках отсутствуют. Поверхность раковины покрыта очень закономерно расположенными концентрическими ступенями нарастания. Макушка короткая, в разной степени загнута, с угловатыми плечиками. Форамен маленький, точечный, мезотиридный.

Зубные пластины сильно сближены, наклонены к плоскости симметрии раковины, иногда почти соединяются у основания. Ножной воротничок не развит. Замочная пластина узкая, слитая с приямочными гребнями, септалий мелкий, с уплощенным дном. Септа короткая, не превышает 1/3 длины спинной створки. Петля аулякотиропсидная, лишённая соединительной ленты и связи с септой на всех стадиях развития. Дистальные концы петли лишены шипов.

Видовой состав. Типовой вид и *Waldheimia festiva* Bittner (1890, с. 137).

Сравнение. Сходный внешний облик имеет род *Pseudorugitela*. От него описываемый род отличается расположением зубных пластин, очень короткой септой (последняя у *Pseudorugitela* достигает лобного края) и отсутствием соединительной ленты на петле.

Геологическое и географическое распространение. Норийский век Альп и Кавказа.

Ornatothyrella ornata sp. nov.**

Табл. XLIX, фиг. 7; рис. 157

Голотип. ИГиГ, № 394/130. Г. Скирда, Северо-Западный Кавказ; норийский ярус.

Описание. Раковины маленькие, удлиненно-овальных очертаний, с длиной, превышающей ширину. Голотип имеет 7 мм в длину, 5,5 в ши-

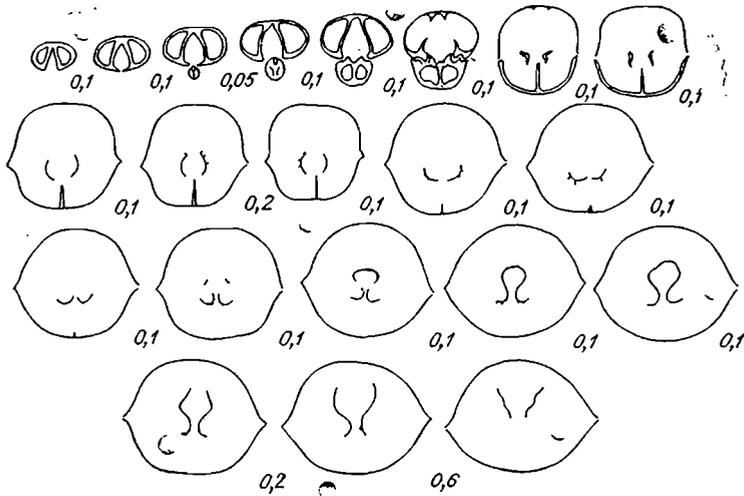


Рис. 157. Серия поперечных срезов через раковину *Ornatothyrella ornata*; экз. № 394/135, Северо-Западный Кавказ, г. Скирда, норийский ярус.

* Родовое название дано по внешнему сходству с родом *Ornatothyris* Sahni.

** *Ornata* (лат.) — украшенная.

рпву и 5,7 мм в толщину. Створки сильно вздутые, степень их выпуклости примерно одинаковая. Продольный и поперечный изгибы створок равномерные, поперечный несколько больше продольного. Лобный и боковые края закруглены, комиссуры прямые, синусы на обеих створках не развиты. Макушка короткая, довольно толстая, умеренно или сильно загнутая. Плечики макушки закруглены. Форамен точечный, мезотиридный (?). Поверхность раковины с густыми концентрическими ступенями нарастания, очень равномерно покрывавшими обе створки.

Сравнение. От *Waldheimia festiva*, относящейся, по всей вероятности, к описываемому роду, новый вид отличается более короткой и сильно загнутой макушкой, очень толстой раковиной и в два раза меньшими размерами.

Геологическое и географическое распространение. Норвежский век Кавказа.

Материал. Более 50 экз., находящихся на разных стадиях роста, — г. Скирда, Северо-Западный Кавказ.

INCERTI ORDINIS

Род *Amphitomella* Bittner, 1890

Amphitomella: Bittner, 1890, с. 298.

Типовой вид. *Terebratula hemisphaeroidica* Klipstein.. Карнийский ярус Альп.

Диагноз. Маленькие гладкие равносторчатые раковины. Макушка короткая, слабо загнутая. Форамен небольших размеров, округлый. Лобная комиссура прямая. В спинной створке массивная, возможно, разделенная замочная пластина и септа. Указывается высокая септа в брюшной створке, достигающая дорзальной септы. Югум без седла, югальные отростки прослеживаются почти до конца первичных лент спирали.

Замечания. Род *Amphitomella* был отнесен Биттнером к атиридам, от которых он отличается сильным развитием септальных образований в обеих створках, по сути дела, делящих мантийную полость на две части. Подобные структуры не известны среди атиридных брахиопод, и принадлежность рода *Amphitomella* к этому таксону крайне сомнительна.

Биттнер не изобразил экземпляров, по которым изучал внутреннее строение рода *Amphitomella*, и не исключена возможность, что характеристика этого рода является сборной.

Геологическое и географическое распространение. Карнийский век Альп.

Род *Pomatospirella* Bittner, 1892

Pomatospirella: Bittner, 1892a, с. 26.

Типовой вид. *Pomatospirella thecidium* Bittner. Средний триас Динарид.

Диагноз. Маленькие гладкие раковины с желобовидным синусом на брюшной створке. Спинная створка уплощена. Имеется апикальный форамен (?). Строение кардиналия неизвестно. Спираль двойная.

Замечания. В состав рода *Pomatospirella* Биттнером были включены виды, имеющие тецидеоидный облик и первоначально им отнесенные в состав рода *Thecidium*, правда, условно. У типового вида этот автор указывал форамен, что и послужило основанием для причисления *Pomatospirella* к атиридам. Род требует дальнейшего изучения. Возможно, что образование, принятое за форамен, является маленьким рубцом прирастания, достаточно хорошо видимым у *P. cymbula*, а следовательно, род относится к *Thecospiracea*.

Геологическое и географическое распространение. Средний триас Альп и Динарид.

В триасе продолжает существовать ряд крупных таксонов, прошедших длительную историю развития в палеозое (*Retziidina*, *Athyridacea*, *Dielasmatacea*), специфические триасовые таксоны (*Koninckinacea*, *Thecospiracea*) и группы, достигающие своего расцвета в более позднее время (*Loboidothyridacea*, *Dallinacea*, *Thecideacea*). Основное внимание в этом очерке уделено историческому развитию изученных таксонов в триасе. До и послетриасовая история приводится в более сжатом виде, в основном по литературным данным, хотя в ряде случаев для решения разного рода спорных вопросов привлекался как палеозойский, так и послетриасовый сравнительный материал.

Ввиду разной степени изученности таксонов на отдельных этапах их развития излагаемые исторические выводы далеко не равноценны. Довольно уверенно, главным образом в связи с широким привлечением онтогенетических данных, можно проследить основные направления развития среди отряда *Terebratulida*, в то время как для ринхонеллид могут быть предложены весьма условные построения. В ряде случаев современное состояние изученности не позволяет однозначно решить вопрос о путях развития конкретных групп (например, семейство *Spiriferinidae*) и тогда указываются вероятные варианты, даются их оценка и обоснование.

О Т Р Я Д STROPHOMENIDA

Краткое обоснование принадлежности к отряду *Strophomenida* многих триасовых и более поздних таксонов приведено в предыдущей главе, в связи с чем в данном разделе основное внимание уделено филогенетическим связям разных групп мезозойских строфоменид, их происхождению и выявлению основных направлений эволюции.

Thecospiracea

Текоспириды обычно рассматривались в качестве таксона, родственного конинкнидам, и сближались с атиридами, меристеллидами и другими группами, имеющими сложные югальные образования (Schuchert, 1893; Schuchert et Le Vene, 1929; Roger, 1952; и др.). Вильямс (Williams, 1953), пересматривая систему строфоменид, пришел к заключению, что род *Thecospira* имеет все черты строения раковины, очень близкие к строфоменидам, и, несмотря на наличие спирального брахидия, включил текоспирид в состав надсемейства *Orthothetacea*. Эта точка зрения была принята и в последних сводках по брахиоподам (Сокольская, 1960; Muir-Wood, Williams, 1965). Впоследствии Вильямс изменил свою точку зрения (Williams, 1968a, б) на основании изучения микроструктуры стенки раковины рода *Thecospira*, которая, по его мнению, обнаруживает большое сходство с таковой спириферид *.

Последняя концепция Вильямса, вполне согласующаяся с интенсивно развиваемой этим автором идеей об едином происхождении всех брахиопод с известковыми спиральными ручными поддержками, была подвергнута критике Радвиком (Rudwick, 1968), указавшим на близкую морфологию основных скелетных образований раковин строфоменид и текоспирид, сходный образ жизни и, возможно, близкие типы лофофора этих групп.

* Здесь и далее в этом разделе спирифериды трактуются (по Вильямсу) как группа, объединяющая спириферид собственно, атриид и атирид.

В связи с противоречивостью взглядов на происхождение текоспирид нам представляется целесообразным провести детальные сравнения морфологии раковин *Thecospirigasea*, с одной стороны, и строфоменид, а также спириферид, с другой, с целью выявления степени сходства этих групп.

Ф о р м а р а к о в и н ы. Текоспириды, равно как и им близкие текоспиреллиды и памиротециды, имеют плоско-выпуклую или вогнуто-выпуклую раковину. Этот признак характерен для всех строфоменид и, несомненно, имеет большое значение, поскольку с ним коррелятивно связаны другие структуры и в первую очередь типы лофофоров. Сказанное не означает, что мы полностью разделяем взгляды Бойрлена (Beurlen, 1952) на систематическое значение этого признака, но совершенно очевидно, что формы с вогнуто-выпуклой раковиной могли иметь ограниченное количество модификаций лофофора и в связи с этим отряд *Orthosonata* Бойрлена не лишен определенного интереса. Роды с подобной формой раковины могли иметь низкие спирали с вентрально направленными конусами или примитивные, лежащие в плоскости смыкания створок лофофоры. Это утверждение вполне согласуется с фактическим материалом, на основании которого построены реконструкции лофофоров ископаемых брахиопод с вогнуто-выпуклой раковиной (Williams, 1956; Rudwick, 1968, и др.). В то же время совершенно ясно, что для вогнуто-выпуклых раковин немислимы реконструкции лофофоров атрипоидного, спирифериоидного или атироидного облика. Следовательно, форма раковины в данном случае является важным критерием, позволяющим установить тесные связи текоспираций со строфоменидами и наметить глубокие отличия от спириферид.

С к у л ь п т у р а. Текоспирации преимущественно гладкие, реже имеют гранулированную поверхность раковин. Спириферида крайне разнообразны в этом отношении. Строфомениды и в первую очередь *Davidsoniasea*, с которыми сближаются текоспирации, характеризуются отчетливой радиальной скульптурой, хотя эта черта не универсальна и в семействе *Davidsoniidae* встречаются гладкие роды. Кроме того, нельзя считать текоспирид полностью лишенными радиальной скульптуры. По крайней мере, у одного вида рода *Thecospiropsis* — *Th. arenosa* (Bittner) из карнийских отложений Венгрии имеется тонкая радиальная струйчатость, которая развивается только на спинной створке, в то время как брюшная створка отчетливо гранулирована и лишена радиальной скульптуры. В целом скульптура раковины не противоречит возможному происхождению текоспираций от строфоменид, как это полагал Радвик (Rudwick, 1968), и в то же время не дает никаких оснований для сближения этой группы со спириферидами.

Ст ро е н и е с т е н к и р а к о в и н ы. По характеру пористости, а точнее, разнообразию этого признака текоспирации вполне сравнимы со строфоменидами. Во всех семействах надсемейства *Thecospirigasea* известны пористые формы. Талеолы (т. е. ложная пористость) встречены у всех текоспирид, но пока не обнаружены (вероятно, в связи с плохой сохранностью материала) у текоспиреллид и памиротецид. Еще большее разнообразие в строении стенки раковины наблюдается у строфоменид, среди которых наряду с ложнопористыми раковинами встречаются роды со сплошной стенкой (*Schuchertella*) и, по свидетельству Томаса (Thomas, 1958), формы с настоящей эндопористостью (*Streptorhynchus*). Следует отметить, что подобная изменчивость в строении стенки раковины наблюдается только среди надсемейства *Davidsoniasea*.

У спириферид известны только пористые формы и полностью отсутствуют ложнопористые. В этом отношении спириферида резко отличаются от текоспираций, но близки к последней группе по микроструктуре отдельных слоев раковинного вещества. У текоспираций, как и у спириферид, различается зернистый первый слой, а также, по крайней мере

в спинной створке, имеются образования, сравнимые с талеолами строфоменид. Сходная структура раковины у палеозойских форм известна только у *Plectambonitacea* (Williams, 1968a, 1970a), которые тем не менее не могут быть рассмотрены в качестве предковой группы текоспираций ввиду значительного разрыва во времени между последними плектамбонитадиями и первыми текоспирациями.

Оригинальная структура стенки раковины текоспираций существенно отличается от таковой как спириферид, так и строфоменид (особенно если учесть различия в строении разных створок текоспираций). С одинаковой вероятностью можно допустить, что она появилась в результате вторичного возникновения талеобразных структур и связана как с группами, имевшими стандартную секреторную деятельность, так и с формами, характеризовавшимися строфоменидным строением раковины, у которых произошло восстановление первичного плана секреторной деятельности мантии. Таким образом, структура стенки текоспираций не дает неоспоримых доказательств в пользу сближения этой группы со спириферидами, как это предполагал Вильямс (Williams, 1968c), и допускает, во всяком случае на данном этапе изученности этой структуры у ископаемых брахнопод, несколько вариантов ее генетического толкования.

З а м о ч н ы й к р а й, д е л ь т и д и а л ь н ы е о б р а з о в а н и я. Все текоспирации имеют прямой замочный край (строфический рост раковины) и хорошо выраженную вентральную арею с дельтирием, закрытым псевдодельтидием. Арея на спинной створке у текоспираций редуцирована и нототрипий, равно как и хплидиальные образования, отсутствует. Редукция дорзальной ареи отмечается у ряда строфоменид, и наличие псевдодельтидия является характерной особенностью этой группы. В то же время спирифериды, ряд таксонов которых имеет строфический рост, а следовательно, хорошо развитые дорзальные и вентральные ареи, резко отличаются по строению дельтидиальных образований. Изучение взрослых особей и данные по онтогенезу дельтидиальных образований у разных родов спириферид (Beescher, Clarke, 1889; 1889; Иванова, 1967; и др.) не оставляют никаких сомнений в том, что у этой группы всегда есть лишь дельтидиальные пластины, реже дельтидий (род *Cyrtina* и др.).

С п о с о б п р и к р е п л е н и я р а к о в и н ы. Текоспирации являются формами, прирастающими исключительно макушкой брюшной створки в течение всей жизни. Этот экологический тип (один из основных типов, по классификации Е. А. Ивановой (1949б, 1958 и др.), среди замочных брахнопод) характерен только для строфоменид, продуктид (Cowen, Rudwick, 1967; Rudwick, 1968), тецидеид и почти универсален для надсемейства *Davidsoniacea*.

В старых работах указывалось на возможность прирастания к субстрату некоторых спириферид (например, *Cyrtina*, Hall, Clarke, 1894; *Thecosyrtella*, Bittner, 1890), но впоследствии эти предположения были отвергнуты (Иванова, 1962; Дагис, 1965; Cowen, Rudwick, 1967).

К а р д и н а л и й. Как было показано в главе «Морфология...», в кардиналии текоспираций могут быть выделены элементы, сопоставляемые с таковыми только строфоменид (двухлопастной замочный отросток с неструйчатым мюлфором, приямочные пластины и др.), резко отличающиеся от элементов кардиналия всех групп спириферид.

Л о ф о ф о р. У текоспираций могут быть реконструированы спиролюф, с низким конусом, направленными вершинами вентрально (*Thecospiridae*), и пизолоф (*Pamirothesidae*). (Лофофор у родов семейства *Thecospiridae* уверенно не может быть восстановлен.) Эти же типы лофофоров восстанавливаются и для строфоменид (Muir-Wood, Williams, 1965; Rudwick, 1968), следовательно, строфомениды и текоспириды имели сходный фильтрационный аппарат и системы вводящих и выводящих токов воды.

Ручные поддержки. Полностью отсутствуют у всех палеозойских строфоменид, и брахиальные оси лофофора этих форм скорее поддерживались гидростатически (Rudwick, 1968). Появление известковых ручных поддержек разного вида свойственно всем триасовым текоспирациям, и в этом заключается их основное и, по сути дела, единственное выдержанное отличие от палеозойских строфоменид. У текоспирид брахидий имеет вид спиралей, которые, однако, существенно отличаются от таковых спириферид и формой, и ориентацией. Как уже отмечалось, брахидий текоспирид и лофофор, который он поддерживал, не могут быть сопоставлены с аналогичными структурами у спириферид.

Спикулы. У текоспирид, текоспиреллид и хунгаритецид встречаются спикульные образования, в основном сосредоточенные в мантии и в меньшей степени в стенке тела (табл. XXVI). Спикулы, насколько нам известно, не характерны ни для строфоменид, ни для спириферид. Это новообразования, сохраняющиеся, как будет показано ниже, у потомков текоспирид.

Сравнительный анализ всех важнейших структур раковины дает веские доводы в пользу происхождения триасовых текоспираций от палеозойских строфоменидовых брахиопод и, на наш взгляд, полностью исключает генетические связи между спириферидами и текоспирациями. Более того, можно утверждать, что предковой группой для текоспираций является надсемейство *Davidsoniacea*, обладающее сходной формой раковины и способом ее прикрепления, близкими апикальными и кардинальными структурами, изменчивой текстурой раковины, а также, по всей вероятности, однотипными с текоспирациями лофофорами. Эволюция текоспираций от давидсониацй произошла главным образом путем выработки известковых поддержек лофофора, утери радиальной ребристости и появления спикульных образований. Именно с появлением спикул, по-видимому, и связано образование известкового брахидия у текоспирид.

Последние достоверные давидсониацы и первые текоспирации разделены перерывом около 30 млн. лет (ранний — средний триас), из которого всякая информация об этих группах отсутствует. В начале карнийского века известны представители уже всех семейств — *Thecospiridae*, *Thecospirellidae* и *Hungarithesidae*, характеризующиеся разными типами лофофора и известковых ручных поддержек. По некоторым структурам, и в первую очередь строению апикальной части раковины, отдельные семейства текоспираций обнаруживают сходство с разными семействами *Davidsoniacea* (*Thecospiridae* более близко к *Schuchertellidae*, *Thecospirellidae* — к *Orthotetidae*), но полифилиязм текоспираций маловероятен. Слаборазвитая в брюшной створке септа есть почти у всех текоспираций (за исключением рода *Pamirotheca*), а разные типы брахидия у карнийских форм, скорее всего, являются продуктом дивергенции этой группы, происшедшей где-то в среднем или даже раннем триасе. Первые гипотетические *Thecospiracea* имели, вероятно, простой лофофор (трохоилил шизолюф). Наиболее близки к ним, очевидно, *Hungarithesinae* с их слаборазвитыми нисходящими известковыми ветвями (рис. 158). Независимо от *Hungarithesidae*, по-видимому, еще в среднем триасе произошли *Thecospirellidae*, имевшие, несмотря на сложность ручного аппарата, сильно модифицированный птилолофусный лофофор и *Thecospiridae* с наиболее сложным лофофором — спиролюфом.

Существенных эволюционных изменений в пределах этих групп с крайне коротким временем существования практически не произошло. Более того, для *Thecospiridae* характерен поразительный консерватизм в устройстве основных скелетных образований. Некоторые тенденции среди текоспирид намечаются лишь в изменении пористости. Если карнийские виды преимущественно имеют непористую раковину (род *Thecospiropsis*), то в рэтских отложениях уже преобладают пористые виды

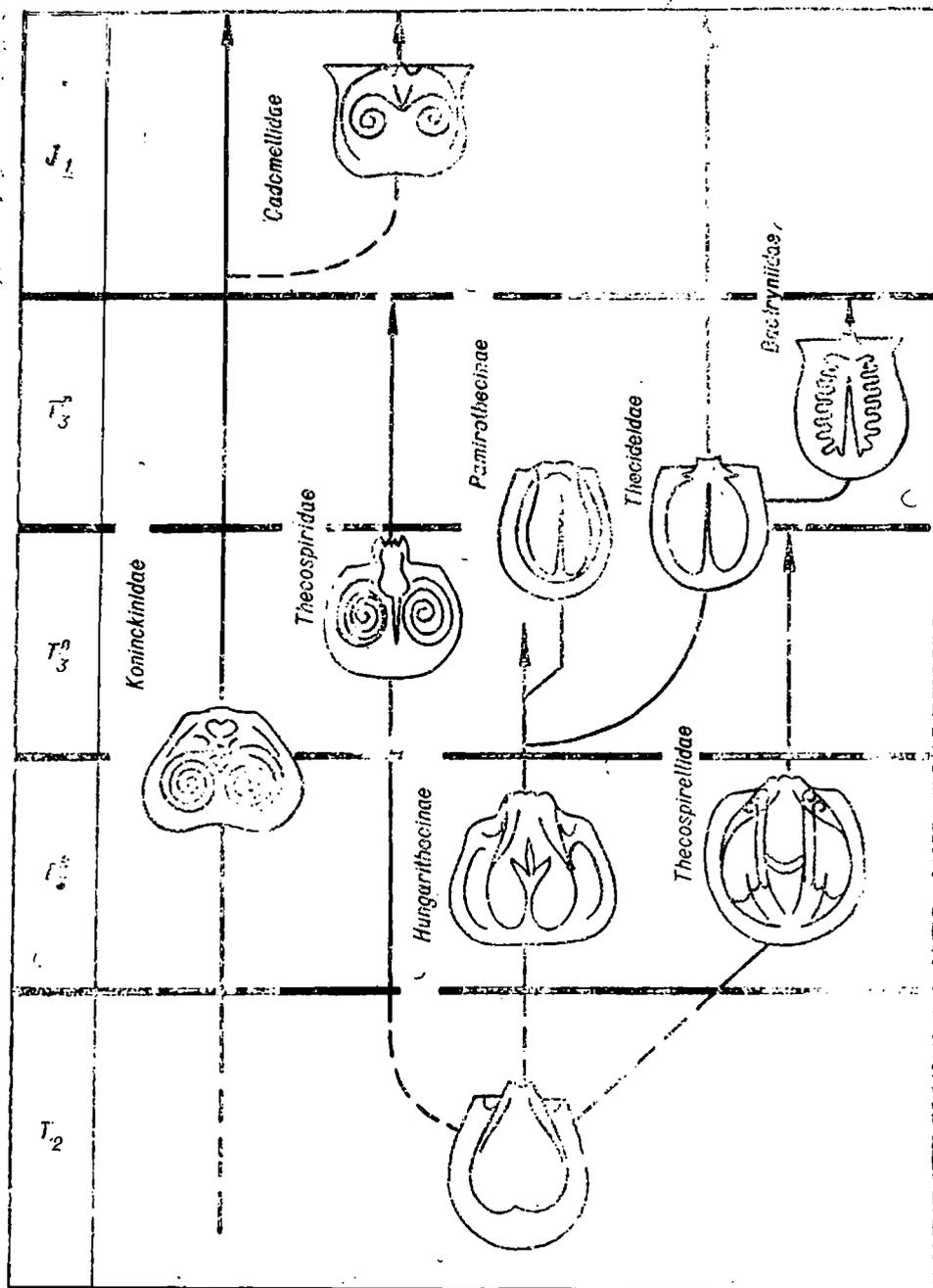


Рис. 158. Филогенетическая схема стержневых строфоменоидных брахиопод.

(род *Thecospira*), причем нередко поры достигают крайне больших размеров (*Th. davidsoni*).

Несколько больше изменяются памиротециды, у самых молодых представителей которых (*Pamirotheca*) сильнее выраженные известковые ручные поддержки, относительно низкая брюшная створка и большой след прирастания, занимающий значительную часть арес, в результате чего происходит редукция дельтидальных образований.

Все текоспирации связаны с разного рода органогенными постройками и многочисленны в рифогенных известняках. Географическое распространение этого таксона в позднем триасе ограничено южными морями — бассейном Тетис. Последние текоспирации известны в рэтском веке, эта группа полностью вымирает на границе триаса и юры.

Thecideaesea

Во всех старых работах (Waagen, 1884; Schuchert, 1893; Schuchert et Le Vene, 1929; и др.) тецидеиды неизменно рассматривались как группа, родственная строфоменидам на основании их формы раковины, способа крепления к субстрату, дельтидиальных образований и других особенностей. В дальнейшем, главным образом в связи с пористостью раковин тецидеид, они сближаются с теребратулидами (Williams, 1956; Макридин, 1960; Elliott, 1965). Вильямс и Роуэлл (Williams, Rowell, 1965) на основании того, что утеря ножки, приобретение прирастающего образа жизни, вторичного строфического роста и сплошных дельтидиальных образований — рекуррентные явления в истории многих групп брахиопод, в качестве возможных предков тецидеид кроме теребратулид указали пористых спириферид. В последующих работах, посвященных микроструктуре раковины, Вильямс уже более определенно высказался в пользу происхождения тецидеид от спириферид (Williams, 1968a, в). В то же время строфоменоидное происхождение тецидеид, в результате неотенических явлений, отстаивается Пажо (Pajaud, 1968, 1970; и др.) и Радвиком (Rudwick, 1968), причем первый автор наиболее вероятным предком тецидеид считал продуктид, а Радвик отмечал большое сходство Thecideaesea с Davidsoniasea. Мнение Радвика разделяет Бакер (Baker, 1970), детально исследовавший морфологию юрских тецидеид.

Как видим, происхождение тецидеид в настоящее время — предмет оживленной дискуссии. Сравнительно-морфологические исследования раковин, наряду с хронологическими и другими критериями, могут быть привлечены для выявления филетических связей этой группы.

Форма раковины тецидеид и способ крепления к субстрату, несомненно, строфоменоидные. Указания Вильямса и Роуэлла (Williams, Rowell, 1965) на то, что прирастание раковин к субстрату могло повторяться в разных отрядах замковых брахиопод, основаны, как уже отмечалось, на неправильном толковании образа жизни некоторых спирифероидных родов. Дельтидиальные образования тецидеид могут быть истолкованы только как псевдодельтиды, а не дельтиды, что также является чертой строфоменоидной, не характерной для спириферид и теребратулид.

Текстурные особенности раковин тецидеид, и в первую очередь пористость, на первый взгляд, кажется, сближают тецидеид с теребратулидами и спириферидами, но более глубокое изучение этой структуры вскрывает существенные отличия между пористостью сравниваемых таксонов. Как теребратулиды, так и спирифериды имеют очень регулярную пористость, с однообразным диаметром пор. У тецидеид же поры часто расположены без определенного порядка, изменчивы по диаметру (Elliott, 1953b, 1955). У древних тецидеид, в том числе изученных нами первых представителей рода *Davidsonella*, поры встречаются лишь эпизодически.

Вполне вероятно, что настоящая эндопористость неизвестна у отдельных таксонов тецидеоидных брахиопод (Elliott, 1953b, 1955). Структура стенки раковины тецидеид, по всей вероятности, изменчива. У современных форм Вильямс (Williams, 1968) нашел в стенке раковины только аналоги первичного слоя, однако эти данные не бесспорны, не исключена вероятность, что фиброзный слой и другие детали не выявлены в процессе обработки материала. Детально и всесторонне изучена структура у среднеюрских тецидеид (Baker, 1970). У последних очень сложно построенная

стенка, существенно отличающаяся от стенки современных тецидеид и практически однотипная с таковой триасовых текоспирид. Триасовые тецидеиды наиболее близки в этом отношении к юрским. Таким образом, строение стенки раковины тецидеид, ее ультраструктура указывают на несомненные связи этой группы с текоспирациями. В качестве теребратулоидной черты тецидеид нередко указывается наличие спикул, но они обнаружены и среди триасовых строфоменид (*Thecospirigacea*), следовательно, эти черты ни в коей мере не противоречат строфоменидному происхождению тецидеид.

В брюшной створке тецидеид есть септа, поддерживающая своеобразную платформу, служащую местом прикрепления аддукторов, которая была названа Эллиоттом (Elliott, 1948) гемиспондиллем. Эта структура не имеет аналогов среди теребратулид и спириферид, но широко распространена среди строфоменид. Среди триасовых *Thecospirigacea* типичный гемиспондиллий известен у всех видов семейства *Thecospiridae*, а также у хунгаритецид.

Лофофор у современных, а также ископаемых тецидеид простой, пшолофусного или птихолофусного типа. Подобные модификации лофофора реконструируются для строфоменид (Muir-Wood, Williams, 1965), известны в разных группах протенических теребратулид и полностью не свойственны спириферидам. Отличительной чертой лофофора тецидеид является его связь на всем протяжении с дорзальной лопастью мантии, но эта черта не уникальна в истории развития брахиопод. Такой лофофор, вероятно, имелся у некоторых *Strophomenacea* (семейство *Christianidae*), несомненно присутствовал у *Thecospirigacea* (семейство *Hungarithecidae*). Известен он и среди современных теребратулид (семейство *Megathyrididae*). В то же время лофофор всегда свободно свисает в мантийной полости у всех спириферид и явления прикрепления его к дорзальной лопасти мантии у этой группы не известны.

Присутствие тесно связанного со спинной створкой лофофора у теребратулоидных *Megathyrididae* не может быть принято как аргумент в пользу происхождения тецидеид от теребратулид по той причине, что эта способность строения у теребратулид возникла лишь в позднем меле, т. е. значительно позже, чем у тецидеидных брахиопод. Независимое возникновение крепления лофофора всей поверхностью к спинной створке у теребратулид не подлежит сомнению.

Кардинальный тецидеид своеобразен, но, несомненно, обнаруживает большее сходство с кардиналием строфоменид, чем теребратулид или спириферид, как это предполагали Вильямс и Роуэлл (Williams, Rowell, 1965). Тецидеиды имеют небольшой двухлопастный замочный отросток, лишенный струйчатого миофора и ограниченный зубными ямками, но, в отличие от строфоменид, у этой группы отсутствуют прямочные пластины. Аналоги сложных замочных или круральных пластин, развитых у теребратулид и спириферид, среди тецидеидных брахиопод не известны.

Таким образом, сравнительно-морфологические исследования показывают, что основные морфоструктуры тецидеид либо типично строфоменидные, либо близки к таковым и в то же время обнаруживают в ряде случаев принципиальные отличия от морфологии теребратулоидных и спириферидных брахиопод. Это позволяет нам отвергнуть представления Вильямса и других авторов, ревизовавших систематическое положение тецидеид, и более обоснованной считать точку зрения, господствовавшую в старой литературе, согласно которой тецидеиды произошли от строфоменид.

Авторам, отстаивающими строфоменидное происхождение тецидеид, в качестве непосредственных предков этой группы указывались совершенно разные таксоны отрядов *Strophomenida* и *Productida* — *Lyttoniidae* (Wanner, 1935), *Davidsoniacea* (Rudwick, 1968), *Productacea* (Paj-

aud, 1968). Продуктиды и в особенности литтонииды — это высокоспециализированные группы, обладавшие рядом специфических черт (пглы, внутреннее строение спинной створки и др.), и их кандидатуры в качестве возможных предков тецидеид более чем сомнительны. Значительно ближе к тецидеидам *Davidsoniasea*, но, несомненно, наибольшее сходство с этой группой обнаруживают триасовые потомки давидсониадий — *Thecospirigasea*. Они имеют сходную с тецидеидами форму раковины и способы ее прикрепления к субстрату лишены радиальных струек, пористы, обладают сходной микроструктурой. У отдельных таксонов *Thecospirigasea* сходный с тецидеидами лофофор, связанный с дорзальной створкой (а следовательно, и одинаковый тип фильтрации), тождественное строение брюшной створки, отчетливая срединная септа в спинной створке. Морфологически наиболее близки к тецидеидам *Hungarithesidae*, и в первую очередь древние представители этого семейства — подсемейство *Hungarithesinae*, которое, по всей вероятности, и является родоначальной группой для тецидеид.

Hungarithesinae имеют также строфоменоидный кардиналий с приямочными пластинами, лишены трансверсария, но в то же время у них хорошо развита дорзальная септа, отходящая от лобного края, и, несомненно, прикреплен к спинной створке лофофор, есть спиккулы, т. е. эта группа сочетает признаки как строфоменид, так и тецидеид и с большой долей вероятности может рассматриваться в качестве родоначальной для *Thecideasea*.

При такой трактовке происхождения тецидеоидных брахиеспод эволюционные изменения в морфологии раковины были небольшими и затрагивали главным образом кардиналий. Появление тецидеид сопровождалось исчезновением приямочных пластин и образованием моста (трансверсария), что скорее всего было связано с изменением расположения мускулов на спинной створке. Вероятно также, что несколько изменился план секреторной деятельности мантии.

С такими построениями вполне согласуются хронологические данные. Первые тецидеиды известны с позднего триаса (юрский века), и попытка проследить эту группу до палеозоя, предпринятая супругами Термье и Пажо (G. Termier, H. Termier, D. Pajaud, 1966), оказалась неудачной. Пермский род *Cooperina*, согласно последним данным Купера и Гранта (Cooper, Grant, 1969), имеет шпцы на раковине, брахпальные гребни, лишен зубов, в связи с чем вполне обоснованно отнесен к продуктидам (*Strophalosiasea*).

Тецидеиды остаются близкими к *Thecospirigasea* и в хронологическом отношении. В мезозое основная масса тецидеид разбивалась в южных бассейнах и лишь редкие представители проникали в южные частибореальных бассейнов.

Распространение современных тецидеид также ограничено низкими широтами (Pajaud, 1970).

Древнейшие тецидеиды, каковыми следует считать род *Davidsonella*, имеют наиболее просто устроенный лофофор (шизолоф) и неполный трансверсарий, но уже в рэтском веке появляются формы с очень сложным птихолофом (*Bactryniidae*). В послетриасовой истории тецидеид, по-видимому, неоднократно появлялись простые и сложные птихолофы (Pajaud, 1970), равно как и вторично упрощенные формы, хотя, по другим представлениям (Elliott, 1953б, 1965; и др.), простые формы с шизолофом и более сложные с плектолофом появились как следствия дивергенции на ранних этапах развития тецидеид и в дальнейшем эти линии эволюционировали независимо. Вопрос требует дальнейшего изучения и не может быть решен на основании исследования триасового материала. Несомненно одно — триасовые птихолофусные тецидеиды резко отличаются от более молодых тецидеид с таким же типом лофофора, ориентацией лопастей и,

что самое главное, порядком их заложения (Rudwick, 1968). Наиболее вероятно, что *Vastryniidae* — боковая ветвь в филогенетической схеме тецидеид, а следовательно, птихолоф в пределах тецидеид возникал по крайней мере дважды.

Koninckinacea

Подробное обоснование морфологического сходства конинкинаций со строфоменидами, позволяющего считать последних предками *Koninckinacea*, приведено в предыдущей главе. Указать более точную группу, которая могла быть принята в качестве предковой для конинкинаций, в настоящее время трудно.

Кауэн и Радвик (Cowen, Rudwick, 1966) сближали их с хонетидами, Мюир-Вуд (Muir—Wood, 1955, 1965) к хонетидам отнесла лейасовых кадомеллид. Эти предположения основаны на очень большом сходстве формы раковины, арей и дельтидиальных образований конинкинид и хонетид. Вместе с тем конинкинации обнаруживают и существенные отличия от хонетид, заключающиеся в отсутствии всяких видов игольчатости как на замочном крае, так и на поверхности створок, отличаются конинкинации и более простыми структурами кардиналия. Все структуры, по которым сближаются конинкинации с хонетидами, известны и у строфоменид, что позволяет с большим основанием искать предков *Koninckinacea* среди *Strophomenida* (по А. Н. Сокольской, 1960).

Эволюционные изменения конинкинаций за непродолжительное время существования этой группы были незначительными. Среди семейств *Koninckinidae* уже в начале карнийского века известны все роды, обнаруживающие небольшие морфологические отличия (наличие или отсутствие бугорков на краевых частях раковин, шипов на спирали и относительная длина замочного края). Эти роды вымирают к концу триасового периода, за исключением *Koninckella*, дожившего до конца лейаса.

Как уже отмечалось, указания Кауэна и Радвика (Cowen, Rudwick, 1966) о наличии спирали у кадомеллид основаны на недоразумении, но тем не менее вероятность нахождения известкового брахидия у этой группы весьма велика. Встречаемые у некоторых экземпляров *Cadomella moorei* отходящие от кардиналия апофизы скорее всего — основания брахидия (кружры), что позволяет предполагать у этой группы известковые ручные поддержки. Остальные детали морфологии кадомеллид и конинкинид очень близки, и если это предположение соответствует действительности, позднелейасовые кадомеллиды могут быть рассмотрены в качестве небольшой боковой ветви надсемейства *Koninckinacea*, отделившейся от основного ствола в результате вторичного появления скульптуры на поверхности створок (см. рис. 158).

О Т Р Я Д РИHXОНЕЛЛИДА

Среди замковых брахиопод ринхонеллиды — это группа, существовавшая наиболее длительное время и, несомненно, самая консервативная. Уже среди первых ордовикских ринхонеллид встречаются раковины, основные черты строения которых не изменились до настоящего времени (общая форма раковины, скульптура, зубные пластины, септа, септалий и др.). Широкое развитие явлений конвергенции и параллельного развития среди ринхонеллид, нередко затрагивающих не только внешние, но и внутренние, наиболее важные для систематики признаки, затрудняют гомологизацию отдельных структур и выявление конкретных филогенетических ветвей в пределах отряда. Многочисленные примеры повторного возникновения сходных внешних признаков приведены Вильямсом и Роуэллом (Williams, Rowell, 1965). Такие же явления могут быть отмечены

и среди внутренних скелетных образований. Дополнительные пластины, кроющие септалей, характерные для палеозойских *Trigonichynchiidae* и *Rhynchonoridae*, появляются у позднеюрского рода *Daghanichynchia*. Рассеченный замочный отросток преимущественно девонских *Uncinunellidae* и *Eatoniiidae* известен у современных *Cryptororidae*. Калькалиферовые круры неоднократно возникают в пределах семейства *Graecyclothyrididae* (подсемейства *Holcorhynchellinae* и *Ivanoviellinae* в мезозое, но этот тип круп, несомненно, появляется и ранее среди девонских тригониринхий (род *Iberirhynchia*, безусловно, имеет калькалиферовые круры (Drot, Westbroek, 1966).

Серьезное препятствие при выяснении филогенетических связей ринхонеллид — их недостаточная изученность. В первую очередь следует отметить практически полное отсутствие информации о ручных поддержках палеозойских ринхонеллид, которые, по-видимому, были не менее разнообразными по сравнению с мезокайнозойскими родами и имели столь же важное таксономическое значение. Малоинформативны описания многих палеозойских родов, особенно разделы, касающиеся внутреннего строения. Это относится к позднепалеозойским *Rhynchonellacea*, кардиналий которых на приводимых рисунках серий срезов зачастую не может быть расчленен на элементарные структуры.

При современном состоянии изученности ринхонеллид трудно предложить обоснованную филогенетическую схему отряда в целом. Приводимые ниже сведения следует рассматривать лишь как вероятные направления, по которым надлежит вести дальнейшие поиски.

Происхождение ринхонеллид достаточно ясно. Обычно их предками считают ортид (Hall, Clarke, 1892—1895; Beurlen, 1952; Ржонсницкая, 1959; и др.), реже примитивных пентамерид — *Parambonitacea* (Williams, Rowell, 1965; Williams, 1968a), сохранивших еще многие ортоидные черты. По мнению М. А. Ржонсницкой, которое в целом разделяется Вильямсом и Роуэллом, кардиналий некоторых древних ринхонеллид чрезвычайно близок к таковому ортид и гомологизация отдельных структур этих отрядов не вызывает сомнений. Так, брахиофоры ортид гомологичны крурам ринхонеллид, которые у отдельных родов ортид, по всей вероятности, выполняли те же функции — поддерживали основание лофофора, несущее ротовое отверстие. Внешние замочные пластины и приямочные гребни ринхонеллид берут свое начало, вероятно, от круральных пластин ортид, и это превращение, сопровождавшееся перемещением отпечатков дорзальных аджусторов с оснований брахиофоров на внешние замочные пластины, было наиболее существенным в возникновении ринхонеллид от ортид. Нототириальная камера ортид, очевидно, — образование, гомологичное септалию ринхонеллид, и, по-видимому, правы те авторы (например, Williams, Rowell), которые приподнятые над дном створки и опирающиеся на септу нототириальные полости у некоторых ортид (*Cremorthidae*, *Skeniidae*) называют уже септалием. Наконец, линейный замочный отросток, столь диагностичный для большинства ортаций, сохраняется в отдельных ветвях древних ринхонеллид (семейство *Rhynchotrematidae*). Расходящиеся зубные пластины ортид весьма сходны с таковыми ринхонеллид, а открытый дельтирий, равно как и строфический рост раковин и прямой замочный край, встречаются нередко у древнейших ринхонеллид (*Drepanorhyncha*, *Orthorhynchulla*). Текстура и микротекстура раковин ортид и ринхонеллид одинаковы, обе группы имеют непористую, обычно двухслойную раковину, образованную в результате стандартной секреторной деятельности мантии.

Близко к ортациям строение раковин у древних *Parambonitacea*, но у них, как правило, слабо развиты или отсутствуют брахиофоры и уже специализирован апикальный аппарат (спондилей), поэтому с большим основанием в качестве предковой группы ринхонеллид следует считать *Orthacea*.

Основные направления развития палеозойских ринхонеллид были рассмотрены М. А. Ржонсницкой (1956, 1959). Мы их коснемся лишь вкратце, в связи с необходимостью внесения некоторых поправок, связанных с поступлением новых данных.

Первые ринхонеллиды известны из среднего ордовика, и уже среди этих древнейших форм встречаются представители по крайней мере трех семейств, существенно отличающихся по строению кардиналия: *Ancistorhynchiidae* — без септы и септалия, *Samarotoechiidae* — с септой и простым, без кроющих пластин септальем* и *Rhynchotrematidae* — с септальем, практически тождественным тототприальной платформе и линейным замочным отростком. Предковой группой этих таксонов, по всей вероятности, является семейство *Rhynchotrematidae*, сохраняющее еще много ортоидных черт, хотя оно в настоящее время не обнаружено в видах среднего ордовика (чезы), откуда известны первые достоверные ринхонеллиды, а появляется лишь в трептоне. Независимое появление у *Rhynchotrematidae* кардиналия с ортоидными чертами (в первую очередь линейным замочным отростком), в дальнейшем не повторяющимся в истории ринхонеллид, маловероятно, равно как и независимое происхождение всех трех ордовикских групп от разных ортоидных предков, а следовательно, и полифилия отряда в целом. Несколько более позднее появление *Rhynchotrematidae* по сравнению с остальными ринхонеллидами скорее всего связано с неполнотой палеозоологической летописи, и *Ancistorhynchiidae*, а также *Samarotoechiidae*, по всей вероятности, возникли в результате ранней дивергенции от форм, сохранивших еще ряд ортоидных черт.

По мнению М. А. Ржонсницкой, уже в ордовике среди ринхонеллид обособляются две ветви: с септой и септальем (*Samarotoechiidae* и *Rhynchotrematidae*) и формы, лишённые септы и септалия, имеющие разобщенные замочные пластины (*Ancistorhynchiidae*). Эти формы прослеживаются довольно отчетливо в палеозое и были установлены в мезозое и кайнозое В. П. Макридиным (1964), рассматривавшим их в качестве основных надсемейств отряда *Rhynchonellida* — *Rhynchonellacea* и *Vasiliolacea*, объединяющего подавляющее большинство родов как палеозойских, так и более молодых ринхонеллид. Эта концепция, очень удобная для практической систематики, вряд ли отражает филогенетические связи отдельных таксонов. Возможно, что к единому стволу принадлежат ринхонеллиды, имеющие септу и септальей (во всяком случае, в настоящее время нет достаточно убедительных исследований, в которых было бы доказано вторичное возникновение септы и септалия в единой филогенетической ветви), но редукция септальных образований происходила неоднократно в истории ринхонеллид и этот ствол, несомненно, представляется искусственным объединением.

Среди форм, содержащих септальей, *Rhynchotrematidae* дали начало силурийско-девонским семействам *Uncinulidae* (Ржонсницкая, 1959) и *Eatoniiidae*, обладающим более сложным замочным отростком со струйчатым миофором и сохраняющим принципиальный план строения кардиналия *Rhynchotrematidae*. Семейство *Samarotoechiidae* является, несомненно, родоначальным для *Trigonirhynchiidae*, *Yunannellidae*. От этой группы семейств, очевидно, берут начало специализированные позднепалеозойские *Tetracamoridae* и *Rhynchotetraidae*, сохраняющие однотипное стро-

* По мнению Х. С. Розман (1969), древние ринхонеллиды (под *Rostricellula*) лишены настоящего септальей и имеют псевдосептальей, образованный «изгибом внутренних частей замочной пластины, присоединяющейся к срединной септе—утолщению» (с. 91). Однако анализ материала, приведенного этим автором, совершенно отчетливо показывает, что септальей родов *Rostricellula*, *Lepidocycloides* и др. образован слиянием септы и септальных пластин, которые иногда облекают септу, что нередко встречается и у более молодых септальейсодержащих ринхонеллид. Следовательно, нет никаких оснований для обособления септальей древнейших ринхонеллид как самостоятельной структуры.

ение кардиналия. Более точное определение филогенетических связей между этими таксонами пока затруднено, и, вероятно, определенную ясность в этом отношении может внести изучение круп, которое, как и для всех остальных ринхонеллид, находится в зачаточном состоянии. От этой группы семейств, а скорее от семейства *Tetrarhynchiidae*, имеющего дополнительные пластины на септалии, отделились в начале карбона *Rhynchoragacea*. Наконец, как уже неоднократно отмечалось ранее, с палеозойскими камаротехнидами, несомненно, тесно связаны мезозойские септалийсодержащие группы и разделение семейств *Samarotecthiidae* и *Praescytothyrididae* носит весьма условный характер.

Не вполне ясно происхождение семейства *Wellerellidae*, существовавшего от карбона до лейаса. Оно лишено септалия, но имеет цельную внутреннюю замочную пластину и в разной степени развитую септу. В онтогенезе триасовых родов внутренняя замочная пластина веллереллид возникает в качестве самостоятельного образования, не связанного с септой, в связи с чем ее гомологизация с септальными пластинами маловероятна. С большим основанием ее происхождение может быть связано с пластиной, кроющей септалий, известной у тригониринхийд. Следовательно, последнее семейство может быть принято в качестве предкового для *Wellerellidae*.

Ринхонеллиды с разобщенной замочной пластиной, лишённые септальных образований, появлялись неоднократно в истории развития этой группы от разных ветвей с более сложно устроенным кардиналием. Древнейшие ринхонеллиды с таким упрощенным кардиналием — *Ancistorhynchiidae* имеют очень тонкие и сильнозагнутые круры, сходные с таковыми *Rhynchotrematidae*, и, по всей вероятности, произошли от последнего семейства. Большинство *Pugnacidae*, которые М. А. Ржонницкая считала возможными потомками *Ancistorhynchiidae*, имеют слабо развитый септалий, функционировавший на ранних стадиях развития, и вполне вероятно, что это семейство развилось самостоятельно от камаротехноидных ринхонеллид. Таково же происхождение кардиналия мезокайнозойского семейства *Cyclothyrididae*, отдельные роды которого (в том числе и род *Cyclothyris*) характеризуются редуцированным септалием. Тип круп *Cyclothyrididae* указывает на несомненные филогенетические связи этого семейства с септалийсодержащим семейством *Praescytothyrididae*.

Происхождение базилиолид и всего надсемейства *Basiliolacea* с наибольшей вероятностью может быть связано с веллереллидами. Последние лишены септалия, часто имеют редуцированную септу и префальциферовые круры с удлиненными дорзальными частями, промежуточные по форме между радулиферовыми и фальциферовыми крурами. Появление базилиолид, возможно, обусловлено редукцией внутренней замочной пластины и усилившейся тенденцией к уплощению в плоскости симметрии раковины круп, приведшей к образованию круп фальциферового типа. Подобные предположения, основанные на сравнительно морфологических выводах, хорошо согласуются с биогеографическими (веллереллиды, как и базилиолиды, — преимущественно тетическая группа) и хронологическими данными.

Древнейшим среди *Basiliolacea* семейством является *Basiliolidae*, первые представители которого известны, возможно, из поздней перми (род *Uncinunellina*). В среднем триасе от базилиолид отделились специфические *Norellidae*, представленные в основном глубоководными формами из халлыштатских известняков. Последнее семейство сохраняет общий с *Basiliolidae* план строения кардиналия, и основные отличия заключаются в перестройке типа круп. Достоверные представители семейства *Norellidae* известны только в триасе, и все более молодые роды, которые сближались Эгером с нореллидами (Ager, 1965), требуют ревизии и, возможно, являются лишь конвергентными формами.

4. IV Norellidae наблюдаются явные тенденции к редукции зубных пластин, дельтидиальных образований и утолщению замочной части раковины. Эти особенности выражены и у карнийского рода *Laevirhynchia*, единственного представителя семейства Laevirhynchiidae, что при учете общности строения кардиналия у сравниваемых таксонов может служить указанием на филогенетические связи Laevirhynchiidae и Norellidae.

Исключительно норийским веком ограничено распространение семейства Halorellidae, цилиферовые круры которого особенно на ранних стадиях развития имеют много общего с крурами фальциферового типа базилиолид. Кардиналий Halorellidae с обычно рудиментарными септальными образованиями также наиболее близок к кардиналию базилиолид, и происхождение Halorellidae от Basiliolidae следует считать наиболее вероятным.

У родов *Halorella* и *Halorelloidea* круры имеют одну особенность — их дорзальные части (круральные основания) не свисают в умбональную полость, а поддерживаются на значительном расстоянии основаниями длинных приямочных гребней, очень сходных с пластинами, поддерживающими септиферовые круры эримнариид. Эта специфическая черта в строении круп наиболее четко обозначается у потомков Halorellidae — семейства Egmynariidae, у которого пластины, поддерживающие круры, отделены от остальных элементов кардиналия. Первые Egmynariidae, появляющиеся в норийском веке (род *Crurirhynchia*), имеют короткие пластины, поддерживающие круры, и очень длинные собственно круры, сходные с цилиферовыми крурами. Молодые роды этого семейства (*Septocrurella*, *Egmynaria*) характеризуются более длинными пластинами и сильнее латерально уплощенными крурами, напоминающими фальциферовые круры базилиолид. По присутствию пластин, поддерживающих круры, обе эти разновозрастные модификации круп названы септиферовыми. Однако филогенетические связи древних родов с крурами, более близкими к цилиферовым, и молодых форм, имеющих круры, сходные с фальциферовыми, не могут считаться окончательно установленными, хотя они более вероятны, чем независимое возникновение столь специфической структуры, как пластины, поддерживающие круры, в разных ветвях. Семейство Egmynariidae развивалось только в Тетисе, было представлено небольшим количеством преимущественно монотипических родов, не игравших сколько-нибудь заметной роли среди ископаемых сообществ брахиопод, и вымерло в эоцене.

Другую большую группу мезокайнозойских ринхонеллид составляют семейства с радулиферовыми или им близкими типами круп (калькалиферовыми, каналлиферовыми и др.) и с кардиналем, обычно содержащим септалей. Тесные связи мезозойских Rhynchonellacea с палеозойскими представителями этой группы и в первую очередь семейством Samarotoechiidae не вызывают сомнений. Более того, как уже отмечалось в систематической части этой работы, разделение палеозойских и мезозойских септалейсодержащих ринхонеллид носит скорее искусственный характер, но этот систематический барьер не может быть преодолен при современном состоянии изученности палеозойского материала.

Среди мезозойских Rhynchonellacea древнейшим семейством является Graesyclothyrididae, известное с низов триаса. Основной ствол в этой группе составляют роды с отчетливой септой и септалием и радулиферовыми (редко спинулиферовыми) крурами — подсемейство Tetrarhynchiinae.

Калькалиферовые круры в пределах Graesyclothyrididae возникли по крайней мере дважды. Первый раз у триасовых Holcorhynchellinae, сохранивших тождественный с Tetrarhynchiinae кардиналий (т. е. высокую септу и септалей), а затем у средне- и позднеюрских Ivanoviellinae, где наряду с появлением калькалиферовых круп происходит некоторая перестройка кардиналия (септа низкая, септальные пластины нередко опираются непосредственно на дно створки у основания септы).

В позднем триасе от тетрархичини отделились *Graecyclothyridinae*, сохранившие общий тип строения круп, но с редуцированным кардиналем. Септа у последнего подсемейства выражена слабо и функционирующий септалий имеется лишь у юных экземпляров. Роды с подобным строением кардиналия встречаются вплоть до мела, но принадлежат ли они к единой филогенетической ветви, в настоящее время сказать трудно. Не исключена возможность, что подсемейство *Graecyclothyridinae*, возникновение которого связано с явлениями редукции, — полифилетический таксон, отдельные роды которого произошли от разновозрастных ветвей *Tetrarhynchiinae*.

Также в позднем триасе появляются первые достоверные *Rhynchonellidae* (род *Maxillirhynchia*), имеющие тождественные с тетрархичиновыми кардиналий и тип круп, но отличающиеся от последних струйчатой микроскульптурой. Сходная микроскульптура известна у девонских *Yunnanellidae*, обладающих к тому же аналогичным с ринхонеллидами внутренним строением. Однако несмотря на столь разительное сходство между мезозойскими *Rhynchonellidae* и девонскими *Yunnanellidae*, прямые филогенетические связи этих таксонов маловероятны. Учитывая перерыв в три периода, существующий между последними *Yunnanellidae* и первыми *Rhynchonellidae*, более возможным следует считать вторичное возникновение струйчатой микроскульптуры у мезозойских ринхонеллид, отделившихся скорее от прециклотиридид (подсемейство *Tetrarhynchiinae*).

От подсемейства *Graecyclothyridinae* в поздней юре в результате полной утери всех септальных образований отделилось семейство *Cyclothyrididae*, продолжающее существовать и в современных морях (подсемейство *Nemithyridinae*). В этой группе господствующими также являются радулиферовые или им близкие каналиферовые крупы. Последний тип круп резко преобладает среди меловых родов (*Lamellaerhynchia*, *Plicarostrom* и др.).

С основным стволом мезозойских *Rhynchonellacea* — семейством *Graecyclothyrididae* может быть связано своеобразное монотипическое семейство *Septirhynchiidae*, имевшее сходные с прециклотиридидами кардиналий и крупы, но резко отличающееся от всех мезозойских ринхонеллид появлением высокой вентральной септы, не связанной с зубными пластинами, на которую, по всей вероятности, крепились аддукторы. Это специфическое семейство имело ограниченный географический ареал (Эфиопская подобласть Средиземноморской области) и очень короткое время существования (келлозойский — киммериджский века). От прециклотиридид, по-видимому, отделилось не менее своеобразное семейство *Peregrinellidae*, сохранившее высокую септу, но выработавшее совершенно иной, уникальный среди всех ринхонеллид мергиферовый тип круп. Это небольшое монотипическое семейство также имело ограниченное время существования (готерпв — валажжн), но расселилось во многих древних акваториях от Европы до Северо-Востока СССР и Калифорния.

Филогенетические связи и положение в системе остальных семейств мезозойских брахиопод остаются пока совершенно не ясными в связи с крайней специфичностью строения раковин (*Cryptoporidae*, *Ochotorhynchiidae*, *Peregrinelloideidae*) или их недостаточной изученностью (*Dimergellidae*). Все эти семейства объединяют по одному роду, включающему один, реже несколько видов, имеют ограниченное геологическое и географическое распространение. Они довольно близки между собой по внешнему облику, благодаря сохранению ряда черт, свойственных молодым экземплярам (выпрямленный замочный край, уплощенность спинной створки, сулькатность раковины, слабое развитие дельтидиальных образований и др.), но резко отличаются по внутреннему строению, в первую очередь по типам круп, что исключает возможность родства рассматриваемых семейств.

Лейасовые семейства *Ochotorhynchiidae* и *Peregrinelloideidae* зарождаются в бореальных бассейнах, в которые не проникали *Basiliolacea*,

поэтому более вероятно их происхождение от Rhynchonellacea. С Rhynchonellacea, наверное, сближаются и Dimerellidae, имеющие высокую септу, хотя окончательно этот вопрос не может быть решен в связи с крайне слабой изученностью последнего семейства. Специфическое строение скелета семейства Cyrtoporidae наряду с уникальными чертами анатомии мягкого тела (одна пара метанефридиев) очень резко отделяет криптопорид от остальных мезокайнозойских ринхонеллид. Положение этого семейства в системе ринхонеллид, несмотря на прекрасную изученность (Cooper, 1959), остается совершенно не ясным.

О Т Р Я Д SPIRIFERIDA

Древнейшими пористыми спириферидами, объединяемыми в надсемейство Spiriferinacea, являются циртиниды, появляющиеся в позднем силуре. У первых Cyrtinidae уже очень сложно построенная раковина (род *Cyrtina*), постоянно привлекавшая внимание палеонтологов и в настоящее время детально изученная (Oehlert, 1901; Kozłowski, 1929; Иванова, 1962). У рода *Cyrtina* полный югум, апикальный аппарат, состоящий из зубных пластин и септы, которые соединены и образуют спондиллий, складчатая раковина с игольчатой микроскульптурой. Более того, для циртинид характерен ряд специфических структур (югальный отросток, тихоринум, сплошной дельтидий с фораменом), т. е. древнейшие представители пористых спириферид имели уже очень сложно построенную и, учитывая образ жизни рода *Cyrtina*, убедительно реконструированный Е. А. Ивановой (1962), вероятно, специализированную раковину. Дальнейшие морфологические изменения Spiriferinacea, наиболее длительной по времени существования группы спириферид, заключались главным образом в перестройке плана первичных структур или частичной их редукции, и новообразования в строении скелета были незначительными.

В связи с этим может возникнуть вопрос — правильны ли филогенетические построения, в которых циртиниды принимаются в качестве исходной группы для всего надсемейства Spiriferinacea. Отвергнуть относительно специализированных циртинид как предковую группу для Spiriferinacea можно лишь в двух случаях: признав, что пористые спирифериды — полифилетическая группа, или допустив, что в силуре и девоне существовали более примитивные спириферинации и циртиниды являются боковой ветвью в эволюции Spiriferinacea. Оба эти предположения, на наш взгляд, маловероятны. Несмотря на то, что пористость у брахиопод развивалась неоднократно (у ортид, ринхонеллид и др.), этот признак был чрезвычайно стабильным и его неоднократное появление в морфологически сходных группах пока не отмечено среди других таксонов. Также нереальным следует считать существование в течение нескольких десятков миллионов лет гипотетической группы, особенно при учете ее относительно легкой диагностировки (пористость), и ту интенсивность, с которой изучались и изучаются в настоящее время брахиоподы силура и девона.

По-видимому, сложность внутренних скелетных образований циртинид унаследована ими от древнейших Spiriferacea (по Е. А. Ивановой, 1959) и относительное их упрощение было прогрессивным явлением, которое труднодоказуемо в связи с низким уровнем организации группы в целом и неясностью функционального значения отдельных морфологических изменений в скелете.

Достоверные циртиниды известны до раннего карбона. Все указания на находки рода *Cyrtina* в более молодых отложениях требуют проверки (Иванова, 1962), а мезозойские роды циртиноидного облика, как будет показано ниже, не имеют прямых филогенетических связей с палеозойскими Cyrtinidae. В нижнем карбоне известны первые спирифериды. С их появлением связана наиболее значительная за все время существования спириферинаций перестройка скелетных образований. Спирифериниды

уже имели разобщенные септы и зубные пластины (следовательно, мускулы в брюшной створке в основном были прикреплены к дну створки), латерально направленные (а не к вершине брюшной створки, как у циртиниид) конусы спиралей и были лишены отростка на югуме. Таким образом, уже у первых спириферинид заложены все основные черты строения, сохранившиеся без существенных изменений вплоть до лейаса.

Палеозойские и особенно каменноугольные спирифериниды изучены недостаточно. Ряд, казалось бы, хорошо известных родов (например, *Punctospirifer*) содержит в диагнозах разных авторов противоречивую информацию по таким важнейшим признакам, как микроскульптура и югальные образования. Проследить какие-либо конкретные направления в палеозойском этапе развития спириферинид в настоящее время трудно. Очевидно одно — палеозойские спирифериниды не испытали существенных изменений в строении внутренних скелетных образований (если не считать рода *Dimegelasma* (Cooper, 1942), лишнего септы, принадлежность которого к спириферинидам весьма сомнительна) и основные морфологические изменения происходили за счет вариаций в общем облике, характере скульптуры и микроскульптуры. Наибольшего разнообразия у палеозойских спириферинид достигает микроскульптура, которая редуцируется у одних родов (*Punctospirifer*, *Sarganostega* и др.), тогда как у других шипы достигают высокой степени дифференциации (*Altipectus*). Югальные образования палеозойских спириферинид изучены недостаточно. Однако там, где информация о них достоверна, она позволяет выявить одну деталь — югум имеет V-образную форму и его вершина оттянута к переднему краю, т. е. строение его промежуточное между югумом цирнид и югумом более молодых спириферинид, хотя вполне вероятно, что в палеозое известны и роды с простым U-образным, а также разобщенным югумом.

Наибольшего морфологического разнообразия и расцвета спирифериниды достигают в триасе, особенно в начале позднего триаса. Соотношения в количестве родов, которые отражены на филогенетической схеме (рис. 159), по-видимому, несколько искажает действительную картину в связи с лучшей изученностью триасовых форм, но расцвет спириферинид в триасе очевиден. В это время от основного ствола отделяется ряд боковых специфических триасовых ветвей, испытывающих довольно четкие морфологические изменения.

В анизийском веке от спириферинид отделились ментцелиины, имеющие частично редуцированные вентральные админиккулы и образующие своеобразный спондиллий, который, будучи морфологически в какой-то степени сходным со спондиллием циртиниид, резко отличается от последнего функциональным значением, поскольку основные мускулы в брюшной створке ментцелиин сохраняют спирифериниоидное расположение. Одновременно у этой группы происходит разобщение югума и своеобразно модифицируется микроскульптура, которая принимает вид очень длинных и тонких иголочек, а также резко утончаются поры. *Manzeliinae* наиболее широко распространены в среднем триасе, хотя известны и в позднем триасе и существовали только в Тетисе.

Такая же боковая ветвь — позднетриасовые *Balatonospirinae*, у которых происходит полная редукция игольчатой микроскульптуры и зубных пластин (точнее, админиккул). Переходной формой от *Spiriferinae* к *Balatonospirinae*, по всей вероятности, является род *Dinarispira*, широко распространенный в среднем триасе, имеющий сходные с балатоноспиринами апикальный аппарат и скульптуру (ребристые синус и возвышения), но сохраняющий игольчатую микроскульптуру. *Balatonospirinae* также были исключительно тетической группой.

Неясными в настоящее время остаются филогенетические связи подсемейства *Punctospirellinae*. Единственный род этого подсемейства, известный в триасе, отличается от спириферинин отсутствием игольчатой

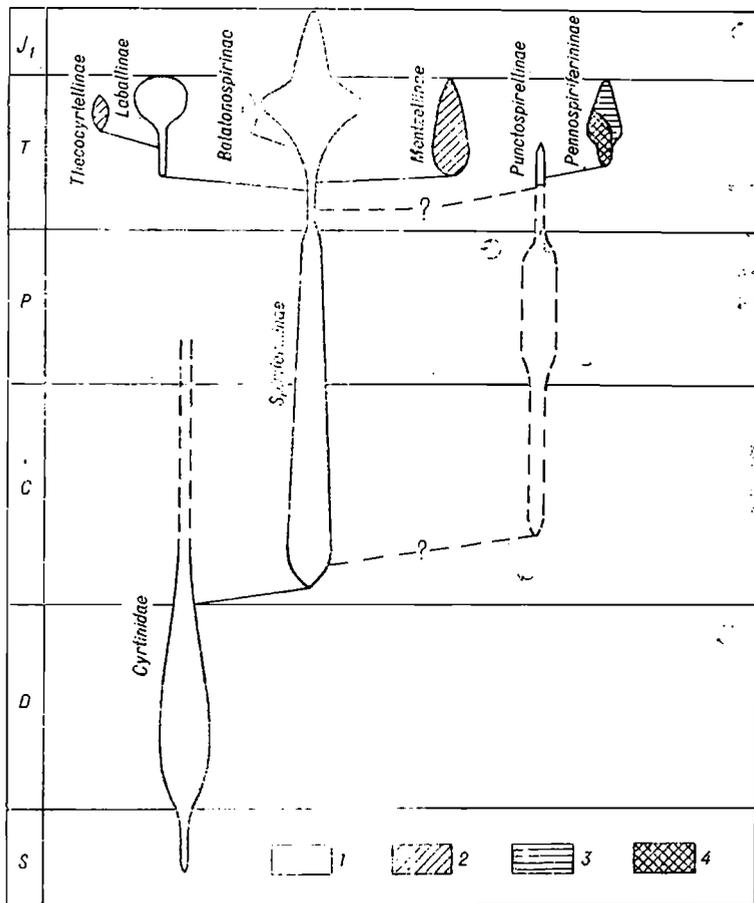


Рис. 159. Филогенетическая схема спириферинад.

Таксоны: 1 — космополитные; 2 — распространенные в Тетисе; 3 — распространенные в бореальных и 4 — в автбореальных районах.

микроскульптуры и разобоченным югумом. Роды со сходной микроскульптурой довольно многочисленны в палеозое (*Punctospirifer*, *Sarganostega* и др.), причем у рода *Punctospirifer*, насколько можно судить по ревизии типового вида этого рода (Cambell, 1959), отсутствует и полный югум*. Таким образом, не исключено, что триасовый род — лишь последний представитель обширной филогенетической ветви, основное развитие которой приходится на палеозой. С другой стороны, если учесть, что основные морфологические преобразования у *Punctospirellinae* связаны с явлениями редукции, которые широко распространены в эволюции спириферинад и могли появиться на разных этапах этого таксона, также допустимо независимое возникновение пуктоспирелли в триасе. Для разрешения этой дилеммы необходимо дополнительное изучение как триасовых, так и палеозойских родов.

Род *Punctospirella* был космополитным родом, довольно распространенным в среднетриасовых бассейнах Тетиса, Спбири, Северной Америки и др. Только с ним может быть связано появление своеобразнейшего подсемейства *Pennospiriferinae*. Последнее, сохраняя общий с *Punctospirellinae* план строения микроскульптуры и югальных образований, при-

* Как показывает наш опыт изучения спириферинид, у этой группы всегда сохраняется югум среди экземпляров с ненарушенными спиральми, которые обнаружены Кембеллом у *Punctospirifer scabricosta*.

обретает спондиллий и характеризуется прогрессивным возрастающим развитием зубчатости на замочном крае. Древнейшие представители *Pennospiriferinae*, появляющиеся в конце ладинского века (подрод *Pennospiriferina* (*Pennospiriferina*)), имеют спондиллий, образованный сходящимися к септе зубными пластинами. Эти пластины, так непохожие на спондиллий более молодых родов этого подсемейства, уже несут такие же функции, что отчетливо видно по расположению отпечатков мускулов на брюшной створке. В карнийском веке (рис. 160) появляются формы со спондиллием, образованным слиянием септы и зубных пластин и приподнятым под дном створки (подрод *Pennospiriferina* (*Spondylospiriferina*)). Они дают начало роду *Psioidea*, сохраняющему сходное строение спондиллия и отличающемуся появлением зубчатости на замочном крае, которая, однако, распространяется только на часть арел. Наконец, с конца карнийского века известен род *Rastelligera*, имеющий полностью зубчатый замочный край и спондиллий, сходный с таковым подрода *Pennospiriferina* (*Pennospiriferina*).

В триасе многочисленны роды циртинидного облика со спондиллием в брюшной створке, которые вплоть до последних сводок рассматриваются в составе семейства *Cyrtinidae* (например, Pitrat, 1965), хотя их сходство с древними циртинидами, по сути дела, и ограничивается указанными морфологическими особенностями раковины. В отличие от палеозойских *Cyrtinidae*, у триасовых родов с циртинидным обликом, объединяемых нами в семействе *Laballidae*, иное строение спондиллия (нет тихоринума), спирали у них, несмотря на высокую полупирамидальную форму брюшной створки, направлены к бокам, югум лишен отростка и к тому же поддерживается уникальными для всех спириферид пластинами, нередко пористыми и имеющими вид решетки. Нетрудно заметить, что почти все черты, указанные в качестве отличительных от циртинид, сближают *Laballidae* со *Spiriferinidae*. Последнее при учете хронологических данных позволяет с большей уверенностью считать предковой группой лабаллид не циртинид, а спириферинид. Гомеоморфное развитие у лабаллид циртинидных структур скорее связано со сходным образом жизни, который вели *Laballidae* и *Cyrtinidae*. Косвенное доказательство этому — большое количество экземпляров с искривленными макушками среди лабаллид, что, возможно, указывает на тесное прилегание арел лабаллид к субстрату, как у палеозойских циртинид (Иванова, 1962).

Древнейшим родом среди *Laballidae* является *Lepismatina*, первые представители которого зафиксированы в ашцзпйских отложениях Южного Китая и Болгарии. С этим космополитным родом, лишенным игольчатой микроскульптуры, могут быть связаны преимущественно бореальные роды *Pseudolaballa* (карнийский век) и *Orientospira* (норийский век), сохраняющие общий тип микроскульптуры, а также имеющие в основном непористые югальные поддержки, свойственные первым представителям рода *Lepismatina* (рис. 161).

В начале карнийского века (а возможно, и несколько раньше) от рода *Lepismatina* берет начало другая ветвь лабаллид, с игольчатой микроскульптурой и пористыми югальными поддержками. В этой ветви древнейшим родом является *Spinolepismatina* (*Sp. peneckei*, вероятно, встречается и в ладинских отложениях), сохраняющая много общих черт с родом

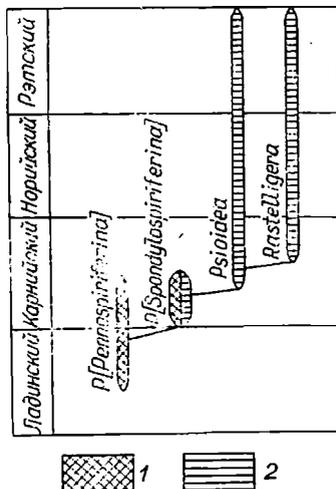


Рис. 160. Филогенетическая схема пенноспириферинпп.

Роды, распространенные: 1 — в бореальных и 2 — в антибореальных районах.

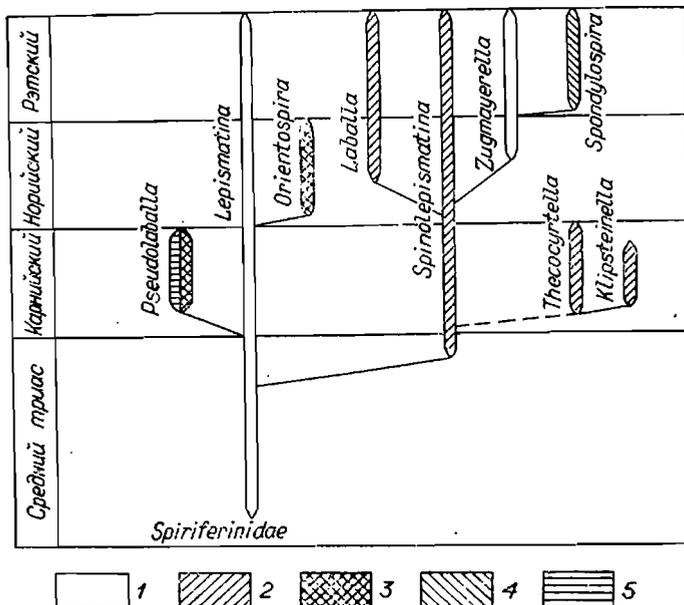


Рис. 161. Филогенетическая схема лабаллид.
 Роды: 1 — космополитные; 2 — распространенные в Тетисе; 3 — распространенные в бореальных районах; 4 — встреченные только в Новом Свете; 5 — распространенные в антибореальных районах.

Lepismatina (гладкие синус и возвышение, характер скульптуры и замочного края и др.) и ограниченная в географическом распространении Тетисом. Прямой потомок рода *Spinolepismatina* — род *Zugmayerella*, с зубчатым замочным краем, появившийся в Тетисе в начале норийского века (*Z. osmana*), а в норийско-рэтских отложениях известен в Сибири и на Американском континенте. По-видимому, только с родом *Zugmayerella* может быть связан исключительно американский род *Spondylospira*, у которого возникает ребристость в синусе и на возвышении.

Не вполне ясны филогенетические связи тетисного рода *Laballa*, имеющего своеобразный кардиналий. Из всех известных в настоящее время лабаллид наиболее близок к нему род *Spinolepismatina*, который, возможно и дал начало роду *Laballa*.

Довольно резко от всех рассмотренных лабаллид отличаются роды *Thecocyrtella* и *Klipsteinella*, известные только из рифогенных отложений карнийского яруса. У этих родов появляются дельтициальные образования, полностью отсутствующие у всех *Laballidae*, которые имеют к тому же вид сплошного дельтидия, прободенного формоном. Появление столь архаической структуры среди мезозойских спириферинаций труднообъяснимо, но оно не дает никаких оснований для непосредственного сближения этих родов с семейством *Cyrtinidae*. Все остальные особенности строения скелета родов *Thecocyrtella* и *Klipsteinella* и в первую очередь присутствие югальных поддержек указывают на несомненные связи текоциртеллины с лабаллидами. Текоциртеллины, как отмечалось, жили только в карнийском веке и были типичной тетической группой.

На границе триаса и юры вымирают все роды специализированных ветвей *Spiriferinacea*, и в лейас переходят лишь несколько родов подсемейства *Spiriferininae* (*Costispiriferina*, *Sinuocosta*). Специфическим лейасовым таксоном, возможно, является род *Spiriferina*, но не исключено, что первые виды этого рода известны уже в триасе (например, *S. halobiarum* из позднего триаса Альп). Последние редкие спирифериниды встречаются в тоаре, и *Spiriferinacea* полностью вымирают к началу аалена.

О Т Р Я Д АТНУРИДИДА

Athyridina

Происхождение атиридин в настоящее время остается неясным. Этот вопрос может быть решен только на основании изучения наиболее древних представителей подотряда — надсемейства Meristellacea, которое в данной работе не рассматривается.

Первые меристелляции (Hindellinae) имеют очень простой югум, заканчивающийся коротким отростком, и кардиналий с разобщенными замочными пластинами, лишенный септальных образований. В более прогрессивных ветвях этого надсемейства появляются септа и септалий, в ряде случаев вырабатываются специализированные платформы для крепления мускулов (Meristinae, Samaroporellinae). Большой сложности достигает югум, который у некоторых таксонов (Meristinae, Meristellinae) имеет уникальное для всех Athyridina строение.

Происхождение атираций может быть удовлетворительно объяснено только от примитивных Meristellacea (Hidnellinae) в результате появления цельной внутренней замочной пластины, перфорированной висцеральным фораменом, а также бифуркации югума.

Насколько можно судить по строению основных скелетных образований, атирации являются очень консервативной группой, не испытавшей существенных изменений в течение всего палеозоя. Уже первые силурийские атириды (Protathyridinae) имеют высокую цельную замочную пластину с висцеральным фораменом, югальные ветви, прослеживающиеся до половины первичных лент спирали, и, по крайней мере некоторые роды (*Protathyris*), слабо выраженное югальное седло. Однако не исключено, что в силуре присутствуют и формы, сохраняющие меристеллоидные черты в строении югума, т. е. полностью лишенные югального седла (род *Glassia*). У девонских и позднепалеозойских родов идентичное с первыми атиридами строение кардиналия и близкий брахидий, лишь несколько большее развитие получает югальное седло. Резко модифицируется брахидий только у своеобразных раннедевонских Helenathyridinae, у которых югум лишен отчетливого седла и стержня, а югальные ветви достигают вершин конусов спиралей. Helenathyridinae — небольшая ветвь, берущая начало, насколько можно судить по общности строения кардиналия, от атиридин (рис. 162).

Некоторые общие тенденции намечаются и в развитии скульптурных образований палеозойских атирид. Все силурийские роды имеют еще гладкую, без отчетливых пластин нарастания раковину, унаследованную от меристеллид. Начиная с девона, появляются роды с сильно развитыми пластинами нарастания, достигающими наибольшей сложности у рода *Cleiothyridina*, хотя в позднем палеозое сохраняются и гладкие роды (*Composita*).

В перми происходит единственная за всю историю существования Athyridacea, но существенная перестройка кардиналия — исчезает висцеральный форамен и его место занимает двухлопастной замочный отросток. По этому поводу нами было высказано предположение о возможной функциональной связи этих образований. Изменения в строении кардиналия четко разделяют Athyrida-

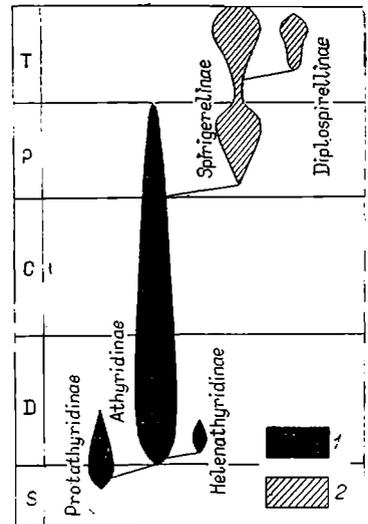


Рис. 162. Филогенетическая схема атиридаций.
1 — семейство Athyrididae; 2 — семейство Sprigerellidae.

сеа на две сменяющиеся во времени группы родов, которые рассматриваются в данной работе в качестве семейств Athyrididae и Spirigerellidae. Athyrididae исчезают в конце перми, и в этом периоде сосуществуют атириды и спиригереллиды, но последние имеют узкое географическое распространение и не встречаются за пределами Тетиса. В триасе продолжают существовать одни спиригереллиды, сохраняющие сходную биогеографическую обособленность, хотя отдельные роды кратковременно проникали в бореальные (*Ochotathyris*) или юральные (*Clavigera*) районы.

Spirigerellidae уже достаточно разнообразны в перми (Сарычева, Сокольская, Грунт, 1965), резко сокращаются в раннем триасе и наибольшего расцвета достигают в позднем триасе. На карнийский век приходится максимум в развитии спиригереллид, но эта группа остается достаточно разнообразной и в самых верхних горизонтах триаса. В триасе продолжают существовать сходные с пермскими роды, имеющие короткие юральные ветви (Spirigerellinae), и вновь возникают формы с двойными спиралями (Diplospirrellinae). Если учитывать строение кардиналия и хронологические данные, эти формы могут быть связаны только со спиригереллинами, а не с древними халеватиринами, хотя брахидий триасового рода *Pexidella* является практически копией ручного аппарата девонского рода *Helenathyris*.

Среди триасовых Spirigerellinae и Diplospirrellinae, при относительной стабильности внутренних скелетных образований большого разнообразия достигает скульптура раковин, которая, однако, отличается от отмеченных скульптурных образований палеозойских Athyrididae. В обеих ветвях появляются роды с разнообразной радиальной скульптурой, адаптивное значение которой гипотетичное (Rudwick, 1965) или же неясное. Отметим лишь, что максимальное количество подобных резко скульптурированных форм встречается в рифогенных отложениях. Как пример можно привести кассьянские слои южных Альп, откуда описаны исключительно разнообразные по скульптуре роды как среди Spirigerellinae (*Anomactinella*, *Pentactinella*), так и среди Diplospirrellinae (*Anisactinella*, *Euractinella*).

В настоящее время неясными остаются филогенетические связи семейства Nucleospiridae, появляющегося одновременно с атиридами. Кардиналий этого монотипического семейства обнаруживает определенное сходство с таковым Athyridacea (цельная замочная пластина), но остальные черты имеют либо мерпстеллоидный характер (югум), либо крайне специфичны (септы в обеих створках, пгольчатая скульптура). Возможно это семейство возникло от мерпстеллоидных форм и генетически не связано с Athyridacea, как это полагают Буко и другие (Boucot et al., 1965)-

Retziidina

В пределах подотряда Retziidina замечается ряд закономерных эволюционных изменений в строении отдельных структур раковины. В первую очередь следует отметить отчетливую тенденцию к усложнению ручного аппарата. Древнейшие роды, распространенные в верхнем силуре и девоне (*Homospira*, *Rhynchospirina*, *Parazyga* и др.), имеют простой югум, без стержня и югальных ветвей, в виде заостренной черемычки между первичными лопатами спирали. В среднем девоне появляются роды с югальным стержнем, нередко раздвоенным на конце (род *Retzia*). Этот тип югума характерен для позднепалеозойских (роды *Hustedia*, *Eumetria*), а также ранне- и среднетриасовых (роды *Hustedella*, *Schwagerispira*) ретциид. Наибольшего усложнения ручной аппарат ретциид достигает в позднем триасе, где известны роды с вторично прикрепленными к вентральной части первого оборота спирали югальными ветвями (*Cassianospira*, *Neoretzia*), а также формы, имеющие сильно разросшиеся ветви югума, достигающие вершин конусов спиралей (*Hungarispira*).

Среди ретциид намечаются также некоторые тенденции в изменении способа роста раковины. Первые ретционидные роды, такие как *Homeospira*, *Rhynchospirina*, имеют изогнутый замочный край, т. е. характеризуются нестрофическим ростом на всех стадиях развития (Beescher, Clarke, 1889). В девоне появляются роды с прямым, но нешироким замочным краем (*Plectospira*, возможно *Retzia*), и строфический рост раковины свойствен позднепалеозойским и триасовым родам, причем в триасе известны формы, у которых замочный край может соответствовать максимальной ширине раковины (род *Cassianospira*). Несмотря на способ роста и кажущиеся большие арки, достигающие внушительных размеров у триасовых родов *Cassianospira* и *Hungarispira*, в действительности позднепалеозойские и триасовые ретцииды лишены настоящей кардинальной арки. Треугольная плоская поверхность, развитая в разрыве между фораменом и замочным краем и описываемая как арка для триасовых родов (Bittner, 1902), в действительности представляет собой дельтидий, закрывающий очень широкий дельтирий.

Наконец, следует остановиться на разнообразии в строении поровых каналов у ретционидных брахиопод, которые также показывают определенное усложнение во времени. Роды *Rhynchospirina* и *Plectospira* характеризуются равномерной и одинакового диаметра пористостью как на внутренней, так и на внешней поверхности створок. Ветвящиеся поровые каналы у этих родов встречаются спорадически, диаметр каналов в стенке раковины постоянный.

У позднепалеозойского рода *Hustedia* и раннетриасового рода *Hustedella* намечается уже небольшая дифференциация пор, заключающаяся в появлении на внутренней поверхности раковины, вдоль участков, соответствующих межреберному промежутку, продольных полос, лишенных пор. Поровые каналы у этих родов ветвятся незначительно при сохранении неизменного диаметра. Более сильное ветвление поровых каналов, сопровождающееся резким уменьшением диаметра пор по направлению от внутренней и внешней поверхности, известно у среднетриасового рода *Schwagerispira*. Наконец, максимальная дифференциация пор на внутренней поверхности раковины, сопровождающаяся интенсивным ветвлением поровых каналов и резким изменением их диаметра, зафиксирована у позднетриасовых видов рода *Neoretzia*.

История развития подтрибы *Retziidina* в целом и отдельные филогенетические линии вырисовываются на данном этапе изученности лишь в самых общих чертах. Гомогенность этой группы вряд ли может вызвать у кого-нибудь сомнения, если из состава группы исключить *Athyrisinacea*, имеющих непористую раковину и меристеллоидный кардиналий. Ошибочность построений Буко и др. (Boucot et al., 1964, 1965), сближавших конвергентных атырисинид с ретцидами, показана в предыдущем разделе, причем *Athyrisinidae* по хронологическим соображениям не могут рассматриваться и в качестве предковой группы для *Retziidina*. Учитывая принципиальные черты строения ручного аппарата и кардиналия подотряда *Retziidina*, едва ли можно согласиться с мнением Купера (Cooper, 1944), согласно которому все пористые брахиоподы со спиральным брахидием принадлежат к единой филогенетической ветви (подсемейству *Rostrospiracea*). Независимое от *Spiriferinacea* возникновение пористости у *Retziidina* предполагается в последних сводках по брахиоподам (Основы палеонтологии..., 1960; Boucot et al., 1965), и анализ всех остальных морфологических структур указывает на правильность подобных построений. Предковой для *Retziidina* группой скорее являются меристеллиды, причем, учитывая простое строение югума первых ретциид, с наибольшей вероятностью можно их связывать с неспециализированными *Hindellinae*.

По-видимому, к единой филогенетической ветви относятся древние *Retziidina* с простым югумом и изогнутым замочным краем (семейство *Rhynchospirinidae*), от которых в среднем девоне отделяются более слож-

ные (в первую очередь по строению югальных образований) Retziidae. Палеозойский этап эволюции последнего семейства пока изучен слабо, и в настоящее время нет данных для установления хотя бы гипотетических линий в развитии Retziidae. Лишь в триасе, на последнем этапе длительной истории развития Retziidina устанавливаются две боковые ветви, характеризующиеся резкими изменениями в строении брахидия (Cassi-anospirinae и Neoretziinae).

О Т Р Я Д TEREBRATULIDA

Эволюция брахидия и лофофора

Несмотря на раннее появление в историческом развитии теребратулид основных типов ручных поддержек (в девоне наряду с центронелловым брахидием уже известны формы с короткими и длинными петлями), эволюция брахидия данной группы была сложной. Этот тезис подтверждается с трудом при рассмотрении ручных поддержек у взрослых экземпляров, но получает полное объяснение после привлечения онтогенетических данных и выявления эволюции онтогенезов брахидия.

Древнейшие теребратулиды, появившиеся в начале девона, имеют исключительно центронелловую петлю. Этой петлей характеризуются все ранние центронеллиды и мутационеллиды. Один из древнейших родов — *Mutationella*, происходящий из нижнедевонских отложений, имеет сильно изменчивую по длине и очертаниям петлю. У одних особей одного и того же вида (*M. podolica*) она может быть типично центронелловой, с ясно выраженным, хотя и коротким эхмидием и высокой вертикальной пластиной, простирающейся в обеих направлениях, тогда как у других намечаются сильный вентральный изгиб прилегающих к вертикальной пластине частей петли и резорбция эхмидия. Сходные модификации центронелловых петель и у центронеллид (род *Rensselaerina*; Cloud, 1942). Последняя модификация петли, названная нами мутационеллиформной, встречается в онтогенезе ряда позднепалеозойских (*Dielasma*) и триасовых (*Culcathyris*, *Adygeella*, *Plectoconcha* и др.) родов и представляет собой переходную форму от петли центронелловой к теребратулоидной (или диелязмойдной).

Очевидно, что короткая теребратулоидная петля, появляющаяся несколько позднее (но тоже еще в нижнем девоне) у крапелид, берет свое начало от петли центронелловой. Древнейший род крапелид — *Cranaena*, имеет на молодых стадиях центронелловую петлю (Stehli, 1956), которая через мутационеллиформную видоизменяется в короткую теребратулоидную у взрослых экземпляров. Подобный тип онтогенеза, получивший название диелязмойдного, не испытал существенных изменений вплоть до раннего мезозоя и характерен для отдельных семейств надсемейства Сгапаеасаеа и надсемейства Dielasmatacea.

Начиная с триаса, в постэмбриональном развитии петель теребратулоидного типа намечаются две совершенно разные тенденции, приводящие в одном из направлений к значительному усложнению метаморфоза петель, (с ранних стадий развития) и упрощению, а также утере начальных стадий в другой ветви. Изменения в онтогенезе брахидия в первом случае происходят после центронелловой стадии, когда на высокой вентральной части вертикальной пластины появляются вторичные элементы, развивающиеся затем в результате сложных стадий метаморфоза в поперечную ленту (ангустотхиридный тип постэмбрионального развития брахидия). Взрослые петли этой группы имеют относительно большую длину, поперечная лента обычно более высокая и сильнее оттянута назад, часто развиваются длинные фланги на концах петли. Подобного типа петля, названная В. П. Макридиным (1964) длиннофланговой, появляется впервые у Dielasmatacea (семейство Angustothyrididae) и получает широкое развитие среди мезозойских Loboidothyracea (семейства Loboidothyrididae, Boreiothyrididae и др.).

В другой группе идет потеря начальных стадий в постэмбриональном развитии (центронелловой и мутационелловой), что приводит к прямому формированию взрослого облика петли уже на ранних стадиях развития, минуя сложные преобразования. Самая молодая петля у форм, эволюционировавших подобным путем, отличается от взрослой только размерами, в увеличении которых заключаются все ее онтогенетические изменения. Взрослая петля в последнем случае, очень сходная с диелязмойдной, состоит из коротких нисходящих ветвей и низкой поперечной ленты, длинные фланги отсутствуют. Такой тип онтогенеза (теребратулоидный) характерен для надсемейства Terebratulacea и появляется весьма постепенно в истории этой группы. Если у триасового рода *Plectoconcha* еще имеются все стадии метаморфизма, свойственные диелязмойдному типу, то у родов *Lobothyris* и *Pariothyris* (поздний триас — юра) настоящая центронелловая стадия с хорошо развитым эхмидием уже не обнаруживается (Дагис, 1972a), а у мелового рода *Chatwinothyris* поперечная лента появляется как перемычка между нисходящими ветвями и молодая петля отличается от взрослой в основном только размерами (Steinich, 1965). Таким же путем развиваются петли и у современных Terebratulidae и Cancellothyrididae (Deslongchamps, 1884; Morse, 1873; и др.).

Древнейшая центронелловая петля, исчезающая в девоне, может появиться в результате явлений фетализации у разных групп, проходящих отличные стадии метаморфоза в индивидуальном развитии. Несколько модифицированная, но вполне сопоставима с центронелловой петля известна у современного рода *Argyrotheca*, где она ассоциирует с шизолофусным лофофором. На основании этого наблюдения был сделан вывод, что древние формы с центронелловой петлей также имели шизолоф (Elliott, 1953d; Stehli, 1956; Williams, Wright, 1961) и вертикальная пластина разделяла генеративные зоны лофофора этого типа.

Дальнейшая эволюция лофофора (у форм с диелязмойдным типом онтогенеза ручных поддержек) не совсем ясна в связи с незначительностью онтогенетических изменений петли, которые не позволяют с уверенностью реконструировать поддерживаемый ею лофофор. Резорбция и расщепление эхмидия, а также вентральное изгибание участков петли, примыкающих к вертикальной пластине, возможно, свидетельствуют о начинающемся процессе обособления боковых рук и образовании шизолофусного лофофора. Можно допустить, что дальнейшие онтогенетические изменения короткой петли у древних представителей привели к образованию плектолофусного лофофора, в значительной степени поддерживаемого спиккулярными образованиями. Однако это лишь одно из возможных предположений, которое не может быть убедительно доказано. Столь же вероятно, что у древних форм с теребратулоидной короткой петлей иной, скорее более примитивный лофофор. Подобные формы известны среди современных теребратулид. В первую очередь это род *Dyscolia*, наряду с ручными поддержками теребратулоидного типа имеющий очень примитивный лофофор, наиболее близкий к трохолофу. У некоторых Cancellothyrididae при отсутствии заметных модификаций ручных поддержек наравне с плектолофусным лофофором есть субплектолофусный (Muir-Wood, 1965) с зачаточными спиральными руками (род *Clidonophora*). В этой группе известны также формы, лишенные отчетливых боковых лопастей лофофора (род *Eucalathis*).

Лофофор Terebratulacea, характеризующийся теребратулоидным типом онтогенеза ручных поддержек, был плектолофусным, но, как мы видели на примере современных родов, вполне вероятно следует считать появившиеся в пределах этой группы сильно модифицированные плектолофусы и более примитивные лофофоры во взрослом состоянии, что может не отразиться на строении скелетных образований, поддерживающих лофофор.

Другая ветвь теребратулид, у которой поперечная лента в течение онтогенетического развития возникает в результате возрастания вторичных элементов (роды *Angustothyris*, *Triadithyris*, *Viligella*, *Taimurothyris* и др.)

вымерла в мелу Дагис, 1968, 1972а). Однако восстановление лофофора этой группы может быть проведено достаточно уверенно. Дело в том, что постэмбриональные модификации ручных поддержек этих форм обнаруживают значительное сходство с таковыми длиннопетельчатых теребрателлоидных форм, а для последних известна достаточно четкая корреляция различных стадий развития петли и лофофора (Elliott, 1953а, и др.). Центронелловая петля, как и в предыдущем случае, может быть скоррелирована с трохолофом или пизолофом, в котором вертикальная пластина занимала то же положение, что и септальный столбик современных форм, т. е. располагалась в передней выемке лофофора и разделяла его генеративные зоны. Появление и развитие вторичных элементов и расценление передней части ручных поддержек, которые в какой-то степени могут быть сопоставлены с камнатиформной или магадиниформной стадией современных длиннопетельчатых форм, позволяют интерпретировать лофофор как плектолофусный. Взрослый лофофор у рассматриваемых форм был плектолофусным, но, вероятно, несколько видоизмененным. По-видимому, эти формы имели более короткие боковые лопасти лофофора, поддерживаемые частично передними концами исходящих ветвей, а также передко сильно оттянутой назад поперечной лентой и в большей степени флаггами петли, которые у отдельных форм достигали значительных размеров (Дагис, 1972а). Формы с длинными флаггами петли, поддерживавшими боковые лопасти плектолофа, вероятно, имели один общий брахиальный канал для спаренных боковых рук лофофора, как у современного рода *Terebratulina*.

В заключение обзора эволюции короткопетельчатых теребратулид следует остановиться на еще одной крайне специфической группе, тесно связанной с теребратулидами, обладающими короткими петлями, — семействе Labaiidae. У этой группы наиболее прогрессивные формы имеют постэмбриональное развитие ручных поддержек, сходное с таковым диелязмонидного типа, но осложненное появлением вторичных элементов петли с совершенно уникальным для теребратулид строением. Основные элементы взрослой петли и постэмбриональные изменения брахидия рода *Gefonia* чрезвычайно сходны с таковыми у форм, имеющих диелязмонидный тип онтогенеза. Последнее позволяет довольно уверенно связывать происхождение гефопноидного типа онтогенеза с диелязмонидным. Тип лофофора, который поддерживал ручные поддержки Labaiidae, не вполне ясен. Вильямс и Роуэлл полагают, что дополнительные ленты, отходящие от переднего края петли в задне-брюшном направлении у рода *Gefonia*, поддерживали начало спиролофа. Стебли (Stehli, 1956) отождествлял дополнительные ленты рода *Gefonia* с восходящими ветвями и считал, что этот род мог иметь циголофусный или даже плектолофусный лофофор. Однако онтогенез ручных поддержек рода *Gefonia* показывает, что они развиваются по плану, близкому к диелязмонидному, и дополнительные пластины, появляющиеся на вентральном гребне центронелловой петли, гетомологичны вторичным элементам апулотиприодного и других типов развития петли. Можно полагать, что дополнительные ленты рода *Gefonia* поддерживали сильно измененные и изогнутые в обратном направлении боковые лопасти лофофора (Дагис, 1972а).

Длиннопетельчатые формы впервые появились в девоне (род *Cryptonella*), но онтогенез ручных поддержек известен только у кампниоугольных длиннопетельчатых *Cryptacanthia* (Cooper, 1957)*. Последний род имеет на ранних стадиях центронелловую петлю, лишённую высокой вертикальной пластины, и вторичные элементы петли возникают непосредственно на эхмидии, от места слияния исходящих лент. Как отмечал Кулер, онтогенез петли *Cryptacanthia* существенно отличается от такового моло-

* Стебли (Stehli, 1965) исключил *Cryptacanthia* из семейства Cryptonellidae и отнес к Mutationellidae, хотя этот род имеет тождественное строение кардиналия и его петля однотипна петле криптонеллид.

дых теребрателлоидных форм. Наиболее значительное, на наш взгляд, отличие заключается в отсутствии в онтогенезе петли древних длинопетельчатых теребратулид высокой вертикальной пластины, которая может быть сопоставлена с септальным столбиком мезокайнозойских теребрателлоидных брахиопод. Длинные палеозойские петли с криптакантоидным типом онтогенеза возникли, по всей вероятности, независимо от древних стрингоцефаллий, характеризующихся измятой и часто очень длинной центронецелловой петлей во взрослом состоянии.

Большинство триасовых длинопетельчатых теребратулид имеет постэмбриональное развитие петли, вполне сопоставимое с онтогенезом современных даллипацидей. Род *Zeilleria* проходит те же модификации, что и *Dallinidae*, но у него вторичные элементы петли возникают не от септы, а от высокой вертикальной пластины центронецелловой петли (цейллериоидный тип). Вполне сопоставимы с даллипацидей и ранние стадии аулякотироидного типа развития ручного аппарата, характерные для семейства *Aulacothyrapsidae*. Эти триасовые формы, очевидно, являются родоначальными для обширейшего мезокайнозойского надсемейства *Dallinacea* и лишены прямых генетических связей с палеозойскими длинопетельчатыми формами, на что указывает не только разный характер постэмбрионального развития петли, но и совершенно иное строение кардиналия у *Aulacothyrapsidae* и *Zeilleridae* по сравнению с *Cryptonellidae*. Одновременно следует указать на очень большое сходство ранних стадий цейллериоидного и ангустироидного типов постэмбриональных изменений ручных поддержек. В обоих случаях молодая центронецелловая петля имеет высокую вертикальную пластину. Если учесть большое сходство в строении кардиналия у форм с цейллериоидным типом онтогенеза с таковым древнейших представителей, характеризующихся ангустироидным типом постэмбрионального развития брахидия, вполне вероятно следует считать происхождение длинной петли триасовых цейллериид от ручного аппарата ангустириид в результате усиленного роста восходящих ветвей на поздних стадиях онтогенетического развития.

При дальнейшем морфогенезе петли в этой группе возникает даллипоидный тип постэмбрионального развития ручных поддержек, когда происходит соединение петли с септой, приводящее к наиболее прочной фиксации ручными поддержками лофофора. Развитие септальных элементов петли с септой у *Aulacothyrapsidae* имеет эпизодический характер, и, по-видимому, таким же путем (постепенно) идет преобразование цейллериоидного типа в даллипоидный тип развития ручных поддержек.

Онтогенез другой группы триасовых длинопетельчатых теребратулид, с аулякотироидным типом развития петли (семейство *Aulacothyracoididae*), на ранних и средних стадиях развития ручных поддержек: сходен с онтогенезом короткопетельчатых диелязматид (т. е. диелязмоидным типом онтогенеза петли). У этих типов наблюдается совпадение начальных стадий и, что самое главное, отсутствуют вторичные элементы в онтогенезе брахидия. Лишь на поздних стадиях происходит увеличение и разрастание поперечной ленты, приобретающей вид длинных восходящих ветвей, которые, однако, не гомологичны подобным образованиям цейллериид и даллинид, а соответствуют поперечной ленте диелязматид и других групп, характеризующихся диелязмоидным типом онтогенеза. Кардиналий *Aulacothyracoididae* родственен кардиналию *Dielasmatidae*, и развитие длинопетельчатой петлей этой группы от коротких петель диелязмоидных форм не вызывает сомнений.

Таким образом, длинные петли рассмотренных групп имеют независимое происхождение от разных короткопетельчатых форм или первичной центронецелловой петли и их появление приурочено к небольшим боковым ветвям эволюции, за исключением цейллериид, от которых скорее всего произошло обширейшее мезокайнозойское надсемейство *Dallinacea*. У всех рассмотренных групп взрослые особи имеют длинный ручной аппарат

с ясно выраженными нисходящими и восходящими ветвями (если только последние не слиты), которые не могут быть истолкованы иначе как поддержки боковых лопастей лофофора. Следовательно, лофофор у этих форм был в целом плектолофусный с возможными вариациями в строении спиральных рук (субплектолофусный). По-видимому, надо согласиться с утверждением Стелли (Stehli, 1956), что уже в раннем девоне появились роды с лофофором, принципиально сходным с плектолофом современных форм.

Разные попытки к удлинению ручных поддержек известны еще у ряда девонских родов. В первую очередь следует назвать роды *Cimicinella* и *Centronelloidea*, обладающие очень длинными флангами петли. Сходный облик взрослой петли имеют некоторые юрские длиннофланговые *Lobodothyrascea*, характеризующиеся ангустотиридным типом развития брахидия. Однако более вероятно, что фланги у палеозойских родов возникают на конечных стадиях постэмбрионального развития и основные возрастные модификации ручных поддержек не более сложны, чем у родов *Dielasma*, *Cranaena* и др. Взрослые петли *Centronelloidea* и *Cimicinella*, возможно, были связаны с плектолофом, на что указывают длинные фланги, поддерживавшие боковые лопасти лофофора (Williams, Rowell, 1965), хотя для первого рода не исключен и модифицированный шизолоф с большой передней вырезкой.

Очень своеобразной петлей характеризуются взрослые *Megantheris*, у которых развиваются длинные отростки, отходящие по направлению к переднему краю раковины от оснований круральных отростков. Стелли (Stehli, 1956) и вслед за ним Уильямс и Роуэлл (Williams, Rowell, 1965) предполагали, что лофофор у этого рода был в принципе плектолофусным и отростки служили для дополнительной поддержки боковых рук. Эти допущения голословны и не опираются на попытки реконструкции мягких частей, подтверждающие, что лофофор *Megantheris* не имеет аналогов среди современных форм.

Среди позднепалеозойских и триасовых теребратулид довольно часты роды с центронелловой петлей, характерной для древних представителей отряда. В первую очередь следует указать пермских нототирид и многочисленных триасовых диелазматид (роды *Nucleatula*, *Dinarella*, *Cubanothyris* и др.). Все эти роды, как показывает анализ других структур скелета, принадлежат к филогенетическим ветвям, имеющим более сложный брахидий, и их появление, как уже отмечалось, следует связывать с явлениями фетализации.

Краткие выводы из всего изложенного выше таковы (рис. 163). Первичной петлей теребратулоидных брахиопод была петля центронелловая, связанная скорее с примитивными трохолофом или шизоолофом, встречающимися на начальных стадиях развития всех современных брахиопод. Девон был периодом явного преобладания родов с простейшим типом строения брахидия, и все более молодые формы с центронелловой петлей прямых генетических связей с древними представителями не имеют. В это же время появляются первые формы с несомненным плектолофом, достаточно эффективно поддерживаемым петлей на всех стадиях постэмбрионального развития (*Cryptonellidae*). Вполне вероятно, что в девоне появились также и плектолофы, в значительной степени укрепленные спикулами (*Cranaenidae*).

От последней группы, преобладавшей в позднем палеозое (*Dielasmatiidae*), в триасе отделяются формы с хорошо укрепленными лофофорами на ранних стадиях развития, но во взрослом состоянии плектолоф у них имеет либо слабо выраженные боковые руки, либо недостаточно полно поддерживаемые брахидием (*Angustothyrididae*).

Ангустотиридный тип развития петли, по всей вероятности, — исходный для цейллероподного и других близких типов, приводящих к жесткой фиксации лофофора не только в течение постэмбрионального развития, но и на взрослых стадиях. В этой линии намечается постепенное укрепление лофофора жесткими элементами скелета, способствовавшими стабили-

зации систем течений в мантийной полости раковины, специфических для каждой стадии развития лофофора (Rudwick, 1962). Максимального развития это явление достигает среди форм с далинопдным типом онтогенеза, процветающих в современных морях.

Укрепление боковых рук плектолофа могло достигаться и путем простого разрастания передней части короткой петли (*Aulacothyroideidae*), но этот тип, известный только в триасе, оказался нежизненным, по-видимому, в связи с недостаточным креплением лофофора на ранних стадиях развития. Также неудавшимися в эволюции теребратулид оказались эксперименты в области выработки принципиально новых типов лофофоров, и такие специфические группы, как *Laboïidae*, являются, несомненно, слепыми ветвями филогенетической схемы теребратулондных брахиопод.

Эволюция кардиналия

Изучение древнейших представителей теребратулид — мутационеллид показывает, что первичный кардиналий у этой группы был построен по простому плану. Наиболее примитивный кардиналий у рода *Brachyzyga*, имеющего только внешне замочные пластины, но у одновременно существовавших форм известна и внутренняя замочная пластина, либо цельная, перфорированная висцеральным фораменом (*Podolella*), либо разъяденная, состоящая из двух изменчивой величины пластин (*Mutationella*). В раннем девоне появляются также роды со значительно более сложной структурой кардиналия. У них наряду с цельной внутренней замочной пластиной есть пластины, соединяющие круральные основания с дном створки (круральные пластины Клауда (Cloud, 1942), характерные для исключительно девонского надсемейства *Stringosephalacea*. В разных филогенетических ветвях стрингоцефалидий кардиналий претерпел существенные изменения, достаточно полно освещенные в работе Клауда (Cloud, 1942). Поскольку все эти модификации произошли в боковых ветвях, не имеющих прямых генетических связей с более молодыми теребратулладами, в данном обзоре они опущены. Эволюционные изменения отдельных структур кардиналия в основном стволе теребратуллад отчасти рассмотрены в разделе «Морфология...» в связи с выявлением гомологий среди замочных пластин, что позволяет ограничиться лишь краткими дополнениями. В карбоне и перми наряду с родами, имеющими цельную замочную пластину, прободенную висцеральным фораменом, появляются и в дальнейшем получают широкое развитие формы, у которых в результате либо оседания внутренней замочной пластины на дно створки, либо ее соединения с септальными образованиями возникает разной формы желобовидная структура (септаллий или разобщенные септальные пластины). Одновременно исчезает висцеральный форамен и появляется замочный отросток, отсутствующий у форм с перфорированной внутренней замочной пластиной (*Crapaenidae*, *Cryptonellidae*, *Laboïidae* и др.). Значительность этой перестройки очевидна, но выяснение ее биологического смысла затруднено в связи с неопределенностью функционального значения висцерального форамена. Как уже отмечалось, исчезновение висцерального форамена обычно сопровождалось появлением замочного отростка и, возможно, эти преобразования приводили к перестройке системы мускулов открывателей. Круральные основания у образовавшегося типа кардиналия, свойственного обширному надсемейству *Dielasmatacea*, направлены вентрально (круры диелязматидные или инфулиферовые), и лишь в триасе появляются роды, у которых круральные основания ориентированы дорзально (префальциферовые круры рода *Coenothyris* и др.).

Дальнейшая эволюция кардиналия шла в двух направлениях. В одном из них (надсемейства *Loboidothyragacea* и *Terebratulacea*) происходит полная редукция септальных образований, сопровождающаяся также исчезновением зубных пластин и сильным развитием замочного отростка. Круральные основания имеют неодинаковую ориентировку среди предста-

вителей обоих надсемейств, разного типа круры возникли, по-видимому, неоднократно и независимо. В пределах Terebratulacea редукция кардиналия идет еще дальше и в отдельных ветвях (Cancellothyrididae) исчезают внешние замочные пластины и ножные мускулы крепятся непосредственно на дно створки. Правда, здесь наблюдаются и обратные тенденции, выражающиеся в восстановлении внутренних замочных пластин (Terebratulinae), которые, однако, никогда не соединяются в цельную внутреннюю замочную пластину. Среди Lobidothyacea также известны подобные формы с внутренними замочными пластинами (род *Viligella*), давшие начало сложным септальным структурам борейотрипид, конвергентным таковым диелязматаций.

В другой линии сохраняются септальные пластины и сильное развитие получает септа (Zeileriidae, Aulacothyrapsidae и др.). Круральные основания в данном случае имеют исключительно дорзальную ориентировку (круры префальциферовые). Замочный отросток отсутствует у древних представителей (аулякотрипсид, большинства цейллерид), но известен у более молодых форм (даллпнид), где у отдельных групп может достигать больших размеров (Gemmarculinae). Редукция, или разобщение септальных образований в этой линии, известна только у неогеновых и современных форм (роды *Diestothyris*, *Macandrevia*, *Pictothyris* и др.). Она происходит, по-видимому, разными путями и приводит к повторению кардиналия диелязматаций (род *Macandrevia*) или теребратуляций (род *Diestothyris*).

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ФИЛОГЕНЕЗА

Соотношение «теребратулоидных» и «теребрателлоидных» ветвей

О происхождении теребратулид высказан ряд предположений, к которым мы, занимаясь главным образом молодыми формами, ничего существенного добавить не можем. Отметим лишь, что большинство палеонтологов в качестве возможных предков теребратулид указывало мористых ортид (Cooper, 1937; Cloud, 1942; и др.). Однако в последнее время Вильямс и Райт (Williams, Wright, 1961) на основании сходства ручных поддержек древних атрипид на ранних стадиях развития с центроцелловой петлей первых теребратулид высказали другую точку зрения. Они считают, что центроцелловая петля теребратулид возникла в результате неэволюционных явлений от спиральных ручных поддержек спириферид (по Вильямсу), и в качестве предков теребратулид указывают отряд Spiriferida. Теоретически это предположение допустимо, но пока не доказано. Более того, центроцелловая петля ассоциирует с простейшими трохлофусным или шизолофусным лофофорами, которые известны в онтогенезе всех современных брахиопод, относящихся даже к разным классам. Такая же картина, очевидно, была характерна и для прошлого лишь с той разницей, что у древних форм с большей долей вероятности следует ожидать появления примитивных типов лофофоров и на дефицитивных стадиях развития. Следовательно, вопрос о возникновении теребратулид в том аспекте, как его ставят Вильямс и Райт, сводится к образованию скелетных поддержек лофофора вообще, поскольку центроцеллообразные ручные поддержки, по всей вероятности, могли бы появиться в любой группе с примитивным лофофором в случае возникновения укрепляющих мягкие руки скелетных образований.

Скелетные поддержки лофофора возникали неоднократно в истории брахиопод. Они имеют явно независимое происхождение у триасовых текоспирид, спириферид (Е. А. Иванова, 1959), отдельные попытки выработки известкового ручного аппарата известны у пентамерид (род *Enantiosphen*) и ортид (род *Tropidoleptus*). Не исключено, что петля теребратулид, тоже имеет независимое происхождение, а следовательно, и предков этой группы можно искать среди групп, типичных известковых ручных поддержек.

Первые теребратулиды известны из наиболее низких горизонтов девона (борщовский горизонт Подолип, верхняя часть Kayser известняков Северной Америки), причем в этих слоях две группы существенно отличаются по строению кардиналия — Mutationellidae с разобщенной или цельной внутренней замочной пластиной, лишённые круральных пластин, и Centronellidae (Rensselaeriinae), у которых наряду с цельной перфорированной внутренней замочной пластиной развиты круральные пластины (Cloud, 1942). Несмотря на такую морфологическую разграниченность первых теребратулид, полифилетическое происхождение этого отряда маловероятно. Мы присоединяемся к мнению Клауда, что обе группы древних теребратулид произошли от одного предка, имевшего простой кардиналий, сходный с таковым первых Mutationellidae, и круральные пластины центронеллид скорее уже вторичные образования в кардиналии.

Центронеллиды, вернее, все Stringosephalacea, отделившиеся в начале геологической истории теребратулид от основного ствола, представляют собой специфическую девонскую группу, которая, как уже отмечалось, является слепой ветвью в эволюции теребратулид и в данной работе не рассматривается.

В другом направлении от мутационеллид берут начало две самостоятельные ветви (рис. 164). В обеих ветвях сохраняется древний план строения кардиналия, но существенные изменения испытывают ручные поддержки и связанный с ними лофофор. Одна из ветвей (надсемейство Cryptonellacea) характеризуется развитием петли с длинными нисходящими и восходящими ветвями, поддерживающими, по всей вероятности, плектолоф (включая и боковые руки). Это монотипическое надсемейство с небольшим количеством родов просуществовало без значительных изменений в строении кардиналия и петли (если не считать модификаций в строении петли у родов *Cryptacanthia* и *Gacina*, обусловленных, по-видимому, выпадением конечных стадий онтогенеза) до перми и вымерло к концу этого периода.

В другой ветви (Crapaenacea) основные изменения связаны с приобретением короткой петли, состоящей только из нисходящих ветвей, и поперечной ленты, поддерживающей либо только основание боковых рук и отчасти спиральные руки плектолофа, либо более примитивный лофофор, который не может быть достоверно реконструирован. Короткой петлей характеризуются роды семейства Crapaenidae, существовавшие в девоне и карбоне, и с ними, насколько можно судить по постэмбриональному развитию петли, может быть связано специфическое семейство Labaiidae, у которого появляются дополнительные образования на петле и, по-видимому, уникальные для теребратулид лофофор. К этой же филогенетической ветви следует отнести и формы с вторично упрощенной петлей, объединяемые в семейство Notothyrididae, хотя вполне возможно, что они не представляют однородной группы и возникли в результате фетализации от разных таксонов.

Labaiidae и Notothyrididae являются, несомненно, слепыми ветвями, но от Crapaenidae в карбоне в результате перестрой-

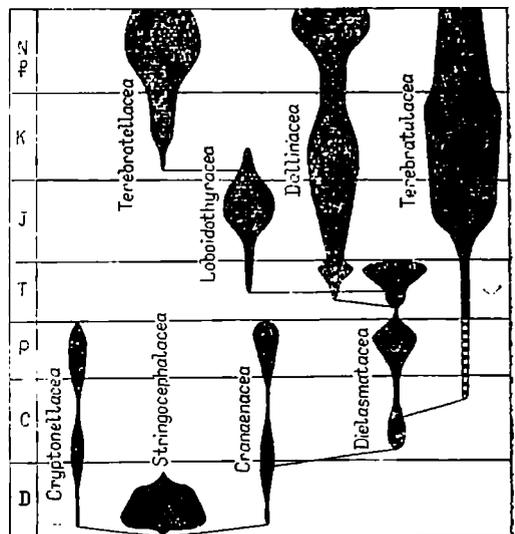


Рис. 164. Филогенетические отношения надсемейств теребратулидных брахиопод.

ки кардиналия, приведшей к исчезновению висцерального форамена и преобразованию внутренней замочной пластины, берет начало обширнейшее надсемейство Dielasmatacea, доминировавшее среди теребратулрид позднего палеозоя и триаса. У последней группы в карбоне и перми сохраняется в целом общий с краенидами тип онтогенеза ручных поддержек и сходная взрослая петля. Только в самом начале истории Dielasmatacea (в среднем карбоне) известна попытка к выработке более эффективных поддержек лофофора, приведшая к образованию длинных фланг на петле у *Centronelloideidae*, оказавшаяся весьма неудачной, насколько можно судить по малочисленности центронеллоидей, непродолжительности их существования и узкой географической локализации (Северная Америка).

В палеозое от основного ствола диелязматид отделяются еще две ветви. В одной из них (*Heterelasminidae*) идет перестройка кардиналия, приводящая к постепенной редукции сперва внешних замочных пластин (род *Beecheria*), а затем и септальных пластин, а следовательно, крепление ножных мускулов к дну створки. Во второй линии (*Gilediidae*), гомогенность которой очень сомнительна, исчезают зубные пластины. Обе эти ветви представляют собой слепые ответвления от основного ствола диелязматид.

Наиболее существенные новообразования появляются у триасовых диелязматид. В первую очередь следует отметить возникновение своеобразного семейства *Aulacothyroideidae*, имеющего длинную петлю с обособленными нисходящими и восходящими ветвями, но сохраняющего диелязматидный план начальных стадий постэмбрионального развития. Эта группа оказалась тоже недолговечной (конец среднего — поздний триас) и географически обособленной (бореальные районы), что, как уже отмечалось, скорее было связано с несовершенством фиксации скелетными образованиями лофофоров на начальных стадиях онтогенеза.

Достоверно в триасе, а вполне вероятно, в перми (род *Pseudodielasma*) или еще раньше (род *Oligothyrina*) у некоторых диелязматид происходит полная редукция септальных образований (септы и септальных пластин), сопровождающаяся исчезновением зубных пластин и приводящая к появлению обширного надсемейства *Terebratulacea*.

У этого надсемейства древние роды сохраняют диелязматидный тип онтогенеза петли. Настоящая центронелловая и мутационелловые стадии обнаружены у *Plectoconcha variabilis* (средний триас), но центронелловая стадия уже утрачена у позднетриасового рода *Pamirothyris*, а также триасовых и лейасовых видов рода *Lobothyris*, и молодые роды (начиная по крайней мере с мела) лишены сложных стадий метаморфоза петли.

Terebratulacea наибольшего расцвета достигли в юре и мелу, когда были доминирующей группой среди теребратулрид, и сохранились в современных морях. Хотя систематика надсемейства *Terebratulacea* находится в стадии становления, что ясно видно при сравнении итогов изучения этого вопроса в последних работах (Макридин, 1964; Muir-Wood, 1965; Дагис, 1968, и др.), совершенно очевидно, что большинство ископаемых родов принадлежит к одному основному стволу — семейству *Terebratulidae*. От него в результате небольших преобразований во внешнем облике раковин, в характере складчатости лобного края, положении форамена и других, а также в целом не существенных модификаций в строении кардиналия (типов круп), в разное время отделилось несколько небольших ветвей, монотипических (семейство *Orthotomidae*) или с малым количеством родов (*Gibbithyrididae*), просуществовавших недолго и имевших ограниченные пределы географического распространения. Только в генетической линии *Nucleatidae* — *Cancellothyrididae* происходит более существенная перестройка кардиналия. Здесь исчезают внешние замочные пластины и ножные мускулы крепятся непосредственно на дно створки. Одновременно в

этой линии изменяется петля: исчезает дифференциация между нисходящими ветвями и поперечной лентой, приводящая к образованию кольцевидной петли с соединенными круральными отростками канцелотирид. Эти изменения, однако, не повлияли на форму лофофора, и меловые (Steinich, 1965), а также современные Cancellothyrididae имеют такой же лофофор, как и Terebratulidae, т. е. плектолоф, в разной степени укрепленный спикулами.

Среди современных Terebratulacea есть роды с иным строением лофофора, но эти отклонения, порою очень значительные, не могут быть коррелированы с модификациями петли. У рода *Dyscolia* примитивный лофофор, близкий к трохолофу (Fischer, Oehlert, 1891), но его петля практически не отличима от петли многих родов Cancellothyrididae (*Clidophora*, *Cisilina* и др.) с плектолофусным или субплектолофусным лофофором, а также петли рода *Eucalathis*, имеющего своеобразный лофофор, истолкованный Мюир-Вуд (Muir-Wood, 1955) как спиролоф, но в действительности представляющий скорее сильно измененный плектолоф с полностью не развитыми боковыми руками.

В трпсе происходит еще одно важное изменение в морфологии диелязматаций. У семейства Angustothyrididae, сохраняющего типичный диелязматидный кардиналий, на ранних стадиях развития петли возникают вторичные элементы, из которых в дальнейшем формируется поперечная лента брахидия (ангустотиридный тип онтогенеза). Эти новообразования, возникшие на ранних стадиях онтогенеза, по нашему мнению, сыграли большую роль в дальнейшей истории теребратулид.

Ангустотириды дали начало двум крупнейшим направлениям теребратулид — подсемействам Loboidothyracea и Dallinacea. В первом направлении происходит редукция септы и септалля, сопровождающаяся ростом замочного отростка. Взрослые Loboidothyracea очень близки к Terebratulacea, и на этом основании всегда относились к последнему надсемейству. В данном случае мы встречаемся с интереснейшим явлением, когда разные способы онтогенетических изменений привели к сходному конечному результату (имеются в виду изменения ручных поддержек). Правда, полного тождества в строении петель теребратулид и лобойдотирид нет. Еще Делоншам (Deslongchamps, 1884) отмечал, что в юрских отложениях встречается ряд видов, которые, сохраняя общий план строения с короткой теребратулоидной петлей, отличаются значительной длиной ручного аппарата. Впоследствии на это обстоятельство обратил внимание Сахни (Sahni, 1928), который считал, что относительно длинные петли преобладали среди юрских видов, а короткие — среди меловых. Наиболее полно эти различия были рассмотрены В. П. Макридным (1964), впервые использовавшим их для систематических построений. Однако достаточно хорошо морфологически отличаются лишь крайние модификации петель теребратулид и лобойдотирид.

Между крайними длиннофланговыми и короткофланговыми формами существуют переходные модификации (например, короткая, лишняя фланг петля рода *Triadithyris* (надсемейство Loboidothyracea) и относительно длинная петля теребратулоидного рода *Plectoconcha*), систематическое положение которых с уверенностью может быть определено только после онтогенетических исследований.

Отмеченные резкие отличия в постэмбриональных изменениях петель, приводящие к сходному конечному результату, вполне объяснимы для конкретного случая и связаны с разной степенью фиксации лофофора ручными поддержками на ранних стадиях развития у Loboidothyracea и Terebratulacea. У первого надсемейства, как уже отмечалось, появление вторичных элементов петли приводит к эффективному креплению молодых модификаций лофофора, но эта тенденция не распространяется на дефинитивные стадии, в связи с чем взрослые петли теребратулид и лобойдотирид имеют сходное строение.

Лобойдотирации появляются в позднем трипсе и, насколько известно в настоящее время, вымирают в мелу. Объем этого надсемейства не совсем ясен, что в основном зависит от скудности онтогенетических данных, и филогенетические связи между отдельными семействами могут быть намечены лишь в самых общих чертах. От древнейших Loboidothyrididae в юре отделяются, вероятно, две ветви. С одной стороны, сульфатные и скультпированные Dictyothyrididae, принадлежность которых к Loboidothyridacea пока доказана лишь косвенным путем (на основании сходства взрослой петли рода *Dictyothyris* с петлей преддефинитивной стадии лобойдотиридид), с другой, — Voreiothyrididae, у которых петля и ее онтогенез тождественны таковым Loboidothyrididae, но сильно меняется кардиналий (вторично возникают септальные пластины). Семейство Loboidothyrididae является космополитом, роды семейства Dictyothyrididae известны в южных и бореальных районах. Семейство Voreiothyrididae — чисто арктическая группа. Второе направление в историческом развитии теребратулд, берущее начало от Angustothyrididae, связано с появлением разнообразных длиннопетельчатых мезозойских теребратулд. Последние, начиная с работ Бичера (Becher, 1893) и Делоншама (Deslongchamps, 1884), резко противопоставлялись всем остальным теребратулидам не только из-за формы взрослой петли и ее сложных онтогенетических изменений, но и в связи с соединением ручных поддержек с дном створки только на ранних или же и на дефинитивных стадиях развития. Эта точка зрения была принята большинством палеонтологов, и в конечном итоге Мюр-Вуд (Muir-Wood, 1965) семейства Бичера были подняты до ранга подотрядов Terebratulidina и Terebratellidina. Объем последних обычно ограничивался мезозойскими формами, и в качестве исходной группы рассматривались цейллериды независимо от того, какой таксономический ранг придавался этой группе. В. П. Макридин (1964) на основании отсутствия у цейллерид связи петли с септой считал их таксоном, равноценным Terebratellacea. Стелли (Stehli, 1956, 1965) к теребрателлидам присоединил и палеозойские длиннопетельчатые формы, полагая, что все теребратулиды с длинными ручными поддержками принадлежат к единой филогенетической ветви (Terebratellidina). Предкамп мезозойских цейллерид он считал криптоеллид.

Иная точка зрения на происхождение мезозойских теребрателлид у Еллиотта (Elliott, 1957), который на основании анализа геологической истории семейств теребрателлидных брахиопод, различий в онтогенезе ручных аппаратов и в строении кардиналия высказал предположение о полифилетичности надсемейства Terebratellacea и возможном его происхождении от разных групп Terebratulacea. Эта точка зрения была поддержана Вильямсом и Роуэллом (Williams, Rowell, 1965), хотя и без достаточной аргументации.

Построением Стелли, по которым криптоеллиды считаются предковой группой для цейллерид, противоречат резкие различия в строении кардиналия этих таксонов и в онтогенезе ручных поддержек. Наиболее существенное из них — отсутствие у молодых криптоеллид высокой вертикальной пластины на эхмидии, хорошо развитой у цейллерид, на которой формируются вторичные элементы петли. Всех этих «недостатков» лишены трипсовые августотириды, имеющие однопетельный с цейллеридами кардиналий, а также идентичные начальные и средние стадии развития брахидия. Происхождение цейллерид от этой группы в результате появления лакуп и разделяющих передней части довольно длинной петли на нисходящие и восходящие ветви более вероятно.

В генетической линии Angustothyrididae — Zeilleridae продолжается намечившаяся у родов первого семейства тенденция к укреплению жесткими скелетными элементами лофофора, приведшая к поддержке боковых рук взрослого плектолофа. Дальнейшее развитие тенденций

жесткой фиксации лофофора, а следовательно, и стабилизации фильтрационных токов мы находим среди Aulacothyropsidae и Dallinidae. В пределах семейства Aulacothyropsidae известны роды с петлей, соединенной с септой (*Babukella*, возможно, *Eodallina*, онтогенез которых не известен), но у большинства родов петля свободная на дефинитивных стадиях. Онтогенетические исследования этих родов показали, что крепление петли к септе на ранних стадиях носит эпизодический и явно вторичный характер. Происходит соединенные аналогов вертикальной пластины центронелловой петли с септой, и септальные образования имеют двойное строение. Они состоят из собственно септы, растущей от замочного края и являющейся элементом кардиналия, и вертикальных образований начальных стадий онтогенеза брахидия. Таким образом, в пределах семейства Aulacothyropsidae основной критерий, послуживший для обособления теребрателлоидных брахиопод, не выдерживает.

Семейству Aulacothyropsidae с его специализированной петлей, по-видимому, не может рассматриваться в качестве предкового для даллинид. Наиболее вероятным следует считать происхождение даллинид от цейллерид, имеющих, по сути дела, одинаковый с даллинидами онтогенез петли (общие стадии кампагиформная, френулиформная, теребраталиформная и дефинитивная), тождественный кардиналий и апикальный аппарат. Возникновение связи петли с септой в этой линии происходило тем же путем, что и у Aulacothyropsidae, т. е. первоначально имело вторичный и временный характер. Доказательство мы видим в двойственном характере септы у ряда ископаемых даллинид (Дагис, 1968) и главным образом в онтогенезе ручных поддержек среднеюточного рода *Hamptonina*. У последнего рода Муром (Moore, 1860) иELLIоттом (Elliott, 1950) были обнаружены экземпляры, находящиеся на прекампагиформной стадии развития и имеющие вертикальную пластину, не связанную с дном створки, наряду с формами, обладающими на одинаковой стадии развития септальным столбиком. Также «ненормальные Hamptoninae», как их истолковал Eллиотт, по нашему мнению прекрасно подтверждают вторичный характер септального столбика даллинид и тесную связь цейллерид и даллинид.

Интересно, что соединение петли с дном створки или септой не является привилегией так называемых теребрателлоидных брахиопод. В истории теребратулид были попытки выработки этого признака независимо от мезозойских длинопетельчатых форм. Специальные исследования этого явления у двулезматид позволили установить, что среди всех видов рода *Rhaetina* встречаются молодые экземпляры, петли которых на центронелловой и мутационелловой стадиях развития связаны с дном створки (или разросшимся септальным валиком) и на этих стадиях имеют вполне «теребрателлоидный» вид (Дагис, 1968). Количество экземпляров, у которых брахидий соединен с дном створки, не зависит от видовой принадлежности и у 12 изученных проб колеблется от 3 до 11% по отношению к общему числу молодых особей. Вместе с тем в одной пробе вида *Rhaetina pyriformis*, происходящей из рифогенных известняков, содержание подобных форм достигло 35%. С чем связаны подобные колебания в частоте встречаемости экземпляров, у которых брахидий соединен с дном створки, выяснить не удалось, но минимальное их количество было обнаружено в пробах, собранных из отложений, свидетельствующих о спокойных условиях осадконакопления, и максимальное — из рифогенных толщ.

Наблюдения над ранними модификациями петли рода *Rhaetina* проливают свет на пути возникновения даллинид, поскольку в обоих случаях связь петли с дном створки возникала, по-видимому, одинаково. У равных даллинид скорее всего первоначально ручные поддержки соединились с септой где-то в начале прекампагиформной стадии, когда вертикальная пластинка достигает максимальных размеров. Далее, бу-

дучи закрепленной отбором, эта структура (вертикальная пластина, соединенная с дном створки или септой) в результате онтогенетического ускорения сдвинулась на более ранние стадии и в конечном итоге у молодых далиид септальный столбик стал первым элементом брахидия, появляющимся в онтогенезе.

Теребрателлоидные брахиоподы как формы, имеющие соединенный с дном створки ручной аппарат, несомненно, — полифилетическая группа. Соединение брахидия с дном створки выработалось независимо у *Aulacothyropsidae* и *Dallinidae*. В пределах последнего семейства появившиеся связи петли с септой (т. е. единственного признака, по которому отличается этот таксон от *Zeilleridae*) также, вероятно, происходило неоднократно. Выше мы уже отметили, что это соединение находится на стадии становления у рода *Hamptonina*. Подобные явления могут быть отмечены и для рода *Aulacothyris*, и для близких ему форм. У триансового вида *Aulacothyris angusta* ручной аппарат отделен от дна створки, но соединение этих элементов намечается у юрских представителей рода *Aulacothyris* или ему родственного рода (Бабанова, 1964)*.

Полифилетизм теребрателлоидных брахиопод еще более ярко выступает при попытке выяснить происхождение другой крупной группы теребратулид, имеющей соединенный с дном створки брахидий (семейство *Terebratellidae* и близкие группы). Если вернуться к онтогенезу ручных поддержек *Loboidothygasea*, то можно отметить, что постэмбриональное развитие петли последних в целом очень сходно с таковыми у родов семейства *Terebratellidae*. У длиннофланговых лобойдотрапид, как и у *Terebratellidae*, восходящие ветви (правда, слаборазвитые) образуются без сложного процесса резорбции, начинающегося с закладки лакун, как у *Dallinidae*, что исключает возможность образования системы соединительных лент, характерных для подсемейства *Kingeninae* и очень близкого к *Dallinidae* семейства *Laqueidae*. Небольшие отличия между онтогенезом петли длиннофланговых теребратулид и *Terebratellidae* наблюдаются на начальных стадиях развития, поскольку вторичные элементы петли у молодых *Loboidothygasea* скорее напоминают кашпоид далиид, чем кольцо теребрателлид, но сходные явления отмечены Томсоном (Tomson, 1927) и у современной *Terebratella inconspicua*.

Более сильные различия намечаются лишь на дефинитивных стадиях развития ручных поддержек, но и они при учете сходного функционального значения нисходящих и восходящих ветвей петли теребрателлид и длинных фланг теребратулид не имеют столь существенного значения, чтобы затмить общую картину сходства постэмбрионального развития ручных поддержек рассматриваемых групп. Таким образом, если допустить возможность соединения вертикальной пластины длиннофланговых теребратулид с дном створки и закрепление этого признака на ранних стадиях развития (последние явления, как отмечалось выше, вполне реальны и известны у конкретных родов), родственные связи между ними и семейство *Terebratellidae* вполне возможны.

Значительное сходство с длиннофланговыми теребратулидами обнаруживает и *Terebratellidae*. В первую очередь следует отметить строение брюшной створки, которая у *Terebratellidae* лишена зубных пластин, как и у всех семейств теребратулоидных брахиопод с длиннофланговой петлей. Этой же особенностью *Terebratellidae* резко отличаются от далиид, у которых зубные пластины хорошо выражены. У *Terebratellidae*, как и у длиннофланговых теребратулид, обычно развит замочный отросток, почти всегда отсутствующий у *Dallinidae*.

Итак, мы склонны считать *Loboidothygasea* предковой группой для *Terebratellidae*. В настоящее время трудно указать, какое из семейств

* Л. И. Бабановой кампагиформная петля была описана у *Aulacothyris resupinata* из лейаса Крыма, но определение вида вызывает у нас сомнения.

надсемейства Lobidothyracea является родоначальным для Terebratellidae. Морфологически к Terebratellidae наиболее близко семейство Boreiothyrididae, имеющее, однако, ограниченное географическое распространение (Арктическая область), тогда как основное развитие теребрателлид происходило в южных морях (Elliott, 1951). Но если учесть, что в меловом периоде Terebratellidae распространены в разных областях и их географическое обособление произошло значительно позднее, прямые генетические связи между Boreiothyrididae и Terebratellidae можно считать вполне реальными.

К семейству Terebratellidae близки специализированные Kraussiniidae и имеющие явно архаическое строение брахидия Platidiidae, которыми по сути дела в настоящее время и ограничивается объем Terebratellacea.

Следует отметить, что для обоснования самостоятельности двух крупных групп среди теребратулид нередко привлекались и отдельные детали анатомии мягких частей современных родов. В первую очередь указывается направление усиков лофофора на ранних стадиях развития. У теребрателлоидных форм они направлены (до пизолофусной стадии) центростремительно, а у теребратулоидных — центробежно, но у рода *Eucalathis*, который, несомненно, является теребратулоидным, усики центростремительного направления. Такое же положение усиков было отмечено Е. Д. Конжуковой (1957) у молодых экземпляров *Cnismatocentrum sakhalinense*.

У современных теребратулид и теребрателлид одинаковые типы систем мантийных каналов (Williams, 1956), но количество главных стволов разное. Четыре главных ствола, как у современной *Macandrevia*, имеют пейллериды, некоторые триасовые диелязматации (род *Angustothyris*) и девонские кранениды (Cloud, 1942).

Намечающиеся различия в анатомическом строении лофофора у рассматриваемых групп, заключающиеся в разном количестве брахиальных каналов, тоже не выдержаны. Отличия, существующие между теребратулоидной формой *Terebratulina* и теребрателлоидной *Macandrevia*, есть и среди представителей разных семейств Terebratellidina — родами *Macandrevia* и *Magelania* (Elliott, 1957).

Итак, филогенетические представления, в которых история теребратулид понимается как независимое развитие нескольких крупных стволов, разделившихся в раннем девоне, несомненно, упрощены. Онтогенетические исследования брахидия теребратулид позволяют доказать гетерогенность всех трех типов петель, положенных в основу выделения подотрядов в пределах отряда Terebratulida (Stehli, 1965), а следовательно, отвергнуть эти подотряды как искусственные таксономические единицы, объединяющие генетически не связанные группы.

◆ ◆ ◆ ◆ ◆

ОБЩИЙ ОБЗОР СТРАТИГРАФИЧЕСКОГО И ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ТРИАСОВЫХ БРАХИПОД

Триасовые брахиоподы уже не имеют первостепенного значения для стратиграфии, присущего им в палеозое. Причины такой деградации стратиграфической ценности этой группы двоякого рода. Во-первых, они заключены в самих брахиоподах и связаны с вымиранием на границе палеозоя и мезозоя ряда крупных таксонов, игравших ведущую роль в общем составе фауны брахиопод в палеозое. Это вымирание повлекло за собой освобождение брахиоподами многих адаптивных зон, в связи с чем в мезозойских отложениях остатки этих организмов встречаются в сокращенном по сравнению с палеозоем наборе фаций, т. е. брахиоподы теряют характерную в предыдущих системах универсальность встречаемости в морских отложениях. Кроме того, для триаса уже можно говорить о сокращении ареала существования брахиопод в целом. Особенно это относится к раннему и среднему триасу, когда брахиоподы вне Тетиса зачастую лишь экзотические находки.

Стратиграфические возможности триасовых брахиопод ограничиваются также их биогеографической разобщенностью. Забегая несколько вперед, отметим, что отличия в систематическом составе брахиопод разных палеозоогеографических областей настолько велики, что оставляют мало шансов на надежды применить данные по брахиоподам для планетарных корреляций.

Второй причиной резкого снижения стратиграфического значения брахиопод в триасе следует считать интенсивное развитие цератитов, обладавших наряду с огромными темпами эволюции значительно меньшей фациальной зависимостью и соответственно большей частотой встречаемости, что в конечном итоге и выдвинуло эту группу на первый план при стратиграфических исследованиях.

Вместе с тем есть ряд причин, побуждающих к выявлению стратиграфического значения триасовых брахиопод (кроме самых общих, заключающихся в предпочтительности стратиграфических постросний не по одной, а ряду групп ископаемых). Триасовые аммоидеи, несмотря на их эврифациальность, не являются группой, полностью не зависимой от фаций. Они отсутствуют или редки во многих карбонатных толщах, отложившихся в зоне прибрежного мелководья (ракушняковые известняки, криноидные известняки), и в рифогенных толщах, где часто большого разнообразия достигают брахиоподы. Достаточно напомнить, что богатейшие коллекции аммоидей из верхнетриасовых отложений Северных Альп, описанные в классических работах Э. Мойсисовича, собраны из ограниченного количества местонахождений, представленных в виде маломощных линз, ряд которых в настоящее время выработан и полностью перекочевал в витрины музеев.

На границе триаса и юры происходит полная смена состава аммоидей, и к концу триаса приурочено одно из великих вымираний в истории этой группы, которое, будучи резким и повсеместным, не было, однако

внезапным. Уже в норийском веке аммоноидеи — величайшая редкость на огромной территории севера Азии, немногим более многочисленны они в Северной Америке. В рэтском веке аммоноидеи редки повсеместно и представлены небольшим количеством доживающих форм. Естественно, в это время возрастает стратиграфическая роль брахиопод, которые наряду с пелециподами занимают ведущие позиции в связи со слабой изученностью остальных групп ископаемых организмов.

В палеонтологической литературе высказывается мнение, что триасовые брахиоподы значительно снизили темпы эволюции и по этой причине малопригодны для целей стратиграфии. Наиболее пессимистические прогнозы в этом отношении были у Динера (Diener, 1915), которого ввели в заблуждение явления конвергенции, широко распространенные среди брахиопод. Привлечение новых методик изучения триасовых брахиопод, позволивших охватить значительно большее количество признаков при систематических построениях и усовершенствовать систему брахиопод триаса, показывает явную ошибочность подобных утверждений. Более того, очевидно, что ряд таксонов, в первую очередь такие, как Athyridacea и Spiriferinacea, испытывает в триасе эволюционные всплески, максимальные за всю историю развития. Также не возможно подозревать снижение темпов эволюции и в других группах (Retziidina Dielasmatacea и др.). Многочисленные доказательства сказанному можно, пойти в обзоре стратиграфического распространения брахиопод триаса.

НИЖНИЙ ТРИАС

Брахиоподы, как, впрочем, и многие другие группы бентоса, крайне редки в нижнетриасовых отложениях. Довольно большие комплексы пермских реликтов указывались из нижних горизонтов триаса Армении (Сарычева, Сокольская, Грунт, 1965), Соляного Кряжа (Kummel, Teichert, 1966) и Гренландии (Trimpru, 1960). Однако в последнее время доказана ошибочность определения раннетриасового возраста вмещающих эти ассоциации пород или сомнительность первичного залегания нижнетриасовых отложений пермских брахиопод (Чао, 1965; Cooper, Grant, 1971; Grant, 1970; Tozer, 1967; и др.).

В настоящее время заведомо раннетриасового возраста брахиоподы известны из Северной Америки (Айдахо) (Girty, 1927; Newell, Kummel, 1942), Гренландии (Friebold, 1939), Приморья (Bittner, 18996; Дагис, 1965), Гималаев (Bittner, 1899a), Соляного Кряжа (Grant, 1970), Северного Кавказа, Мангышлака и Балкан. Ввиду немногочисленности видов они представляют относительный интерес для целей стратиграфии (особенно если учесть исключительную всплеску в развитии аммоноидей в это время), но имеют большое значение для выявления взаимоотношения и вопросов преемственности между палеозойскими и мезозойскими брахиоподами, в связи с чем ниже приводится сводка по всему известному к настоящему времени материалу.

Индские брахиоподы описаны в данной работе с Кавказа (*Neowellerella wesca*, *Crurithyris? extima*, *Abreikia* cf. *procreatrix*), из Приморья (*Abreikia sulcata*), единичные их находки известны из Гималаев (*Abreikia procreatrix*), Соляного Кряжа, откуда Грант (Grant, 1970) из верхов Катвай свиты с *Ophiceras* описал *Crurithyris? extima* и *Spinomarginifera* sp., и Динвуди формации штата Айдахо Северной Америки (*Mentzelia* sp. (= *Crurithyris?*), *Costispiriferina mansfieldi*, первые *Fletcherithyris margaritovi*). Небольшой комплекс брахиопод описан из нижнего эотриаса Шпильбергена — *Hustedtiella? spitzbergensis*, «*Terebratula*» *wittenburgi* (возможно, *Sulcatinella*) и беззамковые формы.

Несколько более многочисленны брахиоподы в оленекских отложениях. В Северной Америке (штат Айдахо), в Тайнес формации известны *Piarorhynchella triassica*, *Costispiriferina mansfieldi*, *C. roundyi*, *Plectoconcha*

semisimplex, «*Terebratula*» *thaynesiana*. В Приморье в оленекском ярусе (о. Русский, зона *Columbites parisianus*, по Ю. Д. Захарову (1968)) встречаются *Piarorhynchella triassica*, *Costispiriferina mansfieldi*, *Paranorellina parisi*, *Hustedella planicosta*, *Fletcherithyris margaritovi*, *Spirigerinellina pygmaea*. По-видимому, сходный комплекс известен и в Маизуру зоне юго-западной Японии, откуда из нижнего триаса Наказавы (Nakazawa, 1958) приводит разнообразных спириферинид (скорее виды рода *Costispiriferina*), *Fletcherithyris aff. margaritovi*, ретциид и ринхонеллид (по всей вероятности, представители родов *Hustedella* и *Piarorhynchella*.)

Ближкий к приморскому, но несколько обедненный комплекс известен и на Мангышлаке, откуда нами по сборам А. А. Шевырева и других определены *Piarorhynchella mangyshlakensis*, *Costispiriferina mansfieldi*, *Spirigerinellina pygmaea*, *Fletcherithyris margaritovi*. Наконец, многочисленные *Fletcherithyris margaritovi* встречаются на Балканах (Восточная Старая Планина) (Ганев, 1961). В большинстве районов также известны беззамковые брахиоподы, обычно относимые к двум видам — *Lingula tenuissima* и *L. borealis*, определения которых в большинстве случаев зависят не от облика форм, а от их стратиграфического положения, в связи с чем они опущены из обзора.

При рассмотрении комплексов раннетриасовых брахиопод бросается в глаза их малочисленность при относительно широком географическом распространении отдельных форм. Существенное сходство брахиопод может намечаться в таких отдаленных регионах, как Северная Америка и Мангышлак, а общие виды могут присутствовать в еще более удаленных областях. В качестве примера можно привести *Fletcherithyris margaritovi*, известный на Балканах Мангышлаке, в Приморье, Японии и Северной Америке.

Подобная слабая биогеографическая обособленность раннетриасовых брахиопод даже при малом количестве форм позволяет в отдельных случаях использовать их и для стратиграфии.

СРЕДНИЙ ТРИАС

Анизийский ярус

Устаповлен в 1895 г. (Mojšičovics et al., 1895) в качестве стратиграфического подразделения, объединяющего зоны *Paraceratites binodosus* и *P. trinodosus*. Стратотип не обозначен, но Кюн (Kuhn, 1961) в качестве типовой местности указывает Большой Рейфлинг на Энасе (латинское название Anisus), где развиты рейфлингские известняки преимущественно с фауной зоны *P. trinodosus*. Артхабер (Arthaber, 1905) добавил к анизию еще одну зону — *Dacocrinus gracilis*, не содержащую аммоноидей. Впоследствии Спэт нарастил снизу разрез анизия слоями с *Beyrichites* Турции и *Pararorapoceras* слоями Калифорнии, выделив в анизийском ярусе две родовые зоны — *Beyrichitan* и *Paraceratitan*, а Куммел (Kummel, 1957) разделил первую на две видовые подзоны — *Neororapoceras haugi* и *Nicomedites osmani*. Соотношение этих единиц с лишеными аммоноидей альпийскими эквивалентами (зона *D. gracilis*) остается не вполне ясным.

Альпы. В пределах Альп и окружающих районов в настоящее время известны брахиоподы из нижних горизонтов анизия (аналогов зоны *D. gracilis*), но они очень широко распространены в парацератитовой зоне, особенно в зоне *Paraceratites binodosus* (= зона *Decurtella decurtata* многих авторов, например, Arthaber, 1905), и известны также в зоне *P. trinodosus*. К сожалению, большинство местонахождений брахиопод, из которых собраны значительные комплексы видов, не имеет точной привязки, в связи с чем приходится приводить списки видов для анизия в целом.

В северных Альпах анизийские брахиподы нечасты, но характерный комплекс этого яруса из разных местонахождений описан Биттнером (Bittner, 1890) — *Decurtella decurtata*, *Piarorhynchella trinodosi*, *Punctospirella fragilis*, *Mentzelia mentzeli*, *Koeveskallina koeveskalliensis*, *Tetractinella trigonella*, *Schwagerispira schwageri*, *Coenothyris vulgaris*, *Angustothyris angustaeformis*, *Aulacothyris angusta* и др. Эти виды приурочены к разного рода относительно мелководным органогенно-обломочным известнякам. В халльштатских мраморовидных известняках, образовавшихся в более или менее глубоких и спокойных участках бассейна, наряду с многочисленными аммоноидеями известны и брахиподы, существенно отличающиеся от приведенного выше комплекса. Для района Халльштатского озера (Schreyeralm) Биттнер (Bittner, 1890) из слоев с *P. trinodosus* описал *Norella retractifrons*, *N. refractifrons*, *Austriellula arcuata*, *Volirhynchia projectifrons*, *V. productifrons*, *Koeveskallina koeveskalliensis*, *Pexidella marmorea* и другие виды, среди которых почти целиком отсутствуют формы из более мелководных (или отлагавшихся в более динамичной среде) отложений. Правда, эти отложения имеют, возможно, более юный возраст, но отличия в данном случае, несомненно, не эволюционные, а преимущественно фациальные, поскольку, как будет показано ниже, основной комплекс родов и даже многие виды слоев с *Decurtella decurtata* при сохранении фациальной обстановки переходят в ладинский ярус.

В Южных Альпах известны значительно более разнообразные брахиподы, главным образом из Рекоаро известняков и их аналогов (Bittner, 1890; Tommasi, 1885, 1894, 1911, 1913; Casati, Gnaccolini, 1967 и многие другие). Кроме форм, приведенных для анизийского яруса Северных Альп, здесь известны *Koeveskallina paleotypus*, *Tetractinella tetractis*, *Sinuocosta pectinata*, *Hirsutella canavarica*, *Dinarispira pia*, *Praeacubanothyris sulcifer* и др. Интересно, что в зоне *P. trinodosus* (Casati, Gnaccolini, 1967) тот же комплекс, что и в Рекоаро известняках, обычно сопоставимых с более низкими горизонтами анизия, но несколько обедненный (табл. 1).

Области развития германотипного яруса. Под этим названием объединены разбросанные в географическом отношении территории, расположенные вне альпийской складчатой зоны, характеризующиеся платформенным типом разреза, в котором различаются три основных подразделения — песчаный известняк, раковинный известняк и кейпер. С анизийским ярусом обычно сопоставляется нижний раковинный известняк (Schmidt, 1928), развитый от Польши до Испании и далее в Северной Африке, что вполне согласуется данными по стратиграфическому распространению брахипод. Наиболее полные сведения о брахиподах нижнего раковинного известняка из разных районов ФРГ и ГДР (Schottheim, 1820, 1822; Zenker, 1834; Seebach, 1861; Eck, 1862, 1865, 1880; Frantzen, 1881; Bittner, 1890; Kirchner, 1934; Schmidt, 1928, 1938; и др.). Весь разрез нижнего раковинного известняка сложен мергелями, детритусовыми известняками с подчиненными прослоями песчаников, в которых брахиподы встречаются в нескольких прослоях среди так называемых волнистых известняков (Wellenkalk) и представлены формами, широко распространенными в анизийских мелководных отложениях Альп — *Decurtella decurtata*, *Costirhynchia mentzeli*, *Hirsutella hirsuta*, *Mentzelia mentzeli*, *Punctospirella fragilis*, *Tetractinella trigonella*, *Coenothyris vulgaris*, *Aulacothyris angusta* и др. Отличительной чертой этого комплекса является обедненность видового состава, сопровождающаяся массовыми количествами экземпляров отдельных видов (*C. vulgaris*, *P. fragilis*). Столь же богатые комплексы брахипод в нижнем раковинном известняке известны и в Польше (Assman, 1915; и др.). В западных и южных областях развития раковинного известняка брахиподы в этих отложениях очень редки.

Единичные находки анизийских теребратулл известны из Израиля (Brotzen, 1956), Испании (Wurm, 1911), Франции и других районов.

Карпаты и Панонский массив. Брахиоподы анизийского возраста известны из разных частей Карпат, но по этому району практически отсутствуют монографические работы, посвященные данной группе. Насколько можно судить по спискам, приводимым в стратиграфических работах, комплексы анизийских брахиопод близки к таковым Северных Альп и нижней части раковинного известняка германотипного разреза и лишь в Западных Карпатах появляются отдельные формы, характерные для анизия южных Альп и Динарид. Наиболее полные списки анизийских брахиопод имеются из последнего района (Schreter, 1935; Homola, 1952; Bystricky, 1964; и др.) — *Decurtella decurtata*, *Piarorhynchella trinodosi*, *Holcorhynchella? atillina*, *Punctospirella fragilis*, *Mentzelia mentzeli*, *Koeveskallina koeveskalliensis*, *Tetractinella trigonella*, *Coenothyris vulgaris*, в то время как об одновозрастных брахиоподах Восточных Карпат есть лишь фрагментарные сведения (Patruius, 1967; Славин, 1963, 1967; и др.), все же достаточные, чтобы сделать вывод о принципиальном сходстве брахиопод обеих частей Карпат.

Несравненно более обильны и лучше изучены брахиоподы из разных районов Панонского массива, особенно в Задунайских горах, откуда они достаточно полно описаны (Voeskh, 1872; Bittner, 1890, 1900; Renz, 1904) из аналогов Рекоаро известняков (*Holcorhynchella delicatula*, *H.? atillina*, *Piarorhynchella trinodosi*, *Mentzelia mentzeli*, *Koeveskallina koeveskalliensis*, *Norella refractifrons*, *Punctospirella fragilis*, *Dinarispira avarica*, *Costispiriferina manca*, *Sinucosta pectinata*, *Spirigerellina sturi*, *Angustothyris angustaeformis* и др.). Отдельные формы этого комплекса известны из гор Мечек (Balogh, 1961), гор Апусени (Patruius, Bleahu, 1967; и др.) и Северной Венгрии (в Буковых горах).

Балканы. Наиболее часты брахиоподы в Западной Старой Планине, откуда из слоев с *Paraceratites trinodosus* известен довольно большой комплекс (Стефанов, 1936; сборы автора в 1966 г.), не обнаруживающий существенных отличий от такового Рекоаро известняков. Среди наиболее типичных видов анизийских брахиопод Балкан следует указать *Decurtella decurtata*, *Piarorhynchella trinodosi*, *Punctospirella fragilis*, *Tetractinella trigonella*, *Coenothyris vulgaris*, *Mentzelia mentzeli*, *Koeveskallina koeveskalliensis* и др. В Восточной Старой Планине, где выходы среднего триаса известны только в виде перетолженных глыб (Галев, 1961), встречаются также отдельные виды перечисленного выше комплекса.

Динариды. Анизийские брахиоподы Динарид, несомненно, наиболее разнообразны. Их видовой состав выявлен достаточно полно (Bittner, 1890, 1892а, 1902; Kittl, 1903; Милосавльевич, 1933, 1935; Бешич, 1949; Сучич-Протич, 1962, 1963; и др.). В настоящее время из анизийских отложений Динарид известно более 60 видов. Систематическое положение многих видов пока неясно, и с этой точки зрения анизийский комплекс брахиопод нуждается в ревизии. В Черногории и Боснии из ряда местонахождений (Требевиц, Сельяни, Ковач и др.) описаны ассоциация брахиопод — аналоги рекоарского комплекса, которые наряду с широко распространенными формами из родов *Decurtella*, *Mentzelia*, *Koeveskallina*, *Tetractinella* и др. содержат многие новые и в значительной части эндемичные виды — *Holcorhynchella begum*, *H. proclivis*, *H. dinarica*, *H. postrovicchiana*, *Dinarispira dinarica*, *Tetractinella biplicata*, *T. hexagonalis* и др. Иной видовой состав имеют брахиоподы из известняков с аммонитами халльштаттского облика, известные в окрестностях города Сараево (Bittner, 1890, 1892а). Брахиоподы из этих местонахождений обнаруживают существенное сходство с таковыми швейцарских известняков в Северных Альпах — *Norella refractifrons*, *N. refractifrons*, *Volirhynchia volitans*, *Piarorhynchella? turcica*, *Pezidella marmorea*, *Koeveskallina koeveskalliensis* и др.

Таким образом, для анизийских отложений Альп, Карпат, Балкан и Динарид намечаются два комплекса брахиопод, приуроченных к разным

фацциям. Это, с одной стороны, сообщество брахиопод, обитавших в пеглубоких бассейнах с относительно динамичной средой, в которой преобладают виды родов *Decurtella*, *Tetractinella*, *Punctospirella*, *Dinarispira*, *Costispiriferina*, *Mentzelia*, *Koeveskallina*, *Coenothyris*, и, с другой стороны — комплекс значительно менее разнообразный, приуроченный к более затененным и, вероятно, глубоким участкам бассейна, где преобладают виды родов *Norella*, *Volirhynchia*, *Pexidella*, *Koeveskallina*.

Крым. В Крыму анзйские брахиоподы обнаружены совсем недавно в таврической свите (Дагис, Шванов, 1965), чем было впервые доказано наличие среднетриасовых отложений в этом районе. Позднее Т. В. Астахова (1968) как будто из аналогичных отложений привела описание карнийских аммоноидей, но в данном случае вкралась ошибка либо в определении аммонита, либо, что скорее всего, в стратиграфическую привязку описанных экземпляров. Из линз известняков в районе верхнего течения долины р. Бодрак, которые, возможно находятся *in situ*, нами определены *Costirhynchia mentzeli*, *Punctospirella* cf. *fragilis*, *Hirsutella hirsuta*, *Mentzelia* sp., *Koeveskallina koeveskalliensis*, *Costispiriferina* cf. *manca*, *Angustothyris angustaeformis* и некоторые другие виды, обнаруживающие теснейшие связи с анзйскими брахиоподами Альп и Карпат.

Северо-Западный Кавказ. В этом районе большие комплексы анзйских брахиопод выявлены только в последние годы, и их частичное описание дается впервые в данной работе.

К анзйским отложениям на Северо-Западном Кавказе относятся две толщи — массивных известняков (горизонт Малого Тхача) и слонстых известняков и мергелей (ачешбокский горизонт) (Робишсон, 1932, 1937; Ставин, 1964, 1967; и др.). Верхний горизонт соответствует зоне *Paraceratites trinodosus* (Шевырев, 1968). Горизонт Малого Тхача не имеет столь строгой привязки. А. А. Шевырев полагает, что он охватывает родовую бейрихитовую зону, однако вполне вероятно, что горизонт Малого Тхача является аналогом и зоны *Paraceratites binodosus*. Брахиоподы крайне редки в низах горизонта Малого Тхача, где они представлены главным образом *Koeveskallina koeveskalliensis*, *Decurtella? tommasi*, *Punctospirella fragilis*, *Spirigerellina sturi* и *Sulcatinella sulcata*. В верхней части этого же горизонта (органогенно-обломочные, часто песчаные известняки) встречаются очень разнообразные и обильные по количеству особей виды — *Decurtella decurtata*, *Costirhynchia mentzeli*, *Holcorhynchella delicatula*, *Piarorhynchella trinodosi*, *Mentzelia mentzeli*, *Koeveskallina koeveskalliensis*, *Punctospirella fragilis*, *Dinarispira pia*, *Costispiriferina manca*, *Sinucosta pectinata*, *Angustothyris angustaeformis*, *Coenothyris vulgaris*, *Tetractinella trigonella* и др., обнаруживающие теснейшие связи с брахиоподами Рекоаро известняков Альп и особенно с комплексами из аналогов этих известняков в Задунайских горах.

Интересно, что в отдельных местах Северо-Западного Кавказа (например, ниже слияния рек Тхач и Ачешбок) среди органогенно-обломочных известняков верхней части горизонта Малого Тхача появляются прослои обычно красных пелитоморфных известняков, в которых встречен иной комплекс брахиопод — *Volirhynchia volitans*, *V. productifrons*, *Sulcatinella wöhneri*, *Norella* sp., *Pexidella marmorea*, *Koeveskallina koeveskalliensis*, *Coenothyris krafftii*, более близкий к ассоциациям видов из анзйских халльштаттских известняков Альп и Динарид.

В ачешбокском горизонте брахиоподы крайне редки и представлены отдельными видами, также очень широко распространенными в анзйских халльштаттских известняках Альп и Динарид (*Norella refractifrons intumescens*, *Norella* sp., *Pexidella marmorea*).

Памир и прилегающие территории. Анзйские брахиоподы в этой области изучены плохо. По сути дела, в настоящее время имеются лишь определения небольших коллекций, собранных во время геологосъемочных работ. На Центральном Памире анзйские брахиоподы были собраны

Б. К. Кушлиным (1963) из рангульской толщи, где они встречены в развалах вместе с аммонитами *Monophyllites* cf. *sphaerophyllus* *Leiophyllites* aff. *pitamaha* и др. Из этих сборов нами определены единичные *Tetractinella trigonella*, *Punctospirella* cf. *fragilis*, *Aulacothyris angusta*, *Dinarispira* sp.

Небольшой комплекс анзийских брахипод был собран также Б. К. Кушлиным на Юго-Восточном Памире из известняков кобригенской свиты (район Кызыл-Рабата) — *Koeveskallina koeveskalliensis*, *Praecubanothyris* cf. *sulcifer* *Holcorhynchella* sp. ind., *Puctospirella* cf. *fragilis*. Брахиподы в обоих районах имеют явное сходство с анзийскими формами западных частей Тетпса, и скудность комплексов, по всей вероятности, объясняется лишь недостаточно полными сборами и плохой сохранностью материала, не позволяющей провести точные определения значительной части коллекций.

Небольшие коллекции анзийских брахипод нами были определены также из Северного Афганистана (*Koeveskallina koeveskalliensis*, *Punctospirella fragilis*, *Dinarispira pia*, *Tetractinella* cf. *trigonella*). Последние приурочены к органогенно-обломочным сельнопещанистым известнякам и обнаруживают явное сходство с комплексами из однофациальных отложений Альп, Карпат и других областей.

Гималаи. Триасовые брахиподы Гималаев описаны только в старых работах Столицьки (Stoliczka, 1866), Биттнера (Bittner, 1899) и Диенера (Diener, 1907, 1913) и не подвергались ревизии. Наиболее полные сборы анзийских брахипод известны в районе Спити, где они встречаются в двух горизонтах — в зонах *Rhynchonella griesbachi* и *Spiriferina stracheyi*. Первая зона, являющаяся базальным горизонтом среднего триаса, содержит *Norella kingi* (возможно, относится к роду *Costinorella*), *Piarorhynchella?* *griesbachi* и *Retzia himaica* (возможно, *Hustedtiella*). Если учесть, что *P.?* *griesbachi* очень близка к *P. mangychlakensis*, а *Retzia himaica* обнаруживает большое сходство с *Hustedtiella planicosta*, вполне вероятно, что этот комплекс имеет и несколько более древний, т. е. оленекский возраст, но для подтверждения такого вывода пока нет достаточных данных.

В зоне *Spiriferina stracheyi* брахиподы более разнообразны. Здесь наряду с характерными европейскими формами, такими как *Piarorhynchella trinodosi*, *Mentzelia mentzeli*, *Koeveskallina koeveskalliensis*, *Coenothyris vulgaris*, встречается значительное количество новых видов, систематическое положение которых, к сожалению, в большинстве случаев невыяснено. Среди них следует указать *Punctospirella stracheyi*, очень широко распространенную также в современных арктических областях, ряд эндемичных форм — «*Rhynchonella*» *dieneri*, «*Rh.*» *salteriana*, «*Rh.*» *mutabilis* и др., а также виды, нередко встречающиеся в восточных частях Тетпса (*Spirigerellina stoliczkai*).

Китай. Морские отложения среднего триаса с брахиподами в Китае известны в двух районах. В Южном Китае, провинциях Юньнань и Гуйчжоу (Loczy, 1899; Koken, 1900; Hsu Te-you, K. Chen, 1944; Ли Сыгуан, 1952) и в Северо-Западном Китае, в горах Циляншань (Ян, Инн, 1962; Ting Pei-chen, 1965). В Южном Китае по определениям Хсу Те-ю известны очень большие комплексы анзийских брахипод из слоев Чжэньань центральной части Гуйчжоу, которые пока монографически не обработаны. Вместе с тем отдельные описанные виды из Южного Китая очень сходны с типичными формами из западных частей Тетпса, в связи с чем определения большого количества руководящих анзийских видов Альпийской области в южных районах Китая заслуживают доверия. Из нижней части слоев Чжэньань, представленных розовыми массивными известняками, известны *Decurtella decurtata*, *Piarorhynchella trinodosi*, *Costirhynchia mentzeli*, *Punctospirella fragilis*, *Dinarispira dinarica*, *Mentzelia mentzeli*, *Koeveskallina koeveskalliensis*, *Schwagerispira shwaregi*, *Coenothyris vulgaris* и другие альпийские формы, а также ряд новых видов, который, насколько нам известно, до настоящего времени не описан.

Таким образом, если считать эти определения достаточно компетентными, в анизийских отложениях Южного Китая можно установить комплекс анизийских брахиопод, практически тождественный таковому из одновозрастных отложений Альп, Карпат, Кавказа и других западных районов. Несколько необычными кажутся приведенные Хсу Те-ю определения из этих же известняков единичных экземпляров текоспиреллид (*Bittnerulla zitteli* и *В.» yini* sp. nov.) и конинкинид (*Koninckina* sp.), которые во всех остальных районах имеют более молодой возраст. Также смущают и большие списки кассяньских пелеципод, определенных из слов Чжэньвань. Последнее обстоятельство, возможно, указывает, что слои Чжэньвань Центрального Гуйчжоу охватывают значительно больший стратиграфический интервал, но не исключена возможность, что определения не вполне точные.

В Северо-Западном Китае анизийские брахиоподы довольно многочисленны по количеству видов, но относятся к небольшому числу родов. Весь комплекс представлен почти исключительно новыми видами, систематическое положение которых нередко может быть определено лишь условно. Последнее вызвано краткостью и в значительной степени формальностью имеющихся описаний, не содержащих достаточной информации для ревизии отдельных таксонов.

Большинство ринхопеллид, которое Ян и Йип (1962) описали в составе рода *Septaliphoria*, может быть отпесено к роду *Costirhynchia* (*C. tienchungensis*, *C. breviplicata*, *C. rhomba*, *C. chuntzehoensis*), а большинство спириферин — к роду *Costispiriferina* (*C. tsinghaiensis*, *C. pauciplicata*). По-видимому, в этом комплексе присутствует род *Sinuocosta* (*«Spiriferina» lipoldiformis*). Крайне неясным остается род *Aequispiriferina*, имеющий впечатляющий облик и скульптуру, характерные для рода *Koebeskillina*, и в то же время зубные пластины, что сближают его с родом *Sinuocosta*. Возможно, один из тесных родов — младший синоним рода *Aequispiriferina*, но этот вопрос не может быть решен в настоящее время ввиду недостатка сведений о китайском роде. В этом же комплексе известны редкие представители родов *Schwagerispira* (*Sch. benecki*) и *Aulacothyris* (*A. angusta*, *A. opima*). Многочисленные, но мало отличающиеся виды, отпесенные Ян и Йип к роду *Antiptychina* (*A. pentagona*, *A. arcta* и др.), по всей вероятности, принадлежат к новому роду.

Несмотря на недостаточную изученность анизийских брахиопод Цзяньшаня, совершенно очевидна их специфичность. Как будет показано ниже, сходные цзяньшаньским формы обнаруживаются лишь в Приморье (если не считать отдельных альпийских видов, идентификация которых не может быть убедительно доказанной).

Индокитай. Сведения об анизийских брахиоподах этой территории крайне фрагментарны и в основном относятся к Северному Вьетнаму (Mansuy, 1913; Сорэн, 1960; Ву Хук и др., 1965), лишь единичные находки в последнее время сделаны в Бирме (Collignon et al., 1968). Насколько можно судить по отрывочным данным (из этих районов определены в частности описаны *Holcorhynchella bogumilorum*, *Mentzelia mentzeli*, *Costispiriferina* cf. *possarti*, *Tetractinella trigonella*), брахиоподы обнаруживают тесные связи с альпийскими формами и бедность комплексов, по всей вероятности, в значительной степени зависит от неполноты изученности региона.

Приморье. Анизийские брахиоподы в Приморье изучены нами по собственным сборам 1967 г. и многолетним сборам И. В. Бурья и Н. К. Харнишковой. Наиболее богатые комплексы были обнаружены на западном побережье Амурского залива, в прослоях детритусовых известняков (зона *Phyllocladiscites basarginensis*, по Ю. Д. Захарову, 1968), откуда определены *Piarorhynchella* cf. *trinodosi*, *Costirhynchia tienchungensis*, *C. cf. breviplicata*, *Schwagerispira* ex. gr. *schwageri*, *Costispiriferina tsinghaiensis*, *C. cf. pauciplicata*, *Spirigerellina stoliczkai*, *Plectoconcha variabilis*. В этом комп-

лексе преобладают анзийские виды, первоначально описанные в Цилляньшане, и присутствуют отдельные формы, имеющие широкое географическое распространение (*Piarorhynchella* cf. *trinodosi*), а также гималайские виды (*Spirigerellina stoliczkai*).

В разновозрастных отложениях о. Русского, представленных более глубоководными фациями (алевролиты с аммонитами), встречаются лишь редкие *Costinorella zharnikovae*, *Spirigerellina* cf. *stoliczkai*. В более низком горизонте анзийского яруса на этом острове из песчаников зоны *Leio-phyllites pradyumna* собраны *Punctospirella stracheyi*, *Spirigerellina stoliczkai*, *Costispiriferina tsinghaiensis*.

Некоторые систематические отличия, намечающиеся в разновозрастных комплексах, по всей вероятности, обусловлены фаціальными изменениями. Как и в предыдущем районе, анзийские брахиоподы о. Русского содержат отдельные гималайские и цилляньшанские формы.

Япония. Очень редкие находки брахиопод анзийского возраста в этой стране в основном относятся к спириферинам. Описанная Ябе и Шимизу из Рифу формации (Северо-Восточная Япония) *Spiriferina kaneharai* (Yabe, Shimizu, 1927), как совершенно правильно было указано Вестерманном (Westermann, 1962), является очень близкой, если не тождественной *Punctospirella stracheyi*. Очевидно, близкие формы присутствуют в Руюши формации, Инаи группе в районе гор Китаками, откуда известны *Spiriferina* cf. *stracheyi* и *Sp.* cf. *fragilis* (по всей вероятности, *Punctospirella*).

По систематическому составу и его скудности анзийские брахиоподы Японии обнаруживают большое сходство с бореальными областями.

Северо-Восток СССР. Здесь брахиоподы в анзийских отложениях крайне редки. Довольно обычны беззамковые брахиоподы *Lingula polaris*, *Discinisca sibirica*, в то время как замковые формы практически неизвестны. Лишь в верховьях Колымы (Дагис, 1965) встречены редкие экземпляры *Fletcherithyris? zealandica* и *Punctospirella* cf. *stracheyi*.

Шпицберген. В сборах последних лет сотрудников НИИГА (Клубов, 1965; Пчелкина, 1965) довольно многочисленные брахиоподы обнаружены на Шпицбергене (о. Баренца, Вап-Кейленфьорд на Западном Шпицбергене). Все они крайне однообразны и относятся к единственному виду — *Punctospirella stracheyi*.

Северная Америка. Анзийские брахиоподы, как, впрочем, и триасовые брахиоподы в целом, здесь изучены крайне слабо. В Скалистых Горах Канады из формаций Тод и Уайтхорс (Westermann, 1962) известны довольно обильные *Punctospirella stracheyi*, которые собраны из примерных аналогов зоны *Paraceratites trinodosus*. Из анзийских отложений Невады описан небольшой комплекс брахиопод, представленный исключительно эпидемиями (Gabb, 1864; Smith, 1914). Наиболее вероятным следует считать анзийский возраст местонахождения Стар Каньона, откуда описаны *Rhynchonella lingulata*, *Terebratula humboldtensis* и *Spiriferina homfrayi*. Последний вид, возможно, относится к роду *Punctospirella* и близок к *P. stracheyi*. Среди анзийских брахиопод Невады нет альпийских форм. Генетические связи этого комплекса ввиду его малочисленности и слабой изученности остаются неясными.

Ладинский ярус

Установлен Биттнером в 1892 г. Термин предназначался для замещения названия «норийский ярус» в том смысле, в каком его употребил Мойсисович в 1892 г., который после выяснения ошибочной трактовки стратиграфического положения норийских отложений с *Pinacoceras metternichi* предложил сохранить название «норийский ярус» для стратиграфического интервала между так называемым альпийским раковинным известняком и карнийским ярусом, а для послекарнийских отложений ввел название «ювавский ярус». Возражая Мойсисовичу, Биттнер уста-

новил ладинский ярус для бухенштайнских и венгенских слоев Южных Альп (зоны *Protrachyceras reitzi* и *P. archelaus*). Вместе с тем Биттнер отметил возможность включения в состав ладинского яруса кассьянских слоев, что послужило основанием многим исследователям (Arthaber, 1905; Pia, 1930; и др.) для изменения объема ладинского яруса и включения в его состав зоны *Trachyceras* аон. Как будет показано ниже, в кассьянских слоях происходят существенные изменения в составе брахиопод и материалы по этой группе дают все основания для сохранения ладинского яруса в первоначальном объеме, предложенном Биттнером.

Стратотип ладинского яруса не указан. Детальные схемы расчленения ладинских отложений в последнее время разработаны для бореальных регионов (Tozer, 1967; Tozer, Silberling, 1968; Arkhipov et al., 1971), но их корреляция с альпийским стандартом пока не вполне ясна.

Южные Альпы. Здесь заведомо ладинские брахиоподы описаны из мармолята известняка (Bittner, 1890; Salomon, 1895). В этих известняках значительную часть комплекса составляют анзийские виды (*Dinarispira dinarica*, *Anisactinella venetiana*, *Pexidella sturi*, *Volirhynchia protractifrons*, *Aulacothyris angusta*, *Angustothyris angustaeformis*) и новые формы, относящиеся к родам, широко развитым в анзийских отложениях (*Mentzelia bittneri*, *Anisactinella stoppani*, *A. undata*, *Norella rosaliae*, *Aulacothyris rosaliae* и др.). В меньшей степени представлены виды, обнаруживающие сходство с карнийскими формами (*Mentzelia ampla radiata*, *Anisactinella quadriplecta tenuicostata*, *Koninckella triadica depressa* и др.).

Несколько отличный комплекс описал Филипп (Philipp, 1904) из района Предацо, но в нем обычны анзийские виды — *Dinarispira dinarica*, *Tetractinella trigonella* и др., а также новые виды родов, наиболее широко распространенных в анзийских отложениях (*Holcorhynchella suessi*, *H. carresae*, *Anisactinella salomoni* и др.).

Ладинскими следует считать брахиоподы, описанные недавно Таддеи-Руггiero (Taddei-Ruggiero, 1968) из формации Фасито Южной Италии. Указанный автор отнес этот комплекс к анизию на основании стратиграфического положения (ниже слоев с *Daonella tramelli*) и определений *Spiriferina fragilis* — вида, наиболее характерного для анзийских отложений. Однако присутствие в южноитальянском комплексе первых представителей рода *Pexidella* (*P. scandonei*), близких к ладинским формам рода *Anisactinella*, и, вероятно, первых *Hungarispirinae* (= *Retzia* sp., с. 367, табл. II, фиг. 8, 9) дает больше оснований считать возраст данных форм ладинским. Форма, описанная Таддеи-Руггiero как *Spiriferina fragilis*, скорее не относится не только к этому виду, но и к роду *Punctospirella*.

Области развития германотипного триаса. К ладинскому ярусу в этих районах относятся верхний и отчасти средний раковинные известняки, в которых во Франции и ФРГ встречаются *Punctospirella fragilis*, *Coenothyris vulgaris*, *C. cycloides* (Schmidt, 1928), т. е. виды, наиболее широко распространенные (кроме *C. Cycloides*) в нижнем раковинном известняке.

Карпаты и Панонский массив. Небольшой комплекс брахиопод указывается Биттнером (Bittner, 1900) из Задунайских гор, где в аналогах бухенштайна с *Trachyceras reitzi* были встречены *Piarorhynchella trinodosi*, *Tetractinella trigonella* и *Koeveskallina koeveskaliensis* — виды, наиболее распространенные в анзийских отложениях этого района.

Значительно более разнообразные брахиоподы описаны из предположительно ладинских отложений в румынских Восточных Карпатах, в районе города Брашова (Jekelius, 1936), но в этом местонахождении наряду с сомнительными (по качеству определений) анзийскими видами, такими как *Punctospirella fragilis*, *Angustothyris angustaeformis*, встречается большое количество характерных кассьянских форм: *Bittnerella*,

Thecospirella (Retzia schafferi), *Pentactinella*, *Dioristella*, *Diplospirella* и других, позволяющих уверенно датировать уже карнийский возраст.

Динариды. Наиболее полно ладинские брахиоподы описаны из албанских Динарид в работах Мартелли (Martelli, 1904, 1906) и Винасса де Регни (Vinassa de Regny, 1903). К сожалению, эти работы в значительной степени устарели и требуют ревизии как с точки зрения стратиграфической привязки фауны, так и выявления систематической принадлежности отдельных видов. В этом районе, как и в Южных Альпах, большую часть фауны составляют виды, появившиеся в анзизском веке (*Dinarispira dinarica*, *Tetractinella trigonella*, *Angustothyris angustaeformis* и др.), и специфические новые виды (*Holcorhynchella adriatica*, *Anisactinella gospodari* и др.). Однако наряду с последними есть виды родов, наиболее характерных для более молодых отложений (*Pentactinella* cf. *multicostata*, *Euractinella contracta* и др.).

Автор имел возможность изучить коллекцию брахиопод из этих же районов, возраст которых уверенно датруется находками ладинских видов *Protrachyceras*. Из ракушняковых известняков горы Альшмзес (кр. Монте-негро) определены *Holcorhynchella caressae*, *H.* cf. *bogumilorum*, *Dinarispira dinarica*, *Costispiriferina* sp., *Mentzelia bittneri*, *M.* cf. *ampla radiata*, *Koeveskallina* cf. *koeveskaliensis*, *Tetractinella trigonella*, *Angustothyris* aff. *angustaeformis*, *Coenothyris* sp. Теснейшие связи этого комплекса с анзизскими брахиоподами также очевидны.

В остальных районах Тетиса ладинские брахиоподы крайне редки и изучены слабо. Плохой сохранности брахиоподы были встречены на Северо-Западном Кавказе (зона *Protrachyceras archelaus*), они близки альпийским видам (*Holcorhynchella* cf. *caressae*, *Angustothyris* cf. *angustaeformis*, *Mentzelia bittneri*, *Costispiriferina* sp.). Отдельные эндемичные виды, точное систематическое положение которых остается неясным, известны из ладинских отложений Гималаев (Stoliczka, 1866; Bittner, 1899a; Diener, 1908) — «*Rhynchonella*» *theobaldiana*, *Spirigerellina?* *hunica*, «*Rh.*» cf. *rimkinensis*.

Северо-Восток СССР. В этой области небольшой, но очень стабильный комплекс брахиопод известен из верхнеладинских отложений, зоны *Nathorstites* (Дагис, 1965) — *Sinuplicorhynchia kegalensis*, *Sulcorhynchia anceps*, *Pennospiriferina (Pennospiriferina) popovi*, *Arctothyris solitus*. В отличие от альпийских ладинских форм сибирские виды принадлежат к родам более широко распространенным в верхнем триасе или же тесно генетически связанным с позднетриасовыми таксонами. Все виды и роды этого комплекса, насколько можно судить по имеющимся в настоящее время данным, эндемичны.

Северная Америка. Сведения о ладинских брахиоподах этого континента крайне фрагментарны. По сути дела, известны описания всего двух видов из натгорститовых слоев Британской Колумбии (Whiteaves, 1889) неясного систематического положения («*Terebratula*» *liardensis* и «*Spiriferina*» *borealis* *), которые не проливают света на историю формирования триасовых брахиоподовых фаун Северной Америки.

Новая Зеландия. Очень своеобразный комплекс брахиопод известен из каихикуан яруса Новой Зеландии (Trechman, 1918; Wilckens, 1927; Magwick, 1953, и др.). Степень изученности этой фауны далеко недостаточна, но мы имели возможность ознакомиться с коллекцией Тречмана, хранящейся в Британском музее естественной истории, что позволило в какой-то степени компенсировать пробел. Наиболее часты в каихикуан

* Логан (Logan, 1964) отождествил этот вид с норвежской гималайской формой «*Sp.*» *abichi*, с чем трудно согласиться, поскольку канадские экземпляры существенно отличаются от гималайских формой раковины, характером кардинальных углов, ребристостью, степенью загнутой макушки и другими особенностями внешней морфологии.

отложениях виды эндемичного рода *Mentzeliopsis* (*M. spinosa*, *M. horrida*) и *Athyris kaihikuana*, который, по всей вероятности, является новым родом. Кроме того, из этих отложений приводятся «*Rhynchonella*» *maorica* и «*Rh.*» *nuggetensis* (возможно, относятся к роду *Costirhynchia*), *Spiriferina trechmani* (= *Lepismatina trechmani*), *Spiriferina fragilis* (= *Lepismatina* sp. nov.), *Spiriferina kaihikuana* (внутреннее строение типового экземпляра неизвестно, но формы, описанные Уилкенсом (Wilkins, 1927, с. 23, табл. LV, фиг. 14, 15), бесспорно, относятся к роду *Lepismatina*), *Fletcherithyris? zealandica* и *Spiriferina? carolinae*, которая, безусловно, является спириферинοидной формой и относится к новому роду.

Многие виды приведенного выше комплекса также встречены в разновозрастных отложениях Новой Каледонии (Drot, 1953). В целом брахиоподы ладинского возраста этой области представлены исключительно эндемичными видами, содержат ряд местных родов и существенно отличаются как от альпийских, так и бореальных разновозрастных фаун.

ВЕРХНИЙ ТРИАС

Карнийский ярус

Выделен Мойсисовичем в 1869 г. (Mojsisovics, 1869), который считал его промежуточной стратиграфической единицей между норийским и рэтским ярусами. Первоначально (по Мойсисовичу) карнийский ярус включал две группы (Badiotische, Larische gruppe), объединяющие большое количество местных стратиграфических подразделений самого различного возраста — от анизийского (Wetterstein kalk) до рэтского (Plattenkalke, Dachsteinkalke) в современной трактовке. Стратотип яруса не был указан.

В несколько более поздней работе Мойсисович (Mojsisovics, 1874) ограничил объем карнийского яруса, приблизил его к современному, хотя и допустил некоторые неточности в последовательности залегания отдельных зон (например, обратное залегание зон *Trachyceras aenoides* и *Tropites subbulatus*).

Очень важно, что в качестве нижнего члена карнийского яруса «среднеземноморской провинции» (Южных Альп) Мойсисович указал слои *St. cassian* (= зона *Trachyceras aen*). Следовательно, на основании принципа приоритета эти слои и их аналоги должны быть отнесены к карнийскому ярусу. Окончательная ревизия карнийского яруса была проведена Мойсисовичем в 1895 г. (Mojsisovics, Waagen, Diener, 1895). В этой работе установлены истинные взаимоотношения зон *Trachyceras aenoides* и *Tropites subbulatus* и в пределах карнийского яруса выделены три подъяруса — кардевольский, юлийский и тувалийский, каждый из которых, по сути дела, соответствует одной аммонитовой зоне (*Trachyceras aen*, *T. aenoides*, *Tropites subbulatus*).

Эта точка зрения, как уже отмечалось, оспаривалась Артхабером (Arthaber, 1906) и Пиа (Pia, 1930). На исключительно локального характера литологических особенностях, а также анализе стратиграфического распространения только одной группы ископаемых (даспектадаций) они отнесли зону *Trachyceras aen* (= кардевольский подъярус) к ладинскому ярусу. Этой точки зрения придерживается большинство геологов, занимающихся стратиграфией триасовых отложений Альп (например, Кюейн, 1962) в настоящее время.

Как показал Якобсхаген (Jacobshagen, 1961), аммониты кардевольского подъяруса более близки к юлийским, чем лангобардским (венгским). Тозер (Tozer, 1967) высказал даже предположение, что кардевольский и юлийский подъярусы могут быть отчасти одновременными. В решении вопроса о положении границы между средним и верхним триасом немаловажную роль могут сыграть брахиоподы. В кассьянские слои и их аналоги не переходят многие роды, значительные в сообществах среднетриасовых брахиопод, среди которых в первую очередь следует

Изменение родового состава брахиопод на границе ладивского и карнийского ярусов в Альпах

Р о д	Ладив-ский	Карнийский			Норий-ский
		Подъярус			
		карде-вольский	юлийский	туваль-ский	
<i>Angustothyris</i>					
<i>Coenothyris</i>					
<i>Volirhynchia</i>					
<i>Holcorhynchella</i>					
<i>Punctospirella</i>					
<i>Tetractinella</i>					
<i>Koebeskillina</i>					
<i>Pentactinella</i>					
<i>Euractinella</i>					
<i>Anisactinella</i>					
<i>Diplospirella</i>					
<i>Thecospirella</i>					
<i>Laevirhynchia</i>					
<i>Balatonospira</i>					
<i>Hungarispira</i>					
<i>Anomactinella</i>					
<i>Thecocyrtella</i>					
<i>Klipsteinella</i>					
<i>Veghirhynchia</i>					
<i>Bittnerella</i>					
<i>Cassianospira</i>					
<i>Amphiclina</i>					
<i>Koninckina</i>					
<i>Thecospira</i>					
<i>Thecospiropsis</i>					

отметить *Holcorhynchella*, *Decurtella*, *Dinarispira*, *Punctospirella*, *Coenothyris*, *Tetractinella* и др. (табл. 2). В то же время в кассьянских слоях появляется большая группа родов и представителей более высоких таксонов, пользующихся широким распространением в отложениях верхнего триаса: текоспириды, почти все роды семейства Koninckinidae, ряд ретционидных родов (*Cassianospira*, *Hungarispira*), а также отдельные роды ринхонеллид, атирид и спирифернид (*Veghirhynchia*, *Anomactinella*, *Balatonospira* и др.). Если же обратиться к видовому составу брахиопод, то отличия ладивских и кассьянских комплексов еще больше. Лонгобардо-кардевольскую границу переходят лишь единичные виды (например, *Euractinella contraplecta*, *Pexidella muensteri*), которые к тому же в ладивских отложениях представлены формами, имеющими определенные отличия от карнийских, и, вероятно, после дополнительного изучения окажутся новыми видами. Кассьянские же виды широко распространены и в более высоких горизонтах карния. Лонгобардо-кардевольская граница является, по-видимому, самой резкой в развитии триасовых брахиопод, что позволяет нам присоединиться к оценке Мойсевича объема карнийского яруса.

Южные Альпы. В этом районе карнийские брахиоподы известны из разных фаций и стратиграфических уровней. Брахиоподы зоны Trachyceras аон наиболее полно изучены из уникального местонахождения у St. Cassian (Munster, 1841; Klipstein, 1843; Laube, 1865; Bittner, 1890,

1892a). Здесь в известняках и мергелях, тесно связанных с водорослевыми рифами, встречаются богатейшие комплексы брахиопод, детально описанные на уровне видов, но нуждающиеся в исследованиях внутреннего строения, поскольку систематическое положение многих форм остается неясным. Исследования коллекций из аналогов кассянских слоев Венгрии и коллекции Клипштайна в Британском музее естественной истории, проведенные нами, позволили внести коррективы в систему этого своеобразнейшего комплекса. Однако дальнейшие исследования кассянских брахиопод — одна из первоочередных задач в изучении триасовых брахиопод.

В кассянских слоях появляется и получает широкое развитие большинство строфоменоидных родов, многие из которых дают характерные для этого комплекса виды — *Koninckina leonhardi*, *Koninckella triadica*, *Amphiclinodonta cassiana*, *Amphiclina laubei*, *Thecospiropsis zugmayeri*, *Bittnerella bittneri*, *Thecospirella bidorsata*. Очень разнообразны атириды кассянских слоев, относящиеся к родам *Anisactinella*, *Dioristella*, *Pexidella*, *Pentactinella*, *Euractinella*, *Amphitomella*. Только для кассянских слоев и их аналогов характерен род *Hungarispira* преимущественно в этих слоях развит другой своеобразный род ретциондных брахиопод — *Cassianospira*. Среди ринхонеллид в кассянских отложениях беспорны виды рода *Veghirhynchia*, *Norella*, но для большинства ринхонеллоидных форм точная систематическая привязка пока не ясна. В основном в рассматриваемых слоях распространены балатонспирины (*B. frondescens*, *B. klipsteini* и др.) и текоциртеллины, известны последние представители рода *Koeveskallina* (*K. dalmani*). Из теребратуллд встречаются роды *Camerothyris* (*C. subangusta*), *Cruratula* (*C. eudora*, *C. carinthiacea*) возможно, *Sulcatothyris* (*S. aulacothyroidea*), а также ряд видов невыясненного систематического положения в пределах отряда («*Terebratula*» *suborbicularis*, «*T.*» *semiplecta* и др.).

Аналоги кассянских слоев, содержащие сходные, но менее полные комплексы брахиопод, известны в Приморских Альпах (Bittner, 1892). Полностью кассяновскими формами, но тоже обедненными, охарактеризованы и так называемые пахикардиевые слои Южных Альп (Waagen, 1903; Broili, 1904).

В более высоких горизонтах карнийского яруса рассматриваемого района брахиоподы приурочены преимущественно к так называемым райбльским слоям, довольно широко развитым в Каринтии, Штирии, Ломбардии (Tommasi, 1890; Parona, 1889; Bittner, 1890, 1892; Woehrmann, 1889, 1893; и др.). В пестрой толще райбльских слоев, представленных чередованием глинистых сланцев и известняков, нередко ракушняковых, известны отдельные кассянские виды — *Dioristella indistincta*, *Diplospirella wissmani*, *Anisactinella quadriplecta* и многие специфические виды, среди которых преобладают конинкиниды (*Koninckina telleri*, *Amphiclina squamula*, *A. amoena* и др.), но наиболее характерны *Sinuocosta gregaria*, *Balatonospira lipoldi*, *Adygella julica*, *A. paronica*, *Aulacothyropsis zirlensis* и виды рода *Cruratula* — *C. eudoxa*, *C. forficula*, *C. carinthiaca*.

По времени существования кассянский и райбльский комплексы очень близки и, по всей вероятности, отличия между ними обусловлены фацциальными особенностями.

Северные Альпы. Настоящие аналоги кассянского комплекса в этой области неизвестны. В какой-то степени, возможно, ему соответствуют небольшие комплексы брахиопод из парнахских слоев и веттерштейнских известняков, откуда происходят некоторые кассянские виды (Art-haber, 1906) — *Mentzelia cassiana*, *Koninckina leonhardi*, «*Rhynchonella*» *subacuta* и др.

Очень сходен с южноальпийским райбльским комплекс в кардитовых слоях Северных Альп (Bittner, 1890), представленных чередованием песчанников, известняков и доломитов с многочисленными пелециподами.

Из этих слоев, примерно синхронных райбльским, описаны *Sinuocosta gregaria*, *Balatonospira lipoldi*, *Diplospirella wissmani*, *Anisactinella* ex. gr. *quadriplecta*, *Koninckina leonhardi*, *Amphiclina amoena*, *Koninckella triadica*, *Thecospiropsis gümbeli*, *Adygella julica* и другие южноальпийские виды.

Совершенно иной облик имеют карнийские брахиоподы Северных Альп из халльштатских известняков (зоны *Trachyceras aenoides* и *Tropites subbulatus*). В этих относительно глубоководных отложениях, нередко в значительной степени состоящих из планктонных фораминифер и содержащих большое количество аммоноидей и тонкостворчатых пелиципод (род *Halobia*), встречается весьма специфический комплекс брахиопод, представленный главным образом гладкими ринхонеллидами из рода *Austriellula* — *A. pirum*, *A. angulifrons*, *A. annexa*, *A. dilatata*, *A. halophila* и другими, видами рода *Camerothyris* (*C. dualis*, *C. sandlingensis*) и своеобразным родом *Propygope*. Здесь также известны последние представители рода *Cruratula*. Карнийские брахиоподы халльштатских известняков очень резко отличаются от брахиопод из однозранных отложений райбльских и кардатовых слоев и в то же время имеют теснейшие связи с норрийскими халльштатскими фаунами брахиопод. Многие виды являются общими для карнийских и норрийских халльштатских известняков.

Карпаты и Панонский массив. В этом районе известно местонахождение, конкурирующее по богатству форм с кассьянскими слоями. Мы имеем в виду веспремские мергели у Балатона, из которых Биттнером описан разнообразный комплекс брахиопод (Bittner, 1900), в значительной степени пересмотренный в данной работе. Возраст веспремских мергелей более молодой по сравнению с кассьянскими, но, бесспорно, не моложе карнийского яруса. В этом местонахождении встречены разнообразные формы, обнаруживающие, с одной стороны, сходство с кассьянскими видами — *Laevirhynchia tricostata*, «*Rhynchonella*» *linguligera*, *Klipsteinella calceola*, *Cassianospira humboldti*, *Diplospirella subcurvata*, *D. wissmani*, *Dioristella indistincta*, *Anisactinella quadriplecta*, *Koninckina leonhardi* и другие, а с другой — содержащие многие виды, наиболее характерные для райбльских слоев — *Thecospira tyrolensis*, *Amphiclina squamula*, *A. amoena*, *Adygella julica*, *Aulacothyropsis zirlensis*, *Sinuocosta gregaria*, *Balatonospira lipoldi*.

Брахиоподы довольно многочисленны и в некоторых других районах рассматриваемой области, но пока изучены крайне слабо. По-видимому, разнообразны брахиоподы в Гемерских горах (Bystricky, 1964; Balogh, 1961; и др.).

Отдельные райбльские виды указываются Патрулиусом (Patrullius, 1961) из Восточных Карпат и СимIONESКУ (Simionescu, 1910) из Добруджи. Аналогами кассьянских слоев и веспремских мергелей, как уже отмечалось, являются известняки Брашова, из которых Йекелнусом (Jekelius, 1936) описан большой комплекс брахиопод.

Северо-Западный Кавказ. Здесь карнийские отложения представлены мощной алевроитово-сланцевой толщей, которая ввиду редкости находок аммоноидей не имеет более дробного расчленения, хотя ее карнийский возраст в целом не вызывает сомнений. Брахиоподы в этой толще встречены в базальных песчаниках и самых верхних слоях, представленных известковистыми алевролитами. Нижний комплекс содержит *Balatonospira lipoldi*, *Dioristella* cf. *indistincta*, *Adygella* cf. *julica*, *Aulacothyropsis* aff. *zirlensis*, *Babukella loculus*, *Sulcatothyris tkhachensis*, *Costirhynchia spatiosa*. Для верхнего наиболее характерны виды *Koninckina telleri*, *Rhaetina alexandrina*, *Montzelia* cf. *ampla*. Формы из этих комплексов обнаруживают наибольшее сходство с видами райбльских и отчасти кардатовых слоев Альп.

Памир. Брахиоподы встречены в бассейне р. Шинды, рифогенных известняках ак-ташской свиты, возраст которых датируется находками

Trachyceras triadicus, *Thisbites agricolae* и других форм (Кушлпа, 1969) — *Amphiclina amoena*, *Amphiclinodonta* sp. ind., *Thecospiropsis* sp. ind., *Bittnerella bittneri*, *Dioristella* cf. *indistincta*, *Lepismatina* sp. ind., *Adygella* cf. *woehrmanniana*, *Aulacothyropsis zirlensis*. Этот небольшой комплекс содержит как касьянские, так и райбльские формы, и его карнийский возраст не вызывает сомнений.

Гималаи. Карнийские брахиоподы этого района (Bittner, 1899a; Diener, 1908) также не очень многочисленны. Среди них известны виды, тождественные или близкие альпийским формам, — *Sinuocosta gregaria*, *Adygella julica*, *Veghirhynchia* cf. *semiplecta*, *Cruratula* ? *indica* и другие, эндемичные виды — *Aspidothyris krafftii*, «*Dielasma*» *tanguticum*, *Lepismatina deodarae*, «*Spiriferina*» *orophila* и другие, а также формы, первоначально описанные в Гималаях и впоследствии встреченные в бореальных областях — *Sulcorhynchia tibetica*, *Costispiriferina shalshalensis* (Даргис, 1965; Logan, 1967).

Индонезия. Карнийские брахиоподы на о. Тимор многочисленны (Крумбек, 1924), но очень плохо изучены. В большинстве случаев они представлены новыми видами, которые, по мнению Крумбека, близки к альпийским и карнийским формам («*Rhynchonella*» *subregilla*, «*Rh.*» *canaliculata*, «*Rh.*» *subangulifrons*, *Dioristella*? *subindistincta*). Это предположение трудно подтвердить или опровергнуть, поскольку внутреннее строение как альпийских, так и тиморских экземпляров неизвестно. Следовательно, не исключена возможность, что сходство чисто гомеоморфное. Кроме эндемичных видов, в карнийских отложениях Тимора имеются отдельные гималайские (*Costispiriferina shalshalensis*) и альпийско-гималайские (*Adygella julica*) виды, и в целом брахиоподы этого возраста о. Тимор, по всей вероятности, наиболее близки к брахиоподам одновозрастного комплекса Гималаев.

Кроме Тимора, отдельные виды карнийских брахиопод (*Adygella julica*) известны на о. Амбон (Voehn, 1908).

Северо-Восток СССР. Наиболее обильны и разнообразны брахиоподы в низах карнийского яруса этого региона, где они еще тесно связаны с фауной слоев *Nathorstites*, хотя комплекс в целом очень четкий и пользуется широким географическим распространением (Охотское побережье, верховья р. Колымы, Омолонский и Колымский массивы). Для этого комплекса характерны *Planirhynchia yakutica*, *Sinuplicorhynchia kegalensis*, *Dentospiriferina pepeliaevi*, *Pennospiriferina* (*Pennospiriferina*) *costata*, *P.* (*Spondylospiriferina*) *glabra*, *Aulacothyroides bulkutensis*, *Costispiriferina shalshalensis*. На более высоких стратиграфических уровнях брахиоподы редки — *Sulcorhynchia tibetica*, *Planirhynchia yakutica*, *Pseudolaballa bittneri*, *Canadospira ochotica* и др.

Брахиоподы карнийских отложений Северо-Востока представлены большей частью эндемичными видами и в значительно меньшей мере формами, известными в других районах: Канаде (*Canadospira canadensis*) и Гималаях (*Costispiriferina shalshalensis*, *Sulcorhynchia tibetica*).

Приморье. В этом районе встречены два комплекса брахиопод в отложениях, возраст которых датируется как карнийский.

В северных районах брахиоподы известны из рифогенных известняков тетюхинской свиты, на основании определений пелеципод отнесенных Л. Д. Кипарисовой (1947) к нижней части карнийского яруса. Брахиоподы в этих известняках редки, но очень сходны с альпийскими касьянскими формами (*Thecosyrictella orientalis*, *Veghirhynchia semicostata*, *Amphiclina* sp., *Thecospiropsis* sp.), что подтверждает интерпретацию возраста тетюхинских рифогенных известняков, данную Л. Д. Кипарисовой.

Иная фауна брахиопод обнаружена в линзах ракушечниковых известняков, залегающих внутри песчано-сланцевой толщи с галобиями в верхнем течении р. Киевки. Здесь встречены виды *Spiriferinoides sakawanus*, *Costispiriferina shalshalensis*, *Spirigerellina hunica*, *Aulacothyroides sudzu-*

chensis, имеющие тесные связи с гималайскими и японскими карнийскими формами.

Япония. Карнийские брахиоподы Японии описаны в двух небольших работах Токуямы (Токуяма, 1957а, б). Из провинции Тоса Кочигатани серии им описаны спирифериниды — *Spiriferinoides sakawanus*, *Sp. yeharai*, *Sp. nasai* и *Punctospirifer triadicus*, по всей вероятности, относящиеся к роду *Costispiriferina*, а также ринхонеллиды — *Sakawairhynchia tokombensis*, *S. katayami*, *Piarorhynchia ? hirabarensis*, *P. nakajimensis*, *P. kochigatanensis* и др.

Все японские виды являются новыми, отдельные тождественные им формы известны в Приморье и, возможно, на Северо-Востоке СССР (*Sakawairhynchia olenekensis*).

В юго-западной Японии Наказава (Nakazawa, 1958) из Набе группы приводит списки многих спириферинид, в том числе из рода *Mentzeliopsis* (новые виды) и *Psioidea conjuncta* (= *Pennospiriferina* (*Spondylospiriferina*)?). К сожалению, эти формы, получившие самостоятельные названия и вошедшие в стратиграфическую литературу, до настоящего времени не опубликованы, что исключает всякое их рассмотрение.

Шпицберген и остров Медвежий. Карнийские брахиоподы о. Медвежьего, описанные Бёмом (Boehm, 1903), обнаруживают много общего с северо-восточными формами. Отсюда известны *Rhynchonella* sp. (= *Planirhynchia* cf. *yakutica*), *Boreiospira lundgreni*, *B. lindstromi*, *Spiriferina* sp. (= *Pseudolaballa* cf. *bittneri*), *Sp. ex aff. koessenensis* (= *Canadospira* cf. *canadensis*), *Retzia arctica* (несомненно, спирифериниодная форма, скорее относящаяся к роду *Costispiriferina*), *Terebatula teres* (по всей вероятности, принадлежащая к роду *Aulacothyroides*) и ряд беззачемковых форм.

Менее полны данные о карнийских брахиоподах Шпицбергена, откуда нами из сборов геологов НИИГА определены *Boreiospira lundgreni*, *Costispiriferina shalshalensis*, *Planirhynchia yakutica*, т. е. виды, широко распространенные на Северо-Востоке СССР, в Канаде, на о. Медвежьем.

Северная Америка. Небольшие комплексы брахиопод карнийского возраста известны на этом континенте в следующих местах: на арктических островах Канады (Logan, 1967), на Аляске (Smith, 1927), в Британской Колумбии (Ager, Westermann, 1963) и Калифорнии (Smith, 1927). В первом районе описаны только спирифериниды, представленные родами и видами, распространенными в карнийских отложениях Северо-Востока СССР и Шпицбергена (*Canadospira canadensis*, *Boreiospira lundgreni*, *Costispiriferina shalshalensis*). На Аляске и в Британской Колумбии известны преимущественно ринхонеллиды из родов *Sinuplicorhynchia* (*S. blackwelderi*), *Piarorhynchia* (*P. hamiltonense*, *P. chapini* и др.) и *Sakawairhynchia* (*S. cf. tokombensis*), значительное сходство которых с ринхонеллидами Северо-Востока СССР не вызывает никаких сомнений.

Только с северными формами могут быть сравнены также виды, встреченные в карнийских отложениях Калифорнии. Ринхонеллиды в этом районе представлены исключительно видами рода *Piarorhynchia*, причем некоторые из них (*P. winnemaе*, *P. howardi*) кроме Калифорнии известны в Британской Колумбии и на Северо-Востоке СССР. К бореальному роду *Laevithyris*, по всей вероятности, относятся виды, описанные как *Spirigera milesi* и *Terebratula pyriformis*. Более того, последняя форма скорее всего принадлежит к *Laevithyris tuchkovi*.

Новая Зеландия. С карнийским ярусом обычно коррелируют два местных яруса Новой Зеландии — оретан и тамитаи (Marwick, 1953). Брахиоподы очень редки в первом (Wilckens, 1927; Marwick, 1953; Campbell, 1968) и являются основными ископаемыми формами во втором. Для оретан яруса характерны лишь редкие *Fletcherithyris? zealandica*, *Ozucolpella? cf. wreyi* и *Pennospiriferina* (*Spondylospiriferina*) *conjuncta*. Последний вид указывает на вероятное наличие обмена между раннекарнийскими фаунами Сибири и Новой Зеландии.

В отамитан ярусе встречены *Pseudolaballa australis*, *Psioidea nelsonensis*, *Oxycolpella? wreyi*, *Rastelligera acutissima*, *R. hectori*, «*Terebratula pachydentata*, «Т.» cf. *hungarica* и др. Весь комплекс крайне эндемичный и некоторое сходство обнаруживает только с карнийскими брахиоподами Северо-Востока СССР. Так, общий для этих областей — род *Pseudolaballa*. «*Terebratula*» *pachydentata* имеет кардиналий, близкий к роду *Koelymithyris*, и, возможно, относится к последнему. Форма, описанная Тречменом (Trechman, 1918) как *Terebratula* cf. *hungarica*, очень близка к северо-восточным карнийским видам рода *Laevithyris*.

В Новой Каледонии (Drot, 1952) карнийские брахиоподы не обнаруживают существенных отличий от новозеландского комплекса.

НОРИЙСКИЙ И РЭТСКИЙ ЯРУСЫ

Проблема рэтского яруса

Норийский ярус установлен Мойсисовичем (Mojsisovics, 1869). Первоначально этот автор в его состав включил халльштаттские известняки с *Pinacoceras metternichi* и цямбахские мергели Северных Альп, с которыми он сопоставлял разновозрастные горизонты из других местностей. Стратиграфическое положение норийского яруса было определено ошибочно, он помещался ниже карнийского яруса — слоев с *Tropites subbulatus*. После выявления ошибочности этих построений Мойсисович предложил для нория название «ювавский ярус», но эта точка зрения после длительной дискуссии была отвергнута (см. описание ладинского яруса). Окончательная схема расчленения нория, сохранившаяся до нашего времени, была разработана Мойсисовичем в 1902 г. (Mojsisovics, 1902). В этой работе к норийскому ярусу отнесены 6 зон, распределенных среди трех подъярусов: лацкого (зоны *Discophyllites patens*, *Sagenites giebeli*, *Cladiscites ruber*), алаунского (зона *Cyrtopleurites bicrenatus*) и севатского (зоны *Pinacoceras metternichi* и *Sirenites argonautae*).

Большой недостаток схемы Мойсисовича — ее сборный характер. Большинство биостратиграфических подразделений нория изучены из локальных местонахождений, и их последовательность в конкретных разрезах остается неизвестной. Стратотип норийского яруса отсутствует. Более того, в области развития халльштаттских известняков (Северные Альпы) нет ни одного разреза, который можно было бы рекомендовать в качестве типового. Неудовлетворительное состояние стандартной схемы явилось причиной того, что установленная Мойсисовичем последовательность аммонитовых комплексов нория встречается только в Северных Альпах, в то время как корреляция порою очень больших комплексов норийских аммоноидей других районов с зонами единой шкалы сопряжена с большими трудностями. Последнее, по всей вероятности, связано с тем, что размещение локальных линз с аммоноидеями в халльштаттских известняках, проведенное Мойсисовичем, содержит ряд погрешностей. На это указывал Киттл (Kittl, 1903) сразу после опубликования схемы Мойсисовича. Резкой критике схема Мойсисовича подвергнута в работах Тозера (Tozer, 1967; Silberling, Tozer, 1968), который приводит веские аргументы в пользу синхронности значительной части лацкого и севатского подъярусов в Альпийских разрезах. Неудовлетворительность расчленения норийского яруса сейчас признается и австрийскими стратиграфами (Zapfe, 1967). Однако позитивные шаги для упорядочения детальной стратиграфии норийского яруса пока никем не предприняты, если не считать небольших изменений в лацком подъярусе, предложенных Спэтом (Spath, 1934), которые, по сути дела, не изменили представленной об общей последовательности аммонитовых фаун норийского яруса Мойсисовича и многими исследователями не были приняты (Kuschel, 1957; Шевырев, 1968).

Рэтский ярус выделен Гюмбелем (Gümbel, 1861) «как верхний кейпер Альп или рэтские образования», залегающие между кейпером и лейасом. Из приведенных им разрезов следует, что под нижней границей рэтского яруса он подразумевал основание плитчатых известняков, а верхнюю проводил по кровле верхних дахштейнских известняков с *Conchodus infraliasicus* (Pugin, 1962). Гюмбель включал в состав этого яруса кессенские слои и рэтские дахштейнские известняки (в современном понимании), которые являются взаимозаменяющими фациями (Arthaber, 1906). Как и для большинства ярусов триаса стратотип рэта отсутствует.

Верхняя граница рэта в настоящее время достаточно ясна и проводится по подошве слоев с *Psiloceras*. Также, по-видимому, нет необходимости рассматривать вопрос, к какой системе относится рэтский ярус. Французская школа стратиграфов, на основании большей частью палеогеографических соображений относившая рэт к лейасу (во внеальпийских областях с рэта начинается обширная и продолжительная лейасовая трансгрессия), сдала свои позиции. Это нашло отражение в решениях Международного коллоквиума по юрской системе, состоявшегося в 1962 г. в Люксембурге, рекомендовавших рассматривать рэтский ярус в составе триасовой системы. Интересно, что ведущий доклад по этому вопросу был сделан представителем французской школы (Pugin, 1962), который предложил принять стратиграфическое положение рэта в первоначальной трактовке Гюмбеля.

Значительно более сложен вопрос о нижней границе рэта и его соотношении с норрийским ярусом. Кессенские слои залегают в основном на норрийских доломитах (Hauptdolomit) с очень скудной фауной пелеципод и гастропод (руководящая форма — *Worthenia solitaria*) или плитчатых известняках с *Risoa alpina* и чешуей гоноподных рыб, относимых некоторыми исследователями (Arthaber, 1906) уже к рэтскому ярусу. Дахштейнские рэтские известняки нередко очень тесно связаны с норрийскими отложениями, развитыми в такой же фауне, их разделение обычно сопряжено с большими трудностями и не всегда возможно. Аммоноидеи в подстилающих рэт слоях норрия не известны, и их сопоставление проводится на основании пелеципод, брахиопод и других групп только в пределах яруса. Соотношение кессенских слоев с халльштатскими известняками неясно, они нигде не встречены в последовательном разрезе. Более того, халльштатские известняки и кессенские слои — взаимоисключающие фауны, т. е. каждая из этих фаций не встречается в области распространения другой.

Граница между норрийскими и рэтскими дахштейном, как уже отмечалось, трудноуловима и проводится по появлению мегалодонтид из родов *Paramegalodus* и *Conchodus* (Zapfe, 1964; Vegh, 1964, и др.). Зональное деление норрийских дахштейнских известняков по мегалодонтидам не привязано к аммонитовым зонам халльштатта, и нет уверенности, что норрийско-рэтская граница в дахштейнских известняках строго соответствует кровле севатского подъяруса. В областях распространения германотипного разреза морские отложения рэта с *Avicula contorta* и другими пелециподами залегают на континентальном кейпере, и в этих районах граница между норрием и рэтом остается неопределенной.

Аммониты в кессенских слоях очень редки и представлены преимущественно видами полуразвернутого рода *Choristoceras*, распространенного во всем верхнем триасе, начиная с карния. Помпецкий (Pompeckj, 1895) привел значительно больший список рэтских видов, в котором кроме *Choristoceras* имеются виды родов *Arcestes*, *Megaphylites* и др., но стратиграфическую привязку этих форм нельзя считать безупречной. По сути дела, никем не была поддержана попытка Спэта (Spath, 1934) разделить рэт на две родовые зоны — Rhaetitan и Eopsiloceratan, основанная на недостаточно точных систематических и стратиграфических данных.

В качестве аналогов халлыштаттских фаций рэта Киттл (Kittl, 1903) и Артхабер (Arthaber, 1906) рассматривали часть цямбахских мергелей. В Большом Цямбахском грабене, по данным этих авторов, на Фохлоперас мергелях с *Paracochloceras suessi*, *Rhabdoceras suessi*, *Arcestes intuslabiatus*, *Monotis salinaria* и другими севатскими видами залегают хористоцерасовые мергели и *Choristoceras haueri*, *Ch. nobile*, *Megaphyllites insectus* с индифферентными пелещиподами (*Oxytoma inaequivalve*), перекрывающиеся в свою очередь мергелями с геттангскими аммонитами (*Psiloceras calliphylum*, *Euphyllites struckmani* и др.). К рэтскому ярусу Киттл отнес верхнюю часть триасовых цямбахских мергелей с *Choristoceras* большей частью на основании стратиграфических соображений. Мойсисович (Mojsisovics, 1902) рассматривал хористоцерасовые мергели в составе севатского подъяруса. Эта точка зрения вполне оправдана с позиций палеонтологических данных, поскольку практически все виды этого комплекса известны в севатских халлыштаттских известняках (местонахождение Steinbergkegel; Mojsisovics, 1893; Arthaber, 1906).

Если интерпретация стратиграфического разреза Большого Цямбахского грабена, данная Киттлом, правильна, этот разрез имеет огромное значение для решения проблемы рэтского яруса. К этому вопросу мы вернемся ниже.

Северные Альпы. Норийские брахлопеды в этом районе существенно отличаются в разных фациях, которые уже отчетливо намечались в карнийском веке. В относительно глубоководных халлыштаттских известняках (Suess, 1855; Bittner, 1890, 1892a; Kittl, 1903; Zapfe, 1965; и др.) встречается тот же специфический родовой комплекс, что и в карнийском ярусе. Более того, ряд видов (*Austriellula dilatata*, *A. pium*, *A. angulifrons* и др.) является общим для карнийского и норийского ярусов. Другую большую группу видов составляют специфические норийские виды родов *Austriellula* и *Camerothyris* (*Austriellula laevis*, *A. juvavica*, *Camerothyris dualina*, *C. commendai* и др.). Очень характерны для норийского халлыштатта своеобразные теребратулоидные роды с центронелловой петлей — *Juvavella* и *Nucteatula*. Представители других родов в халлыштаттских известняках немногочисленны и представлены в основном коникинидами (*Koninckina leopoldi-austriacae*), атиридами (*Pexidella strohmauyi*) и единичными спириферидами и ретцидами. В отдельных местонахождениях севатского халлыштатта отмечаются виды рода *Halorella*.

Преобладающими формами дахштейнских норийских известняков (или их близких разновидностей) являются виды родов *Halorella* и *Halorelloidea* (Bittner, 1890), встречающиеся нередко совместно с *Monotis salinaria*.

Отличный комплекс брахлопод содержится в коралловых известняках Рахарле (Bittner, 1892a) норийского возраста, из которых описаны *Lobothyris praepunctata*, *Rhaetina? euryglossa*, многие олькотироидного облика виды с длинными септами, относящиеся, по всей вероятности, к роду *Aulacothyropsis* (*A. compressa*, *A. canaliculata* и др.), а также своеобразные ринхонеллиды с треугольными очертаниями и значительной гладкой стадией, принадлежащие, видимо, к роду *Trigonirhynchella*.

Переходного типа фауна между халлыштаттской и дахштейнской, в которой встречаются многочисленные галореллиды — *Halorella amphitoma*, *Halorelloidea rectifrons*, *H. curvifrons* и др. совместно с типичными халлыштаттскими видами родов *Austriellula* (*A. longicolis* и др.) и *Nucleatula* (*N. retrocita*), известна из района Зальцбергского высокогорья (Bittner, 1890). Для этих же слоев характерны многочисленные олькотироиды — *Aulacothyropsis reflexa*, *A. frontalis* и др.

Более молодые рэтские виды в норийских отложениях Северных Альп редки. Биттнер (Bittner, 1890) описал лишь единичные *Oxycolpella oxycolpos* из халлыштаттских известняков Штейнбергкогеля и несколько близких к кессенским видов из рифогенных известняков Зальцбергского высокогорья (*Laballa cf. suessi*, *Sinuocosta cf. emmrichi*).

Рэтские брахиоподы в Северных Альпах приурочены главным образом к кессенским слоям, представленным чередованием известняков, мергелей и сланцев, или к фацциально близким к последним штархембергским известнякам. Из этих слоев описан большой комплекс брахиопод (Suess, 1854; Zugmayer, 1880; и др.), широко распространенный также во многих районах, расположенных к востоку от Альп. — *Bactrynium bicarinatum*, *Thecospira haidingeri*, *Euxinella subrimosa*, *Austrirhynchia cornigera*, *Laballa suessi*, *Zugmayerella koessenensis*, *Sinucosta emmrichi*, *Oxycolpella oxycolpos*, *Rhaetina gregaria*, *Zugmayeria rhaetica*, *Zeilleria norica* и др.

Отдельные виды кессенского комплекса недавно были описаны Цапфе (Zapfe, 1967, 1967a) из цямбахских мергелей (местонахождение Fischerswiese bei Aussee: *Zugmayerella koessenensis*, *Costirhynchia fissicostata*, *Bactrynium bicarinatum*) совместно с некоторыми более молодыми формами (*Koninckina expansa*, *Rhaetina* cf. *elliptica*). Они ассоциируются с большим комплексом рэтских пелеципод (*Lopha haidingeriana*, *Dimyopsis instructa* и др.) и своеобразными головоногими, среди которых наряду с зональным рэтским видом *Choristoceras marshi* встречены *Rhacophyllites neojurensis*, *Arcestes polysphinctus*, *A. ex gr. galeati*, *Trematoceras* cf. *triadicum*, *Placites* sp.

Карпаты и Панонский массив. В Западных Карпатах (Спасско-Гермерские горы) известно одно из наиболее интересных местонахождений поздне триасовых брахиопод, точный возраст которого является предметом оживленной дискуссии. Впервые и наиболее детально брахиоподы из органогенно-обломочных известняков у Дрnavы были описаны Биттнером (Bittner, 1890), определившим отсюда основной комплекс кессенских форм (*Euxinella fissicostata*, *Sinucosta emmrichi*, *Laballa suessi*, *Zugmayerella koessenensis*, *Lepismatina austriaca*, *Triadithyris gregariaformis*, *Zeilleria norica* и многие другие виды) и ряд новых видов — *Neoretzia superbescens*, *Thecospiropsis stuzenbaumi*, *Mentzelia dernoensis* и др. Мойсисович (Mojsisovics, 1896) из этих же слоев привел многие аммониты (*Megaphyllites insectus*, *Placites oxyphyllus*, *Arcestes (Stenarcestes) subumbilicatus*, *Cladiscites tornatus* и др.), позволяющие, по его мнению, коррелировать известняки Дрnavы с севатским подъярусом. Последующие фаунистические исследования из этого района в целом подтвердили определения Биттнера и Мойсисовича (Acker, 1907; Mahel, 1957; Pevny, 1964; Siblik, 1967).

Возраст известняков Дрnavы трактуется по-разному. Одни исследователи склонны относить их к рэту (Bittner, 1902; Goetel, 1917; Pevny, 1964), другие же — к норию (Mojsisovics, 1896; Mahel, 1957; Siblik, 1967). Дпнер (1934) рассматривал брахиоподы этого местонахождения в качестве типичной колониальной фауны (по Беррапду).

В Татраx (Goetel, 1917) рэтские отложения залегают на континентальном кейсере, имеют значительное фацциальное сходство с кессенскими слоями и наряду с характерными рэтскими двусторками (*Rhaetavicula contorta*, *Chlamys valonensis* и др.) содержат основной комплекс кессенских брахиопод — *Bactrynium bicarinatum*, *Thecospira haidingeri*, *Austrirhynchia cornigera*, *Euxinella subrimosa*, *Zugmayerella koessenensis*, *Sinucosta emmrichi*, *Oxycolpella oxycolpos*, *Rhaetina gregaria* и др.

По-видимому, очень разнообразны норийская и рэтская фауны брахиопод Румынии, что видно из списков, помещенных в стратиграфических работах (Patrulus, 1967; и др.), но ее монографическое описание пока не проведено. Для Восточных Карпат (зоны утесов) Патрулиусом приведены верхнетриасовые брахиоподы из нескольких пунктов. В горах Перлапи (Vallee du Meghies) из светлых известняков, залегающих на известняках с *Monotis haueri*, определены *Euxinella fissicostata*, *Oxycolpella oxycolpos*, *Sinucosta emmrichi*, *Aulacothyropsis reflexa* и др. Патрулиус отнес этот комплекс к норию и сближал с комплексом из дахштейн-

ских известняков Државы, хотя с такой же достоверностью он может быть сопоставлен и с кессенскими слоями Альп.

Действительно, норийские брахиоподы, принадлежащие к альпийским видам, известны в этом же районе в локальных местонахождениях (Vallee de Commana — *Kontnckina leopoldiaustriacae*, *Halorella* ex gr. *amphitoma* и др.).

В синклинали Раэу верхнетриасовые брахиоподы обнаружены только в отдельных глыбах, сохранившихся среди нижнемеловых конгломератов. В некоторых из этих глыб известны кессенские виды брахиопод (*Zugmayerella uncinata*, *Laballa suessi*) в сообществе с норийскими формами (*Amphiclina* cf. *intermedia*) (Merhardt, 1910), в других же встречаются типичные кессенские формы (*Austrirhynchia cornigera*, *Rhaetina gregaria*) ассоциирующие с рэтскими двустворками (*Lopha haidingeriana*) (Patrulius, 1967).

Балканы. Верхнетриасовые отложения с брахиоподами известны только в Восточной Старой Планине, в бассейне р. Луда-Камчия. Норийские и рэтские отложения в этом районе сохранились в виде крупных глыб среди толщ карбонатного флиша, возраст которого не вполне ясен. Первоначально глыбы рассматривались как остатки крупных надвигов (Berndt, 1934; Berndt, Kockel, 1935), но позднее их генезис был связан с олистостромными образованиями.

Норийские и рэтские отложения представлены серыми и красными массивными известняками, по всей вероятности, рифогенными, определить возраст которых зачастую трудно несмотря на большое количество содержащихся в них остатков ископаемых организмов.

К норийскому ярусу в этом районе могут быть отнесены известняки с *Moisseiella moissei*, *Triadithyris gregariaformis*, *Rhaetina gregaria*, *Wittenburgella minuta*, *Lobothyris praepunctata* и другими видами. Более молодые известняки содержат многочисленные *Euxinella* cf. *fissicostata*, *Zugmayerella koessenensis*, *Sinucosta emmrichi*, *Lepismatina austriaca*, *Orycolpella oxycolpos*, *Majkopella worobiewi*, *Rhaetina gregaria*, *Rhaetina caucasica*, *Amphiclina intermedia* и другие виды, которые обнаруживают большое сходство с альпийским кессенским комплексом и с фауной из толщ, завершающих разрез триасовых отложений Карпат (Држава) и Крымско-Кавказского региона, где наряду с большим комплексом рэтских брахиопод известны норийские аммониты.

Малая Азия. В этом районе своеобразный комплекс брахиопод был описан Биттнером (Bittner, 1891b, 1892a) из известняков с *Majkopella manzavini*, залегающих в виде линзы среди сланцев с *Halobia neumayri* в Мизии (г. Кызыл-Тепе). Отсюда известны многие кессенские виды (*Laballa suessi*, *Zugmayerella uncinata*, *Neoretzia* ex gr. *superba*, *Sinucosta emmrichi*, *Zeilleria* cf. *austriaca*), а также новые формы — *Euxinella anatolica*, *Majkopella manzavini*, которые затем были встречены в наиболее молодых триасовых отложениях Кавказа и других районов. Пелециподы эндемичные, но по крайней мере один вид из этого комплекса (*Mysidia* cf. *orientalis*) был впоследствии описан из рэтских отложений Альп (Zarfe, 1963). Все аммоидеи из известняков с *M. manzavini* имеют сходство с норийскими видами — *Placites* ex gr. *plathyphyllus*, *Stenarcestes* cf. *planus*, *Arcestes* cf. *oligossarcus* (Mojsisovics, 1896).

Крым. Верхнетриасовые известняки с брахиоподами здесь встречены также в виде глыб, вторичные условия залегания которых вполне определены в одних районах (Петропавловка) и довольно сомнительны в других (р. Альма), где, возможно, известняки являются линзами в терригенной таврической серии. В бассейне р. Салгир из глыб известняков в экзотермической свите, возраст которой датируется А. И. Шалимовым (1960) как позднелейасовый, известны преимущественно кессенские брахиоподы (Моисеев, 1932; Дагис, 1963a) — *Laballa suessi*, *Zugmayerella koessenensis*, *Sinucosta emmrichi*, *Orycolpella oxycolpos* и другие, а также некоторые ме-

стные виды (*Rhaetina taurica*, *Amphiclinodonta taurica*) и формы, первоначально описанные в известняках Турции спорного (норийско-рэтского) возраста. Примерно такой же комплекс известен и из глыбы в долине р. Альмы (Моисеев, 1926; Дагис, 1963а), но здесь кроме форм, описанных из района Салгира, встречаются виды из известняков Дрnavы (*Neoretzia superbescens*) и норийских отложений Кавказа (*Crurirhynchia kiparisovae*). По общему составу брахиопод крымские известняки достаточно хорошо коррелируются, с одной стороны, с кесенскими слоями Альп, а с другой — с известняками Дрnavы, «норийско-рэтскими» отложениями Кавказа, Турции, Балкан.

Северо-Западный Кавказ. В. Н. Робинсон (1932, 1937; и др.) и А. С. Дагис (1963а) в пределах норийских и рэтских отложений различали несколько толщ. К норийскому ярусу относились: 1) базальтовая толща, представленная конгломератами, песчаниками и песчанистыми известняками; 2) рифогенная толща, сложенная большей частью рифогенными или органогенно-обломочными известняками; 3) толща красных известняков с *Monotis caucasica* Witt. Выше лежащие толщи, образованные красными известняками с большим комплексом рэтских брахиопод, обычно относились к норийско-рэтским отложениям.

Как показывают новые данные, рифовые тела, сложенные в основном водорослевыми постройками и в меньшей мере гидроидными и склерактиниями, появляются с самих низов разреза и прослеживаются до верхних горизонтов. По простиранию рифогенные известняки переходят в глинистые или органогенно-обломочные песчанистые известняки, а на юго-востоке района в основании разреза широким развитием пользуются песчаники и конгломераты. Выделяющиеся ранее толщи отражали большей частью фациальные особенности, а не стратиграфическую последовательность отложений норийского и рэтского ярусов.

В норийских отложениях, возраст которых достаточно четко датруется по их соотношению со слоями с *Monotis caucasica*, известно несколько комплексов брахиопод, происходящих из разнофациальных отложений, обнаруживающих порою существенные отличия в систематическом составе.

В толще песчаников и известняков (базальная толща В. Н. Робинсона), развитой в основании разреза (восточные районы области распространения триаса), в отдельных прослоях песчанистых или детритусовых известняков встречаются *Crurirhynchia kiparisovae*, *Oxycolpella robinsoni*, *Rhaetina elliptica*, *Rh. turcica*, *Triadithyris gregariaformis*, *Zeilleria moisseievi*, *Babukella locus*.

Более разнообразный, но вполне сопоставимый с первым комплекс встречается в органогенно-обломочных известняках центральных районов области распространения триаса на Северо-Западном Кавказе (район гор Ачешбок — Тхач) — *Crurirhynchia kiparisovae*, *Moisseievia moisseievi*, *Oxycolpella robinsoni*, *Pseudocyrina norica*, *Sinucosta cf. emmrichi*, *Rhaetina elliptica*, *Rh. caucasica*, *Adygella cubanica*, *Wittenburgella minuta*, *Thecospiropsis communis*, *Amphiclina intermedia* и др.

Совершенно иное сообщество брахиопод установлено в глинистых известняках норийского яруса по р. Куны — *Trigonirhynchella trigona*, *Caucasorhynchia worobievi*, *Rimirhynchopsis triadicus*, *Oxycolpella kunensis*, *Laballa suessi*, *L. plicata*, *Pseudorugitella pulchella*, *Worobievella caucasica*, *Cubanothyris elegans*, *Koninckina leopoldi-austriacae* и др.

Очень своеобразный комплекс был встречен в светлых известняках, принимающих к водорослевым биогермам в бассейне р. Сахрай (балка Свиная), — *Austriellula orientalis*, *Costirhynchia* sp., *Cubanothyris primarius*, *Caucasothyris angustiplicatus*, *Spinolepismatina inconstans*, *Thecospira communis*, *Amphiclinodonta zugmayeri* и др. Резко отделяется от всех рассмотренных лишь комплекс, происходящий из глинистых известняков р. Куны, который по общему облику фауны в некоторой степени напоминает халлыштатские сообщества брахиопод. Остальные же связаны многими

местонахождениями, содержащими фауну промежуточного состава.

Во всех районах Северо-Западного Кавказа в верхней части разреза происходит резкая смена комплексов брахиопод. Систематический состав брахиопод в известняках, завершающих разрез триасовых отложений в этом районе, довольно однообразен — *Euxinella iatirgvartaensis*, *E. robinsoni*, *E. anatolica*, *Robinsonella mastakanensis*, *Austrirhynchia cornigera*, *Laballa suessi*, *Zugmayerella koessenensis*, *Sinuocosta emmrichi*, *Spinolepismatina rara*, *Oxycolpella oxycolpes*, *Majkopella worobiewi*, *M. manzavini*, *Rhaetina pyriformis*, *Rh. gregaria*, *Zeilleria norica*, *Aulacothyropsis reflexa*, *Neoretzia superbescens*, *N. superba*, *Amphiclina intermedia* и др.

Нижний комплекс брахиопод, приуроченный к норийскому ярусу, содержит многие эндемичные формы, отдельные виды, тождественные (*Pseudorugitella pulchella*) или близкие (*Austriellula*) к норийским формам Альп, и некоторые формы, преимущественно распространенные в кессенских слоях или синхронных им образованиях западных частей Тетиса (*Laballa suessi*, *Triadithyris gregariaformis*). В верхнем комплексе преобладают кессенские виды, которые ассоциируют с местными формами и видами, первоначально описанными из Дрнаны и известняков с *Mojkopella manzavini* Турции. Все аммоноидеи, собранные из верхней толщи, охарактеризованы норийскими видами.

Остальные группы изучены слабо или представлены индифферентными формами. По совокупности встреченных организмов завершающие разрез триаса на Кавказе известняки уверенно коррелируются с дахштейнскими известняками Дрнаны, известняки с *M. manzavini* Турции, а также расчлененными выше известняками с кессенскими брахиоподами Крыма и Балкан. Наличие почти всего кессенского комплекса брахиопод позволяет, казалось бы, провести надежную корреляцию рассматриваемых толщ на Кавказе с рэтом Альп, но как и во всех разрезах со смешанной фауной этому противоречат аммониты.

Чтобы показать всю сложность разделения норийских и рэтских отложений на Кавказе, ниже приводится послойный разрез этой части на западном склоне горы Ятыргварта.

На массивных известняках горизонта Малого Тхача (анвизий) залегают:

	Мощность, м
1. Гравеллиты и песчаники с прослоем конгломерата в основании	5
2. Песчаники плитчатые	20
3. Чередование песчаных известняков и песчаников с <i>Monotis caucasica</i> , <i>Oxycolpella robinsoni</i> , <i>Rhaetina elliptica</i> , <i>Triadithyris gregariaformis</i>	15
4. Песчаники с прослоями гравеллитов и мелкогалечных конгломератов	25
5. Песчаные известняки с коралловыми биогермами, пелециподами — <i>Myophoria verbecki</i> , <i>Indopocin glabra</i> и брахиоподами — <i>Oxycolpella robinsoni</i> , <i>Triadithyris gregariaformis</i> , <i>Rhaetina turcica</i> , <i>Rh. elliptica</i> , <i>Crurirhynchia kiparisovae</i>	12
6. Известняки красные органогенно-обломочные с отдельными водорослевыми биогермами. Кроме кораллов здесь встречены многочисленные брахиоподы — <i>Crurirhynchia kiparisovae</i> , <i>Moisseievia cf. moisseievi</i> , <i>Oxycolpella robinsoni</i> , <i>Pezidella strohmayeri</i> , <i>Zeilleria moisseievi</i> , <i>Z. bukowski</i> , <i>Rhaetina caucasica</i> , <i>Triadithyris gregariaformis</i> , <i>Camerothyris minor</i> , <i>Ornatothyrella ornata</i> , <i>Wittenburgella minuta Dagys</i>	40
7. Известняки красные глинистые с линзами органогенно-обломочных известняков. Многочисленные брахиоподы — <i>Moisseievia skirdaensis</i> , <i>Euxinella iatirgvartaensis</i> , <i>Austrirhynchia cornigera</i> , <i>Zugmayerella koessenensis</i> , <i>Laballa suessi</i> , <i>Sinuocosta emmrichi</i> , <i>S. emmrichi</i> , <i>Wittenburgella minuta</i> , <i>Triadithyris gregariaformis</i> , <i>Rhaetina pyriformis</i> , <i>Zeilleria aff. bukowski</i> , <i>Neoretzia superbescens</i>	10—15
8. Темно-серые песчаные известняки с прослоями песчаников и алевролитов	15
9. Чередование темно-серых песчаных известняков и красных глинистых известняков. Фауна — <i>Euxinella robinsoni</i> , <i>E. levantina</i> , <i>Oxycolpella oxycolpos</i> , <i>Majkopella worobiewi</i> , <i>M. manzavini</i> , <i>Neoretzia superbescens</i> , <i>Laballa suessi</i> , <i>Spinolepismatina rara</i> , <i>Zugmayerella koessenensis</i> , <i>Rha-</i>	

<i>etina pyriformis</i> , <i>Zeilleria bukowski</i> , <i>Placites polydactylus</i> , <i>Megaphyllites insectus</i> , <i>Rhacophyllites debilis</i> , <i>Arcestes (Stenarcestes) leiocracrus</i> , <i>Arcestes (Arcestes) ex gr. intuslabiatus</i>	8—10
10. Красные и бурые известняки, обычно слегка песчаные, с брахиоподами <i>Robinsonella mastakanensis</i> , <i>Oxycolpella oxycolpos</i> , <i>Mafkopella worobiewi</i> , <i>Laballa suessi</i> , <i>Zugmayerella koessenensis</i> , <i>Neoretzia superbescens</i> , <i>Rhaetina pyriformis</i> , <i>Zeilleria morica</i>	25—30

Выше с разрывом залегают лейасовые отложения, содержащие в основании прослой мелкогалечного конгломерата с обильным детритом и раковинами брахиопод, встречающихся в нижележащем слое.

Наиболее резкая смена комплексов брахиопод наблюдается в слое 7, где появляются многие рэтские виды, хотя еще встречаются отдельные норийские формы. В слое 9 собраны исключительно рэтские брахиоподы, но аммоноидеи в этом случае норийские. Вышележащая толща содержит сходный комплекс брахиопод со слоем 9. Таким образом, по двустворкам и брахиоподам в этом конкретном разрезе могут быть выделены аналоги как норийского, так и рэтского ярусов, тогда как аммоноидеи практически не оставляют места для рэтского яруса.

Памир. Норийские и рэтские отложения с брахиоподами развиты в центральной подзоне Юго-Восточного Памира (Дронов, Левен, 1961), где, согласно последним данным Б. К. Кушлина (1969), к ним относятся нейзаташская, истыкская и бортепинская свиты. В районе р. Шинды нейзаташская свита, представленная известняками с линзами кремней, залегает на карнийских ак-ташских известняках и наряду с *Monotis salinaria* и редкими норийскими аммонитами содержит *Halorella amphitoma*, *Halorelloidea rectifrons*, *Zeilleria norica*, *Triadithyris gregariaformis* и др.

В вышележащей истыкской свите, преимущественно терригенной, встречаются отдельные прослои и линзы, переполненные *Halorella amphitoma*, *H. cf. rositana*, *Halorelloidea rectifrons* и с более редкими *Cubanothyris primarius*, *Austriellula minor*, *Triadithyris gregariaformis*, *Crurirhynchia kiparisovae*, *Amphicлина intermedia* и др. Брахиоподы встречаются совместно с *Monotis salinaria* и аммоноидеями (Кушлин, 1969) *Rhacophyllites debilis*, *R. neojurensis*, *Paracladiscites timorensis*, *Pinacoceras parma*, *Placites oxyphyllus*, *Rhabdoceras suessi*.

Соотношение бортепинской свиты и истыкской не вполне ясно, в конкретных разрезах не проверено. У Бор-Тепе эта толща лишена окаменелостей в нижней половине и, возможно, является здесь аналогом истыкской свиты (в трактовке Б. К. Кушлина). В верхней части свиты появляются биогермы, состоящие в основном из гидроидных и склерактиний, к которым приурочены многочисленные брахиоподы — *Lepismatina austriaca*, *Sinuocosta ammrichi*, *Laballa suessi*, *Mentzelia cf. rotunda*, *Neoretzia superbescens*, *Rhaetina gregaria*, *Rh. elliptica*, *Aulacothyropsis eminens*, *Euxinella levantina*, *Triadithyris gregariaformis*, *Pamirothyris kushlini*, *Zeilleria kysylrabatensis*, *Pamirotheca aulacothyroidea*, *Thecospira haidingeri*, *Th. granulata* и др. Вместе с брахиоподами встречается очень характерный комплекс двустворок — *Rhaetavicula cf. contorta*, *Chlamys valonensis*, *Indopecten glabra*, *In. aff. serraticostata*.

Норийский возраст брахиопод из нейзаташской и истыкской свит, а также их широкие связи с западными частями Тетиса не вызывают сомнений. В верхах бортепинской свиты брахиоподы содержат многие кессенские виды, значительное число эндемиков и формы, первоначально описанные из известняков со смешанной норийско-рэтской фауной Кавказа, Турции, Државы (*Euxinella anatolica*, *Neoretzia superbescens* и др.). Поскольку в бортепинской свите не известны норийские аммоноидеи и появляются двустворки, близкие или тождественные кессенским видам, вполне оправданным можно считать ее рэтский возраст, устанавливаемый Б. К. Кушлиным.

Гималаи. Норийские брахиоподы в этом районе встречаются в Спити, где из коралловых известняков, монотисовых слоев и кварцитов серии (Oppel, 1865; Bittner, 1899; Diener, 1908) описан в целом единый и резко отличающийся от рассмотренных районов Тетиса комплекс — *Hagabirhynchia bambanagensis*, *Spiriferina* ? *abichi* (форма, по всей вероятности, относящаяся к новому роду), *Misolia maniensis*, *M. maniensiformis*, *Oxycolpella* ? *dieneri*, *Aulacothyris* ? *joharensis*, *Neoretzia asiatica*, *Amphiclina* sp.

В перекрывающихся норийские отложения известняках, которые сопоставляются с рэтским ярусом, встречаются лишь точно не определенные спирифериниды и род *Misolia* (*M. noetlingi*).

Оман. Очень сходный небольшой комплекс брахиопод недавно был описан из сумра и асфал формаций Оманского п-ова (Hudson, Jefferies, 1961), возраст которых достаточно уверенно датируется как норийский. Здесь встречены *Hagabirhynchia arabica* (по всей вероятности, младший синоним *H. bambanagensis*), *Spiriferina* ? *abichi*, *Misolia noetlingi*, *M. lenticularis* в ассоциации с многочисленными пелециподами, явно тяготеющими к индийским и индонезийским формам.

Индонезия. Норийские брахиоподы в этом районе известны на островах Тимор (Krumbeck, 1923; Ager, 1968), Серам (Wanner, 1907; Krumbeck, 1924; Wanner, Knipsher, Schenk, 1952), Буру (Seidlitz, 1914; Krumbeck, 1923), Мизол (Seidlitz, 1913), Целебес (Kutassy, 1934). Руководящей формой нория является род *Misolia*, представленный многочисленными видами, нуждающимися в ревизии. Из разных местонахождений на о. Тимор известны *Spiriferina subgriesbachi* (вид, близкий к *Sp.* ? *abichi*), *Misolia aspera*, *Aulacothyris* ? cf. *joharensis*, *Timorhynchia nimassica*, *Halorella* sp. (возможно, *Hagabirhynchia*), т. е. комплекс, в целом очень близкий к гималайскому. На других островах определены главным образом многочисленные виды рода *Misolia* (*M. misolica*, *M. pinajae*, *M. buruca*, *M. wanneri* и др.). Исключение составляет о. Серам, из северной части которого Ванвер описал бесспорные *Halorella amphitoma*, *Halorelloidea rectifrons*, *H. plicatifrons* (Wanner, 1907). Рэтские брахиоподы в этом регионе не известны.

Индокитай. В Северном Вьетнаме позднеэриасовые брахиоподы известны из известняков Па-Ма, обнажающихся в бассейне р. Сонг-Да (Mansuy, 1913; Fromaget, 1959; Ву Хук и др., 1965). Мы имели возможность изучить коллекцию брахиопод из рифогенных известняков Па-Ма по сборам вьетнамского геолога Ву Хук. В результате проведенной ревизии определены следующие виды: *Amphiclina* cf. *intermedia*, *Laballa* cf. *suessi*, *Sinucosta songdae*, *Spinolepismatina* aff. *rara*, *Rhaetina bamaensis*, *Rh. complanata*, *Trigonirhynchella* ? *vietnamica*, *Aulacothyropsis bisinuatus*. Несмотря на значительный видовой эндемизм, фауна в целом обнаруживает явные генетические связи с фауной западных частей Тетиса и резко отличается от гималайских и индонезийских комплексов. Среди пришлых форм здесь известны виды, описанные как из норийских (*Amphiclina* cf. *intermedia*), так и рэтских (*Laballa* cf. *suessi*) отложений. Ву Хук и Л. Д. Кипарисова (1965) отнесли известняки к рэту, поскольку кораллы из этой толщи имеют в целом рэтский облик и таковы же отдельные находки пелеципод (*Chlamys* cf. *valonensis*).

По данным А. Е. Довжикова и других (1965), известняки Па-Ма перекрываются маломощными алевролитами с *Cardium* aff. *cloacinum*, *Anatina* cf. *praecursor*, *Noridiscites* sp., *Megaphyllites* sp. В последнем комплексе сочетаются рэтские двустворки с бесспорно норийскими аммоноидеями.

На территории Китая позднеэриасовые брахиоподы практически не изучены. Насколько можно судить по кратким описаниям отдельных форм, выполненных Ридом (Reed, 1927), и спискам определений в работе Ли Сыгуана (1952), норийско-рэтские брахиоподы в Южном Китае имеют скорее альпийский облик и явно не содержат характерных индонезийских и гималайских компонентов.

Северо-Восток СССР. Согласно последним данным, к норийскому ярусу на Северо-Востоке СССР кроме монотисовых слоев следует отнести и слои с *Otapiria ussuriensis*. Для норийских монотисовых слоев этого района характерны *Omolonella omolonensis*, *Maxillirhynchia triadica*, *Zugmayerella eurea*, *Z. inaequiplicata*, *Orientospira gregaria*, *Viligella rotunda*, *Orientathyris ochoticus*, *Laevithyris rossochae*, *Kolymothyris kolymensis*, *Aulacothyroides gizhigensis*, *Anadyrella infrequens* и др. Слой с *Otapiria ussuriensis*, ранее относившиеся к карнийскому ярусу, содержат наряду с характерными норийскими видами родов *Kolymothyris*, *Laevithyris*, *Orientospira* и других, вероятно, еще ряд карнийских видов (*Sulcorhynchia tibetica*) или им родственных форм (*Costlspiriferina terekhovi*). Стратиграфическое положение видов, приведенных ранее из верхней части карнийского яруса (Дагис, 1965), нуждается в уточнении.

В надмонотисовых отложениях брахиоподы в большинстве случаев представлены совершенно иными видами. Исключение составляет побережье Охотского моря, где отдельные норийские виды (*Viligella rotunda*, *Kolymithyria kolymensis*, *Maxillirhynchia triadica*) прослеживаются значительно выше последних находок *Monotis caucasica*. Для остальной части разреза этих районов, а также надмонотисовых отложений в целом других областей Северо-Востока СССР характерны *Piarorhynchia formalis*, *P. diva*, *Planirhynchia atrita*, *Pseudohalorella sibirica*, *Zugmayerella eurea*, *Costlspiriferina asiatica*, *C. viligensis* и др. Как и норийские, брахиоподы из надмонотисовой толщи представлены эндемиками, которые за пределами Северо-Востока СССР пока нигде не обнаружены.

Аммониты в монотисовых и более высоких горизонтах крайне редки и за исключением отдельных находок из надмонотисовых отложений р. Вилиги (Попов, 1961; Дагис, 1963а), где встречены *Megaphyllites insectus*, *Arcestes cf. colonus*, *Placites* sp., *Paratibetites* sp., происходят в основном из Чукотки. Из этого района Ю. Н. Поповым (1961) и А. И. Афицким (1967) приводятся довольно большие комплексы, которые, однако, из-за плохой сохранности материала во многих случаях не имеют точных видовых определений.

Ю. Н. Попов различал в этом районе два комплекса аммоноидей — нижнекарнийский, связанный с монотисовыми слоями (*M. ochotica*), и верхненорийский, приуроченный к надмонотисовой толще. А. И. Афицкий выделил три местные зоны, которые, по его мнению, соответствуют трем подъярусам нория, выделенным Мойсисовичем в Альпах. Нижняя зона с *Halorites buchi*, *Arcestes colonus*, *Placitus cf. postsymmetricus* и средняя с *Juvavites interruptus* и другими охватывают значительную часть слоев с *M. ochotica*, а верхняя с *Placites symmetrica* и многими точно не определенными видами из родов *Cladiscites* и *Arcestes* соответствует верхней части слоев с *M. ochotica* и всем надмонотисовым отложениям. Перекрывается надмонотисовая толща в этом районе пачкой песчаников, без фауны, выше которых прослеживаются алевролиты и песчаники с *Waehneroceras*.

Приморье. Как уже отмечалось, норийские брахиоподы Приморья представлены теми же видами, что и на Северо-Востоке СССР (Дагис, 1965), но комплекс в целом значительно беднее (*Orientospira gregaria*, *Orientathyris ochoticus*, *Viligerella rotunda*, *Kolymithyris kolymensis*, *Laevithyris rossochae*). Брахиоподы в норийских отложениях Японии не известны.

Северная Америка. Брахиоподы из норийских и рэтских отложений этой территории практически не изучены и, насколько можно судить по стратиграфической литературе, немногочисленны. Описания отдельных видов, приведенные Смесом (Smith, 1927), не позволяют составить даже самых общих представлений о систематическом составе и генетических связях норийских брахиопод Северной Америки.

Единственная заслуживающая внимания находка происходит из верхней suessi зоны Тозера (Tozer, 1967; Lees, 1934), где в коралловых известняках отмечена *Spondylospira lewesensis*. Этот же род известен из

верхнетриасовых отложений южных штатов Америки (Cooper, 1944), но их точная стратиграфическая привязка не ясна.

Южная Америка. Позднетриасовые брахиоподы на этом континенте известны только в Перу. Впервые они были описаны Тильманом (Tilman, 1917) из отложений, ошибочно отнесенных им к среднему лейасу. Наиболее полно брахиоподы Перу изучены Кёрнером (Körner, 1937), считавшим их карнийскими. Пересмотр систематического состава перуанских триасовых брахиопод провели Воукс и Хаас (Vokes, Haas, 1944), в результате чего было установлено широкое распространение в этом районе рода *Spondylopsira* (*S. robusta*, *S. acrotombensis*, *S. steinmani* и др.). Кроме того, из этих же слоев встречены отдельные *Zugmayerella* ex gr. *koessenensis* (безусловно, новый вид) и *Dielasma* cf. *woehrmaniana* (возможно, *Adygeia*) Стели (Stehli, 1956) описаны отсюда несомненные *Aulacathyropsidae* (*Eodallina peruviana*).

Согласно данным Джевкса (Jenks, 1951), Пуакара группа, из которой происходит описываемая фауна, содержит *Monotis ochotica* в нижней части, тогда как слои с брахиоподами приурочены к верхней. Следовательно, комплекс с *Spondylopsira* в этом районе занимает такое же стратиграфическое положение, как и на Аляске.

Новая Зеландия. С норрийскими и рэтским ярусами в Новой Зеландии коррелируются местные варепан и отапирин ярусы, в которых известна крайне специфическая фауна брахиопод (Wilckens, 1927; Marwick, 1953; Campbell, 1968). Она относится главным образом к эндемичным родам *Rastelligera* и *Clavigera*, причем первый из них возник еще в карнийском веке. Для варепан яруса Новой Зеландии характерны *Rastelligera tackayi* и *Clavigera bisulcata*. Отапирские формы более разнообразны и наряду с многочисленными видами родов *Rastelligera* (*R. elongata*, *R. gypaetus*, *R. diodomea* и др.) и *Clavigera* (*C. bisulcata*, *C. tumida*, *C. cuneiformis*) содержат своеобразных спириферинид, отнесенных Тречменом к роду *Mentzelia* (*M.* cf. *ampla*, *M. kawhiana*). Это бесспорно эндемичные виды, не имеющие ничего общего с тетисским родом *Mentzelia*. Возможно, в некоторой степени они приближаются к северо-восточному роду *Viligella*, хотя скорее всего относятся к новому роду.

Из приведенного обзора достаточно ясно видно, что выделение рэтского яруса в большинстве районов сопряжено со значительными трудностями и возраст завершающих триас толщ часто вызывает острые дискуссии в связи с намечающимся явным несоответствием палеонтологических данных по разным группам ископаемых и так называемой смешанной фауне. С другой стороны, очевидно, что двустворки и брахиоподы испытывают заметное обновление видового состава перед концом триаса, которое совпадает с границей нория и рэта в Альпах, но в других районах проведение такой границы вступает в резкий конфликт с данными по аммоноидеям. Все это привело к тому, что многие исследователи стали пересматривать границу между норрийским и рэтским ярусами. В этой длительной дискуссии были высказаны почти все теоретически допустимые варианты.

Пальма первенства в этой области, бесспорно, принадлежит Фромаже (1937), долгое время изучавшему триас Индокитая. Убедившись в том, что напенгская фауна этого района, содержащая ряд характернейших рессенских двустворок (*Rhaetavicula contorta*, *Gervillia praecursor*, *Grammatadon lyceli*), часто ассоциирует с норрийскими формами и в том числе с аммоноидеями из родов *Anatibetites* и *Paratibetites*, Фромаже пришел к выводу, что рэтский ярус не может быть отделен от норрийского ни со стратиграфической, ни с тектонической и даже палеонтологической точек зрения, по крайней мере, что касается морской фауны этих ярусов.

Иные соображения, хотя и основанные на примерно таком же фактическом материале, были высказаны Ю. Н. Поповым (1961). Поскольку аммоноидей из слоев с *Monotis ochotica* Чукотки им определены как нижненоррийские, а все находки цефалопод из надмонотисовых слоев, которые

И. И. Тучков (1956, 1957) относил к рэту, как севатские, Ю. Н. Попов предложил расширить объем рэта и включить в его состав севатский подъярус. Эта точка зрения была подвергнута критике (Тучков, 1962; Дагис, 1963а) главным образом в связи с необходимостью проведения границы в пределах слоев с *Monotis salinaria* и ему близких видов, что, учитывая редкость находок аммоноидей в большинстве районов мира и практически повсеместное распространение монотид, только во много крат усложнило бы выделение рэтского яруса.

Одновременно с этой была высказана другая точка зрения (Славин, 1961). В. И. Славин предложил из объема рэта выделить три самостоятельные биостратиграфические единицы в рангах подъярусов и ярусов: 1) лабинский подъярус, к которому были отнесены разрезы со смешанной норийско-рэтской фауной (Држава, Кавказ и др.) в качестве верхнего подразделения цория; 2) рэтский ярус собственно, объем которого ограничивался кессенскими слоями и верхним дахштейном с *Conchodus infralissicus* Альп и некоторых частей Карпат; этот ярус сохранялся в составе триасовой системы; 3) баварский ярус, включающий рэт германотипных разрезов, и аналоги верхов кессенских слоев некоторых карпатских разрезов, отделенных перерывами в осадкоотложении от нижней части (горы Апусени); этот ярус уже относился к лейасу.

Эта заманчивая схема, решающая, на первый взгляд, ряд вопросов и прежде всего давнейший спор геологов французской и немецкой школ — к какой системе относить рэт, к сожалению, основана только на палеогеографических построениях и не выдерживает никакой критики с палеонтологической стороны (Тучков, 1962; Дагис, 1963а; Vegh, 1964; Trumru, 1963). Проведенные В. И. Славным соображения явно недостаточны, чтобы опровергнуть работу Опеля и Зюсса (Oppel, Suess, 1856), доказавшую одновозрастность разных фаций альпийского и швабского рэта.

Проблема рэтского яруса рассматривалась также нами (Дагис, 1963 а, б) в связи с изучением брахиопод из верхнетриасовых отложений Юга СССР. Поскольку в завершающих триасовые отложения толщах ряда разрезов были обнаружены большие комплексы кессенских брахиопод, ассоциирующих с норийскими (обычно севатскими) аммоноидеями, нами было подтверждено предположение Ю. Н. Попова, неотчетливо сформулированное в тексте работы этого автора и отсутствующее в выводах, о возможной синхронности рэта и позднего нория.

Классическая альпийская схема Мойсисовича в СССР отстаивается Л. Д. Кипарисовой (1966), Б. К. Кушлиным (1959, 1969) и особенно И. И. Тучковым, посвятившим проблеме рэта ряд специальных статей (1956, 1962, 1966). Основные доводы И. И. Тучкова в пользу выделения рэта на обширных территориях Юга СССР и Северо-Восточной Азии сводятся к двум положениям: 1) верхние горизонты позднего триаса всюду содержат в значительной степени обновленную фауну; 2) эти горизонты всегда залегают выше слоев с *Monotis salinaria* и его аналогов, которые соответствуют севатскому подъярису. Редкие находки аммоноидей, по мнению И. И. Тучкова, не могут иметь решающего значения при рассмотрении проблемы рэтского яруса. Только в последней работе этот автор в какой-то степени отошел от крайних позиций и признал «... вполне вероятным, что должен несколько измениться объем норийского яруса за счет выделения из него подзоны *Choristoceras haueri* и соответственно увеличивается объем рэтского яруса за счет этой же подзоны» (1966, с. 117).

Наконец, следует упомянуть точку зрения А. И. Афицкого (1967), который после изучения чукотских разрезов отнес слои с *Monotis ochotica* и *M. salinaria* к нижнему, среднему и отчасти верхнему норию, а надмонотисовую толщу сопоставил с остальной частью севатского подъяруса. В конкретных разрезах (например, р. Привальная) этот автор оставлял небольшой немой интервал разреза в качестве возможного аналога рэта, но в общей интерпретации объема и положения рэта поддерживал Фромаже.

Неудовлетворительное состояние границы нория и рэта в последнее время признается и в Австрии (Zapfe, 1967a, б), где стали накапливаться данные о совместном нахождении норийских и рэтских ископаемых форм. Наиболее ярко это видно на разрезах цямбахских мергелей, особенно хористоцерасовых мергелей у Fischerwiese (разрез приведен выше). Цапфе, один из ведущих австрийских стратиграфов, рассмотрев подобные разрезы, пришел к выводу, что «имеются только два возможных объяснения этим случаям: или норийские виды, даже аммоноидеи, жили в рэте, или верхненорийская «севатская» фауна цефалопод (зона *Pinacoseras metternichi*) является в действительности рэтской» (1967б, с. 13). Подобная точка зрения в предположительной форме была высказана более чем полвека назад Киттлом (Kittl, 1903).

Таким образом, в настоящее время намечается полное совпадение взглядов, когда речь идет о неудовлетворительности границы между норийскими и рэтскими ярусами, но конструктивные предложения в этой области очень различны, порою противоположны и ни одно не может претендовать на общее признание. Виной всему, как ни странно, данные по аммоноидеям. В самом деле, если отвлечься от них и проводить корреляции на основании сведений, полученных после изучения двустворок, брахиопод и других групп, разделение норийского и рэтского ярусов не представляет больших трудностей. Аналоги рэта могут быть установлены на всех континентах, где известны следы поздне триасовой трансгрессии. Так, с кессенскими слоями и их аналогами Альп в таком случае могут быть сопоставлены известняки Дрnavы, известняки с *Majkopella mangwini* Турции, глыбы с «норийско-рэтской» фауной Крыма, «норийско-рэтские» отложения Кавказа и бортепская свита Памира, содержащие большие комплексы кессенских брахиопод, а в некоторых случаях пелеципод, и нередко залегающие на отложениях с *Monotis salinaria* (или его эквивалентах).

Среди брахиопод, как выявлено теперь, отдельные рэтские виды могут появиться и в нории (*Triadithyris gregariaformis*, *Laballa suessi*, *Rhaetina gregaria* и др.), равно как норийские могут встречаться в рэте, но значительное обновление комплекса и появление большого количества кессенских форм приурочено к надмонотисовым слоям.

Менее резко подобные явления прослеживаются и среди пелеципод. Монотисы группы *M. salinaria* в Альпах и прилегающих районах не поднимаются выше кровли севатского подъяруса и, несмотря на отсутствие явных фациальных изменений, неизвестны в рэтском дахштейне Альп и других фациях рэта этого района, а также в местонахождениях, содержащих смешанную норийско-рэтскую фауну. Отдельные же кессенские двустворки в заведомо норийском дахштейне довольно часты (например, Zapfe, 1967a).

На Северо-Востоке СССР при подобной постановке вопроса можно было бы считать аналогом рэта надмонотисовые слои (т. е. присоединиться к мнению И. И. Тучкова). Брахиоподы в этих слоях резко обновляют видовой состав. По данным Л. Д. Кипарисовой и других (1966), значительные изменения претерпевают и пелециподы в надмонотисовых слоях этого района, в которых содержится 30—40% видов, неизвестных в более низких горизонтах. Среди последних встречен ряд форм, близких или тождественных рэтским видам. А. И. Афицкий оспаривал эти сведения и считал, что процент новых форм (по Л. Д. Кипарисовой и др.) значительно завышен. Однако аргументация А. И. Афицкого основана на предварительных определениях, тогда как у первых авторов выводы опираются на монографическую обработку фауны и, естественно, заслуживают большего доверия. К тому же надмонотисовые слои достаточно четко различаются палеонтологами, обслуживающими геологосъемочные работы по комплексу двустворок и брахиопод, что является немаловажным доказательством своеобразия фауны в целом этого горизонта.

На Аляске и в Западной Канаде выше слоев с *Monotis subcircularis* также известна толща со своеобразным комплексом двустворок (Lees, 1934; McLaren, 1942; и др.) и брахиопод (*Spodylospira lewesensis*), а значительной степени эндемичным и обновленным по сравнению с монотисовыми слоями. И. И. Тучков (1962) рассматривал эти слои как аналоги рэтского яруса. С рэтским ярусом может быть скоррелирована верхняя часть Пуакара группы в Перу, залегающая на слоях с *Monotis ochotica* и содержащая *Zugmayerella* ex gr. *koessenensis*, многочисленные виды рода *Spodylospira* и в значительной степени эндемичные кораллы, пелециподы и гастроподы (Körner, 1937; Jenks, 1951).

В Новой Зеландии к рэтскому ярусу относится местный отапирриан ярус. Он залегает на слоях с *Monotis richmondiana*, *Pinacoceras* и другими, содержит значительно обновленный комплекс брахиопод и пелеципод. Среди последних известны формы, близкие к кессенским, — *Rhaetavicula* cf. *contorta* (Trechman, 1923), *Lopha* cf. *haidingeriana* (Fleming, 1953).

Как показывают последние сведения по Индокитаю (Бу Хук и др., 1965), в этом районе нет столь катастрофического смещения напелгской фауны с таковой из более низких горизонтов. Существенное обновление комплекса двустворок в отложениях, перекрывающих угленосную толщу Суой-банг в Северном Вьетнаме, позволяет выделять аналоги рэтского яруса, хотя для таких построений в отдельных случаях приходится игнорировать данные по аммоидам (например, зона Сонг-Да, где отнесенные Бу Хуком и др. к рэту известняки Па-Ма содержат в верхней части *Noridiscites* и *Placites*).

Подобная корреляция завершающих разрез триасовых отложений, по всей вероятности, соответствует действительности, но нет полной уверенности, что проведенная граница, к которой приурочены наиболее существенные изменения в составе бентосных организмов, отвечает каноническим представлениям Мойсисовича о границе между норьем и рэтом, выработанным на основании изучения пелагических форм — аммоирид.

И. И. Тучков и Цапфе допускали возможность переживания некоторых норийских видов аммоирид в рэте. Аммоирид из отложений со смешанной фауной довольно однообразны, принадлежат в основном к относительно долгоживущим родам и видам и обнаруживают большое сходство в сильно отдаленных регионах. В качестве примера можно привести Кавказ и Чукотку, где в надмонотисовых слоях известны по сути дела одинаковые небольшие комплексы аммоирид (*Arcestes intuslabiatus*, *Cladiscites tornatus*, *Megaphyllites insectus*, *Rhacophyllites debilis* или им близкие формы), явно обедненные по сравнению с альпийскими и представленными многими «долгожителями» моря. Для Чукотки подобное обеднение комплекса может быть объяснено биогеографически, что совершенно неприемлемо для Кавказа, поскольку в этом районе даже такой бентос, как брахиоподы, у которого личинки имели непродолжительную свободноплавающую стадию, обнаруживает теснейшие связи с альпийскими формами.

Таким образом, переживание отдельных видов аммоирид в рэтском веке, вопреки категорическим утверждениям некоторых авторов и ссылкам на архистратиграфичность этой группы (например, А. И. Афицкий, 1967), может оказаться вполне реальным. Кстати, это достаточно отчетливо видно и из исследований Помпецкий (Pompeckj, 1895) рэтских аммоирид Альп. Подобные допущения, казалось, вполне согласуются с общим ходом исторического развития аммоирид. В конце моря уже заметно приближение третьей критической фазы аммоирид, которая достигла апогея в рэте, и вполне допустимо, что это вымирание не было строго синхронным, а следовательно, некоторые норийские виды могли дожить до рэта. К сожалению, эта точка зрения, позволяющая сохранить классическую схему расчленения самых верхних горизонтов триаса и очень удобная для корреляции верхненорийских и рэтских отложений по бентосным формам, встречает

серьезные трудности при рассмотрении североамериканских разрезов. В своих последних работах Тозер (Tozer, 1967 и др.) норийский ярус этого континента завершает зоной *Rhabdoceras suessi* и к рэту относит зону *Choristoceras marshi*, причем первую он делит на две части, которые рассматривает как подзоны. Причиной разделения зоны *Rhabdoceras suessi* является распространение монотисов — для нижней подзоны характерны *Monotis subcircularis*, отсутствующие в верхней подзоне, к которой приурочены находки *Cassinella*, *Minetrigonia*, *Plicatula* и других родов. Аммоноидеи в обеих подзонах представлены севатскими формами, правда, очень малочисленными. Рэтские отложения кроме *Choristoceras marshi* содержат лишь плохой сохранности арцестид. Таким образом, надмонотисовые слои Канады и Аляски, которые И. И. Тучков сопоставлял с такими же слоями Северо-Востока СССР, по этой схеме оказываются разделенными и частично относятся к норю, частично к рэту.

Если согласиться с поправками Тозера (Tozer, 1967), высказанными к определениям аммоноидей Ю. Н. Попова и А. И. Афицко, а также синхронностью альпийских зон *Sagenites giebelsi* и *Cladiscus rubens*, с одной стороны, и *Pinacoceras metternichi*, — с другой, сходная картина наблюдается и на Северо-Востоке СССР, особенно на Чукотке, где монотисовые слои и надмонотисовая толща охарактеризованы севатскими аммонитами. Следовательно, в этом районе можно выделить аналоги верхней и нижней частей зоны *Rhabdoceras suessi*.

Схема Тозера указывает на явное несоответствие во времени изменений в бентосе и среди пелагических форм, происшедших в конце нория. Согласно этим представлениям, изменения в систематическом составе бентоса произошли раньше, примерно в середине севатского подъяруса. Различия же в составе аммоноидей, выразившиеся главным образом в вымирании многих родов, по мнению Тозера, приурочены к границе нория и рэта, т. е. между зонами *Pinacoceras metternichi* и *Choristoceras marshi*.

Не исключена возможность, что подобная гетерохронность изменения систематического состава бентоса и пелагических форм наблюдается и в других местах и появление «смешанных» фаун, обусловливающих возникновение проблемы рэтского яруса, — вполне закономерное явление.

Однако схема зонального деления верхнего нория и рэта Северной Америки, предложенная Тозером, не безупречна, хотя и вполне правдоподобна. Зона *Choristoceras marshi* в Канаде обнаружена всего в одном разрезе, который привязан к монотисовым слоям с *Halorites cf. americanus* другого отдаленного разреза через так называемые *Cassiapella* слои, в обоих разрезах липленные аммоноидеи, хотя эти слои считаются Тозером аналогами верхней подзоны *Rhabdoceras suessi* (Tozer, 1967, с. 76, 77). Аммонитовая характеристика слоев с монотисами и касьянеллами (т. е. обеих частей зоны *suessi*) сопоставлена по сборам из разрозненных блоков. В целом эта схема в известной степени сборная, а следовательно, страдает тем же недостатком, что и схема альпийских разрезов.

Таким образом, в настоящее время трудно принять какие-либо конструктивные меры для решения проблемы рэта. По-видимому, следует согласиться с Цапфе (Zapfe, 1967), что на данном уровне знаний были бы опрометчивыми радикальные изменения детальной стратиграфии верхнего триаса, разработанной на альпийском материале, без ревизии основных разрезов в стратотипической местности. Если она и не решит окончательно рассматриваемой проблемы, то, во всяком случае, прольет свет на многие неясные вопросы региональной стратиграфии, которые постоянно дискутируются при рассмотрении границы норийского и рэтского ярусов в Восточных Альпах (например, последовательность комплексов в цямбахских мергелях, положение зоны *Sirenites argonautae* и др.). Параллельно, несомненно, должны проводиться исследования в областях с более простой по сравнению с Альпами тектоникой, где известны относительно монофациальные разрезы верхнего триаса, достаточно полно охарактеризован-

ные фаунистически. Насколько можно судить по литературе, этим требованиям в настоящее время отвечают только разрезы Габбс формации в Неваде, где известен постепенный переход от нория к геттангу и наряду с аммоноидеями встречаются остатки бентосных организмов.

ИЗМЕНЕНИЯ БРАХИПОД НА ГРАНИЦЕ ПЕРМИ И ТРИАСА И ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ТРИАСОВЫХ БРАХИПОД

Вопрос об изменениях органического мира на границе перми и триаса, т. е. между палеозойской и мезозойской эрами, издавна привлекал внимание исследователей. Особенно возрос интерес к этой проблеме после работ Шиндевольфа (Schindewolf, 1954, 1958; и др.), который на основании изучения пермских и триасовых разрезов Соляного кряжа провозгласил принцип универсальности и катастрофичности изменений в органическом мире на рубеже палеозоя и мезозоя, воспринятый критически многими исследователями (Степанов, 1959, 1967; Давиташвили, 1969; Newell, 1956; и др.).

К совершенно иным выводам, резко отличающимся от взглядов Шиндевольфа, пришла группа советских палеонтологов, изучавших триасовые разрезы Закавказья (Руженцев, Сарычева, 1965). Она выявила закономерное угасание в перми многих палеозойских групп, относительно постепенное их вымирание на границе палеозоя и мезозоя и несовпадение во времени переломных моментов в развитии ряда таксонов. Эти исследования показали, что в истории органического мира резкие изменения столь же закономерны, как и этапы постепенного развития, но они не имеют катастрофического характера.

Не рассматривая всесторонне проблему резких изменений органического мира на рубеже перми и триаса, коснемся поведения на этой границе лишь одной группы — брахиопод. Уже самые общие сравнения брахиопод перми и триаса вскрывают существенные отличия в их составе. Среди замковых брахиопод в перми практически вымирают два отряда (здесь мы не отражаем редкие находки в базальных горизонтах триаса некоторых палеозойских таксонов) — *Orthida* и *Productida* и 13 подотрядов и надсемейств *Rhipidomellacea*, *Enteletacea*, *Orthotetacea*, *Chonetidina*, *Strophalosiacea*, *Productacea*, *Oldhaminidina*, *Rhynchoporacea*, *Steniscismatacea*, *Spiriferacea*, *Delthyriacea*, *Cryptonellacea*, *Craanaenacea* *. Наряду с этим в триасе продолжают существовать представители надсемейств *Rhynchonellacea*, *Bassiliolacea*, *Athyridacea*, *Delthyriacea*, *Spiriferina*, *Dielasmatacea* и подотряда *Retziidina*, появляются новые надсемейства *Koninckinacea*, *Thecospiracea*, *Thecideacea*, *Dallinacea*, *Loboidothygacea*, *Terebratulacea* (рис. 165). Значительно более резко изменения в систематическом составе брахиопод обозначаются на семейственном уровне: в перми исчезают более 30 семейств, общими с триасом являются 7 и вновь возникают в триасе 16 семейств. Наконец, наиболее отчетливо видны отличия между пермскими и триасовыми брахиоподами при сравнении родового состава. В перми вымирают около 100 родов, и преемственность фауны перми и триаса на этом уровне, как будет показано ниже, незначительна.

Такие сравнения, построенные на данных из общедоступных справочных изданий, обычно единственных пособий, рассматривающих характер изменения органического мира на рубеже перми и триаса, не совсем точно отражают истинный ход развития брахиопод в это критическое время.

* Система брахиопод приводится по «Основам палеонтологии...» (1960) с изменениями, принятыми в настоящей работе.

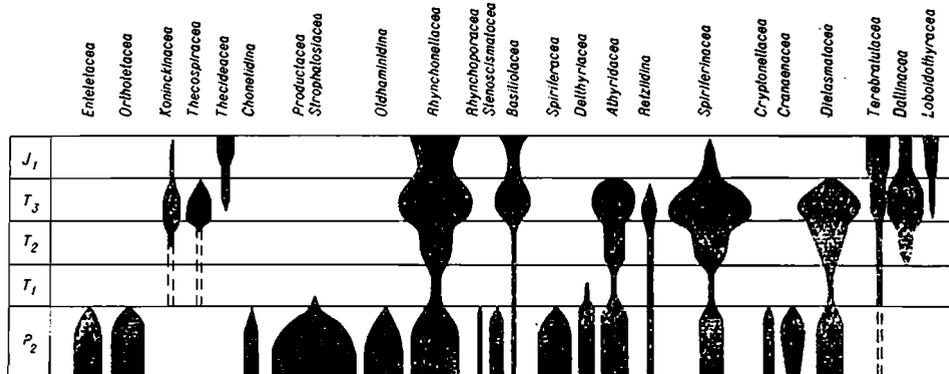


Рис. 165. Изменение состава брахиопод на границе перми и триаса, а также триаса и юры.

По материалам В. И. Устрицкого (Dagis, Ustritsky, 1971), вымиранию многих таксонов пермских брахиопод предшествовала их географическая локализация, вследствие чего в полярных (бореальных и нотальных) областях ряд групп вымер значительно раньше, чем в тропиках (Тетисе). В последней области вымирание брахиопод происходит позднее и более быстрыми темпами, но и здесь изменения систематического состава брахиопод на границе перми и триаса не были внезапными. Как показывают детальные исследования конкретных разрезов (Сарычева, Сокольская, Грунт, 1965; Грунт, 1970), в течение поздней перми идет постепенное вымирание разного ранга таксонов, сопровождавшееся сокращением их ареалов, численности популяций. Характерно появление большого количества aberrantных форм (*Spinolyttonia*, *Loczyella*, *Pectenoproductus*, *Entelotella*), представленных обычно единичными видами с малым количеством особей, а также присутствие родов с рекуррентными признаками, вероятно, обусловленными фетализацией, что скорее свойственно конечным этапам развития крупных таксонов.

В перми одновременно с вымиранием многих групп брахиопод происходит увеличение удельного веса таксонов, играющих видную роль в сообществах брахиопод триаса. Так, все позднепермские атириды Тетиса относятся к семейству *Spirigerellidae*, достигающему расцвета в триасе. Обильны в перми спирифериниды, ретцииды, диелязматиды, велдереллиды и другие, ставшие существенными компонентами фауны триаса. Не вымирают окончательно в перми строфомениды, прямыми потомками которых в триасе следует считать текоспирид, тецидеид и конинкинид. Имеющиеся в настоящее время данные позволяют убедиться, что вымирание брахиопод в конце палеозоя было процессом длительным и сложным, грандиозным по масштабам, но отнюдь не катастрофическим. Граница перми и триаса — это не момент внезапной смены систематического состава, а лишь заключительный аккорд величайшей драмы в эволюции брахиопод.

К раннему триасу вымирает большинство родов брахиопод, существовавших в перми, но не все. Даже при учете последних коррекций перм-триасовой границы в Джульфе (Tozer, 1967 и др.; Rostovtsev, Azariañ, 1971), на Соляном Кряже (Grant, 1970) и в Кашмире (Cooper, Grant, 1971) существование в начале индского века таких палеозойских родов, как *Fletcherithyris*, *Cruithyris*?, *Spinomarginifera*, *Marginifera* и *Pustula*?, не вызывает сомнений. Кроме пермских реликтов, характеризующих в основном нижние горизонты индского яруса, брахиоподы в отложениях этого яруса крайне редки. Они представлены специфическими родами (*Neowellerella*, *Abreikia*, *Costispiriferina*), среди которых встречаются формы, явно родственные палеозойским (например, *Neowellerella*).

Также редки, хотя таксономически и несколько более разнообразны, брахиоподы в оленекских отложениях (роды *Piarorhynchella*, *Paranorelina*, *Cosispiriferina*, *Spirigerellina*, *Husteddiella*, *Flectherithyris*, *Plectoconcha*, *Sulcatinella*?). Здесь практически нет явных пермских реликтов, но теснейшие генетические связи этого комплекса с позднепалеозойскими таксонами очевидны.

Явная близость и относительное систематическое однообразие раннетриасовых брахиопод, как, впрочем, и многих других бентосных морских беспозвоночных, иногда объясняется в основном неполнотой геологической летописи, в связи с чем возлагаются надежды на существенное пополнение сведений после дополнительных исследований (Давиташвили, 1969). Подобные представления, являющиеся реакцией на крайние воззрения, вряд ли соответствуют действительности. Ранний триас для брахиопод был несомненно критической эпохой, во время которой доживали палеозойские роды и только начали формироваться сообщества триасовых брахиопод. Немногочисленность брахиопод в раннем триасе, устанавливаемая по данным, имеющимся на сегодняшний день, скорее адекватно отражает реальное разнообразие группы.

В пользу этого говорит ряд фактов. Во-первых, относительное однообразие систематического состава раннетриасовых брахиопод разных районов земного шара, несмотря на приуроченность отдельных находок к совершенно разным фациям. Во-вторых, сокращение ареала брахиопод в раннем триасе. В эту эпоху брахиоподы встречаются преимущественно в Тетисе. Сходная картина сохраняется и в анизийском веке, и лишь с ладинского века происходит довольно интенсивное заселение брахиоподами бореальных и нотальных областей. Далее, о резком сокращении брахиопод в раннем триасе свидетельствует закономерное убывание систематического разнообразия этой группы в поздней перми и столь же закономерное возрастание количества таксонов разного ранга в среднем и позднем триасе.

Наконец, о крайней малочисленности брахиопод в раннем триасе можно говорить по некоторым филогенетическим соображениям. Если взять известные находки раннетриасовых брахиопод, то нетрудно установить, что в эту эпоху встречаются представители большинства крупных таксонов, переходящих из палеозоя в мезозой. Эти раннетриасовые роды обычно лишены признаков высокой специализации и вполне могут рассматриваться как родоначальные для разнообразных форм среднего и позднего триаса. Среди ретцинд в первую очередь следует указать род *Husteddiella* с простым строением югума и слабо дифференцированной пористостью, род *Spirigerellina* с низким замочным отростком и простым строением югума, лишенный сложных скульптурных образований, появляющихся у многих более молодых атирид, слабо скульптурированные роды ринхонеллид (*Abreikia*, *Neowellerella*) и др.

Сказанное, конечно, не означает, что мы полностью отвергаем не полноту палеонтологической летописи при объяснении резкого сокращения брахиопод в раннем триасе. Те же самые филогенетические данные указывают на явные пропуски летописи, приходящиеся на это время. Так, в раннем и среднем триасе практически неизвестны строфоменойдные брахиоподы, широко распространенные в перми и позднем триасе, нет ни одной находки краниид, базилиолид и некоторых других групп. Фактор неполноты палеонтологической летописи, имеющий, по сути дела, силу закона, несомненно оказывал свое действие на сохранность раннетриасовых ископаемых организмов, но его влияние на информативность раннетриасового материала ничем не отличается от проявления этого закона при рассмотрении палеонтологических данных по другим эпохам и периодам. С этой точки зрения весь материал по триасовым брахиоподам достоверен в одинаковой степени и имеющиеся в настоящее время сведения о раннетриасовых брахиоподах в такой же мере отражают системати-

ческий состав этой группы, как и палеонтологический материал, относящийся к более молодым эпохам.

Изменения морских организмов на границе перм и триаса имеют разный характер в отдельных группах. Они могли выразиться в резкой смене систематического состава на уровне высших таксонов. Например, среди кораллов полностью вымирают ругозы и появляются склерактинии, достигшие в триасе уже значительного разнообразия. Столь же резкие изменения намечаются и в составе криноидей (Moore, 1952). Этот процесс смены палеозойских и мезозойских отрядов, по-видимому, растянут у мшанок, где в триас переходят довольно многие палеозойские роды и появляются первые представители мезокайнозойских отрядов, но и те и другие представлены редкими видами, не игравшими существенной роли в бентосе триаса (Морозова, 1969). Значительное обновление на уровне высших таксонов (надсемейств) происходит в триасе и среди брахиопод: появляются некоторые специфические мезокайнозойские надсемейства (*Dallinacea*, *Lobidothyragsea* и др.). Однако при более глубоком изучении оказывается, что ведущую роль в комплексах брахиопод триаса продолжают играть роды из надсемейств, основное развитие которых протекает в палеозое. Такие надсемейства, как *Spiriferinacea*, *Athyridacea* и подотряд *Retziidina*, благополучно переживают критическую раннетриасовую эпоху и достигают большого разнообразия в среднем и особенно в позднем триасе.

Чрезвычайно характерны для позднего триаса, особенно для сообществ, связанных с рифами, роды надсемейств *Thecospirinacea* и *Koninckinacea*, генетически связанные с палеозойскими строфоменидами.

Все группы палеозойских брахиопод, выжившие во время крупнейшей перестройки органического мира на рубеже палеозоя и мезозоя, в среднем и позднем триасе не обнаруживают никаких следов упадка. Наоборот, обычно приуроченные к началу позднего триаса — карнийскому веку, они быстро эволюционируют, дают резкие всплески как в отдельных филогенетических ветвях (например, семейство *Laballidae* среди *Spiriferinacea*), так и во всем стволе в целом. Наиболее отчетливо это видно на примере надсемейства *Spiriferinacea*, представленного одним родом в индском и оленекском веках, 8 родами — в анжуйском, 9 — в ладинском, 19 — в карнийском, 12 — в норийском и 9 — в рэтском веках. Эти цифры достаточно убедительны, если даже учесть вероятную меньшую изученность каменноугольных и пермских спириферинид по сравнению с триасовыми, поскольку ни в одном веке этих периодов не встречается больше пяти родов надсемейства *Spiriferinacea*.

В конце триаса большинство палеозойских групп резко деградирует и полностью вымирает, не переходя границы триаса и юры. Лишь надсемейства *Spiriferinacea* и *Koninckinacea*, представленные небольшим количеством родов, продолжают существовать в лейасе, но уже на сильно сокращенных ареалах.

Специфические мезокайнозойские таксоны (*Thecideacea*, *Lobidothyridacea*, *Terebratulacea* и *Dallinacea*) в триасе охарактеризованы единичными видами и родами, за исключением последнего надсемейства, одна из ветвей которого (семейство *Aulacothyrapsidae*) усиленно развивалась в позднетриасовых бассейнах. Существенным компонентом фауны триасовых брахиопод были ринхонеллиды, представленные в это время многими новыми родами и семействами, но они в триасе еще не заняли того главенствующего положения, как в более молодых юрских акваториях. Исчерпывающие сравнения триасовых ринхонеллидных брахиопод с палеозойскими в настоящее время затруднены в связи с неудовлетворительным состоянием систематики этой группы и неясностью филогенетических связей пермских и триасовых ринхонеллид. Отметим лишь одно обстоятельство. Представители семейства *Wellerellidae*, широко распространенные в пермских отложениях, так же часты в позднем триасе.

Забегая несколько вперед, следует указать, что несмотря на интенсивное развитие в триасе ряда перешедших из палеозоя таксонов, выразившееся в появлении многочисленных новых видов и родов, назвать их полностью процветающими в триасе нельзя. Большинство из них уже имеет резко сокращенные ареалы, и только надсемейство *Spiriferinacea* распространено на всех континентах. Строфоменоидные брахиоподы и роды подотряда *Retziidina* не известны в Новом Свете, в boreальных районах Евразии, и, по сути дела, их распространение ограничено Тетисом. Крайне редки вне Тетиса и представители надсемейств *Athyridacea* и *Dielasmatacea*, имевших в перми всеевропейское распространение. Таким образом, несмотря на относительное разнообразие систематического состава в триасе ряда перешедших из палеозоя групп брахиопод, в их географической локализации проступают черты будущего кризиса, приведшего к их полному вымиранию на границе триаса и юры.

На рубеже триаса и юры происходят существенные изменения в составе брахиопод, вполне сравнимые с изменениями на границе перми и триаса. Как уже отмечалось, в триасе полностью вымирают отряд *Athyridida*, надсемейства *Dielasmatacea* и *Thecospiracea*. Резко сокращается количество родов надсемейства *Spiriferinacea*, среди которого ряд процветающих в триасе таксонов исчезает полностью (семейство *Laballidae*, подсемейство *Pennospiriferinae*). Последние представители групп, развивавшихся длительное время в палеозое, вымирают в конце лейаса (в тоарском веке). Начиная со средней юры (т. е. с ааленского века), в мезозойских и кайнозойских морях среди брахиопод господствовали роды двух отрядов — *Terebratulida* и *Rhynchonellida*, которые в средней юре дали резкую вспышку в развитии. Эта вспышка, как выявляется в последнее время, не связана с субъективными взглядами С. Бакмена на систематику группы, а вполне реальна.

Несмотря на резкость изменений в систематическом составе брахиопод на границе триаса и юры, здесь также нельзя увидеть явлений катастрофического порядка. Для ряда групп этот процесс растянут на длительную лейасовую эпоху, хотя триасово-юрский рубеж среди последних не переходят специализированные таксоны (например, *Pennospiriferinae* среди *Spiriferinacea*). Эти таксоны испытывают явное угасание в конце триаса. Последнее хорошо видно на приводимых графиках изменения общей численности родов в отдельные века триаса и особенно возникновения новых родов (рис. 166). В рэтском веке, несмотря на бесспорно лучшую изученность брахиопод этого возраста, намечается резкое сокращение количества родов среди вымирающих таксонов, причем новые роды в это время практически уже не возникают. В пользу постепенности вымирания брахиопод на границе триаса и юры, которое в конце триаса прогрессировало,

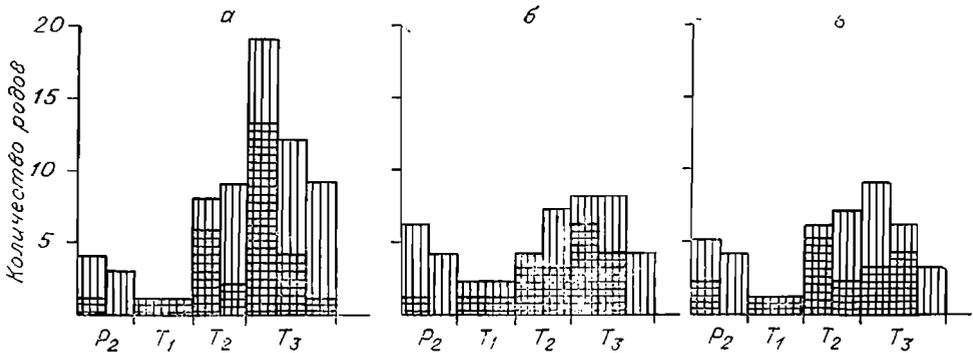


Рис. 166. Дифференциация родового состава некоторых групп триасовых брахиопод. а — *Spiriferinacea*; б — *Dielasmatacea*; в — *Athyridacea*. Вертикальной штриховкой показано общее количество родов, горизонтальной — количество вновь возникающих родов.

говорят отмеченные сокращения их ареалов. Все находки *Retziidina* и *Dielasmatacea* в рэте (включая норийско-рэтские отложения) уже ограничены только Альпийской подобластью Тетической области.

Географическая дифференциация триасовых фаун приводит к тому, что внететисные комплексы приобретают значительно большее сходство с лейасовыми. Проиллюстрировать сказанное можно на поздне триасовых брахиоподах Сибири. Здесь явно преобладают ринхонеллиды (более 50%), относящиеся в основном к родам, широко распространенным в лейасе (*Planirhynchia*, *Piarorhynchia*, *Maxillirhynchia*) или близким к юрским родам (*Omolonella*, *Sulcorhynchia*). Обычны также теребратулиды и дейллериды, отсутствуют диелязматиды, ретцииды и многие другие южные группы. Лишь присутствие лабаллид, единичных атирид и специфических аулякотирионидов позволяет обнаружить более древний облик фауны в целом. Это явление легко объяснимо, если вспомнить, что основные изменения брахиопод на рубеже триаса и юры заключены в вымирании палеозойских групп, которое, перед тем как проявиться во времени, гораздо раньше отразилось в пространственном размещении брахиопод.

В истории развития триасовых брахиопод наряду с общим увеличением разнообразия систематического состава от раннего к позднему триасу намечается несколько этапов, достаточно хорошо совпадающих с границами отделов. Ранний триас, как уже отмечалось, — критическая эпоха в истории брахиопод. Отличительной чертой раннетриасовых брахиопод является их тесная связь с пермскими, а также значительное систематическое однообразие и отсутствие заметной биогеографической разобщенности.

В среднем триасе брахиоподы уже разнообразнее и играют существенную роль в общем составе бентоса. К этому времени приурочено резкое обновление фауны брахиопод, которое происходит главным образом за счет появления новых родов. Всего в среднем триасе известно 42 рода, из них 36 появляется в анизийском веке. Около половины родов из общего списка (*Decurtella Tetractinella*, *Punctospirella*, *Hirsutella*, *Coenothyris*, *Angustothyris*, *Volirhynchia* и др.) представлено специфическими для среднего триаса формами, и их стратиграфическое распространение ограничено отложениями анизийского и ладинского ярусов (табл. 3). На границе нижнего и среднего триаса происходят значительные изменения и на уровне высших таксонов. В это время появляются многие новые семейства (*Norellidae*, *Mentzellinae*, *Laballidae*, *Angustothyrididae* и др.), но не известно ни одного, время существования которого ограничивалось бы только средним триасом.

Как и в нижнем триасе, в среднетриасовую эпоху брахиоподы в основном распространены в древнем бассейне Тетиса, за его пределами они редки и однообразны. Лишь в канхикуан ярусе Новой Зеландии и в верхах ладинского яруса (зона *Nathorstites*) Сибири появляются уже большие комплексы брахиопод.

Отличия между анизийскими и ладинскими брахиоподами, насколько можно судить по материалу из западных частей Тетиса, незначительны. Родовой состав не испытывает существенных изменений. Лишь один род — *Stolzenburgiella* — ограничен анизийским ярусом, а в ладинском ярусе проявляются первые редкие представители нескольких поздне триасовых родов (*Cruratula*, *Pentactinella*). В целом отличия между анизийскими и ладинскими брахиоподами в рассматриваемом районе прослеживаются главным образом на видовом уровне, но и их нельзя признать очень резкими. Многие характерные анизийские виды (*Tetractinella trigonella*, *Coenothyris vulgaris*, *Dinarispira dinarica* и др.) широко распространены и в отложениях ладинского яруса.

В бореальных районах, где в анизийском веке брахиоподы крайне редки, позднеладинский комплекс, с которого, по сути дела, начинается заселение брахиоподами триасовых морей Сибири, несомненно,

Стратиграфическое расположение триасовых брахиопод

Род	Возраст						
	T_1^i	T_1^{ol}	T_2^a	T_2^i	T_3^k	T_3^n	T_3^r
	2	3	4	5	6	7	8
<i>Neowellerella</i>							
<i>Crurithyris</i>							
<i>Abrekia</i>		— ? —					
<i>Piarorhynchella</i>							
<i>Fletcherithyris</i>			— ? —				
<i>Costispiriferina</i>							
<i>Paranorellina</i>							
<i>Hustedtiella</i>							
<i>Plectoconcha</i>							
<i>Spirigerellina</i>							
<i>Costinorella</i>							
<i>Hirsutella</i>							
<i>Stolzenburgella</i>				?			
<i>Decurtella</i>							
<i>Dinarispira</i>							
<i>Praecubanothyris</i>							
<i>Angustothyris</i>							
<i>Sulcatinella</i>		— ? —		?			
<i>Schwagerispira</i>							
<i>Coenothyris</i>							
<i>Volirhynchia</i>							
<i>Holcorhynchella</i>							
<i>Punctospirella</i>							
<i>Tetractinella</i>							
<i>Koeveskallina</i>							
<i>Diplospirella</i>							
<i>Anisactinella</i>							
<i>Norella</i>							
<i>Pezidella</i>							
<i>Lepismatina</i>							
<i>Sinuocosta</i>							
<i>Mentzelia</i>							
<i>Costirhynchia</i>							
<i>Zeilleria</i>							
<i>Aulacothyris</i>							
<i>Camerothyris</i>							
<i>Arctothyris</i>							
<i>Mentzeliopsis</i>				++++			
<i>Sinuplicorhynchia</i>				xxxx			
<i>Cruratulla</i>				++++			
<i>Sulcorhynchia</i>				++++	++++		
<i>Pennospiriferina</i>				++++	++++		
<i>Euractinella</i>							
<i>Aulacothyroides</i>					++++	
<i>Koninckella</i>							
<i>Neoretzia</i>							
<i>Thecospirella</i>							
<i>Hungaritheca</i>							
<i>Laevirhynchia</i>							

1	2	3	4	5.	6	7	8
<i>Dentospiriferina</i>					+++++		
<i>Canadospira</i>					+++++		
<i>Boreiospira</i>					+ - + + +		
<i>Balatonospira</i>					-----		
<i>Spiriferinoides</i>					-----		
<i>Pseudolaballa</i>					+ + + + +		
<i>Thecocyrtella</i>					-----		
<i>Klipsteinella</i>					-----		
<i>Hungarispira</i>					-----		
<i>Dioristella</i>				---	-----		
<i>Pentactinella</i>					-----		
<i>Aspidothyris</i>					-----		
<i>Propygope</i>					-----		
<i>Sulcalothyris</i>					-----		
<i>Anomactinella</i>					-----		
<i>Veghynchia</i>					-----	?	
<i>Butnerella</i>					-----		
<i>Austriellulla</i>					-----		
<i>Mentzelioides</i>					-----		
<i>Badukella</i>					-----		
<i>Cassianospira</i>					-----		
<i>Nucleatula</i>					-----		
<i>Koninckina</i>					-----		
<i>Amphiolina</i>					-----		
<i>Thecospira</i>					-----		
<i>Thecospiopsis</i>					-----		
<i>Adygella</i>					-----		
<i>Rhaetina</i>					-----		
<i>Oxycolpella</i>					-----		
<i>Psioidea</i>					xxxxx	xxxxx	xxxxx
<i>Rasteliger</i>					xxxxx	xxxxx	xxxxx
<i>Spinolrepismatina</i>					-----		
<i>Kolymithyris</i>					-----	+ + + + +	+ + + + +
<i>Aulacothyropsis</i>					-----		
<i>Laevithyris</i>					+ + + + +	+ + + + +	+ + + + +
<i>Planirhynchia</i>					+ + + + +	+ + + + +	+ + + + +
<i>Piarorhynchia</i>					+ + + + +	+ + + + +	+ + + + +
<i>Amphiclinodonta</i>					-----		
<i>Halorella</i>					-----		
<i>Halloreloidea</i>					-----		
<i>Crurirhynchia</i>					-----		
<i>Omolonella</i>					-----	+ + + + +	
<i>Timorhynchia</i>					-----		
<i>Hagabirhynchia</i>					-----		
<i>Rimirhynchopsis</i>					-----		
<i>Trigonirhynchella</i>					-----		
<i>Dimerella</i>					-----		
<i>Pseudocyrtina</i>					-----		
<i>Caucasothyris</i>					-----		
<i>Worobiewella</i>					-----		
<i>Pseudorugitela</i>					-----		
<i>Misolia</i>					-----		

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Ochotathyris</i>						++++	
<i>Orientospira</i>						-----	
<i>Dinarella</i>						-----	
<i>Juvavella</i>						-----	
<i>Juvavellina</i>						-----	
<i>Anadyrella</i>						+--++	
<i>Wittenburgella</i>						-----	-----
<i>Davidsonella</i>						-----	-----
<i>Pamirotheca</i>						-----	-----
<i>Caucasorhynchia</i>						-----	-----
<i>Euxinella</i>						-----	-----
<i>Robinsonella</i>						-----	-----
<i>Moisseievia</i>						-----	-----
<i>Viligella</i>						+--++	+--++
<i>Laballa</i>						-----	-----
<i>Zugmayerella</i>						-----	-----
<i>Clavigera</i>						xxxxx	xxxxx
<i>Majkopella</i>						-----	-----
<i>Alygelloides</i>						-----	-----
<i>Cubanothyris</i>						-----	-----
<i>Pamirothyris</i>						-----	-----
<i>Triadithyris</i>						-----	-----
<i>Ornatothyrella</i>						-----	-----
<i>Lobothyris</i>						-----	-----
<i>Marillirhynchia</i>						+--++	+--++
<i>Austrirhynchia</i>						-----	-----
<i>Pseudohalorella</i>						+	+--+
<i>Spondylospira</i>						-----	-----
<i>Bactrynum</i>						-----	-----
<i>Zugmayeria</i>						-----	-----
<i>Eodalina</i>						-----	-----

Примечание. ++++ роды Бореальной области; ----- роды Тетической области; xxxxx роды Маорнийской области; ----- роды космополиты.

теснейшим образом связан с карнийскими брахиоподами. Другими словами, смена комплексов в Тетисе и бореальных районах происходила в разное время.

Следующий крупный этап в развитии триасовых брахиопод начинается с карнийского века. К этому веку приурочено появление 41 нового рода и ряда более высоких таксонов (*Thecospiracea*, *Laevirhynchiidae*, *Valatonspirinae*, *Thecoscyrtelliae* и др.). В карнийском веке начинается расцвет таких важных групп, как *Kopinckinacea*, *Laballidae* и др. В пределах Тетиса многие группы, появляются в касьянских слоях и их аналогах, и, следовательно, смена комплексов брахиопод на границе среднего и позднего триаса была очень резкой.

В карнийском веке брахиоподы уже широко распространены в Северной Азии (Шпицберген, о. Медвежий, Якутия, Северо-Восток СССР), Северной Америке и областях, расположенных к югу от Тетиса (Новая Зеландия, Новая Каледония). На Северо-Востоке Азии, который, как будет показано ниже, принадлежал к иной, чем Тетис, палеозоогеографической области, различия между средне- и позднетриасовыми фаунами брахиопод менее резки и преемственность этих комплексов выступает нередко на первый план.

Поздне триасовый этап развития брахиопод может быть подразделен на два самостоятельных этапа более низкого ранга — карнийский и норийско-рэтский. Как в Тетисе, так и в бореальных, а также антибореальных районах (Новая Зеландия), при сохранении общей преемственности фауны в пределах высших таксонов между карнийскими и норийскими фаунами брахиопод, в начале норийского века появляется довольно большое количество новых родов (см. табл.3). Во всех районах родовые комплексы карния и нория достаточно четки. Наиболее резко отличаются родовые комплексы карния от более молодых в Тетисе. Однако вполне вероятно, что в действительности отличия не столь существенны и в значительной степени обусловлены слабой изученностью брахиопод из райбльских слоев, среди которых известны виды, близкие по внешнему облику к «норийским» родам и скорее относящиеся к последним. В халльштаттских фациях, из которых брахиоподы изучены лучше, различия между карнийскими и норийскими комплексами менее отчетливы, очевидны теснейшие генетические связи фаун брахиопод обоих ярусов.

Норийские и рэтские комплексы брахиопод во всех районах отличаются менее резко. Отличия на родовом уровне выражены главным образом в вымирании некоторых родов (*Halorella*, *Austriellula*, *Juvavella*, *Dimerella* и другие в Тетисе, *Orientospira*, *Omolonella*, *Aulacothyroides* в Сибири). Специфические рэтские роды (*Bactrynum*, *Zugmayeria*) монотипические, имеют очень ограниченное географическое распространение и не играют заметной роли в общем составе фауны брахиопод того времени. Вместе с тем смена видового состава брахиопод на границе нория и рэта достаточно резка и на этом уровне отличия в комплексах брахиопод данных ярусов отчетливы как в Тетисе, так и в районах, расположенных к северу и югу.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ТРИАСОВЫХ БРАХИОПОД

Палеобιοгеографические обобщения в последнее время стали неотъемлемой частью большинства палеонтологических работ, поскольку выяснилось, что палеобιοгеография играет огромную роль в развитии ряда биологических и геологических дисциплин (систематика, палеоэкология, палеогеография, стратиграфия и др.). Такому всеобщему интересу к палеобιοгеографическим исследованиям безусловно способствует огромный накопившийся фактический материал по разным группам ископаемых форм, пополнившийся в последние годы данными по ряду отдаленных и в прошлом слабо изученных районов (север Сибири, Арктическая Канада, Антарктида и др.).

Триасовые брахиоподы — далеко не лучший объект для биогеографических исследований главным образом в связи с неадекватностью имеющейся информации о систематическом составе этой группы из разных регионов. Такая неравномерность сведений не позволяет в настоящее время предложить схему детального районирования триасовых акваторий по брахиоподам, но не исключает возможность рассмотреть основные закономерности географической дифференциации этой группы в триасе. Поскольку биогеографические построения проводятся по одной группе ископаемых организмов, в их основу положен фаунистический принцип, учитывающий пространственное размещение разных таксонов и историю их формирования (Гурьянова, 1957; Макридин и др., 1965, 1966, 1968; Эйвор, 1964, 1966; и др.).

Основным критерием, по которому выделяются определенные биогеографические подразделения, принят (вслед за современными зоогеографами) систематический ранг специфических групп. Однако при этом отвергаются как необоснованные попытки установления жестких стандартных критериев, не учитывающих специфику исследуемых групп и динамику их развития относительно статуса многих таксонов и других факторов. Критерии, по которым выделяются конкретные биогеографические подразделения, познаются эмпирически, в результате последовательного сравнения систематического состава фауны из разных бассейнов.

Опыт изучения триасовых брахиопод показывает, что достаточно четко могут быть обособлены палеобиогеографические единицы первого ранга, интерпретируемые нами как области, возникновение которых обусловлено наиболее резкими физико-географическими изменениями (в значительной степени климатическими) и длительностью времени изоляции. Это находит выражение в самобытности фауны,ступающей обычно достаточно ясно несмотря на неполноту материала, его фациальную разнородность, разную степень изученности и др.

Палеобиогеографические единицы первого ранга, как установлено эмпирическим путем на примере изучения триасовых брахиопод, характеризуются почти полным эндемизмом видов (за исключением переходных зон, где возможно смешение фаун) и появлением многих специфических таксонов высшего ранга (вплоть до семейственного), развитие которых в течение длительного времени происходило в пределах древних акваторий, включаемых в состав определенной области. Большое значение для выделения областей имеют и отрицательные признаки — отсутствие ряда таксонов (обычно семейственной группы). Палеобиогеографические единицы первого ранга, устанавливаемые в триасе по брахиоподам, характеризуются, по сути дела, совершенно разными типами фауны и являются, бесспорно, наиболее объективными биогеографическими подразделениями.

В пределах областей выделяется несколько территориально разрозненных сообществ, имеющих определенные отличия в систематическом составе, более низкие по рангу эндемизма по сравнению с отдельными областями. Эти комплексы прослежены на неодинаковых по величине площадях, имеют разную степень таксономических различий, и их географическая разобщенность иногда осложнена фациальными отличиями.

Кроме того, в ряде случаев совершенно не сопоставима степень изученности брахиопод в отдельных районах. Не исключено, что разобщенность информации может играть существенную роль в предполагаемой дифференциации фаун. Поправки на все факторы, способные создать видимость биогеографических различий триасовых брахиопод, не всегда могут быть адекватно учтены, в связи с чем остается опасность чрезмерного влияния субъективного фактора при выделении низших биогеографических единиц. Поэтому биогеографические единицы второго ранга, условно названные здесь провинциями, следует рассматривать лишь как вероятные указатели в поисках закономерностей географической дифференциации морской фауны триаса.

РАННИЙ ТРИАС

В отложениях нижнего триаса брахиоподы крайне редки на всех материках. После резких изменений, происшедших на границе перми и триаса во всем органическом мире, в раннем триасе существуют реликты пермских родов, которые приурочены к началу эпохи и имеют ограниченное географическое распространение, или же виды родов, очень тесно связанных с палеозойскими формами. Несмотря на недоста-

точную изученность раннетриасовых брахиопод, совершенно очевидна их редкость и ограниченность географического распространения. В эту критическую для брахиопод (как, впрочем, и многих других групп бентоса) эпоху они распространены преимущественно в Тетисе и известны за пределами этого бассейна только на Шпицбергене, за исключением однообразных беззамковых брахиопод. К сожалению, точное систематическое положение спицбергенских форм пока не выяснено, что затрудняет определение их генетических связей с тетисскими брахиоподами. Основываясь на имеющихся в литературе кратких описаниях, мы высказали предположение о возможной принадлежности спицбергенских раннетриасовых брахиопод к родам *Hustedella* и *Sulcatinella*. Однако не исключено, что они являются местными реликтами пермских ретционидных и теребратулоидных брахиопод.

Географическая дифференциация раннетриасовых брахиопод была, по всей вероятности, очень слабой. В пределах Тетиса раннетриасовые брахиоподы из разных районов представлены общими родами, а нередко и видами. Некоторые виды, как например *Fletcherithyris margaritovi*, известны из большинства местонахождений раннетриасовых брахиопод.

Намечающиеся отличия в систематическом составе брахиопод этого возраста из отдельных районов скорее всего могут быть объяснены неполнотой палеонтологической летописи, разной степенью изученности фауны, а также локальными фацциальными изменениями.

В настоящее время нет достаточных данных для сколько-нибудь удовлетворительного районирования раннетриасовых бассейнов по брахиоподам. Тетис, по всей вероятности, относился к одной зоогеографической области, в пределах которой пока не могут быть выделены акватории с более или менее четко обособленными комплексами брахиопод.

СРЕДНИЙ ТРИАС

В среднем триасе, начиная с анизийского века, брахиоподы уже очень разнообразны, но по-прежнему распространены преимущественно в Тетисе, причем в западной части. Вне Тетиса как в Евразии, так и в Америке среднетриасовые брахиоподы очень редки, и только в латинском веке на Северо-Востоке СССР и в Новой Зеландии появились небольшие, но крайне специфические комплексы (рис. 16).

В пределах Тетиса анизийские брахиоподы, как и в раннем триасе, еще слабо дифференцированы, хотя распространены на огромной территории. Крайние пункты этой акватории (Альпы и Южный Китай) содержат очень близкие и легко сопоставимые комплексы брахиопод. Эндемичные роды в довольно большом количестве известны только в западных частях Тетиса (Альпы, Карпаты, Динариды, Кавказ), которые изучены несравненно лучше. Не исключена возможность, что многие из этих родов будут обнаружены и в восточных областях. В других районах эндемичные роды практически отсутствуют за исключением *Costinorella* (Приморье) и *Aquispiriferina* (Китай). Первый из них представлен одним относительно глубоководным видом, а второй имеет сомнительный систематический статус и, по-видимому, после дополнительного изучения окажется вполне совместимым с одним из хорошо известных западнотетических родов.

Видовой состав анизийских брахиопод в пределах Тетиса испытывает существенные отличия в отдельных бассейнах и достигает значительной степени эндемизма.

Очень близки фауны брахиопод Альп, Карпат и Кавказа, систематический состав которых рассмотрен выше. Свойственные этим районам виды, правда, в небольшом количестве, что зависит, по всей вероятности, от случайности сборов, известны на Балканах, в Крыму,

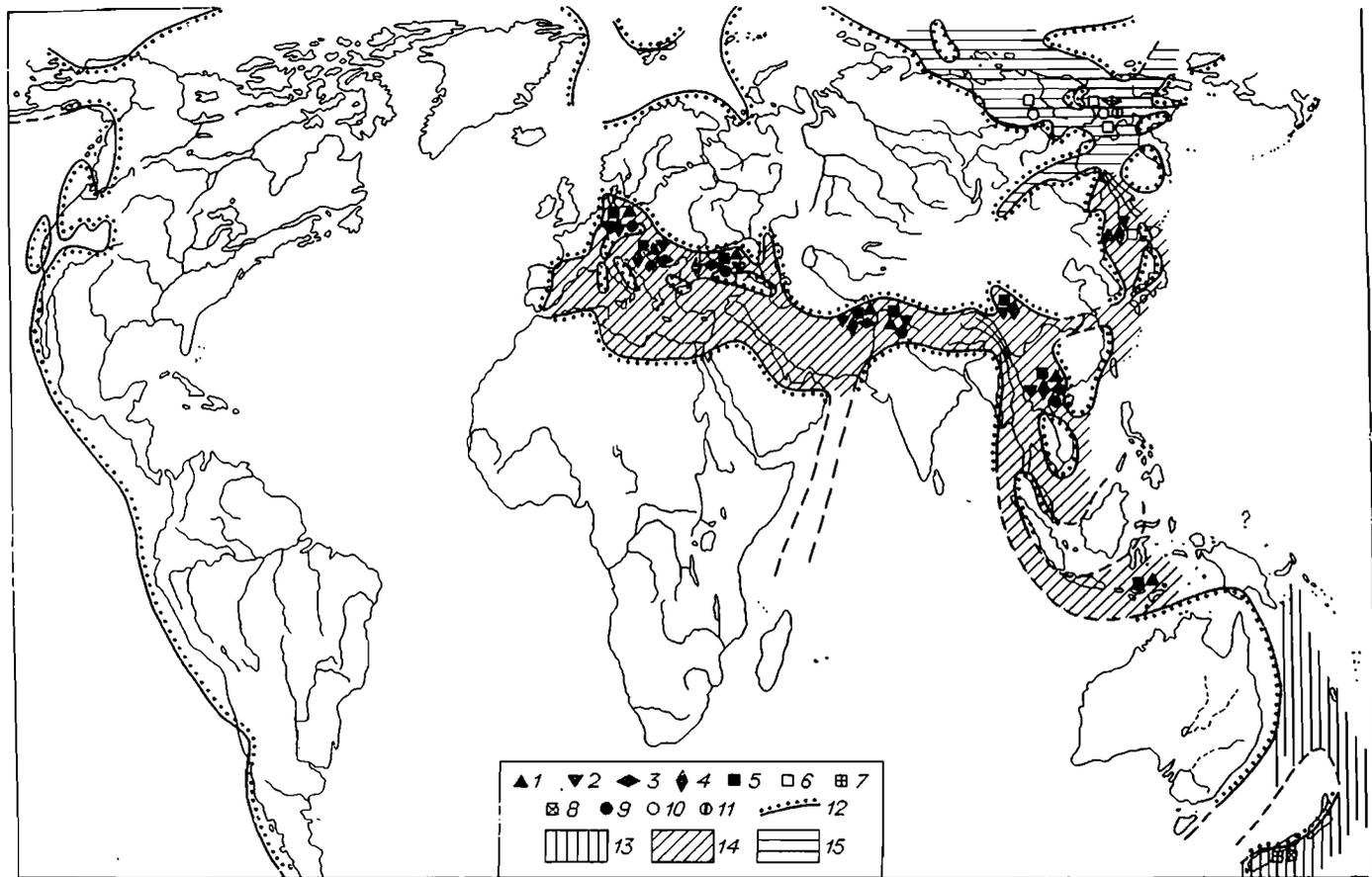


Рис. 167. Схема палеогеографического районирования акваторий в среднем триасе по брахиоподам (в этой и всех последующих схемах палеогеографическая основа дана по работам: Атлас палеогеографических карт СССР, 1968; Геологическое развитие Японских островов, 1968; Лю Хун-юнь, 1962; Сплицын, 1962; Шухерт, 1957; Harrington, 1962; Н. et G. Termier, 1952). 1 — Spirigerellidae; 2 — Retziidae; 3 — Angustothyrididae; 4 — Zeillerudae; 5 — Mentzeliinae; 6 — Pennospiriferinae; 7 — *Mentzelopsis*; 8 — группа *Spiriferina carolinae*; 9 — *Decurtella*; 10 — *Sulcorhynchia*; 11 — *Simpliorhynchia*; 12 — предполагаемая береговая линия. Область: 13 — Маорийская, 14 — Тетическая, 15 — Бореальная.

Афганистане и на Памире. Биттнер (Bittner, 1890) отмечал определенные отличия в видовом составе Северных и Южных Альп, обусловленные степенью изученности анизийских брахиопод этих районов.

Некоторые отличия от фауны брахиопод Альп, Карпат и Кавказа имеет фауна, распространенная во внеальпийской зоне (области развития германотипного триаса). По сути дела, в этой области также неизвестны специфические сообщества анизийских брахиопод, а есть лишь обедненный альпийский комплекс, отдельные компоненты которого в течение среднего триаса периодически иммигрировали в эпиконтинентальное море германского раковинного известняка преимущественно через так называемые Силезские ворота. Только Ассманом (Assman, 1915) из этого района были описаны эндемики «*Waldheimia edlingeri*», «*W.*» *subcircularis* и др. Это, видимо, отклонившиеся формы сильно изменчивого вида *Coenothyris vulgaris*.

Довольно существенно отличаются анизийские брахиоподы из мелководных отложений Динарид от одновозрастных фаун Альп и других регионов. Несмотря на чрезмерно узкое понимание Биттнером объема ряда видов ринхонеллид (рода *Holcorhynchella*) и теребратулид (рода *Aulacothyris*), а также новые данные, которые позволили обнаружить ряд динаридских видов на Кавказе и в Альпах, почти половина видов в этом районе представлена эндемичными формами, хотя и относящимися к родам, имеющим широкое географическое распространение. Лишь один монотипический род *Stolzenburgiella* не встречен за пределами Динарид. В относительно глубоководных халльштаттских известняках этого района, содержащих отличный комплекс брахиопод, подобные различия в видовом составе брахиопод не наблюдаются. Родовые и видовые комплексы анизийских брахиопод из халльштаттских известняков сравниваемых регионов практически тождественны.

Анизийские брахиоподы Гималаев при сохранении общего альпийского фона также обнаруживают ряд отличительных черт от фауны брахиопод Альп, Карпат и Кавказа. Здесь неизвестны многие роды, широко распространенные в последних районах (*Holcothyrella*, *Dinarispira*, *Diplospitella*, *Decurtella*, *Tetractinella* и др.), встречаются отдельные эндемичные формы из восточных частей Тетиса и бореальных областей (*Punctospirella stracheyi*, *Spirigerellina stoliczkai* и др.). В этом районе не появляются северотихоокеанские элементы.

То же самое можно сказать и об анизийских брахиоподах Южного Китая (Гуйчжоу). Наряду с альпийскими видами они содержат ряд местных и гималайских форм, но количество альпийских видов в этом районе значительно больше. Тесные связи Китая с Альпами в анизийское время по сравнению с Гималаями совершенно очевидны. Информация об анизийских брахиоподах Индокитая ничтожна, но все имеющиеся данные также свидетельствуют о тесных связях этого района с Альпами.

По сравнению с районом Гуйчжоу, в Северном Китае (Цзяньшань) известна заметно отличная фауна брахиопод, представленная почти полностью эндемичными видами, отдельные из которых встречаются только в Приморье. Брахиоподы в этих районах обнаружены недавно и изучены слабо, однако их специфичность не вызывает сомнений, хотя и здесь почти все виды относятся к родам, наиболее широко распространенным в западных частях Тетиса (*Neoretzia*, *Punctospirella*, *Spirigerellina*, *Costispiriferina* и др.).

Определенная таксономическая общность брахиопод в разных районах Тетиса в анизийском веке более отчетлива, чем предполагаемые отличия между фаунами брахиопод западной и восточной частей этой акватории, которые, как уже отмечалось, могут в значительной степени заключаться в их неадекватной изученности. По-видимому, нет необходимости, как это предпринято Динером (Diener, 1915), разделять Тетис на два «царства» — Средиземноморское и Гималайское. По брахиопо-

дам в анизийском веке Тетис представлял собою единую палеозоогеографическую единицу высшего ранга — область. В ее пределах отдельные бассейны имели в разной степени выраженные качественные отличия систематического состава брахиопод, указывающие на определенную обособленность этих акваторий. Поскольку отличия между фаунами брахиопод отдельных районов Тетиса далеко не равноценны и причины этой неравноценности не всегда достаточно ясно могут быть установлены, более дробное палеозоогеографическое районирование можно провести лишь очень условно. В западной части Тетиса устанавливаются две биогеографические единицы второго ранга. Это, с одной стороны, Альпийско-Кавказская, охватывающая Альпы, Карпаты, Балканы, Крым, Кавказ и, вероятно, Северный Афганистан и Памир, и, с другой — Динарская, известная только на территории современных Динарид. Обе эти провинции отличаются преимущественно значительным эндемизмом видов. Причины биогеографической обособленности этих районов остаются неясными.

В восточных районах Тетиса к южной части этого бассейна приурочена Гималайская провинция, которая кроме Гималаев, возможно, включает и Индонезию, а к северной — Южнокитайская, охватывающая, вероятно, и Индокитай. Брахиоподы последней провинции обнаруживают тесные связи с формами из Альпийско-Кавказской провинции, что указывает на миграцию брахиопод вдоль северного побережья Тетиса. В то же время брахиоподы из анизийских отложений Гималаев, несмотря на то, что они происходят из района, расположенного географически ближе к Альпам, содержат значительно меньше элементов Альпийско-Кавказской провинции. Относительная изолированность Гималайской провинции больше проявляется в более поздние века триаса.

Особняком от брахиопод Южнокитайской провинции стоят фауны Цзяньшаня и Приморья, содержащие ряд общих видов, неизвестных за пределами этих районов. Эти районы целесообразно выделить в Северо-китайско-Приморскую провинцию, охватывающую два довольно отдаленных бассейна. Общность анизийских брахиопод Цзяньшаня и Приморья может быть объяснена только при допущении их хотя бы эпизодической связи через пролив в районе современной долины р. Янцзы, унаследованной от раннетриасовой эпохи.

В бореальных районах анизийские брахиоподы крайне редки и поразительно однообразны. В Канаде, на Северо-Востоке СССР и Шпицбергене они представлены родом *Punctospirella* и редкими находками складчатых ринхонеллид (возможно, род *Piarorhynchella*) и теребратулид (*Fletcherithyris?* cf. *zealandica*). Таким образом, Бореальная область выделяется только по отрицательным критериям и ее границы могут быть установлены лишь очень приближенно. В пределах Евразии граница между Тетической и Бореальной областями проходит севернее Северо-китайско-Приморской провинции, которая в связи с сильно обедненным характером фауны занимает переходное положение. Никаких сведений об антибореальных анизийских брахиоподах в настоящее время нет.

Ладинские брахиоподы Тетической области изучены значительно слабее анизийских, но имеющиеся сведения скорее свидетельствуют в пользу сохранения в этом веке той же биогеографической обстановки, что и в анизийском веке. К ладинскому веку приурочено начало интенсивного освоения брахиоподами Бореальной области. На Северо-Востоке СССР к второй половине этого века приурочено появление *Aulacothyridae?*, *Reppospiriferinae* и своеобразных ринхонеллид (роды *Sinuplicorhynchia*, *Sulcorhynchia*), играющих существенную роль в фауне более поздних бореальных бассейнов и являющихся специфическими бореальными группами. По-прежнему в северные акватории не проникают многие таксоны (*Retziidae*, *Spirigerellidae*, *Mentzellinae* и др.), характерные исключительно для Тетиса.

Из отложений ладинского (капхнкуан) возраста известны первые брахиоподы и в районах расположенных южнее Тетиса. В Новой Зеландии ладинские брахиоподы представлены исключительно эндемичными видами, нередко относящимися к новым родам, причем крайняя специфичность этой малоисследованной фауны брахиопод позволяет считать, что число эндемичных высших таксонов в ее составе значительно возрастает после монографической обработки. Подобно фауне Бореальной области, здесь отсутствуют многие характерные для Тетиса группы, заметна обедненность систематического состава.

Динер (Diener, 1915) на основании отрывочных определений брахиопод и пелецпод, которые имелись в то время, отнес Новую Зеландию к Маорийской провинции Гималайского царства. Последующее изучение брахиопод из этого района показало полную их эндемичность и отсутствие гималайских форм, равно как и других тетисных элементов. По брахиоподам Новая Зеландия, а кроме того, Новая Каледония, где развита такая же, как и в первом районе, фауна, начиная с ладинского века, может быть обособлена в самостоятельную Маорийскую область.

ПОЗДНИЙ ТЕТИС

Наметившиеся к концу ладинского века области еще резче обособляются в карнийском веке (рис. 168, 169). Только для Тетической области этого времени свойственны *Koninckinacea*, *Thecospiracea*, *Basiliolacea*, *Aulacothyracidae* и ряд других крупных таксонов. Из 20 семейств, известных в карнийских отложениях в целом, в бореальных районах встречаются представители только шести, причем чаще относящиеся к эндемичным родам. Роды, имеющие более широкое географическое распространение (*Lepismatina*, *Costirhynchia* и др.), в Бореальной области, как правило, охарактеризованы местными видами. Специфическим таксоном семейственной группы, появившимся и развивающимся в Бореальной области, является семейство *Aulacothyroideidae*.

В Маорийской области также намечается резкое обеднение фауны по сравнению с Тетисом, вполне сравнимое с данными, проведенными для Бореальной области, хотя из Новой Зеландии известны и представители некоторых преимущественно тетисных групп (*Spirigerellidae*). Виды полностью эндемичны и принадлежат к местным родам, реже к родам, распространенным и в бореальных бассейнах. Ниже показано распределение количества родов и семейств (число в скобках) некоторых групп карнийских брахиопод, дающее общее представление о различиях фауны брахиопод из отдельных областей:

Надсемейство	Бореальная	Тетическая	Маорийская
<i>Koninckinacea</i>	0	4(1)	0
<i>Thecospiracea</i>	0	5(3)	0
<i>Basiliolacea</i>	0	4(3)	0
<i>Rhynchonellacea</i>	5(1)	4(1)	2(1)
<i>Spiriferinacea</i>	9(2)	11(2)	3(2)
<i>Retziidina</i>	0	3(1)	1?
<i>Athyridacea</i>	0	9(1)	1(1)
<i>Dielasmatacea</i>	2(1)	7(2)	1(1)
<i>Loboïdothyracea</i>	1(1)	0	0
<i>Dallinacea</i>	1(1)	5(2)	1(1)

В карнийском веке довольно отчетливо улавливается обмен фаунами, происходящий между Маорийской и Бореальной областями вдоль западной окраины Тихого океана (Дагис, 1972в). Большой интерес представляют роды подсемейства *Pennospiriferininae* в связи с намечающимися у этой группы закономерными изменениями ареала во времени, приводя-

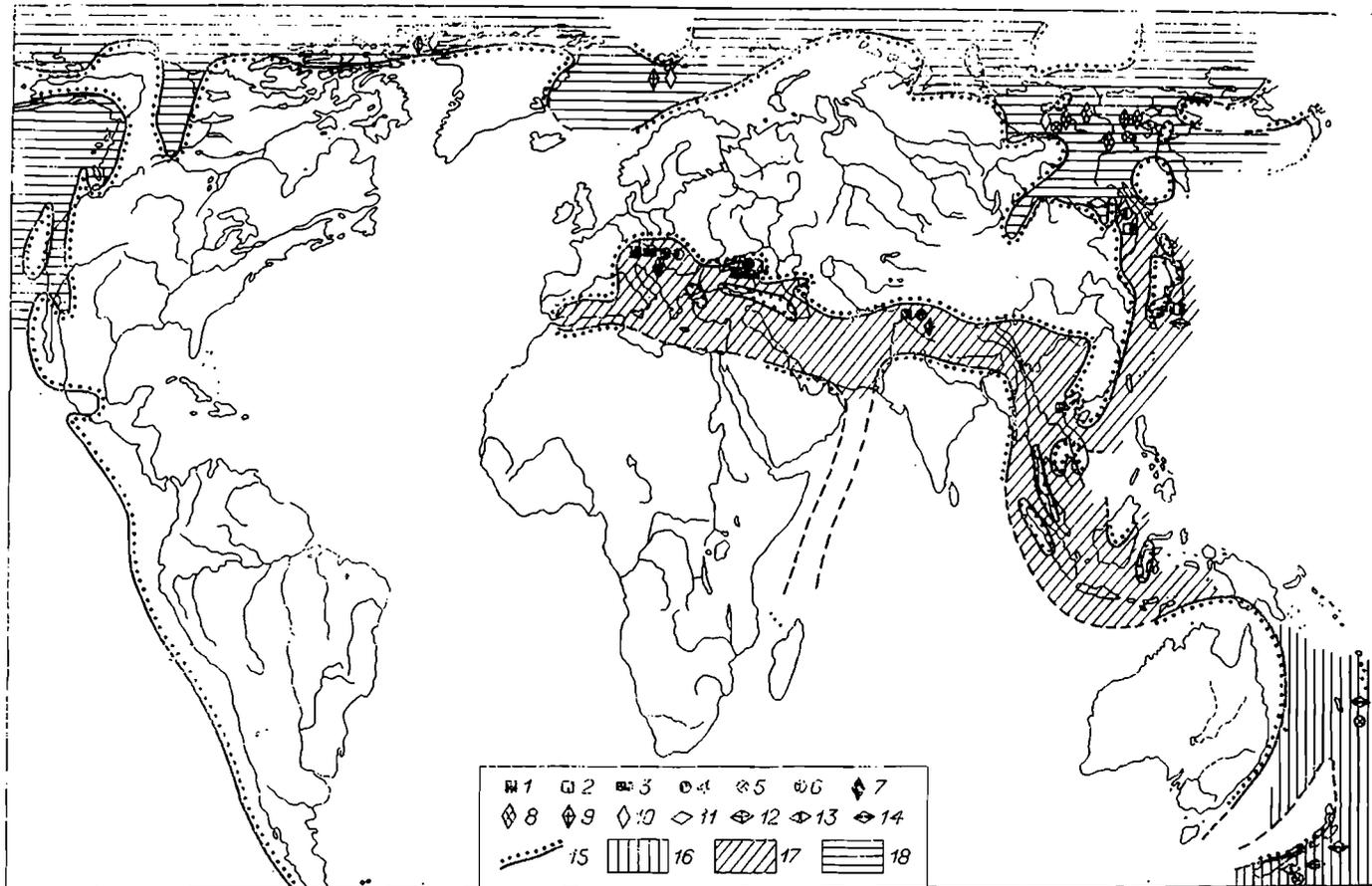


Рис. 168. Географическое распространение спириферинад и схема палеозоогеографического районирования акваторий в карпатском веке.

1 — *Mentzelia*, 2 — *Spiriferinoides*; 3 — *Balatonospira*; 4 — *Spinolopismatina*; 5 — *Pseudolaballa*, 6 — *Thecorpeltella*, 7 — *Sinurosta*; 8 — *Dentospiriferina*, 9 — *Canadospira*; 10 — *Boreiospira*; 11 — *Pen. (Pennospiriferina)*; 12 — *Pen. (Spondylospiriferina)*; 13 — *Rastelligera*; 14 — *Psoidea*; 15 — береговая линия. О б л а с т и: 16 — Маорийская, 17 — Тетическая, 18 — Борсальская.

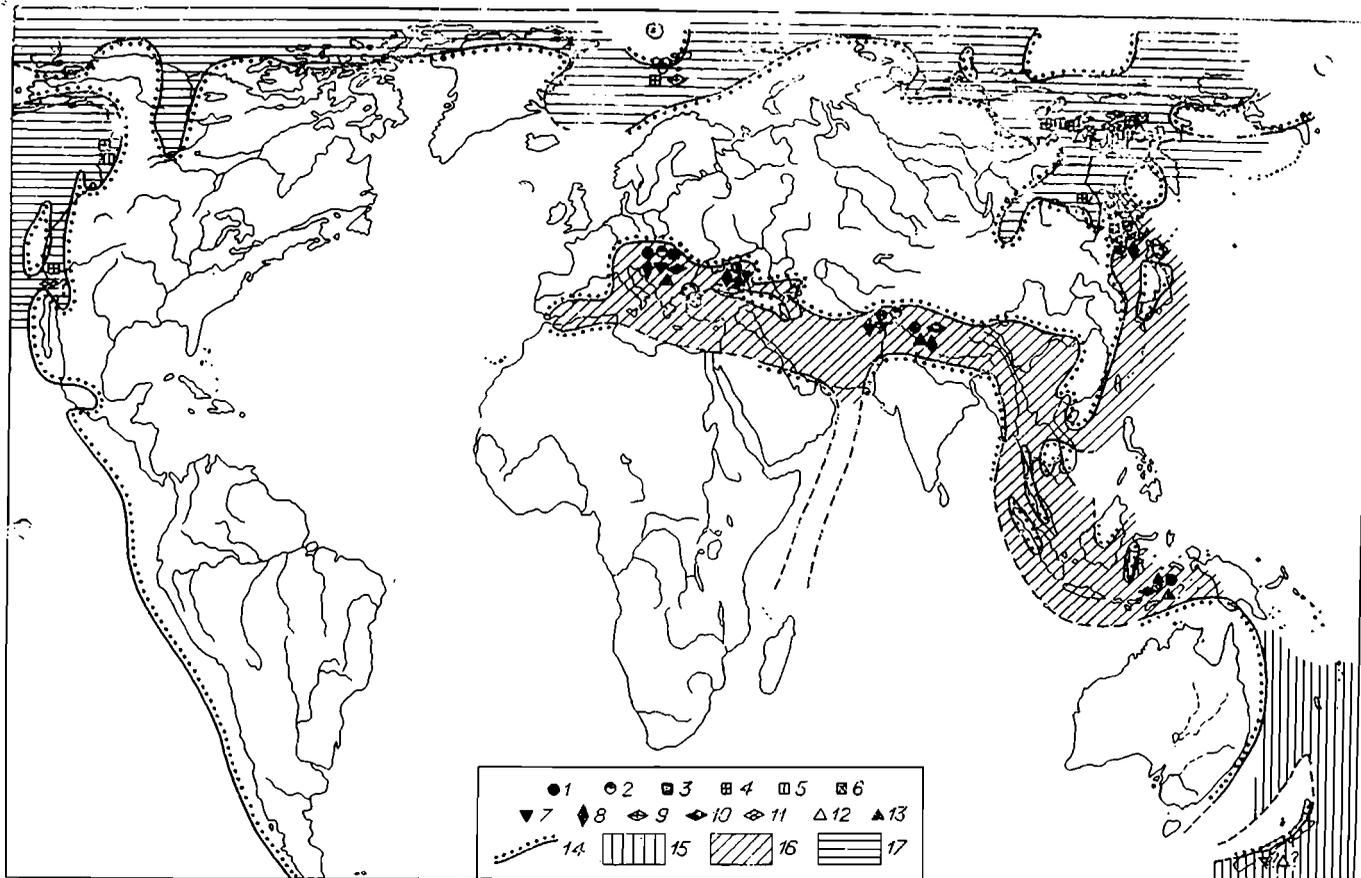


Рис. 169. Географическое распространение строфоменоидных, ринхонеллоидных, агридных и теребратулоидных брахиопод и схема палеогеографического районирования акваторий в карпийском веке.

1 — Koninckinacea; 2 — Thecospiracea; 3 — Basiliolidae; 4 — Piarorhynchia; 5 — Sulcorhynchia; 6 — Sinupticorhynchia; 7 — Retziidae; 8 — Dioristella; 9 — Aulacothyröideidae; 10 — Adygella; 11 — Laevithyris; 12 — Kolymithyris; 13 — Aulacothyröpsidae; 14 — береговая линия. Области: 15 — Маорийская, 16 — Тетическая, 17 — Борсальная.

щими к уходу этой группы из первоначальной области существования и получившими название метахореза (Termier H., Termier G., 1956).

Более дробные палеозоогеографические подразделения в пределах установленных областей выделяются с большим трудом главным образом в связи с недостаточной изученностью карнийских брахиопод из ряда районов. Можно опасаться, что на схемах будет отражена не географическая дифференциация фаун, а в значительной степени объем информации.

В пределах Тетической области условно можно выделить три провинции. Это Альпийско-Кавказская, прослеживающаяся от Альп до Памира и сохранившаяся со среднего триаса. Она характеризуется большим количеством специфических родов (*Bittnerella*, *Klipssteinella*, *Hungarispira* и др.), только ей свойственным комплексом видов, но вполне вероятно, что степень эндемизма этой фауны завышена и значительно уменьшится после более детального исследования брахиопод из других районов Тетиса.

Отдельные районы Альпийско-Кавказской провинции, а также разные фации близко расположенных разрезов в пределах одного района содержат нередко сильно отличные по систематическому составу комплексы. Достаточно указать на сообщества брахиопод из кассьянских, райбльских и халльштаттских слоев Альп, содержащие очень малое количество общих видов и достаточно разные родовые комплексы. Биогеографическая интерпретация этих различий затруднительна, особенно при сопоставлении комплексов из мелководных карбонатных отложений кассьянских и райбльских слоев, и только наличие таких уникальных разрезов с фауной разных фаций, как у г. Веспрем (Венгрия), позволяет принять правильное решение. Карнийские брахиоподы значительной части Карпат, Добруджи, Кавказа и Памира пока изучены слабо, но здесь известны только альпийские роды и практически нет эндемичных видов. Отсутствие в этих районах ряда характерных альпийских форм, по-видимому, может быть объяснено локальными фациальными изменениями и неодинаковой степенью изученности.

Карнийские брахиоподы Динарид уже лишены того резко выраженного эндемизма видов, как в среднем триасе. В этом районе известен небольшой комплекс, содержащий ряд характерных видов кассьянских и райбльских слоев Альп (Bittner, 1902), указывающий на тесные связи карнийских брахиопод Альп и Динарид.

Еще более резко в карнийском веке отделяется Гималайская провинция, в которой наряду с характерными райбльскими видами родов *Ady-gella*, *Crurātula*, *Sinucosta* и др. появляются местные формы (род *Aspidothyris* и ряд видов из родов *Lepismatina*, *Costirhynchia* и др.). В гималайской фауне, кроме того, присутствуют таксоны, наиболее широко распространенные в Бореальной области (род *Sulcorhynchia*, *Costispiriferina shalshalensis*). Они указывают на существование в карнийском веке определенных связей между Гималаями и древними акваториями, примыкавшими к северной части Тихого океана. Индонезийские брахиоподы карнийского возраста обнаруживают наибольшие связи с гималайскими, в связи с чем этот район включен в Гималайскую провинцию.

В настоящее время ничего не известно о карнийских брахиоподах Индокитая и Китая, если не считать нескольких предварительных определений из Юнаня (Ли Сы-гуан, 1952), которые не проливают света на специфику брахиопод этого района.

В качестве самостоятельной провинции в карнийском веке может быть обособлено Приморье, характеризующееся смешением альпийских, гималайских и бореальных элементов. В рифогенных известняках тетюхтинской свиты явно доминируют альпийские элементы (роды *Thecoscyrtella*, *Veghürhynchia*, *Amphiclina*), тогда как в терригенных толщах Приморья присутствуют как бореальные (*Aulacothyroideidae*), так и ги-

малайские (*Costispiriferina shalshalensis*, *Spirigerellina hunica*) формы. К приморской близка карнийская фауна брахиопод Японии, содержащая ряд общих с Приморьем таксонов (*Spiriferinoides*, *Sakawairhynchia*).

Несмотря на смешанный облик карнийских брахиопод Приморья, принадлежность этой провинции к Тетической области не вызывает сомнений. В пользу этого говорит присутствие таких характерных индикаторов Тетиса, как *Coninckinacea*, *Thecospiriracea*, *Basiliolacea*, *Retziidae* и др.

Бореальная область, охватывающая кроме Северо-Востока СССР Аляску, Канаду и, вероятно, Калифорнию, а также Шпицберген и о. Медвежий, т. е. все современные циркулярные выходы карнийских отложений, пока не может быть сколько-нибудь удовлетворительно подразделена на провинции. Некоторые отличия обнаруживают арктические острова Канады, Шпицбергена и о. Медвежий, на которых обнаружен род *Boreiospira*. Вместе с тем для всех этих районов характерны многие общие виды и фауна брахиопод имеет очень сходный облик в разных районах Бореальной области. Поэтому вполне возможно, что замечательные отличия в таксономическом составе обусловлены неравномерностью изученности отдельных регионов этой в целом еще далеко не полностью исследованной области.

В норийском и рэтском веках сохраняются те же три области — Бореальная, Тетическая и Маорийская. Тетическая область по-прежнему характеризуется чрезвычайным разнообразием систематического состава брахиопод. Здесь продолжают развиваться конинкниды, текоспириды, ретцииды, базиллоиды, диелязматиды, веллереллиды и другие менее многочисленные группы, полностью отсутствующие в районах, расположенных к югу и северу от Тетиса (рис. 170, 171). В Тетисе около 80% видов относятся к таксонам семейственной группы, не известным вне этой области. Тетическая область несколько сокращается, Приморье и прилегающие районы включаются в норийском веке в Бореальную область.

В пределах Тетической области в норий и, по всей вероятности, в рэте усиливается дифференциация фаун, наметившаяся в более ранние века. Здесь в это время совершенно четко устанавливаются два района, резко отличающиеся по фауне брахиопод. С одной стороны, это Альпы, Карпаты, Крым, Кавказ, Памир, Индокитай, где основную роль в фауне брахиопод играют веллереллиды, диелязматиды, лабаллиды, конинкниды, с другой — Оман, Гималаи, Индонезия с менее разнообразной фауной брахиопод, содержащей ряд специфических таксонов. В последнем районе неизвестны некоторые альпийские таксоны (лабаллиды, текоспириды), все виды являются эндемиками и основную роль в общем комплексе брахиопод играют многочисленные виды рода *Misolia*, спирифериниды из группы «*Spiriferina*» *abichi* и род *Hagabirhynchia*, не обнаруженные за пределами южной части Тетиса. Ранг эндемизма фауны брахиопод в норийском и рэтском веках настолько высок в сравниваемых регионах, что они могут быть рассмотрены как самостоятельные подобласти (рис. 171) Альпийская и Индийская (Дагис, 1965).

В пределах Индийской подобласти норийские брахиоподы очень однообразны, и появление многих эндемичных для отдельных районов видов рода *Misolia* можно объяснить тем, что некоторые авторы чрезмерно увлекаются установлением новых видов. Другое дело Альпийская область. Здесь в каждом крупном районе (Альпы, Кавказ, Турция, Памир) могут быть обнаружены многие хорошие эндемичные виды и даже роды, но биогеографическая оценка их различий крайне трудна. Предварительно, рэте по сравнению с рассмотренными примерами, для норийского и рэтского веков (преимущественно для рэтского в включением данных из отложений со «смешанной» норийско-рэтской фауной) в пределах Альпийской подобласти могут быть выделены следующие провинции:

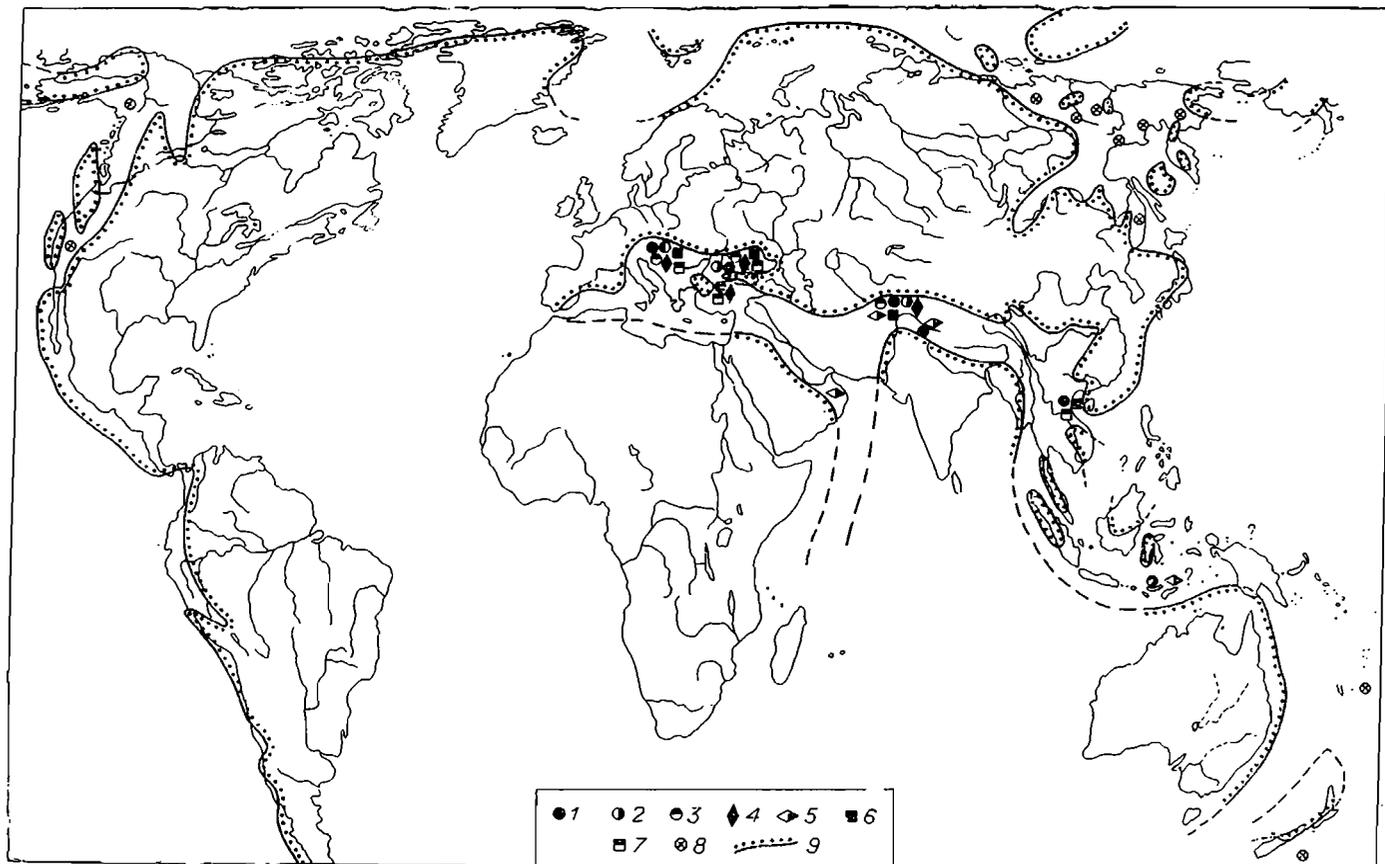


Рис. 170. Схема географического распространения ряда таксонов брахнопод в 11-м и 12-м веках:
 1 — Koninckinacea; 2 — Thecospiracea; 3 — Thecideacea; 4 — Retziidina; 5 — Praescyclothyrinae; 6 — Aulacothyrinae; 7 — Dielasmati-
 dae; 8 — все группы отсутствуют; 9 — береговая линия.

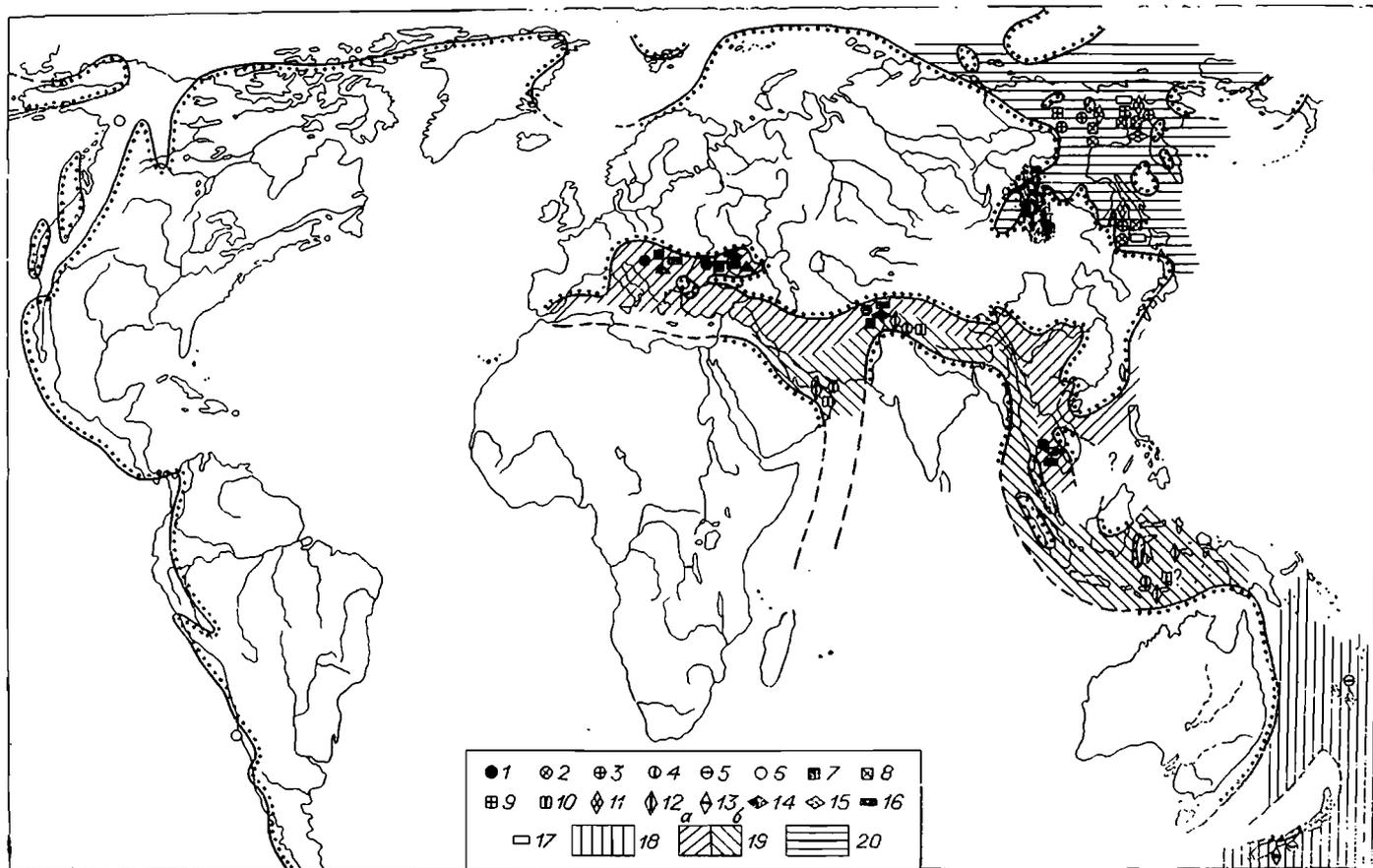


Рис 171. Географическое распространение некоторых родов ринхозеллоидных, спириферинидных, атиридных и теребра-
тулоидных брахиопод и схема палеозоогеографического районирования экватории в меловом и палеоценовом веках:
1 — *Laballa*; 2 — *Orientospira*; 3 — *Vitigella*; 4 — группа *Spiriferina abichi*; 5 — *Rastelligera*; 6 — *Spondylospirai*; 7 — *Euvinella*; 8 — *Omolomella*;
9 — *Pseudohalorella*; 10 — *Nagabirlynchia*; 11 — *Ochotathyris*; 12 — *Misolia*; 13 — *Clavigera*; 14 — *Rhaetina*; 15 — *Aulacothyroides*; 16 — *Aulacol-
thyropsis*; 17 — *Kolymithyris*. О б л а с т я: 18 — Маорийская, 19 — Тетическая (а — Альпийская, б — Индийская подобласти), 20 — Борральная.

1) Альпийско-Карпатская (эндемичные роды *Bactrynum*, *Zugmayeria*, широкое развитие родов *Austrirhynchia*, *Zugmayerella* и др.), включающая Альпы и Карпаты; 2) Крымо-Кавказская (эндемичные роды *Majkopella*, *Triadispira* и др., эндемики среди родов *Euxinella*, *Oxycolpella*, *Rhaetina* и др.), охватывающая, кроме Крыма и Кавказа, Малую Азию; 3) Памирская (эндемичные роды *Pamirotheca*, *Pamirothyris* и ряд эндемичных видов среди родов *Euxinella*, *Aulacothyropsis*, *Zeilleria*); 4) Индокитайская, изученная слабо, но ясно отличающаяся от остальных провинций высоким уровнем видового эндемизма.

Бореальная область в норийском веке включает северо-восточные районы Азии и Приморье и только Северо-Восток СССР в рэтском веке. Здесь в это время существует генетически связанная с карнийской и сильно обедненная по сравнению с Тетисом специфическая фауна, в которой преобладают ринхонеллиды и спирифериниды. Ниже показано распределение количества родов и семейств (число в скобках) по надсемействам в разных палеогеографических областях, дающее достаточно полное представление о резких различиях между Бореальной и Тетической областями.

Надсемейство	Бореальная	Тетическая	Маорийская
Koninckinacea	0	4(1)	0
Thecospiracea	0	4(3)	0
Thecidacea	0	2(2)	0
Basilolacea	0	6(4)	0
Rhynchonellacea	5(2)	10(1)	1(1)
Spiriferinacea	5(2)	8(2)	3(1)
Retziidina	0	2(1)	0
Athyridacea	1(1)	4(1)	1(1)
Dielasmatacea	2(1)	9(2)	1(1)
Terebratulacea	0	3(1)	0
Loboidothyracea	1(1)	1(1)	0
Dallinacea	1(1)	9(2)	0

Как и в карнийском веке, Бореальная область в норийском и рэтском веках не обнаруживает сколько-нибудь заметной дифференциации фауны брахиопод.

Маорийская область по-прежнему отличается от Тетиса резким сокращением систематического разнообразия и исчезновением многих крупных таксонов. Основной фон этой небольшой и специфической фауны в норийском и рэтском веках составляют пеплоспирифериниды и виды эндемичного рода *Clavigera*. Как и в более раннее время, Маорийская область охватывает территории современных Новой Зеландии и Новой Каледонии.

Почти ничего не известно в настоящее время о норийских и рэтских брахиоподах Нового Света. Из отложений этого возраста Северной Америки обнаружены роды *Spondylospira* (Аляска, Невада), *Plectoconcha* (Невада) и, возможно, *Lepismatina* (Невада). В надмонотисовых отложениях Перу встречены роды *Spondylospira*, *Zugmayerella*, *Eodallina* и на обоих континентах — род *Halorella*. Эти сведения явно недостаточны для биогеографического анализа фауны, но наличие общего для Северной и Южной Америки рода *Spondylospira*, неизвестного в Старом Свете, указывает на связи брахиоподовой фауны конца триаса Северной и Южной частей Америки, а также на определенную обособленность североамериканской фауны от северосибирской и нарушение тех довольно ясных связей между брахиоподами последних регионов, которые были прослежены в карнийском веке.

Суммируя приведенные выше сведения о географическом распространении триасовых брахиопод, следует отметить одну важную закономерность — постепенное возрастание географической дифференциации фауны брахиопод во времени, которая сопровождалась заселением новых акваторий. В раннем триасе дифференциация брахиопод весьма незначитель-

ная и они распространены преимущественно в Тетисе. Начиная со среднего триаса, начинается дифференциация фауны в Тетисе, а к концу этой эпохи приурочено заселение брахиоподами Бореальной и Маорийской областей. Максимум географическая дифференциация брахиопод достигает в поррийском и рэтском веках, когда устанавливаются две под-области в Тетической области и резко обособляется фауна брахиопод в отдельных древних акваториях Альпийской подобласти, а также возникают эндемичные высшие таксоны в Новом Свете.

ЗНАЧЕНИЕ ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКИХ ДАННЫХ ДЛЯ ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПОСТРОЕНИЙ

Данные о географической дифференциации триасовых брахиопод проливают свет на ряд палеогеографических проблем, в первую очередь климатическую зональность в триасовом периоде. Динер (Diener, 1915) считал, что в триасовом периоде на первое место выступает зоогеографическая обособленность фауны, а климатическая зональность не находит своего отражения в распределении морской фауны беспозвоночных. По его мнению, «условиям распространения триасовых морских фаун не препятствуют ни экватор, ни полярный круг. Они регулируются направлением морских течений, конфигурацией берегов и их геологическим развитием» (с. 543).

С подобным утверждением трудно согласиться. Отмеченное нами выше большое разнообразие брахиопод в бассейне Тетиса наряду с резким обеднением их систематического состава к северу и югу от этой акватории не может быть объяснено никакими другими причинами, кроме климатических. Сильное обеднение фауны современных морей высоких широт по сравнению с тропическими и субтропическими районами — общеизвестный факт. Это обеднение не равномерно, имеет скачкообразный характер, причем самое резкое из широтных изменений в составе морской фауны, затрагивающее все без исключения группы современных беспозвоночных, наблюдается при переходе от субтропиков к области умеренных температур (Eckman, 1953).

Несмотря на то, что причины обеднения фауны в северных морях не совсем ясны (Зенкевич, 1965) и появляются лишь первые гипотезы, объясняющие возникновение скачка в таксономическом разнообразии фауны при переходе от субтропиков к умеренным условиям (Drost-Hansen, 1955, 1956*), вполне естественно предположить, что подобные широтные изменения в составе фауны были и в прошлом. Именно с этим резким скачком можно сопоставить изменения в составе триасовых брахиопод (имеется в виду главным образом поздний триас), происходящие на границе Тетической и Бореальной, а также Тетической и Маорийской областей. Разнообразная фауна Тетиса занимает, по всей вероятности, тропические и субтропические районы, к северу от них (в пределах Старого Света) располагалась Бореальная область, а к югу — Нотальная, следы которой обнаруживаются в обедненных и специфических комплексах брахиопод Маорийской области.

Таким образом, изменение климатических условий мы считаем важнейшей причиной, обусловившей возникновение трех палеозоогеографических

* Цитируются по Стелл, 1963.

ческих областей в триасе, хотя это не значит, что выделенные по брахиоподам наиболее крупные палеозоогеографические подразделения могут быть отождествлены с климатическими зонами. В настоящее время нет достаточных данных для районирования древних акваторий, примыкавших к Северной и Южной Америке, но появление в конце триаса специфических для Нового Света форм указывает на реальную возможность обособления нескольких областей в одной климатической зоне.

Сведения о географическом распространении брахиопод не позволяют определить точное положение полюса в триасе, как это было сделано Ф. Стелли (1963) и В. И. Устрицким (1967) для перми. Северный магнитный полюс для триаса обычно помещается в районе Охотского моря, и, если допустить, что он как поле диполя направлен вдоль оси вращения Земли и в какой-то степени совпадает с географическим полюсом Земли (Ранкорн, 1968), эти данные очень трудно увязать с палеонтологическим материалом. В непосредственной близости от полюса в таком случае оказались бы районы с таксономически разнообразной фауной Тетиса (брахиоподы Приморья, рифы Японии) (Каммега, 1964), что вряд ли соответствовало действительности. По всей вероятности, географический северный полюс в триасе располагался севернее, а если учесть карбонатные толщи с кораллами Аляски — северо-западнее Охотского моря. Такое несоответствие положения северного полюса по палеомагнитным и палеонтологическим данным доказано В. И. Устрицким (1967) на более убедительном материале и для позднего палеозоя.

Палеонтологические и в первую очередь палеобиногеографические результаты постоянно привлекались геологами для решения одной из основных проблем современной геологии — проблемы перемещения материков. Для триасового периода в этом аспекте многократно рассматривались данные по наземной фауне и флоре, которые приводили к признанию перемещения материков либо к обращению к гипотезе материковых мостов. Попытки интерпретации под этим углом зрения данных по географическому распространению морских беспозвоночных единичны, и в наиболее обширной сводке Динера (Dinert, 1915) по биогеографии триасовых акваторий мобилистические представления отвергаются.

Анализ географического распространения триасовых брахиопод, естественно, далеко недостаточен, чтобы сделать определенные выводы в отношении фиксизма или мобилизма, но он дает сведения, которые могут оказаться полезными при решении проблемы в целом. В связи с этим остановимся на некоторых примерах.

Прежде всего значительный интерес в этом отношении представляет распространение брахиопод в позднем триасе в Тетисе и особенно в норрийском веке. Как уже отмечалось, здесь в это время наиболее ярко заметна географическая дифференциация брахиопод, приводящая к обособлению двух подобластей — Альпийской, прослеживающейся от Альп до Индокитая вдоль северной окраины Тетиса, и Индийской, фауна которой известна в Омане, Гималаях и Индонезии. Довольно сходная картина наблюдается в географическом распределении норрийских двустворок. По данным Худсона (Hudson, Jefferies, 1961), норрийские двустворки Омана явно сходны с одновозрастными фаунами Гималаев и особенно Индонезии. Норрийские аммоидеи Гималаев, как было доказано еще Динером (Dinert, 1915), резко отличны от альпийских, но имели несомненные связи с индонезийскими комплексами.

В последнее время Б. К. Кушлин (1969) изучил норрийские аммоидеи с Памира — района, расположенного в непосредственной близости к Гималаям. Согласно данным этого автора, норрийские аммоидеи Памира наиболее близки к альпийским, обнаруживают тесные связи с индонезийскими и сильно отличаются как по видовому, так и по родовому составу от гималайских форм. Все западнететисские виды, обнаруженные в Гималаях, известны также в Индонезии, и по аммоидеям доста-

точно однозначно устанавливаются связи Гималаев с Альпами только окружным путем, через Индонезию. Таким образом, в центральных частях Тетиса по многим группам беспозвоночных существуют резкие биогеографические отличия между фаунами, приуроченными к южным прибрежным зонам, с одной стороны, и комплексами, обитавшими вдоль северного побережья, — с другой.

Для объяснения различий, намечаемых в фаунах горья Памира и Гималаев, Б. К. Кушлин (1969) привлек гипотетические барьеры суши. Несоостоятельность подобного предположения после того, как выяснен не локальный, а всеобщий характер широтной дифференциации норийской фауны беспозвоночных Тетиса, очевидна. Для объяснения различий между фаунами северной и южной частей Тетиса в этом случае пришлось бы возводить барьеры суши длиной в многие тысячи километров, что не находит подтверждения в геологическом строении конкретных районов.

Резкие различия в фаунах южной и северной частей Тетиса могут быть удовлетворительно объяснены лишь в том случае, если допустить, что в триасовом периоде Тетис представлял собою обширную акваторию с батинальными или даже абиссальными условиями в центральных частях, затруднявшими обмен организмами северной и южной прибрежных зон. Довольно свободное общение было вдоль северного берега Тетиса, что видно не только из анализа географических связей брахипод норийско-рэтских отложений Вьетнама (известняки Па-Ма), обнаруживающих большое сходство с альпийскими формами, но и приведенных выше данных по географическому распространению норийских аммоноидей. Значительное сходство азиатских брахипод Гуйчжоу и Альп позволяет полагать, что подобный относительно свободный обмен фаунами существовал и в более ранние века триаса.

Если намеченная дифференциация фауны и пути ее миграции верны, палеогеографические реконструкции Тетиса, особенно его Гималайской части, требуют значительного расширения площади этой древней акватории для рассматриваемого промежутка времени. Последнее может быть достигнуто лишь путем продвижения Индийского полуострова (или индийской части Гондваны) к югу, что вполне согласуется с представлениями о широком распространении явленной горизонтального смещения пород в Альпийской складчатой зоне (Пейве, 1966, 1969; и др.; Gansser, 1966; и др.) и не противоречит гипотезам крайних мобилистов. Другой вопрос, в какой-то степени затрагивающий проблему перемещения материков, касается существования океанов, в первую очередь Атлантического и Индийского, в геологическом прошлом. Распространение триасовых морских беспозвоночных в отдельных случаях дает материал, который может быть использован при палеогеографических реконструкциях.

Многообразие палеогеографических построений, в которых так или иначе рассматривается Атлантический океан в триасовом периоде, сводится к трем основным вариантам: 1) Атлантический океан в триасе существовал, и африканская и южноамериканская части Гондваны, а также североамериканская и европейская части Лавразии были связаны материковыми мостами, появлявшимися хотя бы эпизодически (например, Termier H., Termier G., 1952); 2) Атлантический океан отсутствовал, и Тетис на западе замыкался в районе Пиренеев и Атласа; 3) Атлантический океан как таковой отсутствовал, но имелся бассейн, названный Шухертом Посейдоном, соединявший Калифорнийский залив в Северной Америке с западной оконечностью Тетиса (Шухерт, Смитс, Динер и др.).

Первая точка зрения не находит подтверждения в географическом распространении триасовых брахипод и других групп морских беспозвоночных. Наиболее наглядно это видно при анализе географических связей триасовой фауны островов Медвежьего и Шпицбергена. В этих районах среди разновозрастной фауны триаса наряду с космополитами присутствуют виды и роды, широко распространенные в морях, привле-

гавших к северной части Тихого океана, а также иногда проникавшие в восточную часть Тетиса, и не встречены характерные для западных частей Тетиса формы. Среди аммоноидей на Шпицбергене в раннем триасе наряду с всеветными родами *Prospiringites*, *Flemingites* и другими известны бореальные формы (*Olenekites*) и роды семейств Prionitidae и Meekeoceratidae, не проникающих в альпийские районы Тетиса. Сходную картину географических связей дают и среднетриасовые аммоноидеи, представленные родами *Gymnotoceras*, *Ussurites*, *Hollandites*, *Entomoceras*, *Frechites* и др. В более молодых отложениях этого района наиболее обильны такие характерные бореальные роды, как *Nathorstites* и *Dawsonites*.

Брахиоподы на Шпицбергене и Медвеьем немногочисленны. В основном это бореальные роды и виды, широко распространенные на Северо-Востоке СССР и в Арктической Канаде. Редкие южные виды (*Punctospirella stracheyi* из анизийского яруса и *Costispiriferina shalshalensis* из карнийского яруса), встреченные в этих районах, известны из гималайской части Тетиса, Приморья, Северо-Востока СССР и Канады, но не обнаружены в западных частях Тетиса. Все эти данные указывают на то, что обмена фаунами непосредственно между западными частями Тетиса и древними акваториями, окружавшими Шпицберген, не происходило, несмотря на близкие климатические условия и отсутствие резких температурных барьеров, в пользу чего свидетельствует теплолюбивый облик поздне триасовой флоры последнего района. Соответственно географическое распространение ряда групп триасовых беспозвоночных также объяснимо. Более того, если считать, что в триасе не было Атлантического океана, даже отдаленно напоминавшего современный, а значит, отсутствовали связи между южными и северными морями в этом районе, удается объяснить некоторые парадоксы.

Как известно, в резком противоречии находятся бореальный облик морской фауны триаса Шпицбергена и явно теплолюбивая флора этого района (Вахрамеев и др., 1970). Это может быть объяснено только полной изоляцией района от южных бассейнов, что, несмотря на благоприятные климатические условия, препятствовало развитию южных морских форм.

Также, по-видимому, необязательно признание существования в триасовом периоде локального бассейна в центральной части современного Атлантического океана, связывающего Тетис с Калифорнийским заливом (Посейдона Шухерта). Никакой необходимости в привлечении этого гипотетического бассейна для объяснения расселения триасовых аммоноидей не видел Помпецкий (Pompeckj, 1909) и Артхабер (Arthaber, 1911), но его существование всячески доказывали Смит (Smith, 1912) и вслед за ним Динер (Dinert, 1915), располагавшие более полными данными по восточным частям Тетиса и Северной Америке. Эти авторы полагали, в частности, что на существование непосредственных связей между Калифорнийским заливом и Тетисом указывает значительное сходство аммоноидей из триасовых слоев Айдахо и одновозрастных отложений Альп, а также отсутствие многих форм комплекса в Гималаях, которые Динер считал транзитным пунктом между альпийской зоной Тетиса и акваториями, примыкающими к Тихому океану.

Новые исследования ряда слабо изученных районов (Chao, 1959; Захаров, 1968, и др.) позволили выявить американские формы в восточных частях Тетиса и значительно расширили к востоку географию альпийских форм. В связи с этим в настоящее время вполне можно объяснить сходство американских и альпийских фаун позднего оленека их географическими связями через северную часть Тетиса и бассейны, примыкавшие к Тихому океану. Отсутствие в Гималаях нескольких родов, общих для Альп и Америки в карнийском веке (*Homerites*; *Hauerites*, *Metasibirites*) и на которые ссылался Динер при обосновании Посейдона, также вполне может быть объяснено миграцией фауны через северную

часть Тетиса, карнийские формы которой, к сожалению, пока изучены крайне слабо.

С другой стороны, признание Посейдона приводит к серьезным трудностям при попытке объяснить географическое распространение бентоса, в первую очередь брахиопод. В обеих частях Америки неизвестны представители тетических групп (*Koninckinacea*, *Thecospirigacea*, *Thecideacea*, *Petzziidina*), несмотря на обилие в этих районах карбонатных толщ с кораллами и рифогенных образований (Перу), к которым обычно приурочены представители первых трех надсемейств. Все эти группы имеют чрезвычайно характерный внешний облик, легко идентифицируются, и полное отсутствие даже ссылок в стратиграфической литературе на находки строфоменоидных брахиопод в Новом Свете не может быть объяснено неполнотой изученности, это достоверный факт.

Наличие кораллов в Калифорнийском заливе указывает на существование в позднем триасе в этом районе температурных условий, близких к Альпам, и если принять Посейдон в качестве западного продолжения Тетиса, совершенно непонятными остаются барьеры, препятствовавшие проникновению разнообразнейших альпийских брахиопод в Новый Свет, особенно если учесть их широкое расселение на многие тысячи километров к востоку от Альп. Таким образом, история расселения морской фауны триаса не дает убедительных примеров существования в это время морских бассейнов на месте современного Атлантического океана. Более того, она может быть в общих чертах объяснена без привлечения этой акватории.

Индийский океан, насколько нам известно, лишь однажды частично реконструировался для объяснения географических связей морской фауны триаса. Дуглас (Douglas, 1929), обнаружив ряд малайских пелеципод в норийских отложениях Ирана и учитывая отсутствие малайских элементов в одновозрастных фаунах Гималаев, полагал, что Иран и Индонезия были связаны не через Гималаи, а через вновь возникшие бассейны в результате раскола Гондваны. Впоследствии отдельные малайские виды и в первую очередь род *Indopecten*, на распространении которого Дуглас строил свои выводы, были встречены как в Гималаях (Hudson, Jefferies, 1961), так и на Кавказе (Робинсон, 1937; и др.), Памире (Жушлин, 1969) и в других районах. Палеогеографические построения Дугласа совершенно справедливо были подвергнуты сомнению (Hudson, Jefferies, 1961).

Сильное обеднение триасовых фаун Новой Зеландии, отсутствие в ней многих тетических таксонов наиболее вероятно объясняются ее нотальным характером, что вполне согласуется с представлениями мобилистов, в палеогеографических реконструкциях которых Новая Зеландия помещается между полюсом и южным пустынным поясом, т. е. в умеренной зоне.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева Р. Е. 1969. Новые своеобразные пшждедевонские спирифериды (подотряд *Athyridina*).—«Докл. АН СССР», т. 187, № 5.
- Аскеров Р. Б. 1965. Позднеюрские брахиподы азербайджанской части Малого Кавказа и их стратиграфическое значение. Автореф. канд. дисс. Баку.
- Астахова Т. В. 1968. Стратиграфичне розчленування триасових вклад в Криму.—«Докл. АН УССР. Сер. Б», № 12.
- Афицкий А. П. 1967. К проблеме рэтского яруса.—«Труды СВКНИИ», вып. 30. Магадан.
- Бабанова Л. П. 1964. Новые данные о юрских брахиподах.—«Палеонт. журн.», № 1.
- Бабанова Л. П. 1965. Новый род теребратуловидных брахипод из средней юры Горного Крыма.—«Палеонт. журн.», № 4.
- Бешчи З. 1949. Трпяска брахиподска фауна из Сельяна у Пшвп. Геол. анала. Балканск. полуостр., кн. XVII.
- Вахрамеев В. А., Добрускина И. А., Заклинская Е. Д., Мейен С. В. 1970. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени.—«Труды ГИН», вып. 208.
- Ву Хук, Дагис А. С., Кипарисова Л. Д., Нгуен Ба Нгуен, Сребодольская И. Н., Чыонг Кам Бао. 1965. Руководящие формы ископаемых фауны и флоры трпаса Северного Вьетнама. Ханой.
- Ганев М. 1961. Стратиграфия на трпасе от Лудакамчийская для на пзточна Стара Планина.—«Труд. върху геол.» България. Сер. стр. и тект, кн. 2.
- Геологическое развитие Японских островов. 1968. М., «Мир».
- Геология Северного Вьетнама. 1965. Под ред. А. Е. Довжикова. Ханой.
- Гловер Р. 1965. Биогеографические границы: типы распределений.— В кн.: Океанография. М., «Прогресс».
- Грунт Т. А. 1965. Надсемейство *Athyridacea*.— В кн.: Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. М., (Труды ПИН, т. 108).
- Грунт Т. А. 1968. Род *Spirigerella* и его типовой вид *Spirigerella derbyi*.—«Палеонт. журн.», № 3.
- Гурьянова Е. Ф. 1957. Закономерности распределения современной морской фауны и принципов районирования мирового океана.— В кн.: Вопросы палеогеографии и биостратиграфии. (Труды I сесс. Всес. палеон. об-ва).
- Давиташвили Л. Ш. 1969. Причины вымирания организмов. М., «Наука».
- Дагис А. С. 1958. Развитие петли у некоторых трпасовых *Terebratulida*.—«Труды АН ЛитССР. Сер. Б», № 3 (15).
- Дагис А. С. 1959а. Новые трпасовые роды *Terebratulida*.—«Научные сообщения Ин-та геол. и геогр. АН ЛитССР», т. IX.
- Дагис А. С. 1959б. Новые трпасовые *Terebratellacea*.—«Труды АН ЛитССР. Сер. Б», № 3 (19).
- Дагис А. С. 1961а. Новый род трпасовых спириферид *Triadispira* gen. nov.—«Докл. АН СССР», т. 141, № 2.
- Дагис А. С. 1961б. Два новых рода трпасовых рпнхвеллид.—«Палеонт. журн.», № 4.
- Дагис А. С. 1962а. Новые *Spiriferinacea* из верхнетрпасовых отложений Северо-Западного Кавказа.—«Палеонт. журн.», № 2.
- Дагис А. С. 1962б. Некоторые новые и малозвестные верхнетрпасовые атириды.—«Научные сообщения Ин-та геол. и геофиз. АН ЛитССР», т. XIV.
- Дагис А. С. 1963а. Верхнетрпасовые брахиподы юга СССР. М., Изд-во АН СССР.
- Дагис А. С. 1963б. Проблема рэтского яруса.—«Геол. и геофиз.» № 8.
- Дагис А. С. 1965. Трпасовые брахиподы Сибири. М., «Наука».
- Дагис А. С. 1968. Юрские и раннемеловые брахиподы Сибири. М., «Наука».
- Дагис А. С. 1969. Репшзия семейства *Labaiidae*.—«Палеонт. журн.», № 1.
- Дагис А. С. 1972а. Постэмбриональное развитие брахидия позднемеловых

и мезозойских Terebratulida.— В кн.: Вопросы морфологии, системы и филогении в палеонтологич. (Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, вып. 112).

Дагис А. С. 1972б. Морфология и система мезозойских ретциопдных брахиопод.— В кн.: Вопросы морфологии, системы и филогении в палеонтологич. (Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, вып. 112).

Дагис А. С. 1972в. Явления метакореза среди триасовых спириферий.— В кн.: Проблемы палеогеографии мезозоя Сибири. (Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, вып. 111).

Дагис А. С. 1972г. Ультраструктура раковин текоспирид и их положение в системе брахиопод.— «Палеонт. журн.», № 3.

Дагис А. С., Шванов В. Н. 1965. Об открытии среднего триаса в таврической свите Крыма.— «Докл. АН СССР», т. 164, № 1.

Динер К. 1934. Основы биостратиграфии. М.

Дронов В. И., Левен Э. Я. 1961. К вопросу о геологии Юго-Восточного Памира.— «Сов. геол.», № 11.

Захаров Ю. Д. 1968. Биостратиграфия и аммоноидеи нижнего триаса Южного Приморья. М., «Наука».

Зенкевич Л. А. 1965. Предисловие.— В кн.: Океанография. М., «Прогресс».

Иванова Е. А. 1943. О функциональном значении апикального аппарата спириферид.— «Известия АН СССР». Отд. биол. наук, № 5.

Иванова Е. А. 1949а. Онтогенез некоторых каменноугольных брахиопод.— «Труды ПИН», т. 20.

Иванова Е. А. 1949б. Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины.— «Труды ПИН», т. 21.

Иванова Е. А. 1959. К стратиграфии и эволюции спириферид (Brachiopoda).— «Палеонт. журн.», № 4.

Иванова Е. А. 1960. Отряд Spiriferida.— В кн.: Основы палеонтологич. Мшанки, брахиоподы. М., Изд-во АН СССР.

Иванова Е. А. 1962. Экология и развитие брахиопод силура и девона Кузнецкого, Митусинского и Тувинского бассейнов.— «Труды ПИН», т. 88.

Иванова Е. А. Объем и происхождение отряда Spiriferida.— «Палеонт. журн.», № 4.

Иванова Е. А. 1971. Введение в изучение спириферид (сравнительная морфология). М., «Наука».

Кац Ю. И. 1962. Новые роды позднемерловых замковых брахиопод Таджикской депрессии и прилежащих к ней регионов.— «Зап. геол. отд. Харьковского гос. ун-та», т. 15.

Камышан В. П. 1968. Новые данные о морфологии и систематике мезозойских струйчатых ринхонеллид.— «Палеонт. журн.», № 3.

Кипарисова Л. Д. 1947. Триасовые отложения СССР.— В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, т. VII.

Кипарисова Л. Д., Бычков Ю. М., Полуботко И. В. 1966. Позднетриасовые моллюски Северо-Востока СССР. Магадан.

Клубов Б. А. 1965. Триасовые и юрские отложения острова Вплъгельма.— В кн.: Материалы по геологии Шпицбергена. Л.

Конжукова Е. Д. 1948. О постэмбриональном развитии раковин и брахчального аппарата некоторых брахиопод.— «Известия АН СССР. Сер. биол.», № 1.

Конжукова Е. Д. 1957. Плеченогие (Brachiopoda) Дальневосточных морей.— В кн.: Исследования дальневосточных морей СССР, вып. IV.

Кульков Н. П. 1967. Брахиоподы и стратиграфия силура Горного Алтая. М., «Наука».

Кушлин Б. К. 1959. Новые данные о возрасте истыкской свиты и свиты чечеткинских конгломератов.— «Сов. геол.», № 12.

Кушлин Б. К. 1963. Стратиграфия триасовых отложений Центрального Памира.— В кн.: Материалы геол. Памира, вып. 1.

Кушлин Б. К. 1969. Стратиграфия и аммоноидеи триасовых отложений юго-восточного Памира. Автореф. канд. дисс. Душанбе.

Ли Сы-гуан. 1952. Геология Китая. М., ИЛ.

Лихарев Б. К. 1934. Брахиоподы.— В кн.: Циттель К. Основы палеонтологич. ч. I. Беспозвоночные.

Лю Хун-юн. 1962. Палеогеографический атлас Китая. М., ИЛ.

Макридин В. П. 1960. Надсемейство Thesideacea.— В кн.: Основы палеонтологич. Мшанки, брахиоподы. М., Изд-во АН СССР.

Макридин В. П. 1964. Брахиоподы юрских отложений Русской платформы и некоторых прилегающих областей. М., «Недра».

Макридин В. П., Кац Ю. И. 1964. Палеоблиогеографическое районирование позднемерловых морей Европы, Средней Азии и сопредельных стран.— «Бюлл. МОИП», отд. геол., т. 39, вып. 2.

Макридин В. П., Кац Ю. И. 1965. Значение обобщающих палеонтологич. исследований для стратиграфии и палеогеографии.— «Палеонт. журн.», № 3.

Макридин В. П., Кац Ю. И. 1966. Некоторые вопросы методики палеобioгеографических исследований.— В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М., «Наука».

Макридин В. П., Кац Ю. И., Кузьмичева Е. П. 1968. Принципы, методика и значение фауны коралловых построек для зоогеографического районирования юрских и меловых морей Европы, Средней Азии и сопредельных стран.— В кн.: Ископаемые рифы и методика их изучения. Свердловск.

Милорадович Б. В. 1937. Морфология брюшной створки спириферид.— В кн.: Проблемы палеонтологии, т. II, III.

Милославевич М. 1935. Прилог за назвање геологе Старе Рашке. Геол. анала. Балканск. полуостр., кн. XII.

Моисеев А. С. 1926. О триасовых известняках д. Бешуй в Крыму.— «Известия Геол. Ком.», т. 45, вып. 33.

Моисеев А. С. 1932. О фауне и флоре долины реки Салгир в Крыму.— «Известия ВГО», т. 51, вып. 39.

Моисеев А. С. 1934. Брахиоподы юрских отложений Крыма и Кавказа.— «Труды ВГО», вып. 203.

Моисеев А. С. 1936. О новых триасовых и лейасовых родах Rhynchonellidae.— «Труды Ленингр. об-ва естествосп.», т. 65, вып. 1.

Моисеев А. С. 1937а. О некоторых триасовых и юрских брахиоподах Памира.— «Материалы ЦНИГРИ. Сер. палеонт. и стратигр.», вып. 3.

Моисеев А. С. 1937а. О некоторых верхнетриасовых брахиоподах Верхоянско-Колымского края.— «Материалы ЦНИГРИ. Сер. палеонт. и стратигр.», вып. 3.

Моисеев А. С. 1938. О триасовых и юрских брахиоподах Памира.— «Труды Ленингр. об-ва естествосп.», т. 67, вып. 2.

Моисеев А. С. 1947. Брахиоподы.— В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, т. VII.

Морозова Н. П. 1969. О систематическом составе и распространении мшанок в триасе.— «Палеонт. журн.», № 2.

Никифорова О. И. 1937. Брахиоподы юрского силура среднеазиатской части СССР.— В кн.: Палеонт. СССР, т. 35, вып. 1.

Основы палеонтологии. Мшанки, брахиоподы. 1960. М., Изд-во АН СССР.

Пейве А. В. 1966. Основные черты тектоники Альпийского пояса Европы. (Тез. докл. выездной сессии на Кавказе 1966 г.)

Пейве А. В. 1969. Океаническая кора геологического прошлого.— «Геотектоника», № 4.

Попов Ю. Н. 1961. Триасовые аммоноидеи Северо-Востока Азии.— «Труды НИИГА», т. 79.

Прозоровская Е. Л. 1968. Юрские брахиоподы Туркмении. Изд-во Ленингр. ун-та.

Пчелина Т. М. 1965. Мезозойские отложения района Ван-Кейленфьорда (Зап. Шпицберген).— В кн.: Материалы по геологии Шпицбергена. Л.

Равкорн С. К. 1968. Связь палеомагнетизма с палеоклиматами.— В кн.: Проблемы палеоклиматологии. М., «Мир».

Ржонсницкая М. А. 1956. К систематике ринхонеллид. (Congr. Geol. Inter. XX session.). Mexico.

Ржонсницкая М. А. 1959. К систематике ринхонеллид.— «Палеонт. журн.», № 1.

Ржонсницкая М. А. 1964. Стратиграфия и брахиоподы девона окраин Кузнецкого бассейна. Автореф. канд. дисс. Л.

Ржонсницкая М. А., Лихарев Б. К., Макридин В. П. 1960. Отряд Rhynchonellida.— В кн.: Основы палеонтологии. Мшанки, брахиоподы. М., Изд-во АН СССР.

Робинсон В. Н. 1932. Геологический обзор области триаса и палеозоя рек Лабы и Белой на С. Кавказе.— «Труды ВГО», вып. 226.

Робинсон В. Н. 1937. К стратиграфии верхнего триаса Сев. Кавказа и Закавказья.— «Материалы ЦНИГРИ. Сер. палеонт. и стратигр.», сб. 3.

Розман Х. С. 1969. Позднеордовикские брахиоподы Сибирской платформы.— «Палеонт. журн.», № 3.

Рубель М., Модзалевская Т. 1967. Новые силурийские брахиоподы семейства Athyrididae.— «Известия АН ЭССР», т. XVI. Сер. Химия, геология, № 3.

Руженцев В. Е., Сарычева Т. Г. 1965. (ред). Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя.— «Труды ПИН», т. 108.

Сарычева Т. Г. 1949. Морфология, экология и эволюция подмосковных каменноугольных продуктид (роды *Dictyoclostus*, *Pugilis* и *Antiquatonia*).— «Труды ПИН», т. 18.

Сарычева Т. Г. 1964. Олдгамивоздные брахиоподы из перми Закавказья.— «Палеонт. журн.», № 3.

Сарычева Т. Г., Сокольская А. Н., Грунт Т. А. 1965. Брахиоподы.— В кн.: Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. (Труды ПИН, т. 108).

Синицын В. М. 1962. Палеогеография Азии. М.—Л., Изд-во АН СССР.

Славин В. П. 1961. Стратиграфическое положение рэтского яруса.— «Сов. геол.», № 3.

- Славин В. П. 1963. Триасовые и юрские отложения Восточных Карпат и Панонского среднего массива. М., Госгеолтехиздат.
- Славин В. И. 1964. Триасовые отложения Карпатско-Кавказской части Тетиса. (Международ. геол. конгресс, XXII сессия. Докл. сов. геологов).
- Славин В. И. 1967. Триас советской части восточных Карпат и смежных территорий юга СССР.— В кн.: Geol. sbornik, t. 18, № 2.
- Смирнова Т. Н. 1962. Новые данные по нижнемеловым даллпиддам (брахиоподы). «Палеонт. журн.», № 2.
- Смирнова Т. Н. 1965. О родах-спинонмах в надсемействе Rhynchonellacea.— В кн.: Палеонт. сборник, вып. 2, № 2.
- Сокольская А. Н. 1960. Отряд Strophomenida.— В кн.: Основы палеонтологии. Мшавки, брахиоподы. М., Изд-во АН СССР.
- Сорэн Е. 1960. Вьетнам, Лаос, Камбоджа.— В кн.: Стратиграфический справочник. М.
- Стелли Ф. 1963. Вероятная климатическая зональность в перм и ее значение.— В кн.: Проблемы перемещения материков. М., ИЛ.
- Степанов Д. Л. 1959. Неокатастрофизм в палеонтологии наших дней.— «Палеонт. журн.», № 4.
- Степанов Д. Л. 1967. Правильный путь к решению сложной проблемы.— «Палеонт. журн.», № 4.
- Стефанов А. 1936. Триаската фауна отъ Голо-Бърдо. Трудове на Българското природознательно дружество, кп. XVII.
- Сучич-Протич З. 1962. Триаски брахиоподи Динарида. Геол. анал. Балканск. полуостр., кн. 29.
- Сучич-Протич З. 1963. Триаски брахиоподи Динарида. Геол. анал. Балканск. полуостр., кн. 30.
- Тучков И. И. 1956. Фауна морского рета Северо-Востока Азии.— В кн.: Ежегодник Всес. палеонт. об-ва, т. XV.
- Тучков И. И. 1957. Новая стратиграфическая схема верхнего триаса и юры Северо-Востока СССР.— «Известия АН СССР. Сер. геол.», № 5.
- Тучков И. П. 1962. Стратиграфия верхнетриасовых, юрских, нижнемеловых отложений и перспективы нефтегазоносности Северо-Востока СССР. М., Госгеолтехиздат.
- Тучков И. П. 1966. Еще раз о проблеме рета и о верхней границе норийского яруса.— «Известия АН СССР, Сер. геол.», № 12.
- Устрицкий В. П. 1967. О положении Северного полюса в палеозое на основании палеонтологических данных.— «Геол. и геофиз.», № 1.
- Фредерикс Г. Н. 1916. Палеонтологические заметки. О некоторых верхнепалеозойских брахиоподах Евразии.— «Труды геол. комиссии. Нов. серия», вып. 156.
- Фредерикс Г. Н., 1918. О применении подразделений апикального аппарата к систематике брахиопод.— В кн.: Ежегодник Всероссийского палеонт. об-ва, т. II.
- Фредерикс Г. Н. 1919. Заметка о строении апикального аппарата *Brachiopoda testicardines*.— «Известия Российской Академии наук, 6 сер.», т. XII.
- Фромаже Ж. 1937. Проблема ретского яруса.— «Труды XVII сессии Междунар. геол. конгресса», т. 5.
- Шаллюмов А. П. 1960. Новые данные по стратиграфии верхнетриасовых и нижне-и средневюрских образований юго-западной части Горного Крыма.— «Докл. АН СССР», т. 132, № 6.
- Шевырев А. А. 1968. Триасовые аммоноидеи юга СССР.— «Труды ПИН», т. 119.
- Эйноор О. Л. 1964. Вопросы биогеографии в палеогеографическом атласе СССР.— В кн.: Методы палеогеографических исследований. М.
- Эйноор О. Л. 1966. Содержание в связи палеоэкологии и палеобιοгеографии.— В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М., «Наука».
- Ян Я., Ипп Я. 1962. Триасовые брахиоподы.— В кн.: Геология Цзяньшаня, т. 4, вып. 4. Пекин, «Наука». (на китайском языке).
- Acker V. 1907. Geologische verhältnisse der Gegend von Csetnek und Pelsucz. Jahresberichte für 1905. Budapest.
- Ager D. 1958. A monograph of the British Liassic Rhynchonellidae, pt. II.
- Ager D. 1959. The classification of the mesozoic Rhynchonelloidea.— «J. Paleontol.», № 2.
- Ager D. 1960. Nomenclatur problems in mesozoic Rhynchonelloidea.— «Geol. Mag.», vol. 97.
- Ager D. 1960—1964. The supposedly ubiquitous Tethyan brachiopods *Hallorella* and its Relations.— «J. Pal. Soc. Ind.», vol. V—IX.
- Ager D. V. 1962. A monograph on the British Liassic Rhynchonellidae, pt. III.
- Ager D. 1965. Mesozoic and Cenozoic Rhynchonellacea.— In: Treatise on invertebrate paleontology, pt. H.
- Ager D. 1967. A monograph of the British Liassic Rhynchonellidae, pt. IV.
- Ager D., Westermann G. 1963. New Mesozoic Brachiopods from Canada.— «J. Paleontol.», vol. 37, № 3.
- Alberti F. 1864. Ueberblick über die Trias. Stuttgart.

- Alexander J. 1948. A revision of the genus *Pentamerus* Sowerby and a description of the new species *Gypidula bravonium* from the Aymestry limestone of the main outcrop.—«Quart. J. Geol. Soc. London», vol. 103.
- Allan R. S. 1940. A revision of classification of terebratelloid brachiopoda.—«Conterbury Museum Records», vol. 4, № 6.
- Allan R. S. 1945. Paleozoic and Mesozoic brachiopod Faunes in New Zealand.—«Trans. Roy. Soc. New Zealand», vol. 75.
- Arkhipov Y. V., Bytshkov Y. M., Polubotko I. V., 1971. A new zonal scheme for triassic deposits from Northeast U. S. S. R. —Intern. Permian—Triassic conference, Calgary, Alberta.
- Armstrong J. 1969. The crossbladed fabrics of the shells of *Terrakea solida* (Etheridge and Dun) and *Streptorhynchus pelicanensis* Fletcher.—«Paleontol.», vol. 12, p. 2.
- Armstrong J. 1970. Microornaments of the spiriferid brachiopods *Notospirifer*, *Ingellarella* and *Subansiria*. Lethaia. vol. 3, № 3.
- Arthaber G. 1906. Die alpine Trias des Mediterrangebietes.— In: Frech F. *Letha geognostica* II. Mesozoicum.
- Arthaber G. 1911. Die Trias von Albanien.— «Beitr. Paläontol. Geol. Osterr. Ungarns», Bd. XXIV.
- Assmann P. 1915. Die Brachiopoden und Lamellibranchiaten der oberschlesischen Trias.—«Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst.», Bd. XXXVI/1, H. 3.
- Baker P. G. 1970. The growth and shell microstructure of the thecideacean brachiopod *Moonellina granulosa* (Moore) from the Middle Jurassic of England.—«Paleontol.», vol. 13, p. 1.
- Balogh K. 1961. Das Mesozoicum Nordungarns.—«Ann. Inst. Geol. publici. Hungarici», vol. 49, f. 2.
- Bayle C. E. 1878. Explication de la carte geologique de la France, vol. 4, pt. 1.
- Beecher C. 1890. *Koninckina* and related genera.—«Amer. J. Sci.», ser. 3, vol. 50. № 235.
- Beecher C. 1891. Development of the brachiopoda. Pt. I. Introduction.—«Amer. J. Sci.», ser. 3, vol. 41.
- Beecher C. 1892. Development of the Brachiopoda. Pt. II. Classification of the stages growth and Decline.—«Amer. J. Sci.», ser. 3, № 44.
- Beecher C. 1893. Some correlations of ontogeny and phylogeny in the brachiopoda.—«Amer. nat.», vol. 27.
- Beecher C. 1895. Revision of the families of loop bearing brachiopoda.—«Trans. Conn. Acad. Sci.», vol. 9.
- Beecher C., Clarke J. 1889. The development of some Silurian Brachiopoda.—«Mem. N. Y. State Museum», vol. 1 № 1.
- Beecher C. Schuchert C. 1893. Development of the brachial supports in *Dielasma* and *Zugospira*.—«Proc. Biol. Soc. Washington», vol. 8.
- Beerhoyer I. R. 1960. Search for the Past. An introduction to paleontology practice.—«Hall. Inc.», p. I—XIII.
- Berndt H. 1934. Trias und Jura des Ostbalkans.—«Verh. Sächs. Akad. Wiss., Math.—Phys. Kl.», Bd. 68.
- Berndt H., Kockel C. 1935. Aus der Trias Ostbulgariens.—«Zentralbl. Mineral. Geol. Paleontol.», Abt. B.
- Bürden K. 1952. Phylogenie und System der Brachiopoda Articulata.—«N. Jahrb. Mineral. Geol. Paleontol.», Monatsh. 3.
- Bienal G. 1967. New data on the genus *Dzieduszyckia* Siemiradzki, 1909.—«Acta paleontol. polon.», vol. XII, № 2.
- Bittner A. 1884. Aus den Salzburger Kalkhochgebirgen.— In: Zu Stellung der Hallstätter Kalke. (Verhandl. Geol. Reichsanst., № 6).
- Bittner A. 1886a. Über die Koninckiniden von St. Cassian etc.—«Verhandl. Geol. Reichsanst.».
- Bittner A. 1886b. Über einige nordostsibirische Brachiopoden.— In: E. V. Moissicovics «Arkische Triasfaunen» (Mem. Acad. Sci. St. Petersburg., 7 sér., T. XXXIII, № 6).
- Bittner A. 1888. Über das Auftreten von Arten der Gattung *Thecospira* Zugm. in der alpinen Trias.—«Verhandl. Geol. Reichsanst.».
- Bittner A. 1890. Brachiopoden der alpinen Trias.—«Abhandl. Geol. Reichsanst.», Bd. XIV.
- Bittner A. 1891a. Triasbrachiopoden von der Raxalpe und von Wildaugergebirge bei Hall in Tirol.—«Verhandl. Geol. Reichsanst.».
- Bittner A. 1891b. Triaspetrefakten von Balia in Kleinasien.—«Jahrb. Geol. Reichsanst.», Bd. XLI.
- Bittner A. 1892a. Brachiopoden der alpinen Trias. Nachtrag.—«Abhandl. Geol. Reichsanst.», Bd. XVII/2.
- Bittner A. 1892b. Neue Petrefakten aus der Trias von Balia in Kleinasien.—«Jahrb. Geol. Reichsanst.», Bd. XLII.
- Bittner A. 1893. Neue Koninckiniden des Alpines Lias.—«Jahrb. Geol. Reichsanst.», Bd. 43, № 1.
- Bittner A. 1894. Brachiopoden aus der Trias von Lagonegro in Unteritalien.—«Jahrb. Geol. Reichsanst.», Bd. XLIV.

- Bittner A.** 1895. Neue Brachiopoden und eine neue Halobia der Trias von Balia in Kleinasien.—«Jahrb. Geol. Reichsanst.», Bd. XLV.
- Bittner A.** 1896. Eine neue Form der triasischen Terebratuliden — gruppe der Neocentronellinen oder Juvavellinen.—«Verhandl. Geol. Reichsanst.».
- Bittner A.** 1899a. Trias Brachiopoda and Lamellibranchiata.—«Paleontol. Indica», ser. XV, Himalayan Fossils., vol. III, pt. 2.
- Bittner A.** 1899b. Versteinerungen aus der Triasablagerungen des Südussurigebietes in der ostsibirischen Küstenprovinz.—«Mem. Com. Geol. St. Petersburg», vol. VII, № 4.
- Bittner A.** 1900. Brachiopoden aus der Trias des Bakonyerwaldes. Resultate d. wissenschaftl. Erforschung d. Balatonsees, t. 1, Bd. 1.
- Bittner A.** 1902. Brachiopoden und Lamellibranchiata aus der Trias von Bosnien, Dalmatien und Venetien.—«Jahrb. Geol. Reichsanst.», Bd. LII.
- Blochman F.** 1908. Zur Systematik und geographischen Verbreitung der Brachiopoden. Zeitsch. Wiss. Zool., Bd. 90.
- Boeckh J.** 1872. Die geologischen Verhältnisse des Südlichen Teiles des Bakony. Mittel aus d. Jahrb. d. Ungar. Geol. Anst.
- Boehm C.** 1903. Über die obertriadische Fauna der Bäreninsel.—«Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl.», Bd. XXXVII, № 3. Stockholm.
- Boehm C.** 1908. Geologische Mitteilungen aus dem Indo-Australischen Archipel. VI. Vorjurassische Brachiopoden von Ambon.—«Neues Jahrb. f. mineral.», Beil. Bd. XXV.
- Boese E.** 1896. Über das Verhältnis von *Koninckina* Suess zu *Koninckella* Mun. Chalm.—«Z. Dtsch. geol. ges.», Bd. XLVIII.
- Boucot A. J., Johnson J. G., Staton R. D.** 1964. On some atrypid, retziid and athyrid Brachiopoda.—«J. Paleontol.», vol. 38, № 5.
- Boucot A. J., Johnson J. G., Staton R. D.** 1965. Suborder Retziidina.— In: Treatise on invertebrate paleontology, pt. H.
- Broili F.** 1904. Die Fauna der Pachycardientuffe der Seiseralp.—«Paleontograph.», Bd. 50.
- Brotzen E.** 1956. Stratigraphical studies on the Triassic fossils from Wadi Rumau, Israel.—«Arkiv for Mineral. Geol. Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl.», vol. 2, № 9.
- Brown I. A.** 1953. *Martiniopsis* Waagen from the Salt Range of India.—«J. and Proc. Roy. Soc. N. S. Wales», vol. 86.
- Buch L.** 1834. Über Terebrateln mit einem versuch sie zu classificieren und zu beschreiben.—«Mem. Soc. geol. France», vol. III.
- Buch L.** 1843. Über *Terebratula Mentzelii* in Tarnowitzer Muschelkalk.—«Neues Jahrb. f. Mineral.».
- Buckman S. S.** 1918. The brachiopoda of the Nanyau Beds, Northern Shan States, Burma.—«Paleontol. Indica, newser.», vol. 3, mem. 2.
- Bystricky J.** 1964. Slovensky Kras. Strasigrafia a Dasycladaccae mezozoika Slovenskeho krasu. Bratislava.
- Campbell J. D.** 1968. *Rastelligera* (Brachiopoda) of the Upper Triassic of New Zealand.—«Trans. Roy. Soc. N. Z.», vol. 6, № 3.
- Campbell K. S. W.** 1959. The Type Species of three Upper Paleozoic punctate Spiriferoids.—«Paleontol.», vol. 1, pt. 4.
- Campbell K. S. W.** 1961. Carboniferous fossils from the Kultung rocks of New South Wales.—«Paleontol.», vol. 4, pt. 3.
- Campbell K. S. W.** 1965. Australian Permian Terebratuloids.— In: Commonwealth of Australia, Department of National Development. Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics. Bull, № 68.
- Campbell K. S. W., Talent J. A.** 1967. *Malurostrophia* a new genus of Strophodontid Brachiopod from the Devonian of Australia.—«Roy. Soc. Victoria», vol. 80, pt. 2.
- Carter I. H.** 1967. Mississippian brachiopods from the Chappel limestone of Central Texas.—«Bull. Amer. Paleontol.», vol. 53, № 238.
- Casati P., Gnaccolini M.** 1967. Geologia delle Alpi Orobic occidentali.—«Riv. ital. paleontol. e stratigr.», vol. 73, № 1.
- Catullo F.** 1947. Memoria geognostica paleozoica sulle Alpi Veneta.—«Mem. Soc. Ital. Sci. Modena», vol. XXIV.
- Chao K.** 1959. Lower Triassic Ammonoidea from Western Kwangsi, China.—«Paleontol. Sinica», new. ser. B., № 9.
- Chao K.** 1965. The Permian ammonoid — bearing formations of south China.—«Scientia Sinica», vol. 4, № 12.
- Cloud P.** 1942. The terebratulid brachiopods of the Silurian and Devonian.—«Geol. Soc. Amer.», Prof. Pap., № 38.
- Cloud P.** 1944. Permian brachiopods.— In: King R., Dunbar C. et al. Geology and paleontology of the Permian area northwest of Las Delicias, Southwestern Coahuila, Mexico. (Geol. Soc. Amer., Spec. Pap., № 52).
- Collignon M., Desreumaux C., Monner C.** 1968. Decouverte d'une faune triassique (anissienne) dans le region de Kratie', Combodge. C. R. Acad. Sci. France, t. 267, № 20.
- Cooper G. A.** 1942. New genera of North American brachiopods.—«J. Wash. Acad. Sci.», vol. 32, № 8.
- Cooper G. A.** 1944. Phylum brachiopoda.— In: Shimer H., Shrock R. Index fossils of North America.

- Cooper G. A. 1956. Chazyan and related Brachiopods.—«Smithsonian Misc. Coll.», vol. 127.
- Cooper G. A. 1957. Loop development of the Pensylvanian terebratulid Cryptacanthia.—«Smithsonian Misc. Coll.», vol. 127.
- Cooper G. A. 1959. Genera of Recent and Tertiary rhynchonelloid brachiopods.—«Smithsonian Misc. Coll.», vol. 139.
- Cooper G. A., Grant R. 1969. New Permian Brachiopods from Texas.—«Smithsonian Contrib. Paleontol.», № 1.
- Cooper G., Grant R. 1971. Lift high the lamp — shell, that its light may illuminate the principles and practices of correlation in the Permian. Internat. Permian — Triassic conference, Calgary (Program with abstracts).
- Cooper G. A., Muir-Wood H. 1951. Brachiopod homonyms.—«J. Wash. Acad. Sci.», vol. 41, № 6.
- Corroy G. 1927. Les Spiriferides du Lias europeen et principalement du Lias de Lorraine et d'Alsace.—«Ann. paleontol.», vol. 16, f. 1.
- Cowan R. 1966. The Distribution of Punctae on the Brachiopod Shell.—«Geol. Mag.», vol. 103, № 3.
- Cowan R., Rudwick M. J. S. 1966. A spiral brachidium in the Jurassic chonetoid brachiopod *Cadomella*.—«Geol. Mag.», vol. 103.
- Cowan R., Rudwick M. J. S. 1967. Bittnerula Hall and Clarke and the evolution of cementation in the Brachiopoda.—«Geol. Mag.», vol. 104, № 2.
- Dagis A. S., Ustritsky V. I. 1971. Patterns of marine faunal distribution and evolution in the Uppermost Permian and Lowermost Triassic. Internat. Permian — Triassic conference, Calgary (Program with abstracts).
- Dall W. H. 1877. Index to the names which have been applied to the subdivisions of the Class Brachiopoda.—«Bull. U. S. Nat. Mus.», vol. 8.
- Davidson T. 1851—1884. Monograph of British fossil Brachiopoda. Paleontogr. Soc., vol. I—VI.
- Delance J. H., Tintant H. 1965. Les Dictyothyris du Jurassique de Bourgogne.—«Ann. paleontol.», T. 51, f. 2.
- Deslongchamps E. 1884. Notes sur les modifications a apporten a la classification des Terebratulidae. Etude critiques sur le brachiopodes nouveaux ou peu connus.—«Bull. Soc. Linéenne Normandie», ser. 3, vol. 8.
- De Toni A. 1914. Illustrazione della fauna triasica di Valdepena (Cadore).—«Mem. Ist. geol. e mineralog. Univ. Padova», vol. 11.
- Diener C. 1906. The fauna of the Tropites limestone of Byans.—«Paleontol. Indica», ser. XV, vol. V, pt. 1.
- Diener C. 1907. The fauna of the Himalayan Muschelkalk.—«Paleontol. Indica», ser. XV, vol. V, pt. 2.
- Diener C. 1908. Ladinic, carnic and noric fauna of Spiti.—«Paleontol. Indica», ser. XV, vol. V, pt. 3.
- Diener C. 1912. Triassic fauna of Kashmir.—«Paleontol. Indica», new ser. vol. V, №1.
- Diener C. 1915. Die marinen Reiche der Triasperiode.—«Denkschr. Kais. Akad. Wien».
- Diener C. 1920. Brachiopoda triadica. Fossilium catalogus, t. 10.
- Di-Stefano G. 1912. La dolomia principale dei dintorni di Palermo e di Castellamare del Golfo (Trapani).—«Paleontograf. Ital.», vol. XVIII.
- Douville H. 1879. Note sur quelques genres de Brachiopodes (Terebratulidae et Waldheimiidae).—«Bull. Soc. geol. France», ser. 3, T. VII.
- Drot J. 1953. Brachiopodes du Trias et de l'infralias de Nouvelle — Caledonie. Sci. de la Terre, T. I, № 1,2.
- Drot J. 1964. Rhynchonelloidea et Spiriferoidea siluro-devoniens du Maros pre-saharien.—«Notes et Mem. Serv. Geol. Maroc.», № 178.
- Drot J., Westbroek P. 1966. *Iberirhynchia santalucensis*, nouveaux Rhynchonellacea du Devonien De Leon (Espagne). Leidse geol. Mededel., vol. 38.
- Dunker W. 1851. Über die im Muschelkalk Oberschlesiens his jetzt gefundenen Mollusken.—«Paleontograph.», Bd. 1..
- Dunlop G. M. 1962. Shell development in *Spirifer trigonalis* from the Carboniferous of Scotland.—«Paleontol.», vol. 4, pt. 4.
- Dunbar C. C. 1955. Permian brachiopod faunas of Central-East Greenland. «Medd. Gronland», Bd. 110, № 3.
- Eck H. 1862. Der Opatowitzer Kalkstein des oberschlesischen Muschelkalkes. Zeitschr. Dtsch. Geol. Ges., Bd. XIV.
- Eck H. 1865. Über die Formationen des bunten Sandsteins und des Muschelkalkes in Oberschlesien und ihre Versteinerungen. Berlin.
- Eck H. 1880. Beitrag zur Kenntniss des sudeutschen Muschelkalkes. Zeitschr. Dtsch. Geol. Ges., Bd. XXXII.
- Ekman S. 1953. Zoogeography of the sea. London.
- Elliott G. F. 1947. The development of a British Aptian brachiopod.—«Proc. Geologists, Assoc.», vol. 58.
- Elliott G. F. 1949. The brachial development of *Krausina* (Brachiopoda).—«Ann. and Mag. Natur. History», ser. 12, vol. 2.

- Elliott G. F. 1950. The genus *Hamptonina* and the relation of Post — Paleozoic Brachiopods to Coral reefs.—«Ann. and Mag. Natur. History», ser. 12, vol. 3, № 29.
- Elliott G. F. 1951. On the geographical distribution of terebratelloid Brachiopods.—«Ann. and Mag. Natur. History», ser. 12, vol. 4.
- Elliott G. F. 1952. The internal structure of some western Australian cretaceous brachiopods.—«J. Roy. Soc. West. Australia», vol. 36.
- Elliott G. F. 1953a. Brachial development and evolution of terebratelloid brachiopods.—«Biol. Revs Cambridge Philos. Soc.», vol. 28.
- Elliott G. F. 1953b. The classification of the thecidean brachiopods.—«Ann. and Mag. Natur. History», ser. 12, vol. 6.
- Elliott G. F. 1955. Shell structure of Thecidean Brachiopods.—«Nature», vol. 175.
- Elliott G. F. 1957. The origin of the Terebratellacea (Brachiopoda).—«Ann. and Mag. Natur. History», ser. 12, vol. 10.
- Elliott G. F. 1959. Six new genera of Mesozoic Brachiopods.—«Geol. Mag.», vol. 96.
- Elliott G. F. 1965. Order uncertain — Thecideidina.— In: Treatise on invertebrate paleontology, pt. H.
- Emmrich H. 1853. Geognostische Beobachtungen aus den östlichen bayerischen und den angränzenden osterreichischen Alpen.—«Jahrb. K. K. Geol. Reichsanst.», Bd. 4.
- Emmrich H. 1855. Notiz über den Alpenkalk der Lienzer Gegend. «Jb. geol. Bundesanst.», Bd. 6.
- Finlay H. J. 1927. New specific names for austral Mollusca.—«Trans. and Proc. New Zealand Inst.», vol. 57.
- Fischer P., Oehlert D. 1891. Expeditions scientifiques du Travailleur et du Talisman pendant les années 1880—1883. Brachiopods. Paris.
- Fischer P., Oehlert D. 1892. Mission scientifique du Cap Horn (1882—1883). Brachiopodes.—«Bull. Soc. histoire natur. Autum», vol. 5.
- Fleming C. A. 1953. A Triassic Oyster from New Zealand.—«J. N. Z. Inst. Sci. Techn.», ser. B., vol. 35.
- Frantzen W. 1881. *Terebratula ecki* und des Lager dieser Versteinerung.—«Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst.».
- Frehold H. 1939. Stratigraphie und invertebrate fauna der älteren Eotrias. Skrifter om Svalbard og Ishavet, № 77.
- Frech F. 1900. Neue Zweischaler und Brachiopoden aus der Bakonyer Trias. Resultate d. wissenschaftl. Erforschung d. Balatonsees. Paleontol. Anhangz., Bd. I, 6. 1.
- Friele H. 1877. The development of the skeleton in the genus *Waldheimia*.—«Arch. math. of naturvid.», vol. 2.
- Fromagei J. 1959. Etudes géologiques sur le Nord — Ouest du Tonkin et le Nord du Haut — Laos.—«Bull. d. serv. geol. de l'Indochine», vol. 29, f. 6.
- Gabb W. M. 1864. Description of the triassic fossils of California and the adjacent territories.—«Paleontol. of California», vol. 1.
- Gaetani M. 1966. *Decurtella*, nuovo genera triassica di Rhynchonellida.—«Riv. ital. paleontol.», vol. 72, № 2.
- Gansser A. 1966. The Indian Ocean and the Himalayas.—«Eclogae geol. hel.», vol. 59, № 2.
- Gauri K. L., Boucot A. J. 1968. Shell structure and classification of Pentameracea M'Coy, 1844.—«Palaeontogr.», Bd. 131, Abh. A.
- Giebel C. G. 1854. Die versteinungen im Muschelkalk von Lieskau bei Halle. Zeitschr. f. d. ges. Naturwissenschaften, Halle, Bd. III.
- Girard H. 1843. Über eine Reise nach Italien.—«Neues Jahrb. Mineral».
- Girty G. H. 1927. Description Carboniferous and Triassic fossils.—«Geol. Surv.» Profess. Paper, vol. 152.
- Goetel W. 1917. Die rhätische Stufe und der unterste Lias der subalpinen Zone in der Tatra.—«Bull. Acad. Sci. Cracovie, November — Dezember.
- Grant R. E. 1968. Structural adaptations in two Permian brachiopod genera, Salt Range, West Pakistan.—«J. Paleontol.», vol. 42, № 1.
- Grant R. E. 1970. Brachiopods from Permian — Triassic boundary beds and age of Chidru formation, West Pakistan. Stratigraphic boundary problems: Permian and Triassic of West Pakistan.
- Gregorio A. De. 1930. Fossili triassici della zona a *Rhynchonellina bitobata* Gemm. dei dintorni di Palermo.—«Ann. Geol. Paleont. Palermo», vol. 55.
- Gümbel C. W. 1861. Geognostische Beschreibung des bayerischen Alpengebirges. Gotha.
- Hall J., Clarke J. 1892—1895. An Introduction to the study of the genera of Paleozoic brachiopoda.—«N. Y. Geol. Surv.», vol. 8.
- Hall J., Clarke J. 1894. An Introduction to the study of the Brachiopoda. 13-th Ann. Rept. N. U. State Geologist for the year 1893.—«Paleontol.», pt. 2.
- Harrington H. J. 1962. Paleogeographical development of South America.—«Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geologists», vol. 46, № 10.
- Hector J. 1879. On the Fossil Brachiopoda of New Zealand.—«Trans. and Proc. New Zealand Inst.», vol. 11.

- Hofmann K. 1873. Beiträge zur Kenntnis der Fauna der Hauptdolomits and der älteren Tertiargebilde des Ofen — Kovacsier Gebirges. Mitteil. aus. d. Jahrb. d. Ungar. Geol. Anst., Bd. II.
- Homola V. 1952. Zprava o niapovani mesozoica na seksi Jasov.—«Vest. Ustred. ustavu Geol.», t. 27.
- Hsu Teyou, Chen K. 1944. Revision of the Chingyon Triassic Fauna from Kueichou.—«Bull. Geol. Soc. China», vol. 23, № 3, 4.
- Hudson R, Jefferies R. 1961. Upper Triassic Brachiopods and Lamellibranchs from the Oman peninsula, Arabia.—«Paleontol.», vol. 4, pt. 1.
- Jackson J. W. 1916. Brachiopod morphology.—«Geol. Mag.», vol. 3.
- Jacobshagen V. 1961. Zur Gliederung der mediterranen Trias. 1. Die Grenze Ladin—Karn.—«Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh.», Hf. 9.
- Jekelius E. 1936. Der weisse Triaskalk von Brasov.—«Annuarul Inst. geol. Romanei», vol. X^{II}.
- Jenks W. 1951. Triassic and Tertiary stratigraphy Cerro de Pasco.—«Bull. Geol. Soc. Amer.», vol. 26, № 2.
- Kanmera K. 1964. Triassic coral faunas of the Konose group in Kyushu.—«Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ.», ser. D, Geol., vol. XV, № 4.
- Kemezys K. J. 1965. Significance of punctae and pustules in brachiopods.—«Geol. Mag.», vol. 102, № 4.
- Kemezys K. J. 1967. Note on costellae in Orthid and Strophomenid Brachiopods.—«Geol. Mag.», vol. 104, № 5.
- King W. 1871. On the histology of the test of the class. Palliobranchiata.—«Trans. Roy. Ir. Acad.», vol. 24.
- Kirchner H. 1934. Die Fossilien des vürzburger Trias.—«Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., Monatsh.» Abt. B, № 1.
- Kittl E. 1903. Geologie der Umgebung von Sarajevo.—«Jahrb. Geol. Reichsanst.», Bd. LIII.
- Kittl E. 1903. Geologische Exkursionen im Salzkammergut. Umgebung von Ischl, Hallstatt und Aussee. Führer Exkurs. IX. Internat. Geol. Kongr., IV.
- Klipstein A. 1843. Beiträge zur geol. Kenntnis der östlichen Alpen. Gießen.
- Koken E. 1900. Über triassische Versteinerungen aus China.—«Neues Jahrb. f. Mineral.», № 1.
- Körner K. 1947. Marine (Cassianer — Raibler) Trias an Nevado de Acrotombo (Nord — Peru).—«Paleontogr.», Bd. 86, Lief. 5, 6.
- Kozłowski R. 1929. Les brachiopodes gothlandienes de la Podolie Polonaise.—«Palaeontol. polon.», vol. 1.
- Kraus T. E. 1965. Etudes morphologiques de quelques spiriferes devonians de la Chaîne Cantabrique.—«Leidse Geol. Mededel.», Deel 33.
- Krumbeck L. 1913. Obere Trias von Buru und Misol.— In: G. Boehm. Beiträge zur Geologie von Niederländisch — Indien. (Palaeontogr. Suppl., IV).
- Krumbeck L. 1923. Brachiopoden, Lamellibranchiaten und Gastropoden aus der oberen Trias der Insel Seran.—«Paleontogr.», Suppl. IV, Abt. III.
- Krumbeck L. 1924. Die Brachiopoden, Lamellibranchiaten und Gastropoden der Trias von Timor.— In: Paleontol. von Timor, Lief. XIII.
- Kuhn O. 1962. Lexique stratigraphique international, vol. 1, f. 8, Autriche.
- Kummel B. 1957. Suborder Ceratitina.— In: Treatise on invertebrate paleontology, pt. 1.
- Kummel B., Teichert C. 1966. Relations between the Permian and Triassic formations in the Salt Range and Trans — Indus ranges, West Pakistan.—«Neues Jahrb. Geol. und Paläontol.», Abh., Bd. 125.
- Kutassy A. 1934. Het Paleozoikum en de Trias van Oost Celebes. Verh. Geol. Mijnb. Gen. Nederland en Kol., Geol., ser. d, Bd. 10.
- Laube G. 1865. Die Fauna der Schichten von St. Cassian. II.— In: Brachiopoden und Bivalven. Denkschr. Akad. Wien, Bd. XXV.
- Lees E. J. 1934. Geology of the Laborge area, Yukon.—«Trans. Roy. Canad. Inst.», Toronto, vol. 20, № 43, pt. 1.
- Leidhold C. 1921. Beitrag zur genaueren Kenntnis und Systematic einiger Rhyntonelliden des reichsländischen Jura.—«Neues Jahrb. Geol. und Paläontol.», Bd. 44.
- Lindström G. 1865. Om Trias — och Juraförsteiningar from Spetsbergen.—«Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl.», Bd. VI, № 6.
- Loczy L. 1879. Wissenschaftliche Ergebnisse der Reise des Grafer Bela Szechenyi in Ostasien 1877/80. Die mitteltriadische Litoralfauna von Tschungtien.
- Logan A. 1961. An Indo — Pacific spiriferinid from the Northeastern. British Columbia.—«Bull. Canad. Petrol. Geol.», vol. 12, № 3.
- Logan A. 1967. Middle and upper triassic spiriferinid brachiopods from the Canadian Arctic Archipelago.—«Bull. Geol. Surv. Canada», № 155.
- Loretz H. 1875. Einige Petrefakten der alpinen Trias aus den Sudalpen.—«Zeitsch. Dtsch. Geol. Ges.», Bd. XXVII.
- Mahel M. 1957. Geologia Stratonскеј hornatiny. Geol. Prace, zosit 43.

- Mansuy H. 1913. Etude géologique du Yunnan oriental.—«Mem. serv. Geol. Indochine», vol. 1, f. 2.
- Martelli A. 1904. Il livello di Wengen del Montenegro meridionale.—«Bull. Soc. geol. Ital.», vol. XXIII.
- Martelli A. 1906. Contributo al Muschelkalk superiore del Montenegro. «Paleontogr. Ital.», vol. XII.
- Marwick J. 1953. Divisions and Faunas of the Hokonui System.—«Paleontol. Bull. N. Z. Geol. Surv.», № 21.
- McLearn F. N. 1942. The Neo-Triassic Cassianella fauna of Tyaughton Creck Valley.—«Canad. Field — Naturalist», vol. 56, № 7.
- Merhart G. 1910. Neue Funde aus der Trias der Bukovina.—«Mitt. Geol. Ges. Wien», Bd. III.
- Mojsisovics E. 1869. Über die Gliederung der oberen Triasbildungen der östlichen Alpen.—«Jb. Geol. Reichsanst.», Bd. 19.
- Mojsisovics E. 1874. Faunengebiete und Faziesgebilde der Trias — Periode in den Ostalpen.—«Jb. Geol. Reichsanst.», Bd. 24.
- Mojsisovics E. 1893. Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke.—«Abhandl. Geol. Reichsanst.», Bd. VI.
- Mojsisovics E. 1896. Über den chronologischen Umfang der Dachsteinkalken.—«Sitz. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl.», Bd. 105, Hf. 1.
- Mojsisovics E. 1902. Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke.—«Abhandl. Geol. Reichsanst.», Bd. 6, Jfg. 3.
- Mojsisovics E., Waagen W., Diener C. 1895. Gliederung der pelagischen Sedimente der Trias-Systems.—«Sitz. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl.», Bd. 104.
- Moore R. C. 1952. Evolution rates among crinoids.—«J. — Paleontol.», vol. 26, № 3.
- Moore C. 1860. On new Brachiopoda and the development of the loop in Terebratella.—«Geologist», vol. for 1860.
- Morse E. S. 1873. On the early stages of *Terebratulina septentrionalis* (Conthoug.). «Mem. Boston. Soc. Nat. Hist.», vol. 2.
- Münster G. 1841. Beiträge zur Geognosie und Petreolitenkunde des südöstlichen Tirol.
- Muir-Wood H. 1934. On the internal structure of some Mesozoic brachiopoda.—«Philos. Trans. Roy. Soc. London. ser. B», № 223.
- Muir-Wood H. 1935. The Mesozoic Paleontology of British Somaliland. Brachiopoda. Geol. Pal. Brit. Somaliland., pt. 2.
- Muir-Wood H. 1936. The Liassic Brachiopods Genera *Orthoidea* and *Orthotoma*.—«Ann. and Mag. Natur. History» ser. 10, vol. 17, London.
- Muir-Wood H. 1955. A History of the phylum Brachiopoda. British Mus. Natur. Hist.
- Muir-Wood H. 1965. Chonetidina, Mesozoic and Cenozoic Terebratulidina.— In: Treatise on invertebrate paleontology, pt. II.
- Munier-Chalmas M. 1880. Sur quelques genres des Brachiopodes.—«Bull. Soc. géol. France», ser. III, vol. 8.
- Muller S. W., Fergusson H. G. 1939. Mesozoic stratigraphy of the Hawthorne and Tonopah quadrangles, Nevada.—«Bull. Geol. Soc. America» vol. 50.
- Nakazawa K. 1958. The Triassic system in the Maizuru Zone, Southwest Japan.—«Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto», ser. B, vol. 24, № 4.
- Newell N. D. 1956. Catastrophism and the fossil record.—«Evolution», vol. 10, № 1.
- Newell N., Kummel B. 1942. Lower Eo-Triassic stratigraphy, Western Wyoming and Southeast Idaho.—«Bull. Geol. Soc. America», vol. 53.
- North F. I. 1920. On *Syringothyris* Winchel and certain Carboniferous Brachiopoda, referred to *Spiriferina*.—«Quart. J. Geol. Soc. London», vol. 76.
- Oehlert D. P. 1887. Brachiopodes.— In: Fischer P. Manuel de Conchylogie et de Paleontologie conchyliologique ou histoire naturelle des mollusques vivantes et fossiles. Paris.
- Oehlert D. P. 1901. Fossiles dévoniens de Santa-Lucia.—«Bull. Soc. géol. France», ser. IV, t. 1.
- Oppel A. 1865. Ueber ostindische Fossilreste (Fortsetzung). Pal. Mitt. Mus. Bayer. Staates.
- Oppel A., Suess E. 1865. Ueber die mutmasslichen Aequivalente der Kössener Schichten in Schwaben.—«Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien., Math.—naturwiss. Kl.», Bd. XXI.
- D'Orbigny A. 1847. Sur les Brachiopodes ou Palliobranches (deuxieme memoire).—«Compt. rend. acad. Sci.», vol. 25.
- Orlman A. 1896. Grundzuge der marine Tiergeographie. Jena.
- Pajaud D. 1968. La ueothenie chez les Theciides (Brachiopodes).—«Compt. rend. Acad. sci.», Paris, t. 267.
- Pajaud D. 1970. Monographie des Theciides (Brachiopodes).—«Mém. Soc. géol. France», nouv. ser., t. 43, mem. 112.
- Parona C. 1889. Studio monografica della fauna Raibliana di Lombardia. Pavia.
- Patruilus D. 1967. Le Trias des Carpates Orientales de Roumanie.— In: Geol. Sbornik, t. 18, № 2.

- Patrullius D., Blcauhu M. 1967. Le Trias Monts Apuseni.— In: Geol. Sbornik, t. 18, № 2.
- Pauca M. 1941. Recherches géologiques dans les Monts du Codru et de Moma.—«Anuarul. Inst. Geol. Rom.», t. XXI.
- Percival F. G. 1916. On the punctuation of the shells of Terebratulna.—«Geol. Mag.», vol. 3.
- Peters K. 1867. Grundlinien der Geographie und Geologie der Dobrudsha.—«Denkschr. Akad. Wien.», Bd. XXVII.
- Pevny J. 1964. Brachiopody severnej časti Malých Karpat. Geol., Prace, Zpravy 33.
- Philipp H. 1904. Geologisch — Palaeontologische Untersuchungen aus dem Gebiet von Predazzo.—«Z. Dtsch. geol. Ges.», Bd. XI.VII.
- Pia J. 1930. Grundbegriffe der Stratigraphie. Wien.
- Piroulet M. 1908. Note sommaire sur le Trias de la Nouvelle Calédonie.—«Bull. Soc. géol. France», ser. 4, t. VIII.
- Pitrat C. W. 1965. Spiriferida.— In: Treatise on invertebrate paleontology, pt. H.
- Pompeski I. G. 1895. Ammoniten des Rhät.—«Neues Jahrb. Min. Geol.», Bd. II.
- Pompeski I. G. 1909. Die Meere der Vorzeit. Göttingen.
- Pugin L. 1962. Le Rhétien, étage du Trias ou du Jurassique?— In: Coll. Jurassique Luxembourg 1962, Luxembourg. Inst. Grand — Ducal.
- Quenstedt F. A. 1871. Petrefaktenkunde Deutschlands. II. Die Brachiopoden. Leipzig.
- Reed F. 1944. Brachiopods and Mollusca from the Productus Limestones of the Salt Range.—«Paleontol. Indica», new ser., vol. 23, № 2.
- Reed T. 1927. Paleozoic and Mesozoic fossils from Yun — nan.— «Paleontol. Indica», new ser., vol. 10, pt. 1.
- Renz C. 1904. Neue Brachiopoden aus dem unteren Muschelkalk.— In: F. Frech. Neue Brachiopoden und Zweischaler aus der Bakonyer Trias. Res. d. wissenschaftl. Erforschung des Balatonsees. Bd. 1, T. 1.
- Roger J. 1952. Classe des Brachiopodes.— In: Traite de Paleontologie, t. II.
- Rollier L. 1915—1919. Synopsis des Spirobranches (Brachiopodes) jurassiques Célto — Suabes.—«Mem. Soc. Paleontol. Suisse», vol. 40, 42, 43, 45.
- Roslovitsev K. O., Azariou N. R. 1971. The Permian — Triassic boundary in Transcaucasia. Internat. Permian — Triassic conference, Calgary (Program with abstracts).
- Rothpletz A. 1886. Geologisch — palaeontologische Monographie der Vilsener Alpen, mit besonderer Berücksichtigung der Brachiopoden — Systematik.—«Palaeontologr.», Bd. 33, Lief. 1—3.
- Rudwick M. J. S. 1962. The feeding mechanisms of spire-bearing fossil brachiopods.—«Geol. Mag.», vol. 97.
- Rudwick M. J. S. 1965. Ecology and paleoecology.— In: Treatise on invertebrate paleontology, pt. H.
- Rudwick M. J. S. 1968. The feeding mechanism and affinities of the Triassic brachiopods *Theospira* Zugmayer and *Bactrymium* Eumrich.—«Paleontol.», vol. 11, pt. 3.
- Rudwick M. J. S. 1970. Living and fossil brachiopods.
- Sahni M. R. 1928. Morphology and Evolution of certain Jurassic Terebratulids.—«Ann. and Mag. Natur. History», ser. 10, vol. 2.
- Salomon W. 1895. Geologische und palaeontologische Studien über die Marwolata.—«Palaeontogr.», Bd. XLII.
- Sartenaer P. 1961. Etude nouvelle, en deux parties, du genre *Camarotoecchia* Hall et Clarke, 1893. Première partie: *Artypa congregata* Conrad, espece — type.—«Bull. Inst. Roy. Soc. Nat. Belg.», t. 37, № 22.
- Sass D. B. 1967. Electron microscopy, punctae and brachiopod genus *Syringothyris* Winchell, 1863.—«J. Paleontol.», vol. 41, № 5.
- Sass D. B., Monroc E. A. 1967. Shell — growth in recent Terebratuloid brachiopoda.—«Paleontol.», vol. 10, pt. 2.
- Sass D. B., Monroc E. A., Gerace D. T. 1965. Shell structure of Recent Brachiopoda. Science, vol. 149.
- Schaffhäutl K. 1851. Geognostische Untersuchung des Südbayerischen Alpengebildes. München.
- Schauthroth K. 1855. Übersicht der geognostischen Verhältnisse der Gegend von Recoaro im Vicentinischen.—«Sitzungsber. Akad. Wien», Bd. XVII.
- Schauthroth K. 1859. Kritisches Verzeichnis der Versteinerungen der Trias im Vicentinischen.—«Sitzungsber. Akad. Wien», Bd. XXXIV.
- Schindewolf O. H. 1954. Über die Faunenwende vom Paleozoicum zum Mesozoicum.—«Z. Dtsch. geol. Ges.», Bd. 105, T. 2.
- Schindewolf O. H. 1958. Zur Aussprache über die grossen erdgeschichtlichen Faunenschnitte und ihre Verursachung.—«Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh.», № 10.
- Schlothheim E. 1814. Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen in geognostischer Hinsicht.— In: Leonhards Taschenbuch für gesammte Mineralogie. Jahrg. VII.
- Schlothheim E. F. 1820. Die Petrefaktenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte. Gotha.
- Schlothheim E. F. 1822. Nachträge zur Petrefaktenkunde. Gotha.

- Schmidt H. 1964. Neue Gattungen paläozoischer Rhynchonellacea (Brachiopoda).—«Senckenberg. Iethaea», Bd. 45, № 6.
- Schmidt H. 1965. Neue Befunde an paläozoischen Rhynchonellacea (Brachiopoda).—«Senckenberg. Iethaea», Bd. 46, № 1.
- Schmidt H., McLaren D. J. 1965. Paleozoic Rhynchonellacea.—In: Treatise on invertebrate paleontology, pt. H.
- Schmidt M. 1928. Die Lebevelt unserer Trias. Oehringen.
- Schmidt M. 1938. Die Lebevelt unserer Trias. Nachtrag. Oehringen.
- Schreter Z. 1935. Die geologischen Verhältnisse der Umgebung von Aggtelek. Jahrb. Ungar. Geol. Ast. für 1925—28.
- Schuchert C. 1893. A classification of Brachiopoda.—«Amer. Geologist», vol. 11, № 3.
- Schuchert C. 1894. A revised classification of the spirebearing Brachiopoda.—«Amer. Geologist», vol. 13.
- Schuchert C. 1913. Brachiopoda.—In: K. Zittel. Text — book of paleontology, London.
- Schuchert C., Le Vene C. 1929. Brachiopoda (Generum et Generotyporum. Index et Bibliographia). Fossilium catalogus, pt. 42.
- Schuman D. 1965. Rhynchonelloidea aus dem Devon des Kantabrischen Gebirges (Nordspanien).—«Neues Jahrb. Geol. und Paläontol.», Abh. Bd. 123, № 1.
- Seebach K. 1861. Die Conchylienfauna der weimarischen Trias.—«Z. Dtsch. geol. Ges.», Bd. XIII.
- Seidlitz W. 1913. *Misolia*, eine neue Brachiopodengattung aus den Athyridenkalken von Buru und Misol.—In: G. Boehm. Beiträge zur Geol. v. Niederländ. Indien (Paleontograph., Suppl. IV).
- Siblik N. 1967. Ramenonozci noru z lokality Druava (Slovensky Kras). Geol. Prace, Zpravy, 43.
- Silberling N. I., Tozer E. T. 1968. Biostratigraphical classification of the Marine Triassic in North America.—«Geol. Surv. Canada, Prof. Paper», № 110.
- Simionescu J. 1910. Studii geologice si paleontologice din Dobrogea III. Fauna triasica della Desli Cairu, Acad. Romana, Publ. Adamachi, vol. IV.
- Smith J. P. 1912. The distribution of Lower Triassic Faunas.—«Amer. J. Geol.», vol. XX.
- Smith J. P. 1914. The Middle Triassic marine invertebrate faunas of North America.—«U. S. Geol. Surv., Prof. Paper», № 83.
- Smith J. P. 1927. Upper Triassic marine invertebrate fauna of North America.—«U. S. Geol. Surv., Prof. Paper», vol. 141.
- Sollas W. J. 1886. The «caecal processes» of the shells of Brachiopods interpreted as sense — organs.—«Proc. Roy. Dublin Soc.», vol. 5.
- Spath D. F. 1934. Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Pt. IV. The Ammonoidea of the Trias. London.
- Stehli F. G. 1954. Lower Leonhardian brachiopods of the Sierra Diablo.—«Bull. Amer. Mus. Natur. History», vol. 105, № 3.
- Stehli F. G. 1956. Evolution of the loop and lophophore in terebratuloid Brachiopods.—«Evolution», vol. X, № 2.
- Stehli F. G. 1961. New genera of Upper Paleozoic terebratuloids.—«J. Paleontol.», vol. 35.
- Stehli F. G. 1965. Paleozoic Terebratulida.—In: Treatise on invertebrate paleontology, pt. II.
- Steinich G. 1965. Die Artikulaten Brachiopoden des Rügener Schreibkreide (Unter Maastricht).—«Paläont. Abhandl.», Abt. A., Bd. 41, III, 1.
- Stoliczka F. 1866. Geological sections across the Himalayan Mountains etc.—«Mem. Geol. Surv. India», vol. 5.
- Sucic-Protic Z. 1969. Mesozoic brachiopoda of Yugoslavia. Univ. Belgrad. Monogr., № 1.
- Suess E. 1854. Brachiopoden der Kössener Schichten.—«Denkschr. Acad. Wien», Bd. VII.
- Suess E. 1855. Über die Brachiopoden der Hallstätter Schichten.—«Denkschr. Akad. Wien», Bd. IX.
- Taddei-Ruggiero E. 1968. Brachiopodi triassici della Pietra Maura (Lucania). Istituto di Paleontol. della Univer. di Napoli, Publ. № 26.
- Termier H., Termier G. 1952. Histoire géologique de la biosphère. Paris.
- Termier H., Termier G. 1956. La notion de migration en paléontologie. Geol. Rundschau, № 1.
- Termier G., Termier H., Pajaud D. 1966. Découverte d'une thécide dans le Permien du Texas.—«Compt. rend. Acad. sci.», Paris, t. 263.
- Thomas G. A. 1958. The Permian Orthotetacea of Western Australia.—«Bull. Bur. Mineral. Resources. Geol. and Geophys. Austral.», vol. 30.
- Thomas J. 1913. Materials for the paleontology of Zealand.—«Paleontol. Bull. N. Z. Geol. Surv.», № 1.
- Thomas J. 1926. A revision of the subfamilies of the Terebratulidae.—«Ann. and Mag. Natur. History», ser. 9, vol. 15.
- Thomson J. 1913. Materials for the paleontology of New Zealand.—«Paleontol. Bull. N. Z. Geol. Surv.», № 1.

- Thomson J. 1927. Brachiopod Morphology and Genera (Recent and Tertiary).—«New Zealand Board Sci. and Art.», Man. № 7.
- Tilman N. 1917. Die Fauna der unteren und mittleren Lias in Nord und Mittel Peru.—«Neues Jahrb. Min., Geol. Paläontol.», Bd. 41.
- Ting Pei-chen. 1965. The Permian and Triassic Brachiopods from Gangkang Valley, Tienchung district, Tsinghai province.—«Acta palaeontol. sinica», t. 13, № 2.
- Tokuyama A. 1957a. On the late triassic rhynchonellids of Japan.—«Japan. J. Geol. and Geogr.», vol. 28, № 1—3.
- Tokuyama A. 1957b. On some upper triassic spiriferinoids from the Sakawa basin.—«Trans. and Proc. Palaeontol. Soc. Japan.», № 27.
- Tokuyama A. 1958. On some terebratulides from the Middle Jurassic Naradani Formation in Shikoku, Japan.—«Japan. J. Geol. and Geogr.», vol. 29, № 1—3.
- Tommasi A. 1885. Note paleontologiche.—«Boll. Soc. Geol. ital.», vol. IV.
- Tommasi A. 1890. Rivista della fauna Raibliana del Friuli.—«Ann. R. Ist. Tecn. Zannon Udine», ser. 2, Anno VIII.
- Tommasi A. 1894. La fauna del calcare conchigliare di Lombardia. Pavia.
- Tommasi A. 1911. I fossili della lumachella triasica di Ghegna in Valsecca presso Roncobello. 1.—«Paleontograf. Ital.», vol. XVII.
- Tommasi A. 1913. La faunetta anisica di Valsecca in Val Brembana Rendic.—«R. Ist. Lomb. Sci. lett.», ser. 2, vol. XLVI.
- Toula F. 1896. Eine Muschelkalkfauna am Colte von Ismid in Kleinasien.—«Beitr. Z. Geol. und Paleontol. Osterr.», Bd. X.
- Tozer E. T. 1967. A standard for triassic time.—«Geol. Surv. Canada», Bull. 156. Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. H. 1965.
- Trechman C. 1918. The Trias of New Zealand.—«Quart. J. Geol. Soc. London», vol. 73, pt. 3.
- Trechman C. T. 1923. The Jurassic rocks of Zealand.—«Quart. J. Geol. Soc. London», vol. 79.
- Trumpy R. 1960. Über die Perm — Trias — Grenz in Ostgrönland und die Problematic stratigraphischer Grenze.—«Geol. Rundschau».
- Trumpy R. 1963. Discussion on Slavin: Au sujet du Rhetien.—«Mem. Bur. Recherch. Geol. Min.», vol. 15.
- Vandercammen A. 1955. A propos des perforations du test de *Syringothyris* et des genres voisins.—«Publ. Assoc. Etud. Paleont. Atratis. Houill.», Bruxelles, № 21.
- Vandercammen A. 1959a. Essai d'étude statistique des *Cyrtospirifer* du Frasnien de la Belgique.—«Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.», Mem. 145.
- Vandercammen A. 1959b. L'utilité fonctionnelle et mode des croissance des épines chez les *Spiriferidae*.—«Bull. Soc. geol. France», 7 ser., t. 1, № 7.
- Vegh S. 1964. A deli Bakony racti kepzodmenyeinek földtana.—«Geol. Hungarica», t. 14.
- Vinassa de Regny P. 1903. Fossili del Montenegro. I. Fauna dei calcari rossi e grigi del Sutorman.—«Mem. Acad. Sci. Ist. Bologna», ser. 5, t. X.
- Vokes H. E., Haas O. 1944. South American and European specimens of *Spodylospira*.—«J. Paleontol.», vol. 18.
- Waagen L. 1903. Brachiopoden aus den Pachycardientuffen der Seisser Alpe.—«Jahrb. Geol. Reichsaust.», Bd. 53.
- Waagen W. H. 1882—85. Salt Range Fossils, Part 4 (2) Brachiopoda.—«Paleontol. Indica», Mem, ser. 13.
- Wang J. 1955. New Genera of brachiopods.—«Scient. Sinica», vol. IV, № 2.
- Wanner J. 1907. Triaspetrefakten der Molusken und des Timorarchipelag.—«Neues Jahrb. f. Mineral.», Beil. Bd. XXIV.
- Wanner J. 1935. Lyttoniidae und ihre biologische und stammesgeschichtliche Bedeutung.—«Neues Jahrb. Miner. Geol. und Paläont.», Beil. Bd. 74 B.
- Wanner J., Knipscher H. C. S., Schenk E. 1952. Zur Kenntnis du Trias des Insel Seran (Indonesien).—«Ecloga. geol. helv.», vol. 45.
- Watson D. M. 1909. The loop of *Dielasma*.—«Geol. Mag.», vol. 6.
- Westerman G. 1962. The Mid — Triassic brachiopod *Spiriferina stracheyi* (Salter) from the Canadian Rocky Mountains.—«J. Alberta Soc. Petrol. Geologists», vol. 10, № 11.
- Whiteaves J. 1889. On some fossils from the triassic rocks of British Columbia.—«Contrib. to Canadian Palaeontol. I. Geol. Surv. of Canada».
- Wilckens O. 1927. Contributions to the paleontology of the New Zealand Trias.—«Paleontol. Bull. N. Z. Geol. Surv.», № 12.
- Wilckens W. 1909. Palaeontologische Untersuchung triadischer Faunen aus Umgebung von Predazzo.—«Verhandl. Naturhist. Med. Ver. Heidelberg.», N. F., Bd. X.
- Williams A. 1953. The classification of the strophomenoid brachiopods.—«J. Wash. Acad. Sci.», vol. 43, № 1.
- Williams A. 1956. The Calcareous Shell of the Brachiopoda and its Importance to their classification.—«Biol. Reviews», vol. 31, № 3.
- Williams A. 1965. Strophomenidina.—In: Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. H.
- Williams A. 1968a. Evolution of the shell structure of articulate brachiopods.—«Special papers in paleontol.», № 2.

- Williams A. 1968b. Shell structure of the bilingsellacean brachiopods.—«Paleontol.», vol. 11, p. 3.
- Williams A. 1968b. A history of skeletal secretion among articulata brachiopods.—«Lethaia», vol. 1, № 3.
- Williams A. 1970a. Origin of laminar — shelled articulate brachiopods.—«Lethaia», vol. 3.
- Williams A. 1970. Spiral growth of the laminar shell of the brachiopod *Crania*.—«Calc. Tiss. Res.»
- Williams A., Rowell A. J. 1965. Morphology. Evolution and phylogeny.— In: Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. H.
- Williams A., Wright A. 1961. The origin of the loop in articulate brachiopods.—«Paleontol.», vol. 4, p. 2.
- Winkler G. 1859. Die Schichten der *Avicula contorta* innerhalb und ausserhalb der Alpen. München.
- Winkler G. 1861. Der Oberkeuper nach Studien in den Bayerischen Alpen.—«Z. Dtsch. geol. Ges.», Bd. XIII.
- Wisniewska M. 1932. Les Rhynchonellides du jurassic superior de la Pologne.—«Paleontol. polon.», t. 2, № 1.
- Woehrmann S. 1889. Die Fauna der Sogenannten Cardita — und Raibler Schichten in den nordtiroler und bayerischen Alpen.—«Jahrb. Geol. Reichsanst.», Bd. 39.
- Woehrmann S. 1893. Die Raibler Schichten, nebst kritischer Zusammenstellung ihrer Fauna.—«Jahrb. Geol. Reichsanst.», Bd. 43.
- Woodward S. P. 1854. A manual of the mollusca, pt. 2. London.
- Wurm A. 1911. Untersuchungen über den geologischen Ban und die Trias in Arragonien.—«Z. Dtsch. geol. Ges.», Bd. 63.
- Zapfe H. 1963. Beiträge zur Paläontologie des nordalpinen Riffe. Zur Kenntniss der Fauna des Oberrhätischen Riffkalkes von Adnet, Salzburg.—«Ann. Naturhistor. Mus. Wien», Bd. 66.
- Zapfe H. 1964. Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Zur Kenntnis der Megalodontiden der Dachsteinkalkes im Dachsteingebiet und Tannengebirge.—«Ann. Naturhistor. Mus. Wien», Bd. 67.
- Zapfe H. 1965. Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Die Fauna der «erratischen Blöcke» auf der Falenbergien bei Gosan Oberösterreich.—«Ann. Naturhistor. Mus. Wien», Bd. 68.
- Zapfe H. 1967a. Beiträge zur Paläontologie der Nordalpinen Riffe. Die Fauna der Zlambach — Mergel der Fischerwiese bei Aussee, Steiermark.—«Ann. Naturhistor. Mus. Wien», Bd. 71.
- Zapfe H. 1967b. Fragen und Befunde von allgemeiner Bedeutung für die Biostratigraphie der alpinen Obertrias.—«Verh. Geol. Bundesanst.», Hf. 1/2.
- Zejsner K. 1845. Palaeontologia Polska. Warschau.
- Zenker J. 1834. *Delthyris flabelliformis* eine fossile Muschelart aus dem thüringischen Muschelkalk.—«Neues Jahrb. f. Mineral.»
- Zenker J. 1838. Historisch — topographisches Taschenbuch von Jena und seiner Umgebung. Jena.
- Ziethen Ch. 1830—1833. Die Versteinerungen Württembergs.
- Zittel K. 1870. Über den Brachialapparat bei einigen jurassischen Terebratuliden und über eine neue Brachiopodengattung. *Dimerella*.—«Palaeontogr.», Bd. XVII.
- Zugmayer H. 1880. Untersuchungen über rhätische Brachiopoden.—«Beitr. Z. Geol. und Pal. Osterr.», Bd. 1.
- Yabe H., Shimizu S. 1927. The Triassic Fauna of Rifū, near Sendai.—Sci. Rept. Tohoku Imp. Univ., sec. II, vol. 11, № 2.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Все изображения раковин со стороны спинной створки обозначены буквой *a*, со стороны брюшной створки — *b*, сбоку — *c*, с лобного края — *г*, с замочного края — *д*. Где не указаны увеличения, раковины изображены в натуральную величину.

Приняты следующие сокращения музеев, из фондов которых был использован материал в данной работе:

БМ — Британский музей естественной истории;

ЛГУ — Палеонтологический музей кафедры исторической геологии геологического факультета Ленинградского государственного университета;

ЦГМ — Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей им. Ф. Н. Чернышева.

Все остальные изображенные экземпляры хранятся в Институте геологии и геофизики Сибирского отделения АН СССР (ИГиГ).

Т а б л и ц а I

Срезы через кардинальные части раковин (×10)

- Ф и г. 1. *Rhacina pyriformis*; экз. № 394/325; Северо-Западный Кавказ, г. Скарда, норийско-рэтские отложения.
Ф и г. 2. *Cubanothyris elegans*; экз. № 394/326; Северо-Западный Кавказ, р. Куна, норийский ярус.
Ф и г. 3. *Lobothyris praepunctata*; экз. № 394/327; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, норийский ярус.
Ф и г. 4. *Angustothyris angustaeformis*; экз. № 394/328; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, аивзийский ярус.

Т а б л и ц а II

Срезы через кардинальные части раковин (×10)

- Ф и г. 1. *Pamirothyris kushlini*; экз. № 394/329; Юго-Восточный Памир, сай Кастанат-Джилга, норийско-рэтские отложения.
Ф и г. 2. *Triadithyris gregariaformis*; № 394/330; местонахождение и возраст те же.
Ф и г. 3. *Adygella cubanica*; экз. № 394/331; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, норийский ярус.
Ф и г. 4. *Adygelloides labensis*; экз. № 394/332; Северо-Западный Кавказ, г. Ятиргварта, норийско-рэтские отложения.
Ф и г. 5. *Adygelloides labensis*; экз. № 394/333; местонахождение и возраст те же.

Т а б л и ц а III

Срезы через кардинальные части раковин

- Ф и г. 1. *Crurirhynchia kiparisovae*; экз. № 394/335; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, норийский ярус (×11).
Ф и г. 2. *Halorella amphitoma*; экз. № 394/336; Юго-Восточный Памир, сай Шилды, норийский ярус (×12).
Ф и г. 3. *Halorelloidea rectifrons*; экз. № 394/338; местонахождение и возраст те же (×12).

Т а б л и ц а IV

Срезы через кардинальные части раковин

- Ф и г. 1. *Trigonirhynchella trigona*; экз. № 394/342; Северо-Западный Кавказ, р. Куна, норийский ярус (×9).

- Ф и г. 2. *Robinsonella mastakanensis*; экз. № 394/343; Северо-Западный Кавказ, г. Скирда; норрийско-рэтские отложения (×8).
- Ф и г. 3. *Euzinella* sp.; экз. № 394/344; Северо-Западный Кавказ, г. Скирда, норрийско-рэтские отложения (×12).
- Ф и г. 4. *Piarorhynchella mangyshlakensis*; экз. № 394/345; Северо-Восток СССР, р. Булун, норрийско-рэтские отложения (×12).

Т а б л и ц а V

Срезы через кардинальные части раковин

- Ф и г. 1. *Tetractinella trigonella*; экз. № 394/340; Северо-Западный Кавказ, р. Тхач, ализийский ярус (×10).
- Ф и г. 2. *Oxycolpella oxycolpos*; экз. № 394/341; Северо-Западный Кавказ, г. Скирда, норрийско-рэтские отложения (×6).

Т а б л и ц а VI

- Ф и г. 1. *Viligella dubia*; экз. № 394/346; срез через апикальную часть раковины; Северо-Восток СССР, р. Булун, карийский ярус (×6).
- Ф и г. 2. *Pennospiriferina (Spondylospiriferina) glabra*; экз. № 394/347; срез через брюшную створку; Северо-Восток СССР, р. Джугуджак (×6).

Т а б л и ц а VII

Срезы через апикальные части раковин (×6)

- Ф и г. 1, 2. *Zugmayerella koesseniensis*; 1 — экз. № 394/348 (×10); 2 — экз. № 167/211; Северо-Западный Кавказ, г. Ачешбок, норрийско-рэтские отложения.

Т а б л и ц а VIII

- Ф и г. 1. *Orientospira gregaria*; экз. № 394/349; Северо-Восток СССР, р. Булун; порийский ярус (×6,5).
- Ф и г. 2. *Kooveskallina kooveskalliensis*; срез через кардиналий; экз. № 394/350; Северо-Западный Кавказ, г. Шапка, ализийский ярус (×10).

Т а б л и ц а IX

Срезы через апикальные части раковин (×16)

- Ф и г. 1—4. *Kooveskallina kooveskalliensis*; 1 — экз. № 394/351; 2 — экз. № 394/352; 3 — экз. № 394/353; 4 — экз. № 394/354; Северо-Западный Кавказ, р. Ачешбок, ализийский ярус.

Т а б л и ц а X

Микроструктура раковин

- Ф и г. 1—3. *Robinsonella mastakanensis*; 1 — экз. № 394/363 (поперечный срез, ×120); 2 — экз. № 394/364 (поперечный срез, ×120); 3 — то же (×180); Северо-Западный Кавказ, г. Скирда, норрийско-рэтские отложения; а — первичный слой, б — вторичный слой, в — призматический слой.

Т а б л и ц а XI

Микроструктура раковин

- Ф и г. 1, 2. *Oxycolpella oxycolpos*; 1 — экз. № 394/361, поперечный срез; 2 — экз. № 394/371, продольный срез (×130); Северо-Западный Кавказ, г. Ачешбок, норрийско-рэтские отложения; а — первичный слой, б — вторичный слой, в — призматический слой.

Т а б л и ц а XII

Микроструктура раковин

- Ф и г. 1. *Halorella amphitoma*; экз. № 394/365 (косой срез, ×145); Юго-Восточный Пампир, сай Шпиды, норрийский ярус.

- Ф и г. 2. *Euxinella* sp.; экз. № 394/367 (поперечный срез, $\times 80$); Северо-Западный Кавказ, г. Скирда, норийско-рэтские отложения.
- Ф и г. 3—5. *Amphiclina intermedia*; 3 — экз. № 394/357 (поперечный срез, $\times 65$); 4 — экз. № 394/359 (поперечный срез, $\times 80$); 5 — экз. № 394/356 (поперечный срез, $\times 65$); Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, норийский ярус.

Т а б л и ц а XIII

Микроструктура раковин

- Ф и г. 1, 2. *Koninckina chaetica*; экз. № 394/394; 1 — поперечный срез через брюшную створку, граница фибр с породой; 2 — такой же срез через спинную створку, виден контакт внешней части вторичного слоя с породой ($\times 650$); Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийско-рэтские отложения.
- Ф и г. 3. *Amphiclina intermedia*; экз. № 394/395; продольный срез через брюшную створку, видна внешняя часть вторичного слоя и ее контакт с породой (вверху) ($\times 220$); Северо-Западный Кавказ, г. Корыта, норийский ярус.
- Ф и г. 4—7. *Amphiclinodonta taurica*; 4—6 — экз. № 394/396; 4 — поперечный срез через брюшную створку, внутренняя часть вторичного слоя с талеолой ($\times 550$); 5 — то же ($\times 1100$); 6 — другой участок среза с талеолой, выступающей в виде туберкулы на лимбе створки ($\times 280$); 7 — экз. № 394/397, срез параллельный к поверхности брюшной створки, видны крупные кристаллы, слагающие призматический слой ($\times 280$); Крым, р. Салгир, норийско-рэтские отложения.
- Ф и г. 8. *Amphiclina squamula*; экз. № 394/398; фибры на сколе спинной створки ($\times 240$); Венгрия, Веспрем, карийский ярус.

Т а б л и ц а XIV

Микроструктура раковин

- Ф и г. 1—4. *Thecospiropsis communis*; 1 — экз. № 394/391, поперечный срез через спинную створку ($\times 80$); 2 — экз. № 394/398, поперечный срез через спинную створку, видна талеола и ее соотношение с первичным слоем (внизу) ($\times 290$); 3 — экз. № 394/399, талеолы на поперечном срезе спинной створки ($\times 260$); 4 — экз. № 394/400, талеола на срезе спинной створки, параллельном к ее поверхности ($\times 380$); Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийский ярус.
- Ф и г. 5—7. *Thecospira davidsoni*; экз. № 394/388; срез спинной створки, параллельный к поверхности; 5 — частично видны эндопоры у правого и левого краев фотографии (остальные срезы талеол) ($\times 125$); 6 — эндопоры в правом верхнем углу ($\times 250$); 7 — граница талеолы и вторичного фиброзного слоя ($\times 3100$); Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийский ярус.

Т а б л и ц а XV

Микроструктура раковин

- Ф и г. 1—5. *Thecospiropsis communis*; 1, 2 — экз. № 394/401, поперечный срез через брюшную створку (внизу первичный слой, сверху вторичный с ложными порами) ($\times 360$); 3 — экз. № 394/402, поперечный срез через вторичный слой брюшной створки ($\times 260$); 4 — экз. № 394/403, поперечный срез через брюшную створку (внизу — первичный слой) ($\times 50$); 5 — экз. № 394/404, поперечный срез через стержнеобразную структуру (ложную пору) брюшной створки ($\times 1400$); Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийский ярус.

Т а б л и ц а XVI

Микроструктура раковин

- Ф и г. 1—5. *Thecospiropsis communis*; 1, 2 — экз. № 394/405, поперечные срезы через брюшную створку. Сильно протравленная соляной кислотой поверхность, показывающая детали строения стержнеобразных тел; 1 — $\times 670$; 2 — $\times 1150$; 3 — экз. № 394/406, поперечный срез через спинную створку, видно лучистое расположение мелких кристаллов кальцита в талеоле ($\times 1050$); 4, 5 — экз. № 394/407, параллельный и косой срезы по отношению к поверхности брюшной створки; 4 — $\times 270$; 5 — $\times 530$; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийский ярус.

Т а б л и ц а XVII

Микроструктура раковин

- Ф и г. 1, 2. *Thecospira granulata*; экз. № 394/408, поперечный срез через брюшную створку; 1 — в центре и в правой части фотографии видны эндопоры; в левой и верхней части талеолы, состоящие из мелкокристаллического кальция ($\times 500$); 2 — соотношение фибр с талеолой ($\times 1000$); Юго-Восточный Памир, сай Бор-Тепе, порийско-рэтские отложения.

Т а б л и ц а XVIII

Микроструктура раковин

- Ф и г. 1—3. *Pamirotheca aulacothyroides*; 1 — экз. № 394/409, косой срез через спинную створку (в центре эндопора) ($\times 980$); 2, 3 — экз. № 394/410, поперечные срезы через брюшную створку ($\times 1000$); Юго-Восточный Памир, сай Бор-Тепе, порийско-рэтские отложения.

Т а б л и ц а XIX

Микроструктура раковин

- Ф и г. 1—4. *Davidsonella rhaetica*; 1, 2 — экз. № 394/411, поперечные срезы через брюшную створку ($\times 520$); 3 — экз. № 394/412, поперечный срез через брюшную створку (в центре стержнеобразная структура) ($\times 850$); 4 — экз. № 394/413, косой срез через спинную створку (в правой части створки ложная пора?) ($\times 520$); Юго-Восточный Памир, сай Бор-Тепе, порийско-рэтские отложения.

Т а б л и ц а XX

Микроструктура раковин

- Ф и г. 1, 2. *Bittnerella bittneri*; экз. 394/414, поперечный срез через вторичный слой спинной створки ($\times 640$ и 2470);
Ф и г. 3, 4. *Thecospirella loczyi*; экз. 394/416, косые срезы через брюшную створку; 3 — фибры вторичного слоя в продольном срезе ($\times 470$); 4 — эндопора (?) на срезе ($\times 950$); Венгрия, Веспрем, карийский ярус.

Т а б л и ц а XXI

Микроструктура раковин

- Ф и г. 1. *Laballa suessi*; экз. № 394/373; поперечный срез, захватывающий шип, $\times 130$; Северо-Западный Кавказ, г. Ачешбок, порийско-рэтские отложения.
Ф и г. 2, 3. *Laballa slavini*; 3 — экз. № 394/375, продольный срез ($\times 60$); 3 — то же, увеличенный участок ($\times 130$); Северо-Западный Кавказ, г. Корыта, порийский ярус.
Ф и г. 4. *Mentzelia sinuata*; экз. № 394/376, продольный срез через раковину с сохранившимися дупливыми пиллами ($\times 25$); Северо-Западный Кавказ, р. Кунта, порийский ярус.
Ф и г. 5. *Oxycolpella oxycolpos*; экз. № 394/375, поперечный срез, захватывающий пластинку нарастания ($\times 130$); Северо-Западный Кавказ, г. Скирда, порийско-рэтские отложения.

Т а б л и ц а XXII

Текстура раковин (пористость)

- Ф и г. 1. *Zeilleria norica*; экз. № 394/377; Северо-Западный Кавказ, г. Скирда, порийско-рэтские отложения ($\times 20$).
Ф и г. 2. *Cubanothyris elegans*; экз. № 394/378; Северо-Западный Кавказ, р. Кунта, порийский ярус ($\times 20$).
Ф и г. 3. *Rhaetina elliptica*; экз. № 394/379 (верхний участок — поровые каналы в первичном слое, нижний — во вторичном слое); Северо-Западный Кавказ, г. Ятыргварта, порийский ярус ($\times 20$).
Ф и г. 4. *Zeilleria kysylvabatensis*; экз. № 394/380; Юго-Восточный Памир, сай Кастапат-Джлага, порийско-рэтские отложения ($\times 20$).
Ф и г. 5. *Lepismaïna arctica*; экз. № 394/384; Северо-Восток СССР, устье р. Оленек, карийский ярус ($\times 20$).

Т а б л и ц а XXIII

Текстура раковин (пористость)

- Ф и г. 1, 2. *Lepismatina austriaca*; 1 — экз. № 394/382; поперечный срез ($\times 60$); 2 — экз. № 394/383, поры на поверхности, т. е. в первичном слое раковины ($\times 20$); Юго-Западный Памир, сай Кастанат-Джылга, норийско-рэтские отложения.
- Ф и г. 3. *Dinarispira ria*; экз. № 394/161; расположение поровых каналов в первичном (вверху) и вторичном (внизу) слоях раковины; Северо-Западный Кавказ, г. Ачешбок, анлийский ярус ($\times 20$).
- Ф и г. 4, 5. *Laballia suessi*; экз. № 394/162; 4 — расположение пор во вторичном слое раковины; 5 — то же в первичном (?) слое раковины; Северо-Западный Кавказ, г. Сипрда, норийско-рэтские отложения ($\times 20$).

Т а б л и ц а XXIV

Текстура раковин (пористость)

- Ф и г. 1. *Thecospira davidsoni*; экз. № 394/388; поперечный срез, видны изменчивого диаметра соединяющиеся поровые каналы ($\times 40$); Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай; норийский ярус.
- Ф и г. 2. *Pamirotheca aulacothyroides*; экз. № 394/28; поры на поверхности; Юго-Восточный Памир, сай Бор-Тепла, норийско-рэтские отложения ($\times 20$).
- Ф и г. 3—5. *Neoreizia superhescena*; 3 — экз. № 394/386, мелкие поры на поверхности, 4 — экз. № 394/387, срез через раковину; 5 — экз. № 394/386, дифференциация пор на внутренних слоях раковины; Северо-Западный Кавказ, г. Сипрда, норийско-рэтские отложения ($\times 20$).

Т а б л и ц а XXV

Текстура раковин (пористость)

- Ф и г. 1, 3, 4. *Thecospira davidsoni*; 1, 3 — экз. № 394/387; 4 — экз. № 394/388; нерегулярные, разных размеров поры; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийский ярус ($\times 20$).
- Ф и г. 2. *Thecospira granulata*; экз. № 394/187; Юго-Восточный Памир, сай Бор-Тепла, норийско-рэтские отложения ($\times 20$).

Т а б л и ц а XXVI

- Ф и г. 1. *Koninkina leonhardi*; экз. № 394/395; Южные Альпы, Ст. Кассьяв, карнийский ярус ($\times 2$).
- Ф и г. 2. *Koninkina telleri*; экз. № 23/5; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, карийский ярус.
- Ф и г. 3. *Amphiclina squamula*; экз. № 394/396; Венгрия, Веспрем, карийский ярус ($\times 10$).
- Ф и г. 4. *Amphiclina intermedia*; экз. № 107/351; Северо-Западный Кавказ, ур. Бароновы Поляны, норийско-рэтские отложения.
- Ф и г. 5. *Amphiclina austa*; экз. № 30/105; Северо-Западный Кавказ, г. Сипрда, норийско-рэтские отложения.
- Ф и г. 6. *Amphiclinodonta zugmayeri*; экз. № 394/397; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийский ярус ($\times 2$).
- Ф и г. 7. *Thecospira haidingeri*; экз. № 394/182; Юго-Восточный Памир, сай Кастанат-Джылга, норийско-рэтские отложения ($\times 2$).
- Ф и г. 8—10. *Thecospira granulata*; 8 — голотип № 394/1 ($\times 3$); 9 — экз. № 394/2, внутреннее строение спиной створки; 10 — экз. № 394/3, микроскульптура ($\times 12$); Юго-Восточный Памир, сай Бор-Тепла, норийско-рэтские отложения.
- Ф и г. 11. *Thecospiropsis communis*; голотип № 394/6; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийский ярус ($\times 3$).

Т а б л и ц а XXVII

- Ф и г. 1—5. *Thecospiropsis semseyi*; 1 — экз. № 394/191 ($\times 3$); 2 — экз. № 394/193, внутреннее строение спиной створки ($\times 3$); 3 — экз. № 394/194, внутреннее строение брюшной створки ($\times 3$); 4 — экз. № 394/195, строение

- брахидия ($\times 6$); 5 — экз. № 394/196, спиккулы ($\times 13$); Венгрия, Веспрем, карнийский ярус.
- Ф и г. 6—10. *Thecospirella locyri*; 6 — экз. № 394/176 ($\times 5$); 7 — экз. № 394/179, внутреннее строение брюшной створки ($\times 5$); 8, 9 — экз. № 394/180, вид с лобного края в сторону на частично сохранившийся ручной аппарат у взрослого экземпляра ($\times 6$); 10 — экз. № 394/177, молодой экземпляр с ручным аппаратом ($\times 10$); Венгрия, Веспрем, карнийский ярус.

Т а б л и ц а XXVIII

- Ф и г. 1. *Bittnerella bittneri*; голотип № 394/16; Юго-Восточный Памир, сай Шинды, карнийский ярус ($\times 3$).
- Ф и г. 2, 3. *Pamirotheca aulacothyroides*; 2 — экз. № 394/23, прижизненное положение на ветке коралла ($\times 3$); 3 — голотип № 394/16; Юго-Восточный Памир, сай Бор-Тепа, норийско-рэтские отложения.
- Ф и г. 4—7. *Hungarithea andredei*; 4 — экз. № 394/29 ($\times 3$); 5 — экз. № 394/30, внутреннее строение брюшной створки ($\times 6$); 6 — экз. № 394/31, внутреннее строение спишной створки ($\times 6$); 7 — экз. № 394/32, внутреннее строение спишной створки ($\times 6$); Венгрия, Веспрем, карнийский ярус.
- Ф и г. 8—10. *Davidsonella rhaetica*; 8 — экз. № 394/35 ($\times 3$); 9 — экз. № 394/36 ($\times 6$); 10 — экз. № 394/38 ($\times 6$), внутреннее строение спишной створки; Юго-Восточный Памир, сай Бор-Тепа, норийско-рэтские отложения.
- Ф и г. 11. *Vastriunium bicarinatum*; рэтский ярус Австрии (по Rudwick, 1968).

Т а б л и ц а XXIX

- Ф и г. 1—3. *Veghirschynchia arpalica*; 1 — экз. № 394/199 ($\times 2$); 2, 3 — экз. № 394/200, внутреннее строение спишной створки ($\times 7$); Венгрия, Веспрем, карнийский ярус.
- Ф и г. 4. *Halorella amphitoma*; экз. № 200/6; Юго-Восточный Памир, сай Шинды, норийский ярус.
- Ф и г. 5, 6. *Halorelloidea rectifrons*; 5 — экз. № 200/32; 6 — экз. № 200/30; Юго-Восточный Памир, сай Шинды; норийский ярус.
- Ф и г. 7. *Norella geyeri*; экз. № 394/204; Австрия (Leislingkogel); норийские хальштаттские известняки ($\times 2$).
- Ф и г. 8. *Austriellula orientallis*; голотип № 394/210; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийский ярус ($\times 3$).
- Ф и г. 9. *Austriellula dilatata*; экз. № 394/209; Австрия (Sandling); норийский ярус ($\times 2$).

Т а б л и ц а XXX

- Ф и г. 1. *Crurirhynchia kiparisovae*; экз. № 91/600; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, норийский ярус.
- Ф и г. 2. *Laevirhynchia tricostata*; экз. № 394/219; Венгрия, Веспрем, карнийский ярус ($\times 2$).
- Ф и г. 3. *DecurIELla decurtata*; экз. № 394/221; Болгария, Зап. Старая Планина, Мелено, анзийский ярус ($\times 2$).
- Ф и г. 4. *Sinuplicorhynchia kegalensis*; экз. № 121/118; Северо-Восток СССР, р. Хегалн, карнийский ярус.
- Ф и г. 5. *Pseudolohalorella sibirica*; экз. № 735/118; Северо-Восток СССР, р. Бургаган, норийско-рэтские отложения ($\times 2$).
- Ф и г. 6, 7. *Maxillirhynchia triadica*; 6 — экз. № 184/118 ($\times 2$); 7 — экз. № 187/118, микрокультура ($\times 10$); Северо-Восток СССР, р. Туромча, норийский ярус.

Т а б л и ц а XXXI

- Ф и г. 1. *Omolonella omoloneensis*; ЦГМ № 30/4803; Северо-Восток СССР, р. Мунугуджак, норийский ярус.
- Ф и г. 2. *Sakawairhynchia tokombensis*; карнийский ярус Японии (по Токуяма, 1957а).
- Ф и г. 3, 4. *Abrekia sulcata*; 3 — голотип № 394/40; 4 — экз. № 394/42; Приморье, бухта Абрек, индский ярус ($\times 2$).
- Ф и г. 5. *Timorhynchia nimassica*; Индонезия, Западный Тимор; верхний триас (по Ager, 1968).
- Ф и г. 6. *Paganorellina parisi*; голотип № 394/46; Приморье, о. Русский, олепекский ярус ($\times 2$).

- Ф и г. 7, 8. *Costinorella zharnikovae*; 7 — голотип № 394/51; 8 — экз. № 394/52; Приморье, о. Русский, анлазийский ярус (×2).
 Ф и г. 9. *Volirhynchia volitans*; экз. № 394/226; Северо-Западный Кавказ, р. Ачешбок, анлазийский ярус.
 Ф и г. 10. *Costirhynchia spatiosa*; голотип № 394/55; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, карнийский ярус.

Т а б л и ц а XXXII

- Ф и г. 1. *Sulcorhynchia borealis*, экз. № 146/118; Северо-Восток СССР, р. М. Туромча, карнийский ярус (×2).
 Ф и г. 2. *Hagabirhynchia arabica*; порийский ярус Омана (по Hudson, Jefferies, 1961) (×2,5).
 Ф и г. 3. *Caucasorhynchia kunensis*; экз. № 49/5; Северо-Западный Кавказ, северные отроги г. Тхач, карнийский (?) ярус.
 Ф и г. 4, 5. *Rimihynchopsis triadicus*; 4 — экз. № 179/160; 5 — экз. № 179/184; Северо-Западный Кавказ, р. Куна, порийский ярус.
 Ф и г. 6. *Austrirhynchia cornigera*; экз. № 394/231; Австрия (Kitzberg); кессенские слои (рэтские ярус) (×2).
 Ф и г. 7. *Holcorhynchella delicatula*; экз. № 394/234; Северо-Западный Кавказ, г. Шапка, анлазийский ярус (×2).
 Ф и г. 8—10. *Piarorhynchella mangyshlakensis*; 8 — голотип № 394/61; 9 — экз. № 394/62; 10 — экз. № 394/63; Мангышлак, хр. Каратаучик, оленекский ярус (×2).

Т а б л и ц а XXXIII

- Ф и г. 1. *Euxinella iatirgvartaensis*; ЦГМ, № 4/4801; Северо-Западный Кавказ, г. Ятыргварта, карнийско-рэтские отложения.
 Ф и г. 2. *Euxinella robinsoni*; ЦГМ, № 46/4801; Северо-Западный Кавказ, г. Скурда, порийско-рэтские отложения.
 Ф и г. 3. *Robinsonella mastakanensis*; ЦГМ, № 55/4801; Северо-Западный Кавказ, р. Мастакан, порийско-рэтские отложения.
 Ф и г. 4. *Moisseiervia moisseievi*; экз. № 91/640; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, порийский ярус.
 Ф и г. 5. *Neowellerella vesca*; голотип № 394/71; Северо-Западный Кавказ, г. Сундукп, индский ярус (×2).
 Ф и г. 6. *Trigonirhynchella trigona*; экз. № 179/21; Северо-Западный Кавказ, р. Куна, карнийский ярус.
 Ф и г. 7. *Dimerella guembeli*; верхний триас Альп (по Zittel, 1870).
 Ф и г. 8. *Pseudocyrtilina norica*; экз. № 91/268; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, порийский ярус.
 Ф и г. 9. *Sinucosta emmrichi*; экз. № 107/16; Северо-Западный Кавказ, ур. Бароновы Поляны, порийско-рэтские отложения.

Т а б л и ц а XXXIV

- Ф и г. 1—6. *Dentospiriferina pepeliaevi*; 1 — экз. № 394/399; Северо-Восток СССР, р. Омкучац; 2 — экз. № 234/118; 3, 4 — экз. № 229/118; 3 — внутреннее строение брюшной створки; 4 — вид с замочного края (×3); 5 — экз. № 394/400, ядро брюшной створки; 6 — экз. № 235/118, микроскульптура (×7); р. Ясачная, карнийский ярус.
 Ф и г. 7. *Costispiriferina shalshalensis*; экз. № 255/118; Северо-Восток СССР, р. Зырликта, карнийский ярус.
 Ф и г. 8. *Costispiriferina asiatica*; экз. № 277/118; Северо-Восток СССР, р. Селерикан, басс. р. Индигирки, карнийский ярус (микроскульптура, ×2).

Т а б л и ц а XXXV

- Ф и г. 1—4. *Triadispira caucasica*; 1 — экз. № 145/1; 2 — экз. № 145/39 (микроскульптура, ×5); 3 — экз. № 145/7, валиф на расстоянии 11 мм от макушки (×3); 4 — экз. № 145/10, валиф на расстоянии 21 мм от макушки (×2); Северо-Западный Кавказ, р. Белая, порийско-рэтские отложения.

Т а б л и ц а XXXVI

- Ф и г. 1—3. *Villigella rotunda*; 1 — экз. № 254/118; микроскульптура (×10); 3 — экз. № 246/118, ядро брюшной створки; Северо-Восток СССР, басс. р. Валиги, порийско-рэтские отложения.
 Ф и г. 4, 5. *Mentzeliioides meridionalis*; экз. № 187/1; 4 — общий вид; микроскульптура (×5); Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, порийский ярус.

Таблица XXXVII

- Ф и г. 1. *Canadospira canadensis*; экз. № 384/6; Северо-Восток СССР, р. Ненкал, карнийский ярус.
 Ф и г. 2. *Canadospira ochotica*; голотип № 384/10; Северо-Восток СССР, р. М. Туромча, карнийский ярус.
 Ф и г. 3, 4. *Mentzeliopsis spinosa*; канхуан (ладинский ярус) Новой Зеландии (по Trechman, 1918).
 Ф и г. 5—7. *Boreiospira lundgreni*; 5 — карнийский ярус Арктической Канады (по Logan, 1967); 6 — экз. № 394/402, отпечаток брюшной створки; 7 — экз. № 394/403, брюшная створка, о. Баренца, карнийский ярус.
 Ф и г. 8. *Dinarispira dinarica*; экз. № 394/404; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, авизийский ярус.

Таблица XXXVIII

- Ф и г. 1, 2. *Pennospiriferina (Pennospiriferina) popovi*; 1 — экз. № 237/118; 2 — экз. № 394/405, ядро спивной створки; Северо-Восток СССР, р. Тас-Альбяк, ладпский ярус.
 Ф и г. 3, 4. *Pennospiriferina (Pennospiriferina) costata*; 3 — голотип № 381/1; 4 — экз. № 381/2; Северо-Восток СССР, р. Омкучан, карнийский ярус.
 Ф и г. 5, 6. *Pennospiriferina (Spondylospiriferina) glabra*; 5 — голотип № 381/4; 6 — экз. № 381/5; Северо-Восток СССР, р. Нельмо, карнийский ярус.
 Ф и г. 7. *Rastelligera malingi*; рэтский (отапирин) ярус Новой Зеландии (по Campbell, 1968).
 Ф и г. 8. *Psioidea nelsonensis*; карнийский (отамтан) ярус Новой Зеландии (по Magwick, 1933).

Таблица XXXIX

- Ф и г. 1. *Balatonospira lipoldi*; экз. № 394/243; Венгрия, Веспрем; карнийский ярус (×2).
 Ф и г. 2, 3. *Punctospirella fragilis*; 2 — экз. № 394/238; 3 — экз. № 394/239; Албания, г. Алшизес, авизийский ярус.
 Ф и г. 4, 5. *Costispiriferina kparisovae*; 4 — экз. № 263/118; 5 — экз. № 279/118, микрокультура (×10); Приморье, р. Раздольная, карнийский ярус.
 Ф и г. 6, 7. *Hirsutella hirsuta*; 6 — экз. № 394/252; 7 — экз. № 394/253; Крым, басс. р. Альмы, авизийский ярус.
 Ф и г. 8, 9. *Spiriferinoides sakovanus*; 8 — экз. № 394/257; 9 — экз. № 394/258; Приморье, р. Киевка, карнийский ярус. (×2).

Таблица XL

- Ф и г. 1. *Mentzelia mentzeli*; экз. № 200/100; Албания, г. Алшизес, авизийский ярус.
 Ф и г. 2. *Mentzelia glabra*; экз. № 179/186; Северо-Западный Кавказ, р. Куна, норийский ярус.
 Ф и г. 3, 4. *Koveskallina koveskalliensis*; 3 — экз. № 394/248; 4 — экз. № 394/249; Северо-Западный Кавказ, г. Шапка, авизийский ярус.
 Ф и г. 5. *Zugmayerella koessenensis*; экз. № 14/254; Северо-Западный Кавказ, г. Ятыргварта, норийско-рэтские отложения.
 Ф и г. 6, 7. *Lepismatina austriaca*, 6 — ЦГМ, № 1/5554; Юго-Восточный Памир, Большой сай; 7 — экз. № 200/45; Юго-Восточный Памир, сай Кастапат-Джялга, норийско-рэтские отложения.
 Ф и г. 8, 9. *Laballa suessi*; 8 — ИГУ, № 1/279; Северо-Западный Кавказ, г. Скирда, норийско-рэтские отложения.
 Ф и г. 10. *Pseudolaballa bittneri*; экз. № 193/118; Северо-Восток СССР, устье р. Олесик, карнийский ярус.

Таблица XLI

- Ф и г. 1. *Spinolepismatina rara*; экз. № 167/16; Северо-Западный Кавказ, г. Ачешбок, норийско-рэтские отложения.
 Ф и г. 2. *Spinolepismatina inconstans*; голотип № 394/73; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норийский ярус.
 Ф и г. 3, 4. *Orientospira gregaria*; 3 — экз. № 216/118; 4 — экз. № 224/118 (×3); Северо-Восток СССР, р. Булун, норийский ярус.
 Ф и г. 5—8. *Spondylospira reesidei*; Верхний триас США (по Cooper, 1944).
 Ф и г. 9. *Spondylospira lemesensis*; норийско-рэтские отложения Юкона (по Tozer, 1962).

Т а б л и ц а XLII

- Ф и г. 1. *Thecoscyrtella buchi*; БМ, № 30658 (голотип); Южные Альпы, Ст. Кассьян, карнийский ярус. (×2)
 Ф и г. 2, 3. *Thecoscyrtella orientalis*; 2 — экз. № 225/118; 3 — экз. № 226/118; Приморье, р. Рудная, карнийский ярус. (×2)
 Ф и г. 4. *Ripsteinella calcicola*; БМ, № В18823; Южные Альпы, Ст. Кассьян, карнийский ярус. (×3)
 Ф и г. 5. *Crurithyris triadicus*; голотип № 394/136; Северо-Западный Кавказ, г. Сундуки, илдский ярус (×2).
 Ф и г. 6, 7. *Hustedtiella planicosta*; 6 — голотип № 380/1; 7 — экз. № 380/2; Приморье, о. Русский, оленекский ярус (×2).
 Ф и г. 8. *Schwagerispira schwageri*; экз. № 394/281; Болгария, Западная Старая Планина, Мелено, апизийский ярус (×2).
 Ф и г. 9, 10. *Neoretzia superbescens*; 9 — экз. № 167/83; Северо-Западный Кавказ, г. Ачешбок, норийско-рэтские отложения; 10 — ЦГМ, № 472443; Крым, р. Альма, глыбы норийско-рэтских известняков.
 Ф и г. 11. *Cassianospira loczyi*; экз. № 394/287; Венгрия, Веспрем, карнийский ярус (×3).
 Ф и г. 12. *Hungarispira aracanga*; экз. № 394/284; Венгрия, Веспрем, карнийский ярус. (×3).

Т а б л и ц а XLIII

- Ф и г. 1. *Anomactinella flavosa*; карнийский ярус Южных Альп (по Laube, 1865).
 Ф и г. 2. *Stolzenburgella bukowski*; Средний триас Динарид (по Biltner, 1902) (×2).
 Ф и г. 3. *Dioristella indistincta*; экз. № 394/261; Венгрия, Веспрем, карнийский ярус.
 Ф и г. 4. *Misolia noettingi*; норийский ярус Омага (по Hudson, Jefferies, 1961) (×1,5).
 Ф и г. 5. *Ochotathyris ochotica*; экз. № 290/118; Северо-Восток СССР, р. М. Туромта, норийский ярус.
 Ф и г. 6, 7. *Pentactinella quinquecostata*; 6 — оригинал экземпляра, описанного Лаубе (Laube, 1865) (по Taddei-Ruggiero, 1968); 7 — тот же экземпляр по работе Лаубе (Laube, 1865).
 Ф и г. 8. *Spirigerellina rugulosa*; голотип № 394/76; Мангышлак, хр. Каратаучик, оленекский ярус.

Т а б л и ц а XLIV

- Ф и г. 1. *Majkopella vorobievi*; экз. № 166/101; Северо-Западный Кавказ, г. Бабук, норийско-рэтские отложения.
 Ф и г. 2. *Majkopella slavini*; экз. № 93/163; Северо-Западный Кавказ, ур. Бароновы Поляны, норийско-рэтские отложения.

Т а б л и ц а XLV

- Ф и г. 1. *Oxycolpella oxycolpos*; экз. № 49/21; Северо-Западный Кавказ, северные отроги г. Тхач, норийско-рэтские отложения.
 Ф и г. 2. *Clavigera bisulcata*; рэтский (отавиршан) ярус Новой Зеландии (по Trechman, 1918).
 Ф и г. 3. *Tetractinella trigonella*; экз. № 394/269; Северо-Западный Кавказ, р. Ачешбок, апизийский ярус.
 Ф и г. 4. *Diplospirella wissmani*; экз. № 394/405; Южные Альпы, Ст. Кассьян, карнийский ярус (×2).
 Ф и г. 5. *Anisactinella quadripleta*; экз. № 394/406; Южные Альпы, Ст. Кассьян, карнийский ярус (×2).
 Ф и г. 6. *Pexidella stromayeri*; экз. № 394/274; Австрия (Hornstein); норийский ярус.
 Ф и г. 7. *Euractinella contraplecta*; карнийский ярус Южных Альп (по Bittner, 1890) (×2).

Т а б л и ц а XLVI

- Ф и г. 1. *Adayella sibirica*; экз. № 91/151; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, норийский ярус.
 Ф и г. 2. *Coccolithyris vulgaris*; экз. № 394/407; Болгария, Зап. Старая Планина, Мелено, апизийский ярус.
 Ф и г. 3. *Rhaetina gregaria*; экз. № 394/403; Австрия (Waidhofen); рэтский ярус.
 Ф и г. 4. *Sulcatethyris tihachensis*; голотип № 394/290; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, карнийский ярус.

- Ф и г. 5. *Sulcatinella sulcata*; голотип № 394/295; Северо-Западный Кавказ, г. Шапка, анзийский ярус (×2).
 Ф и г. 6. *Arctothyris solitus*; экз. № 313/118; Северо-Восток СССР, р. Булгут, ладинский ярус.
 Ф и г. 7. *Dinarella haueri*; карнийский ? ярус Динарид по Bittner, 1892) (×2).
 Ф и г. 8. *Propygope hagar*; норрийский ярус Северных Альп (по Bittner, 1890) (×2).

Т а б л и ц а XLVII

- Ф и г. 1. *Cruralula eudora*; карнийский ярус Южных Альп (по Bittner, 1890).
 Ф и г. 2. *Adygelloides labensis*; экз. № 10/1/70; Северо-Западный Кавказ, г. Ятыргварта, порийско-рэтские отложения.
 Ф и г. 3. *Zugmaeria rhaetica*; рэтский ярус Восточных Альп (по Zugmaer, 1880).
 Ф и г. 4. *Juvavella suessi*; норрийский ярус Австрия (по Bittner, 1890) (×1.5).
 Ф и г. 5. *Nucleatula retrocita*; порийский ярус Австрия (по Bittner, 1890) (×2).
 Ф и г. 6. *Aulacothyroides bulkutensis*; экз. № 33/118; Северо-Восток СССР, р. Булгут, карнийский ярус.
 Ф и г. 7. *Aulacothyroides sudzuchensis*; голотип № 379/1; Приморье, р. Толпингоу (басс. р. Кневки), карнийский ярус (×2).
 Ф и г. 8. *Aulacothyroides gishigensis*; голотип № 394/86; Северо-Восток СССР, р. М. Туромча, норрийский ярус.
 Ф и г. 9. *Anadyrella infrequens*; голотип № 394/87; Северо-Восток СССР, междуречье Убнбек и Белой, норрийский ярус.

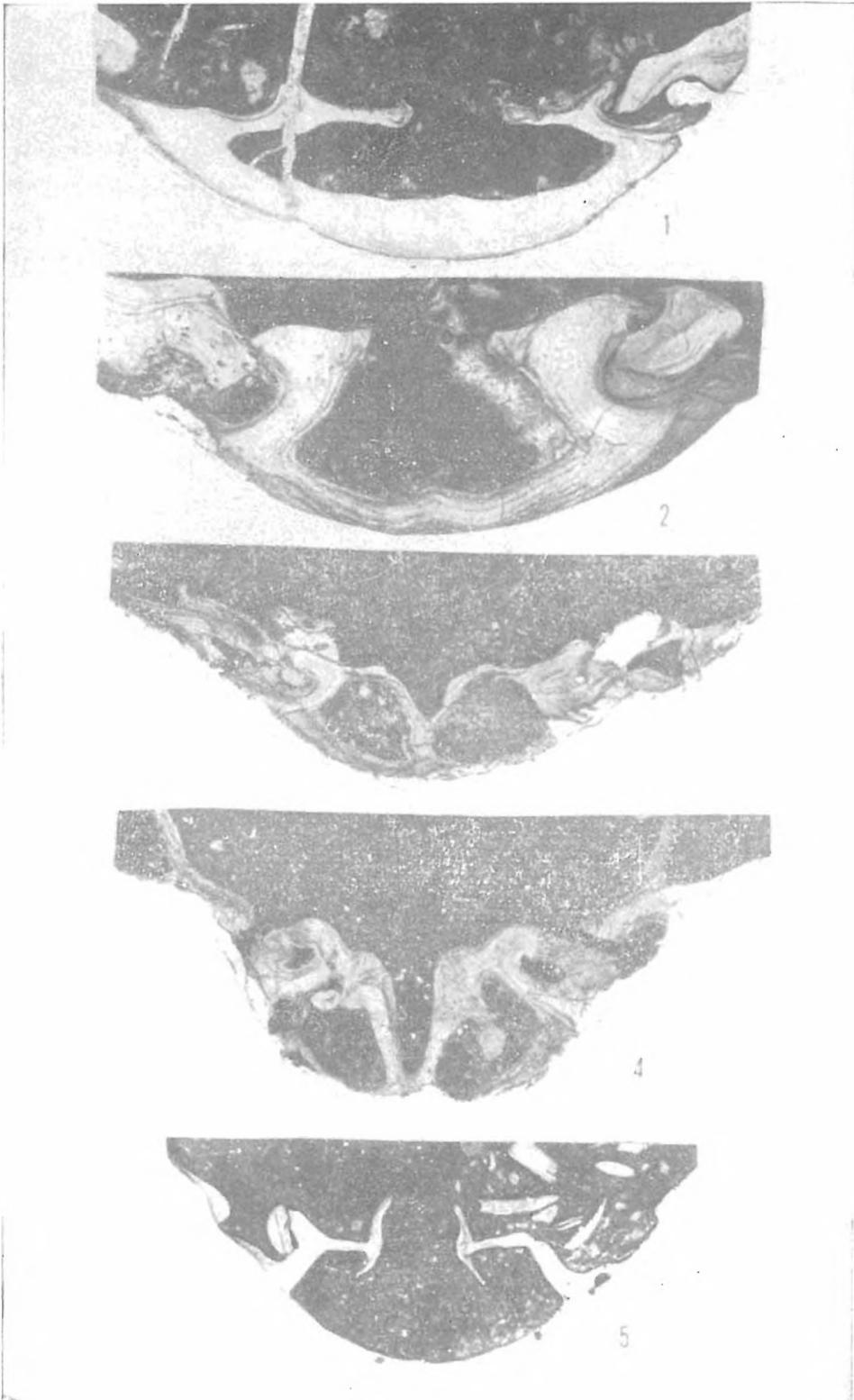
Т а б л и ц а XLVIII

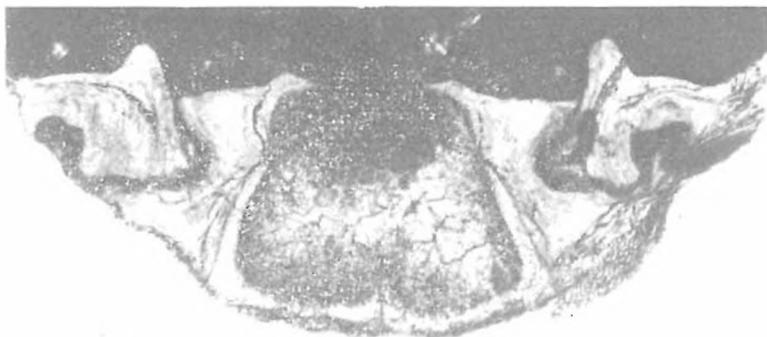
- Ф и г. 1. *Angustothyris angustaeformis*; экз. № 394/301; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, анзийский ярус (×2).
 Ф и г. 2. *Pracubanothyris obtusus*; голотип № 394/90; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, анзийский ярус.
 Ф и г. 3. *Caucasothyris angustiplicatus*; голотип № 394/106; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норрийский ярус (×2).
 Ф и г. 4. *Cubanothyris elegans*; экз. № 179/16; Северо-Западный Кавказ, р. Куна, порийский ярус.
 Ф и г. 5. *Cubanothyris primarius*; голотип № 394/88; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай, норрийский ярус (×2).
 Ф и г. 6. *Triadithyris gregariaformis*; экз. № 394/110; Юго-Восточный Памир, сай Бор-Геза, порийско-рэтские отложения.
 Ф и г. 7. *Wittenburgella minuta*; экз. № 91/1; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, норрийский ярус (×2).
 Ф и г. 8. *Plectosoncha variabilis*; голотип № 379/11; Приморье, Амурский залив, анзийский ярус (×2).
 Ф и г. 9. *Pamirothyris kushlini*; экз. № 394/112; Юго-Восточный Памир, сай Аю-Джол, порийско-рэтские отложения.
 Ф и г. 10. *Laevithyris rossochae*; экз. № 306/118; Северо-Восток СССР, р. Булун (Россоха), карнийский ярус.

Т а б л и ц а XLIX

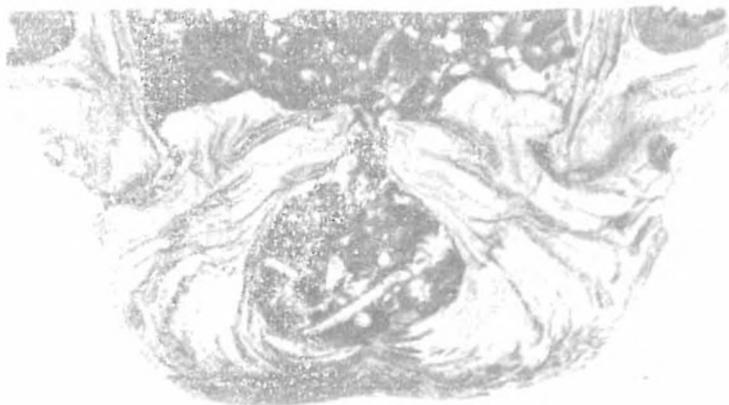
- Ф и г. 1. *Zeilleria babukensis*; голотип № 394/109; Северо-Западный Кавказ, р. Аченбок, анзийский ярус.
 Ф и г. 2. *Kolymithyris kolymensis*; ЦГМ, № 99.4893; Северо-Восток СССР, р. Коркодон, норрийский ярус.
 Ф и г. 3, 4. *Worobiewella caucasica*; 3 — экз. № 91/1; 4 — экз. № 91/3; Северо-Западный Кавказ, р. Куна; норрийский ярус.
 Ф и г. 5. *Aulacothyropsis reflexa*; экз. № 168/36; Северо-Западный Кавказ, г. Пौरыта, порийско-рэтские отложения.
 Ф и г. 6. *Pseudorugitella pulchella*; Северо-Западный Кавказ, р. Куна, порийский ярус.
 Ф и г. 7. *Ornatithyrella ornata*; голотип № 394/130; Северо-Западный Кавказ, г. Скирда, норрийский ярус (×2).
 Ф и г. 8. *Babukella locus*; голотип № 394/125; Северо-Западный Кавказ, г. Тхач, карнийский ярус (×2).
 Ф и г. 9. *Camerothyris subangusta*; экз. № 394/114; Южные Альпы, Ст. Кассьин, карнийский ярус (×2).
 Ф и г. 10. *Camerothyris orientalis*; голотип № 394/120; Северо-Западный Кавказ, г. Скирда, норрийский ярус (×2).





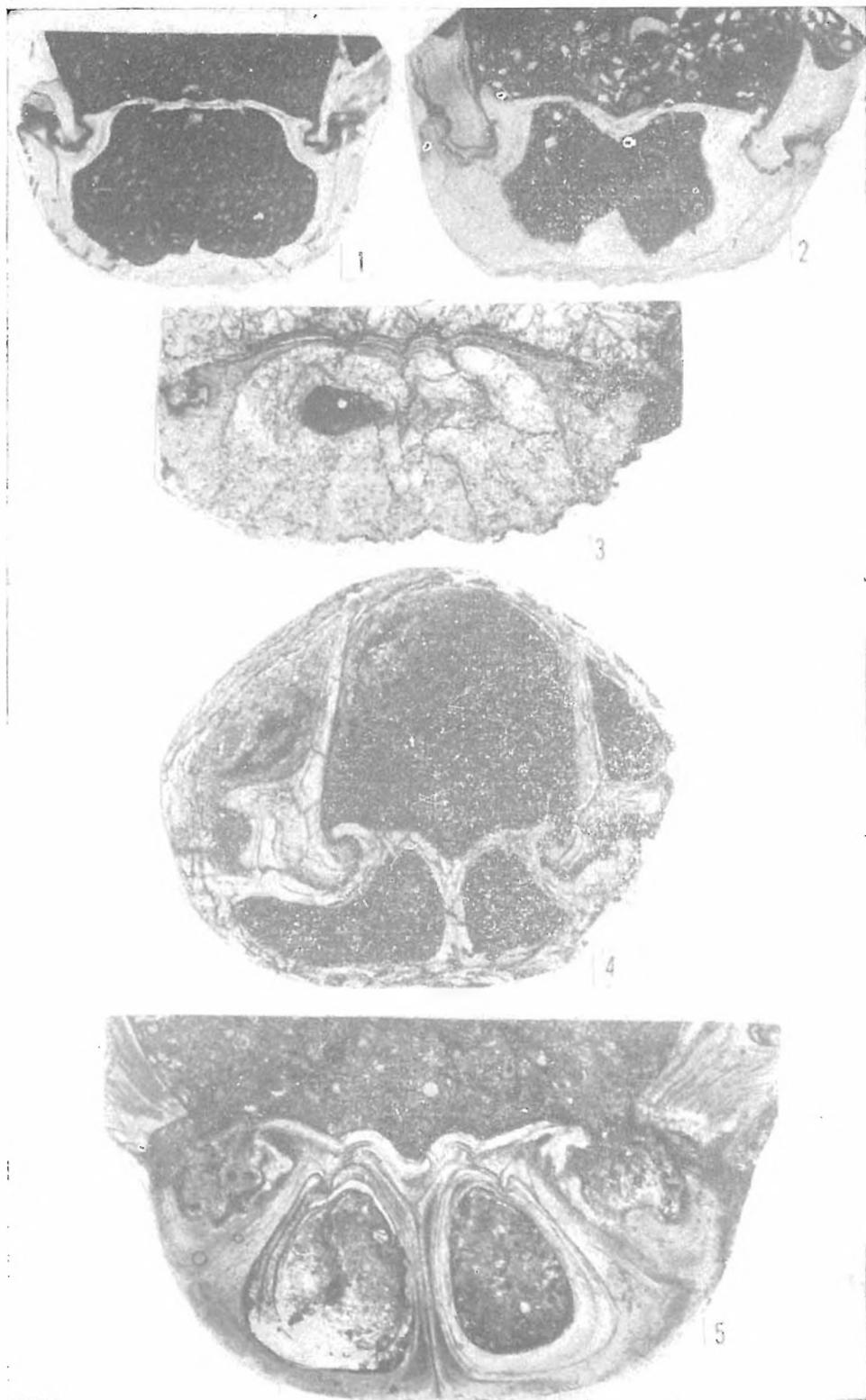


1



2



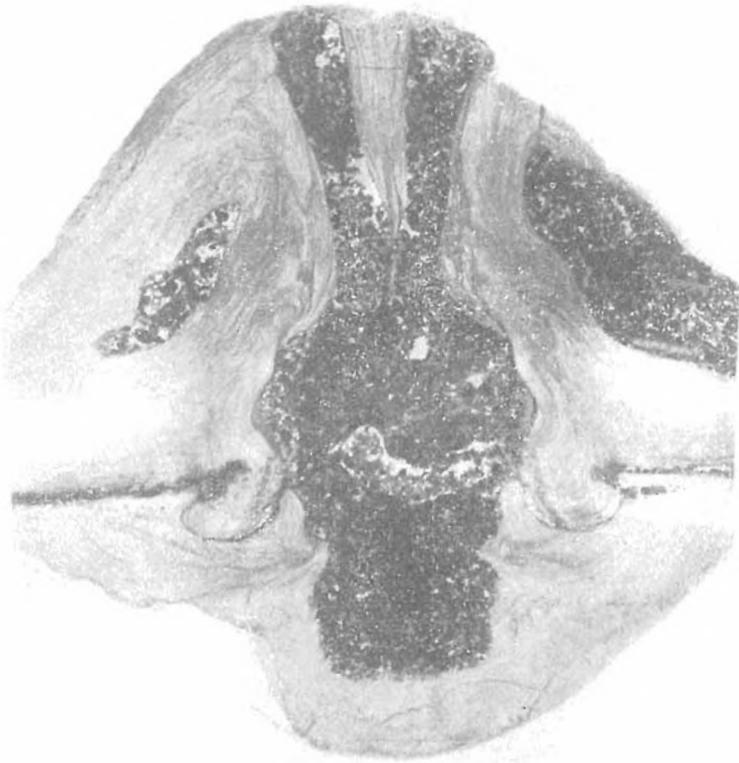




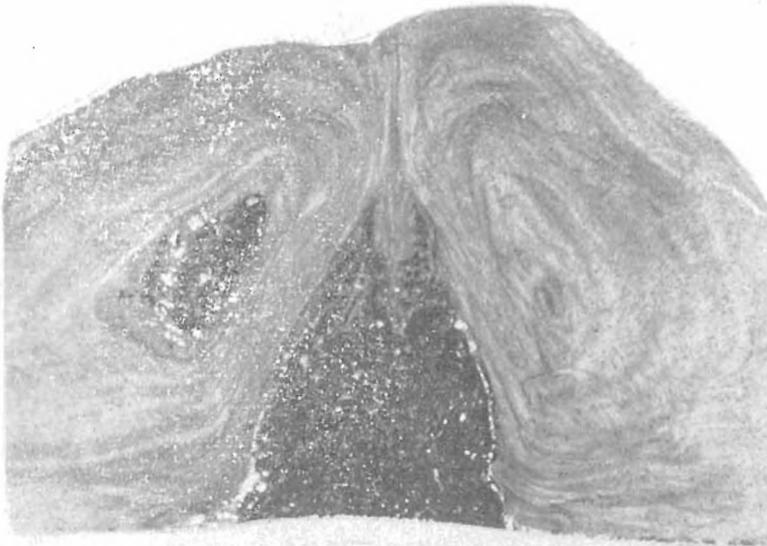
1



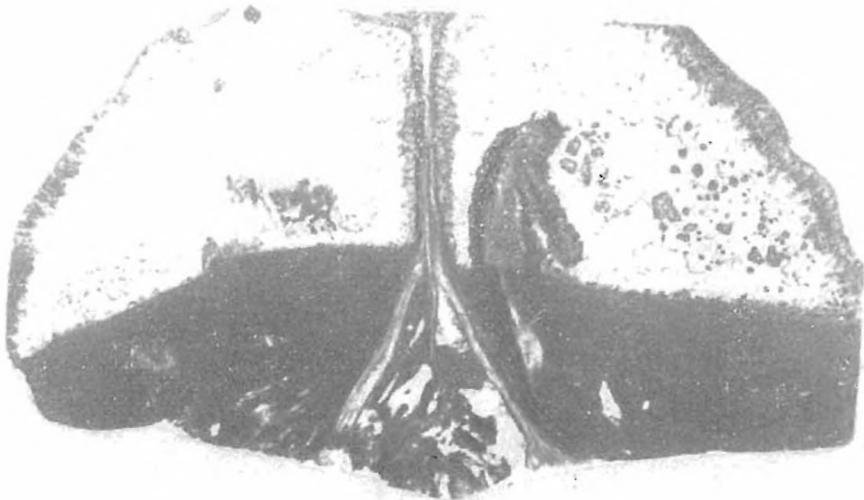
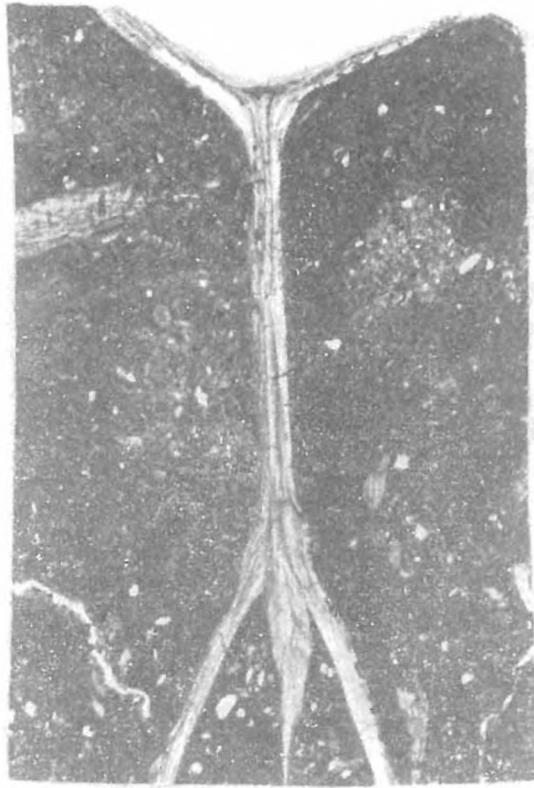
2



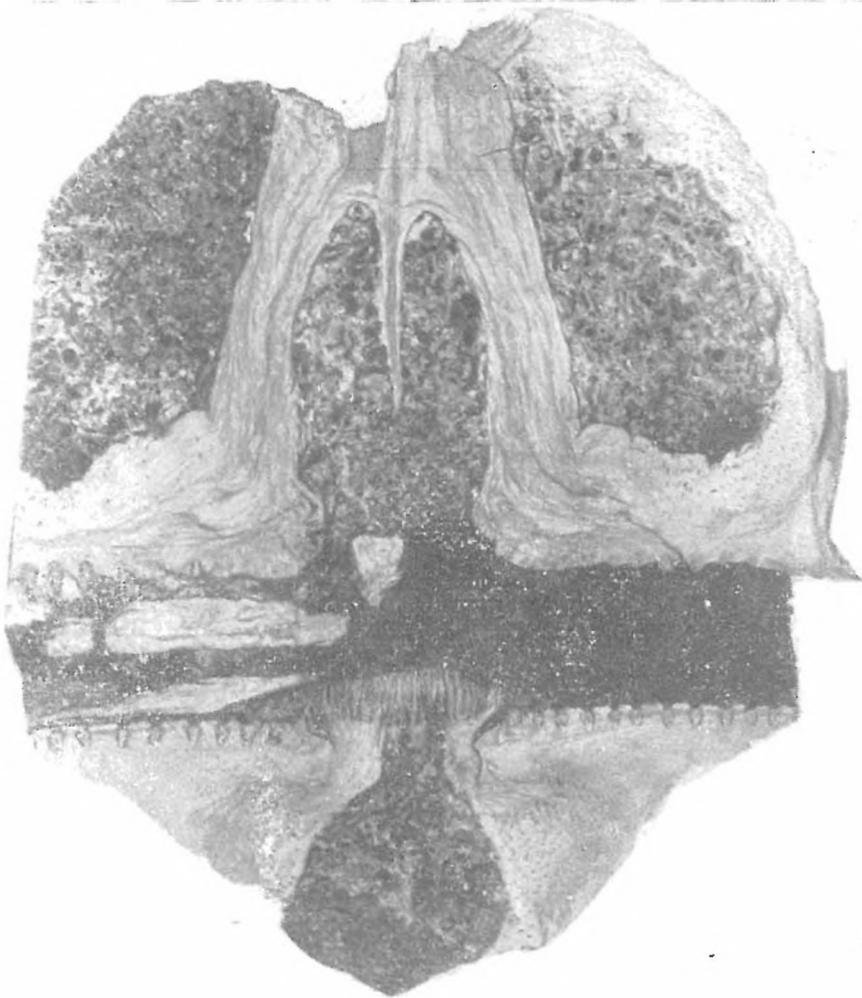
1



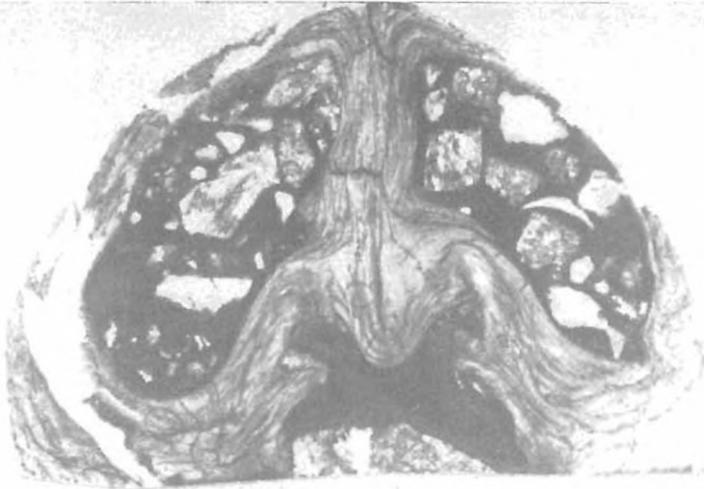
2



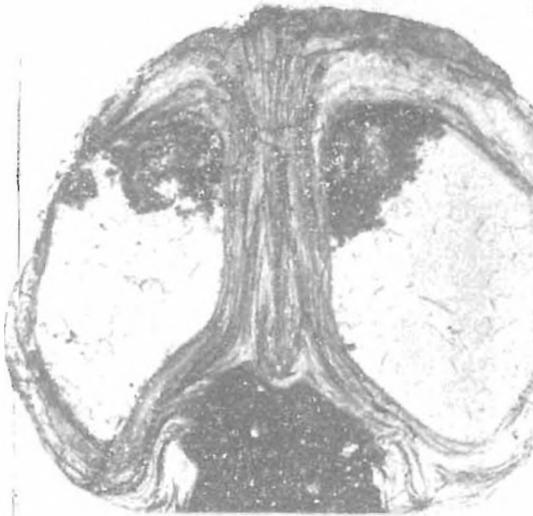
2



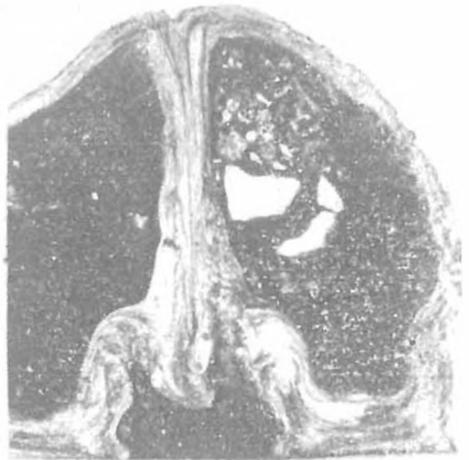
2



1



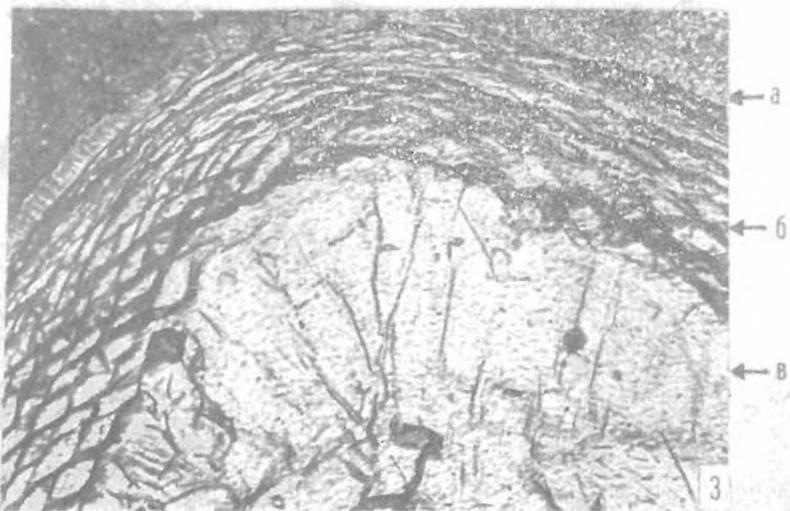
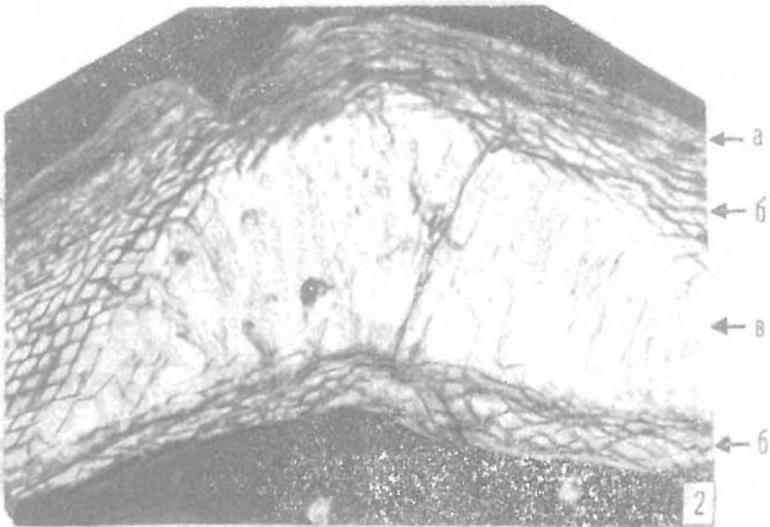
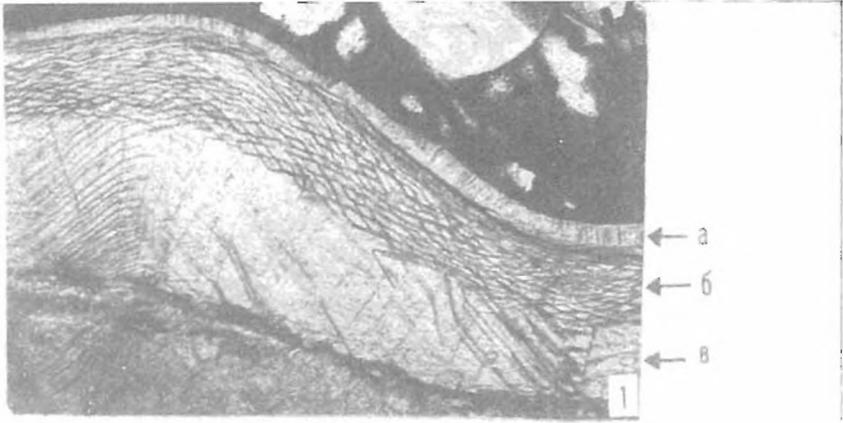
2

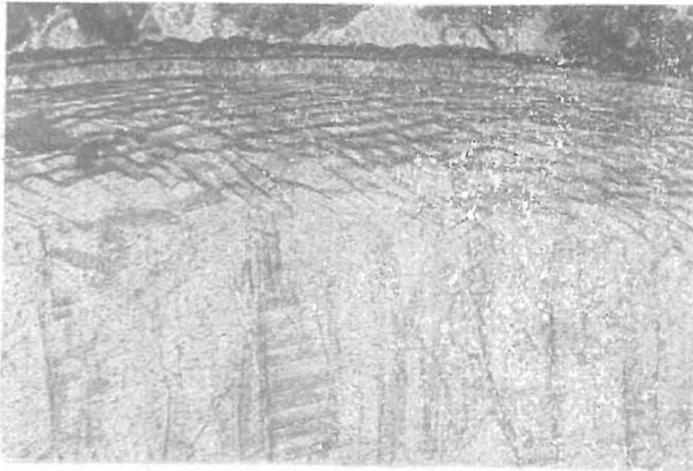


3



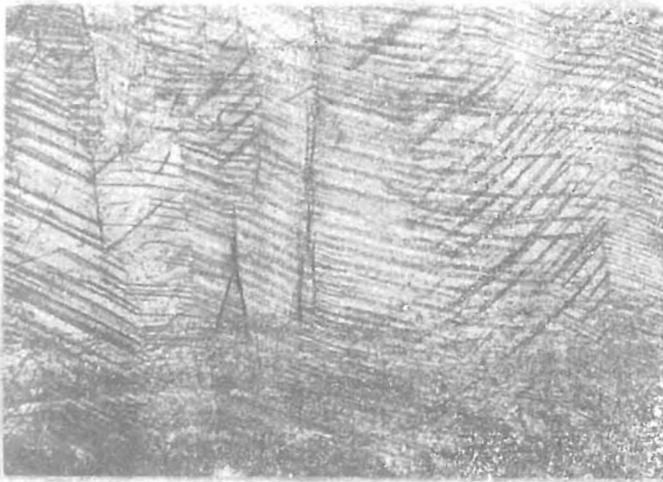
4





← а

← б



← а

← а

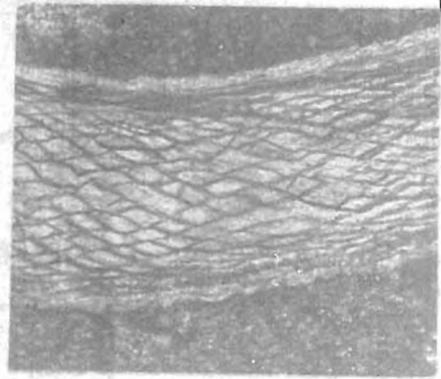
1



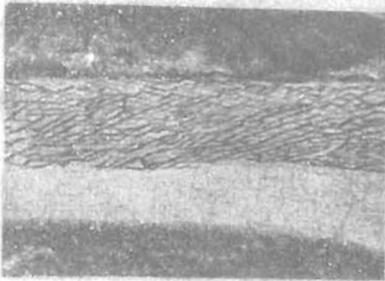
2



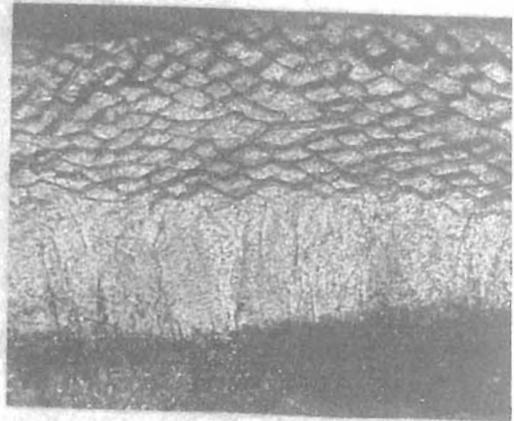
1



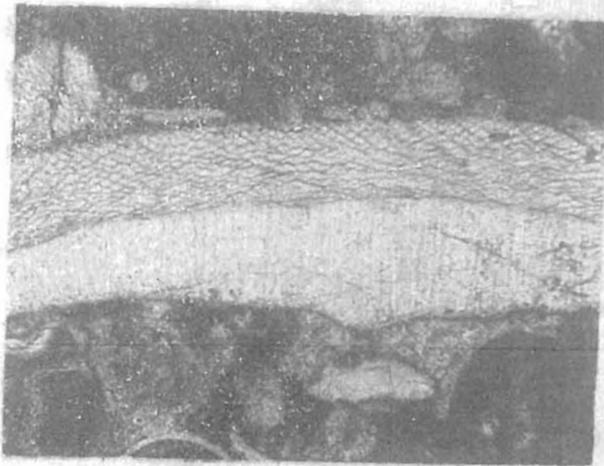
2



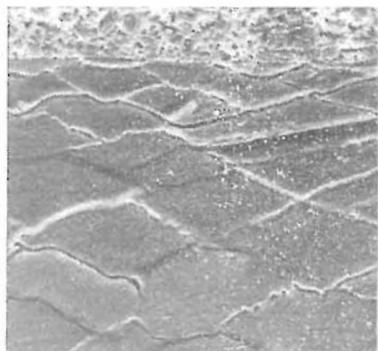
3



4



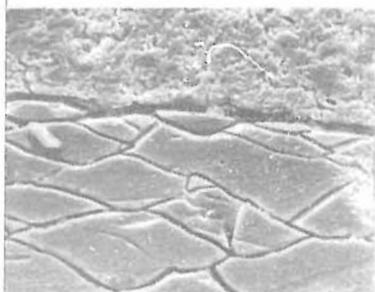
5



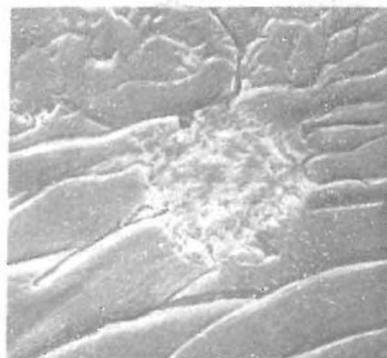
1



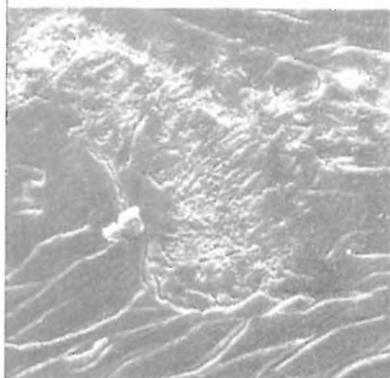
3



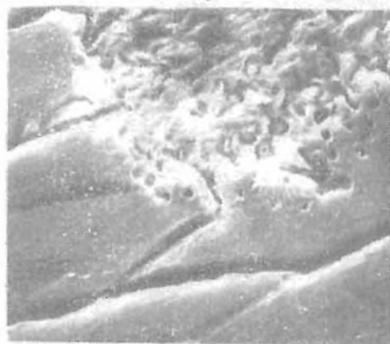
2



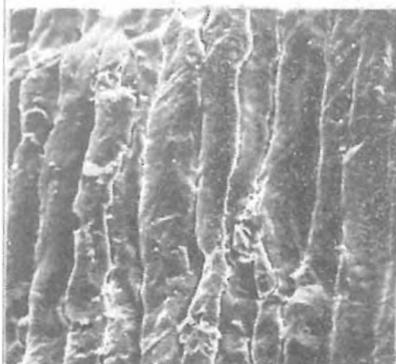
4



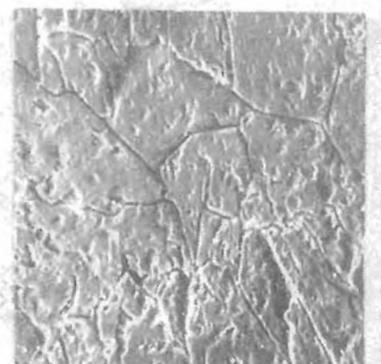
6



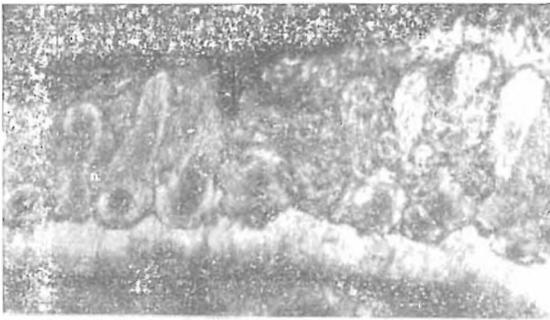
5



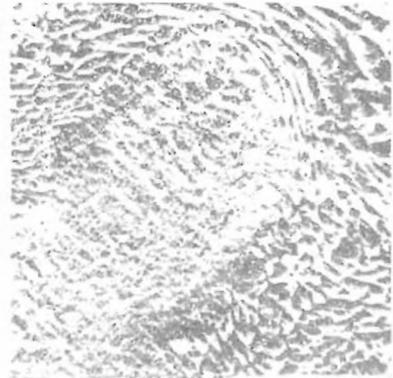
8



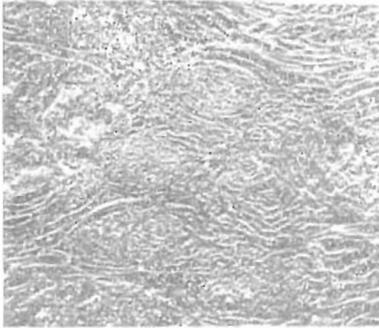
7



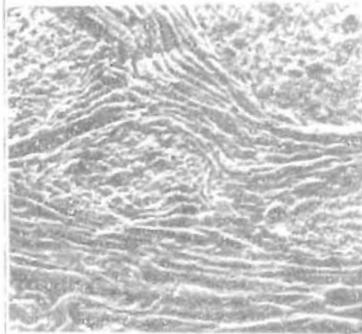
1



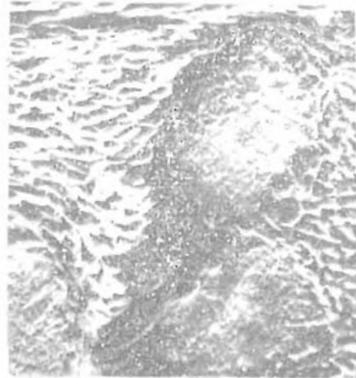
2



5



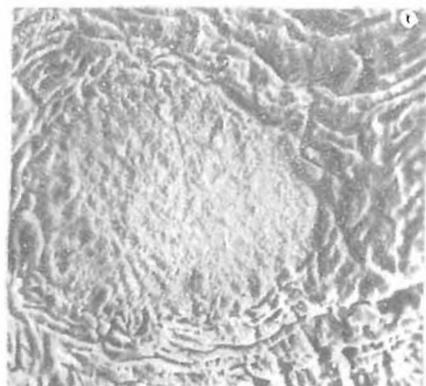
6



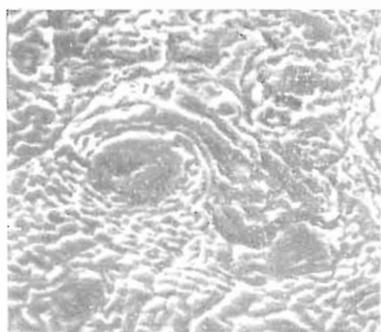
3



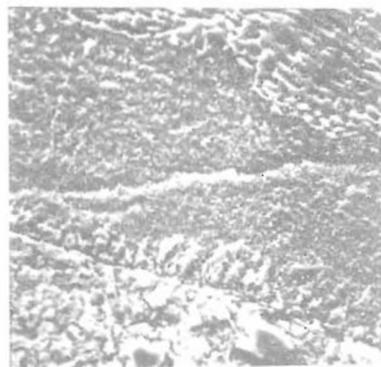
7



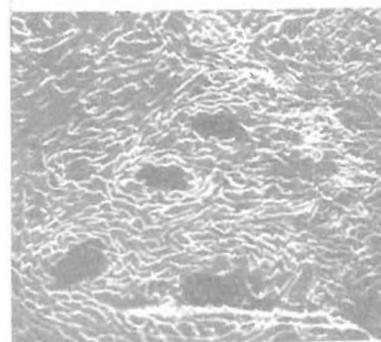
4



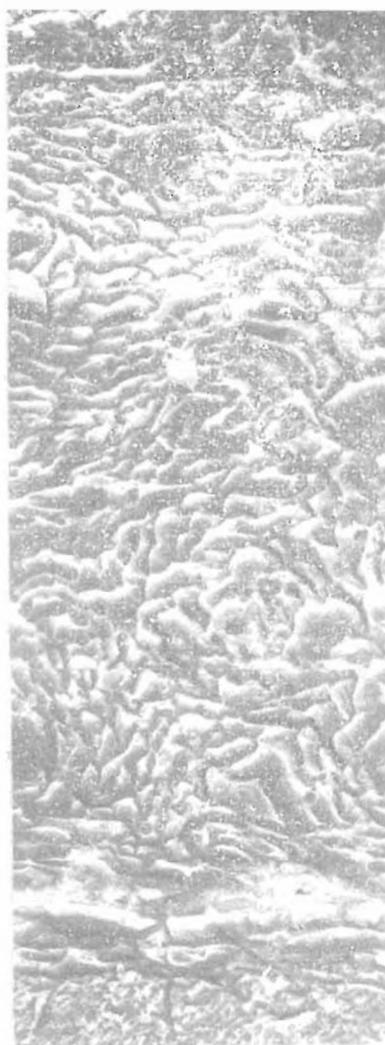
1



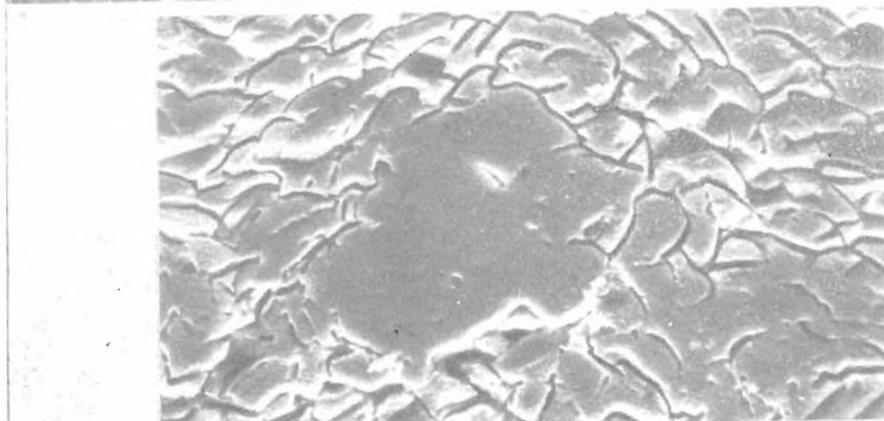
2



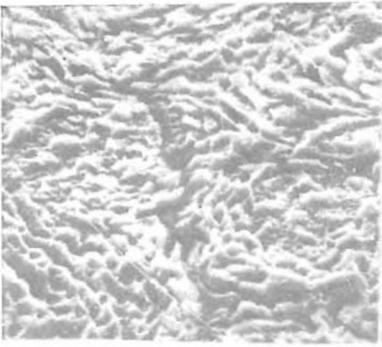
3



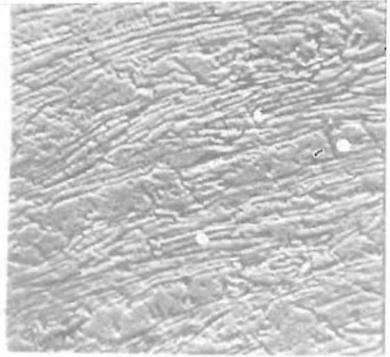
4



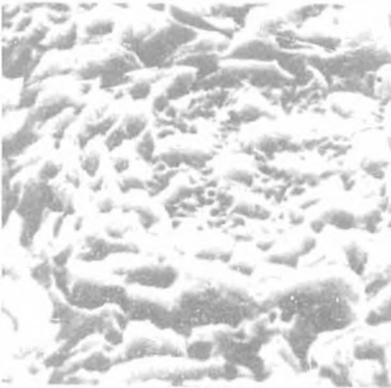
5



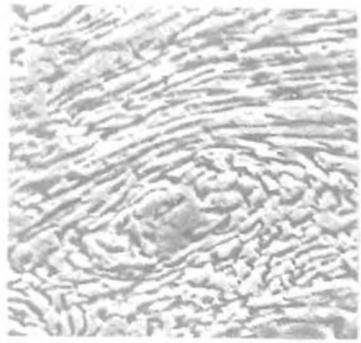
1



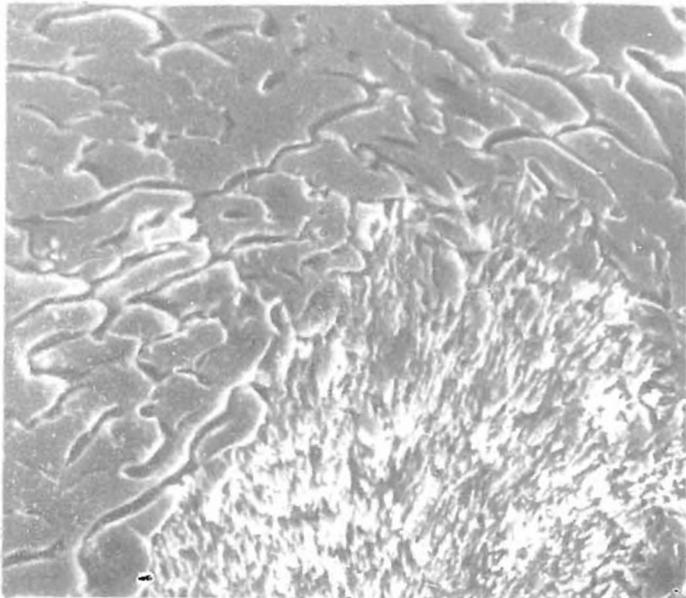
4



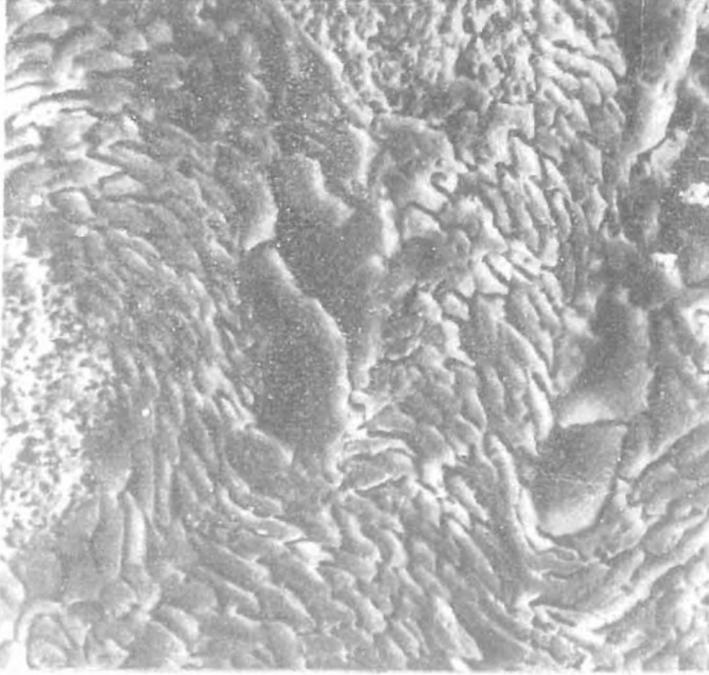
2



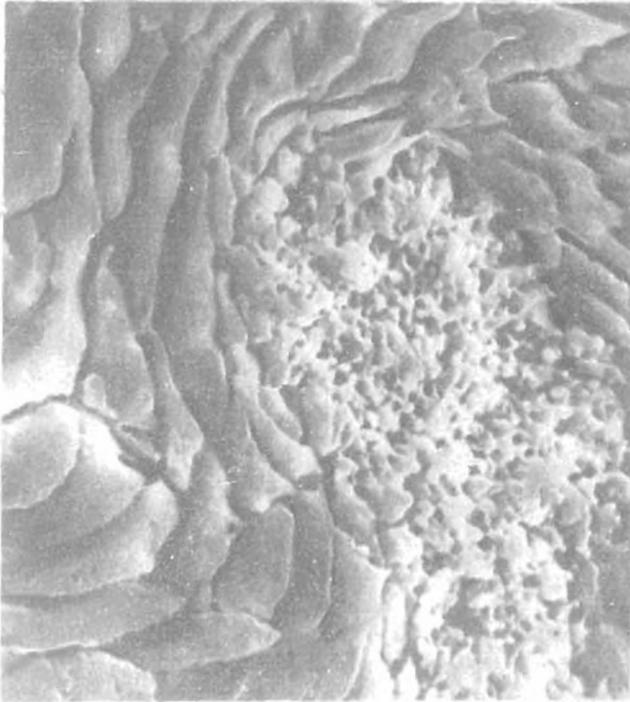
5



3



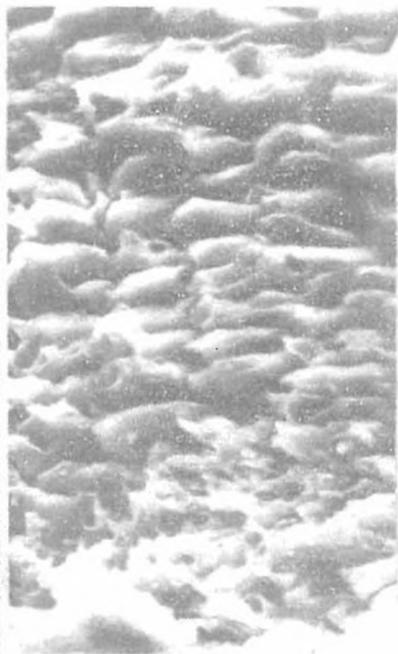
1



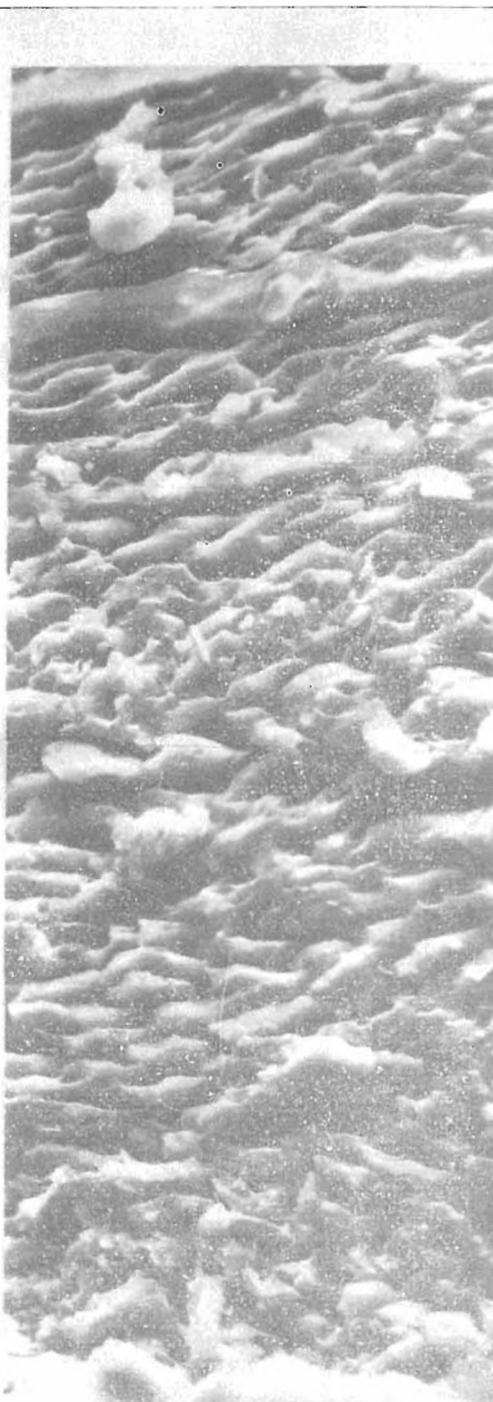
2



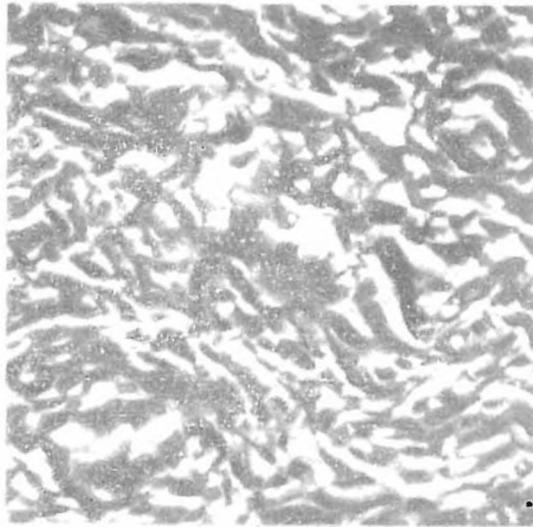
1



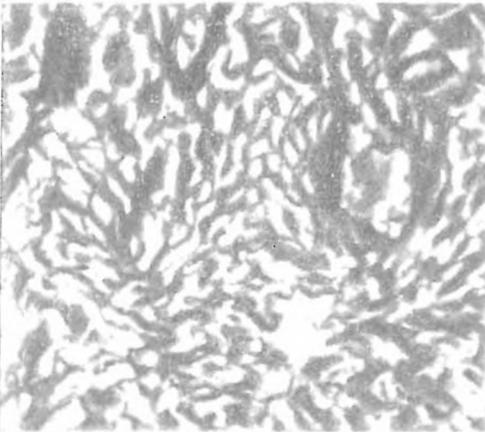
2



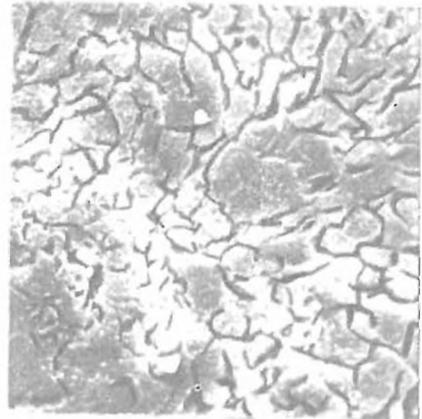
3



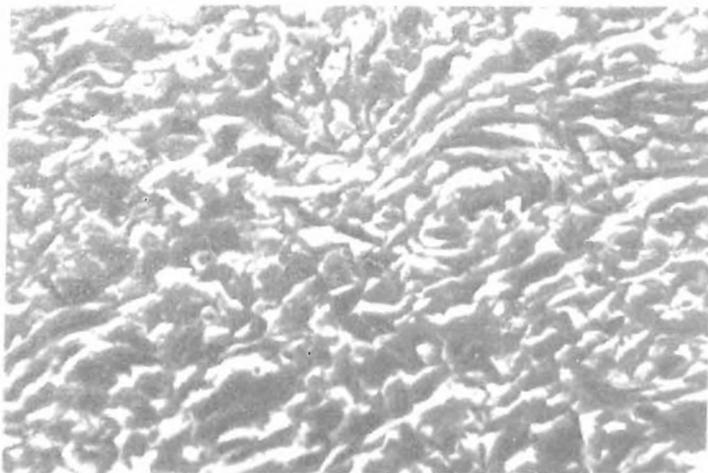
1



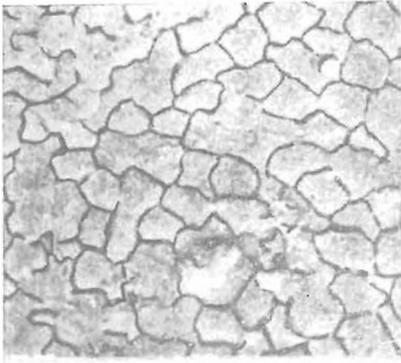
2



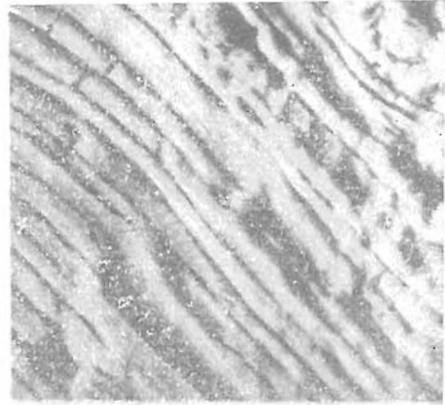
3



4



1



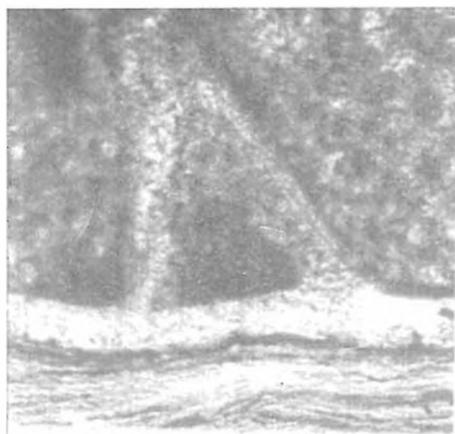
3



2



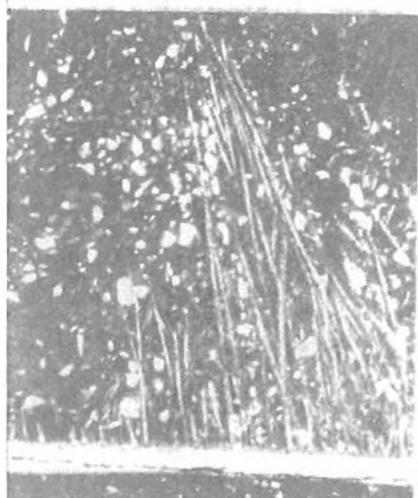
4



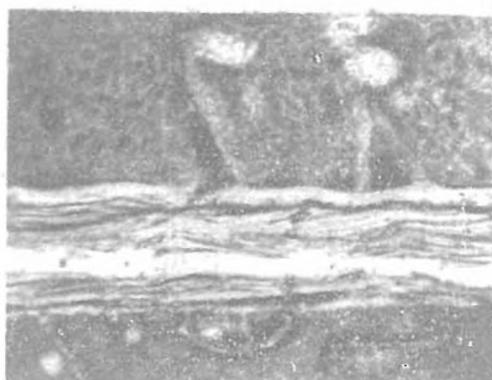
3



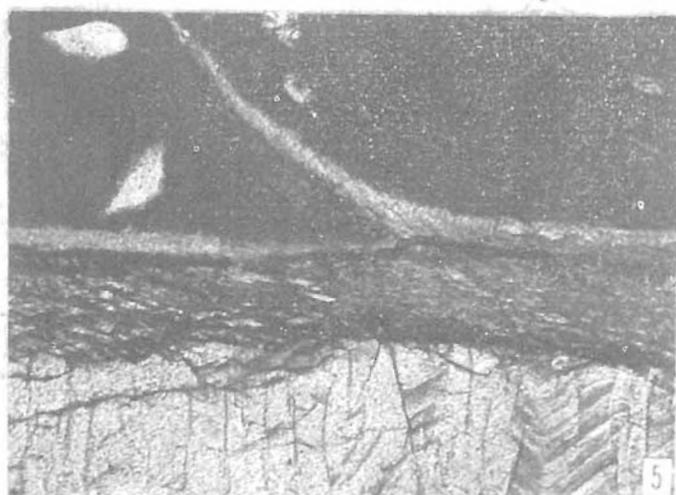
1



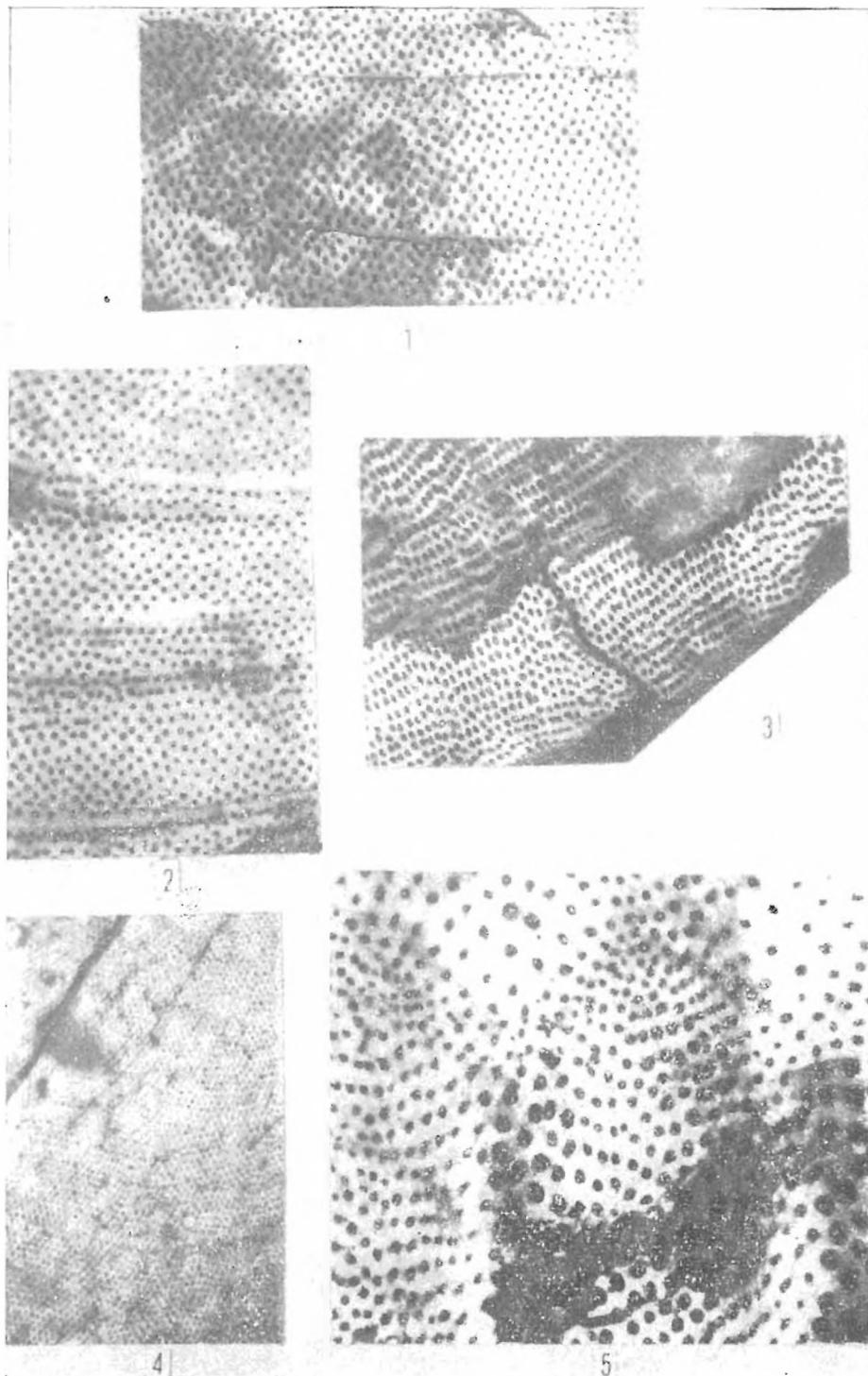
4

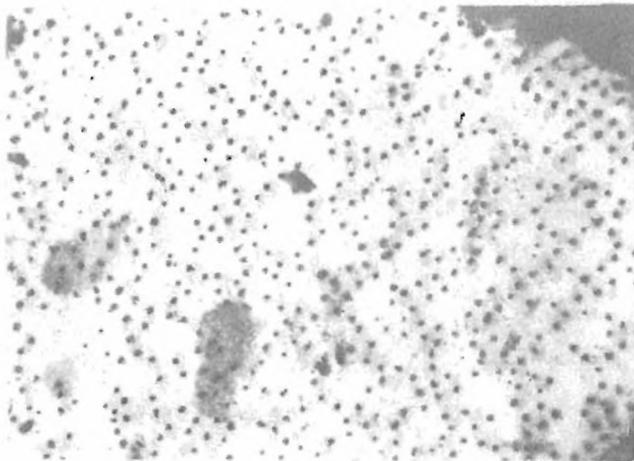
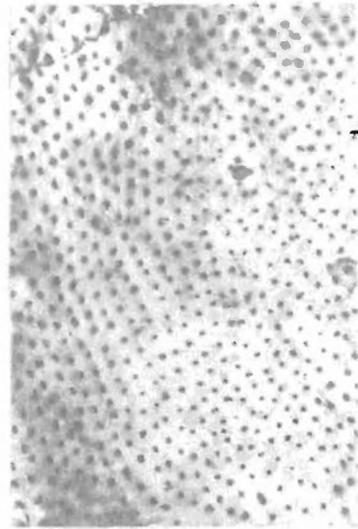
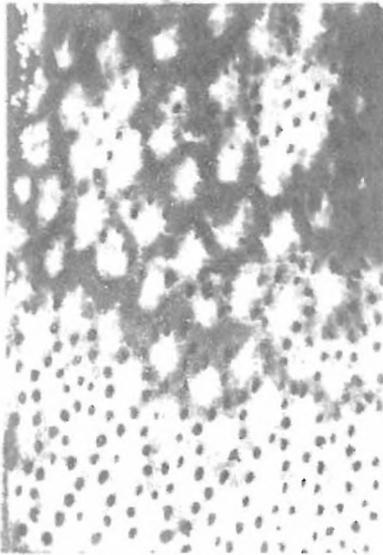
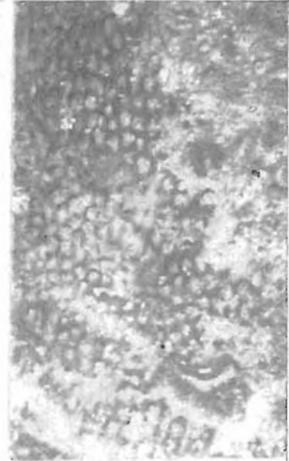
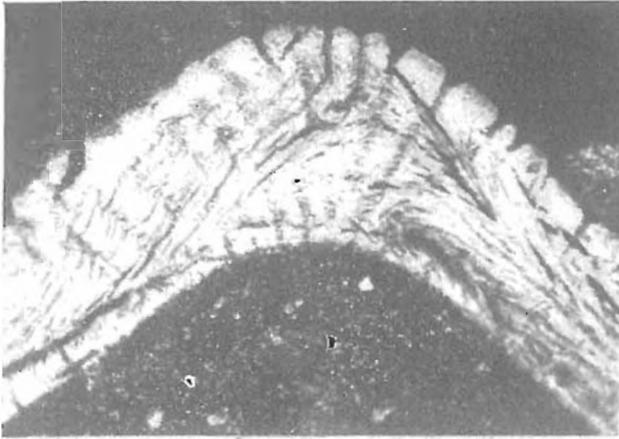


2



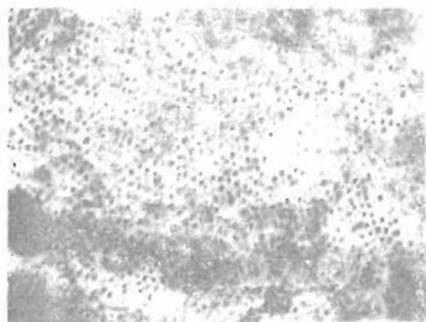
5







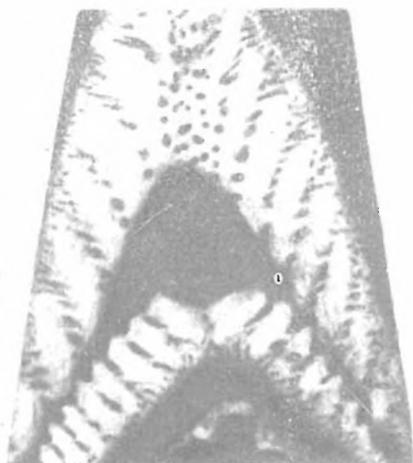
1



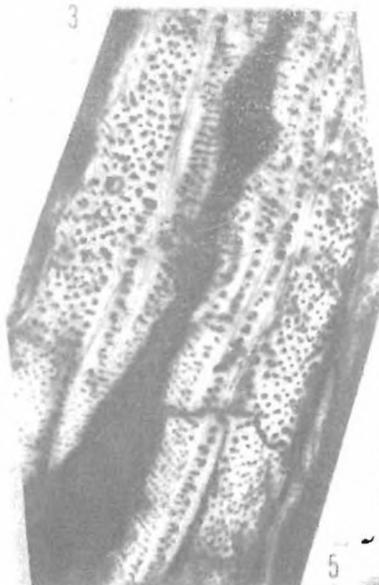
2



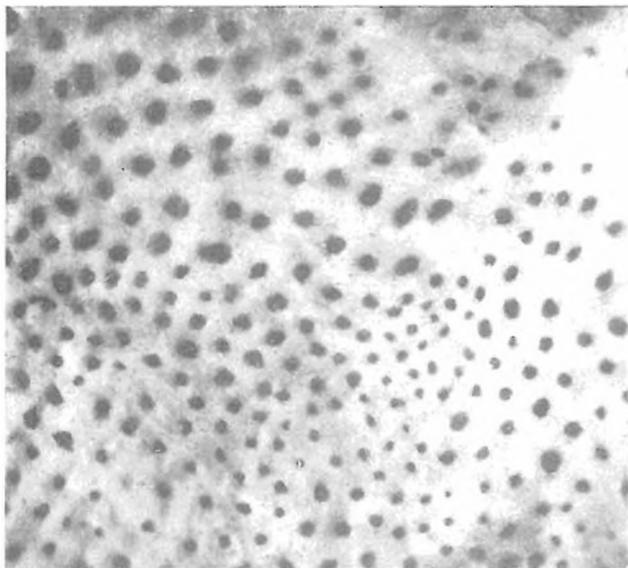
3



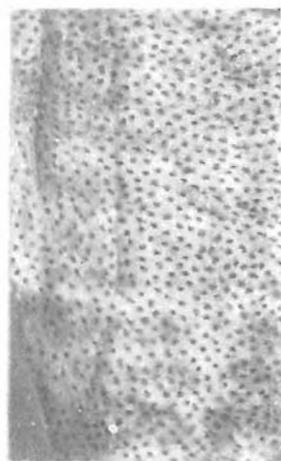
4



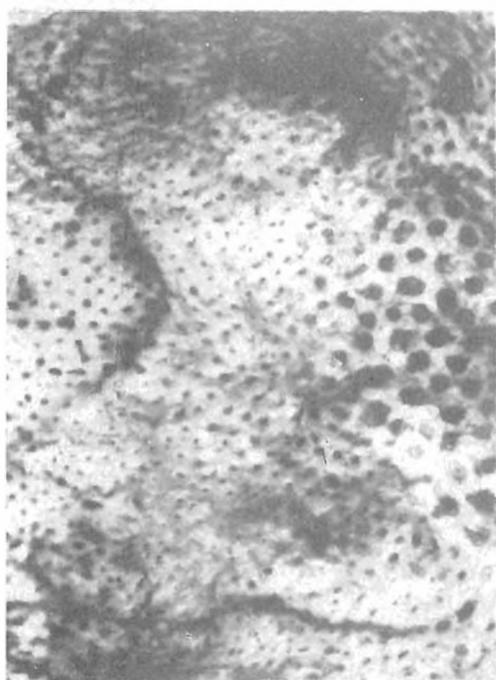
5



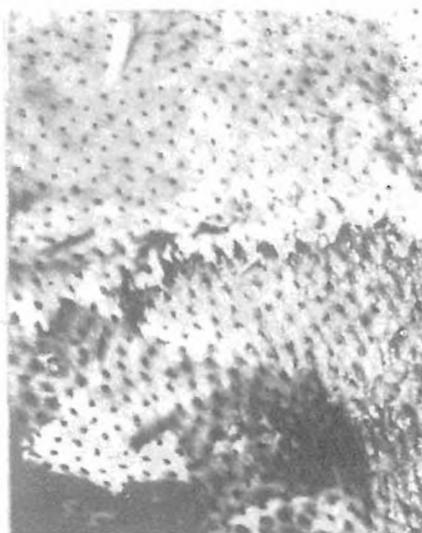
1



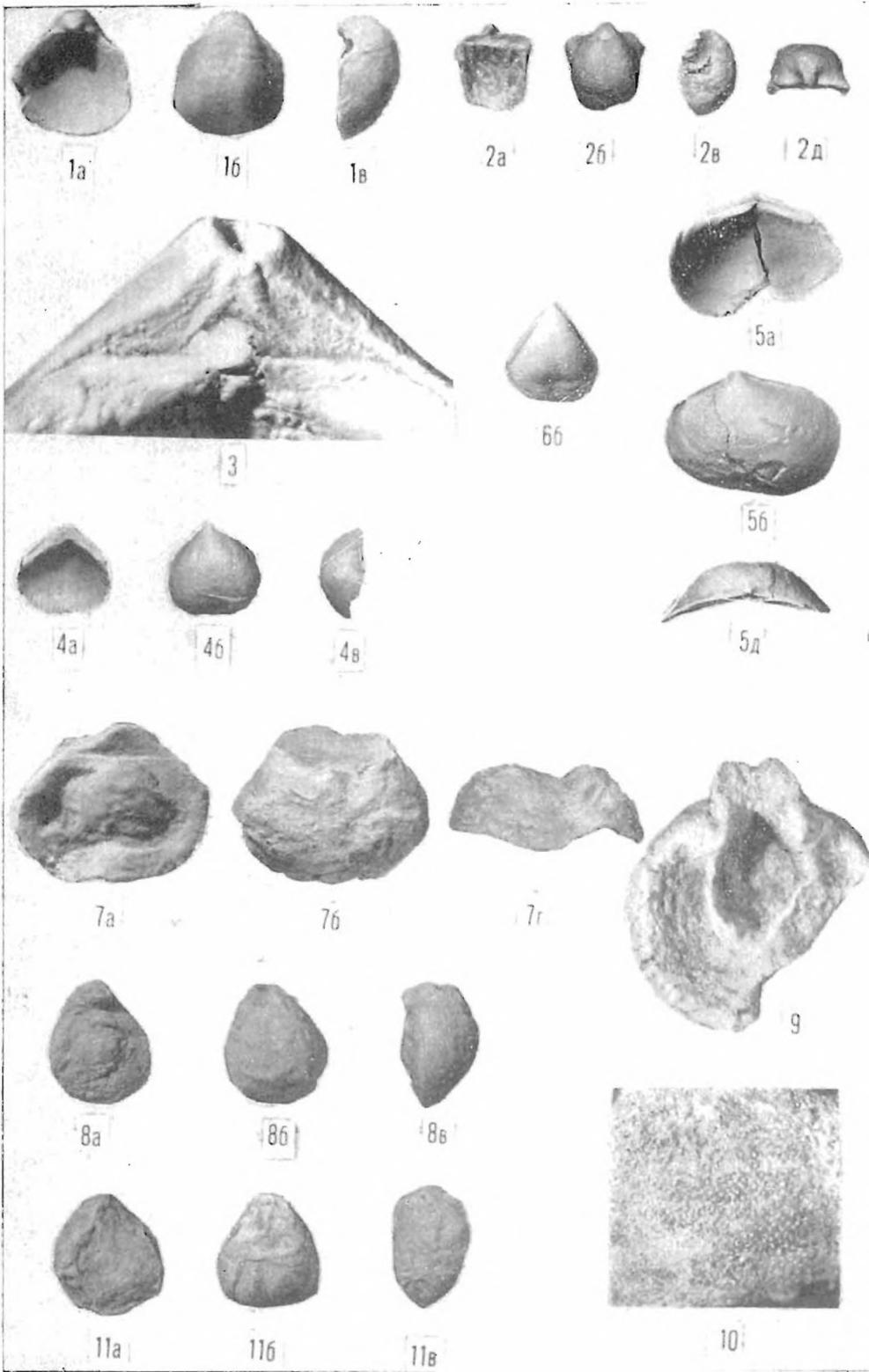
2

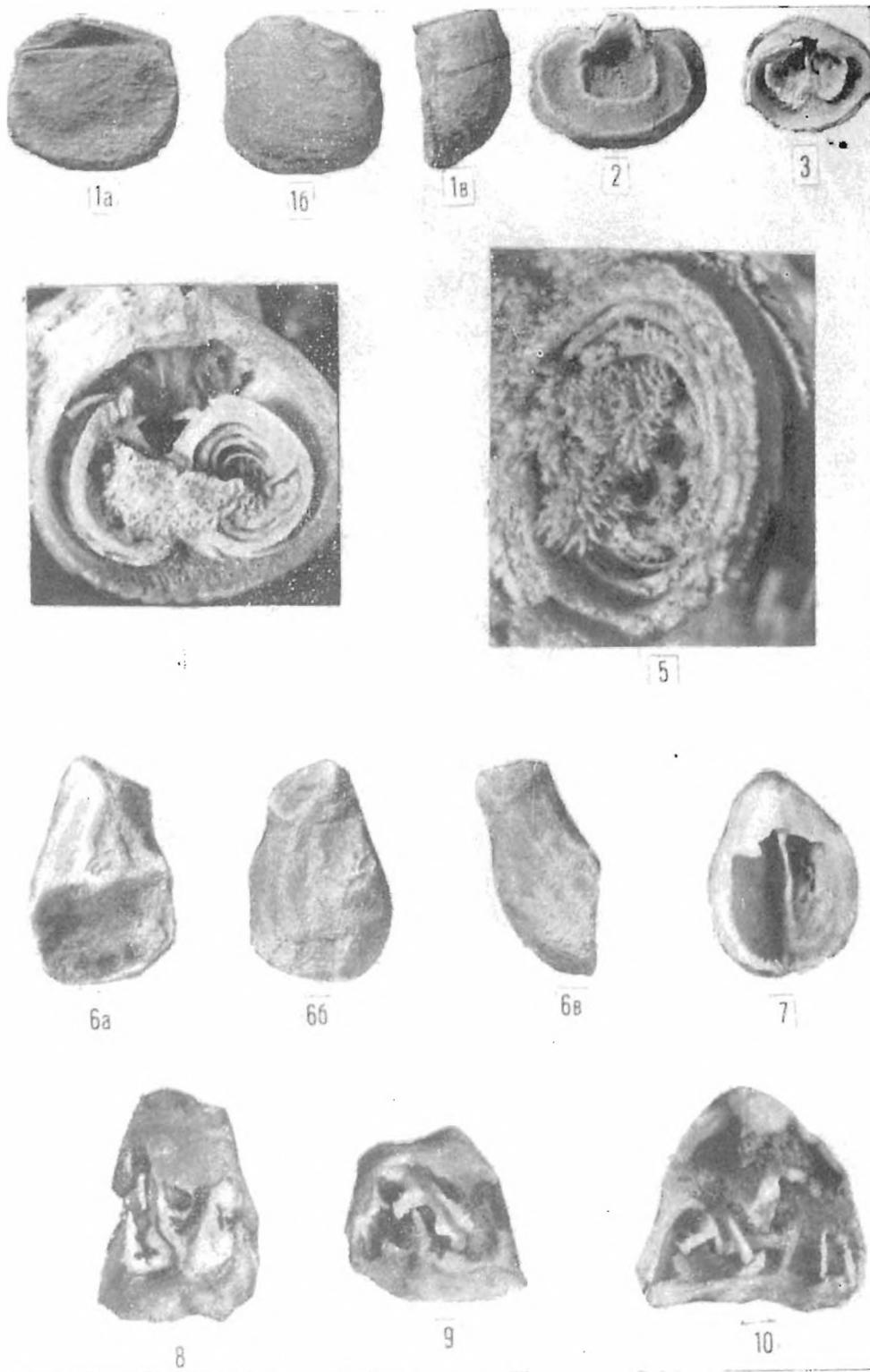


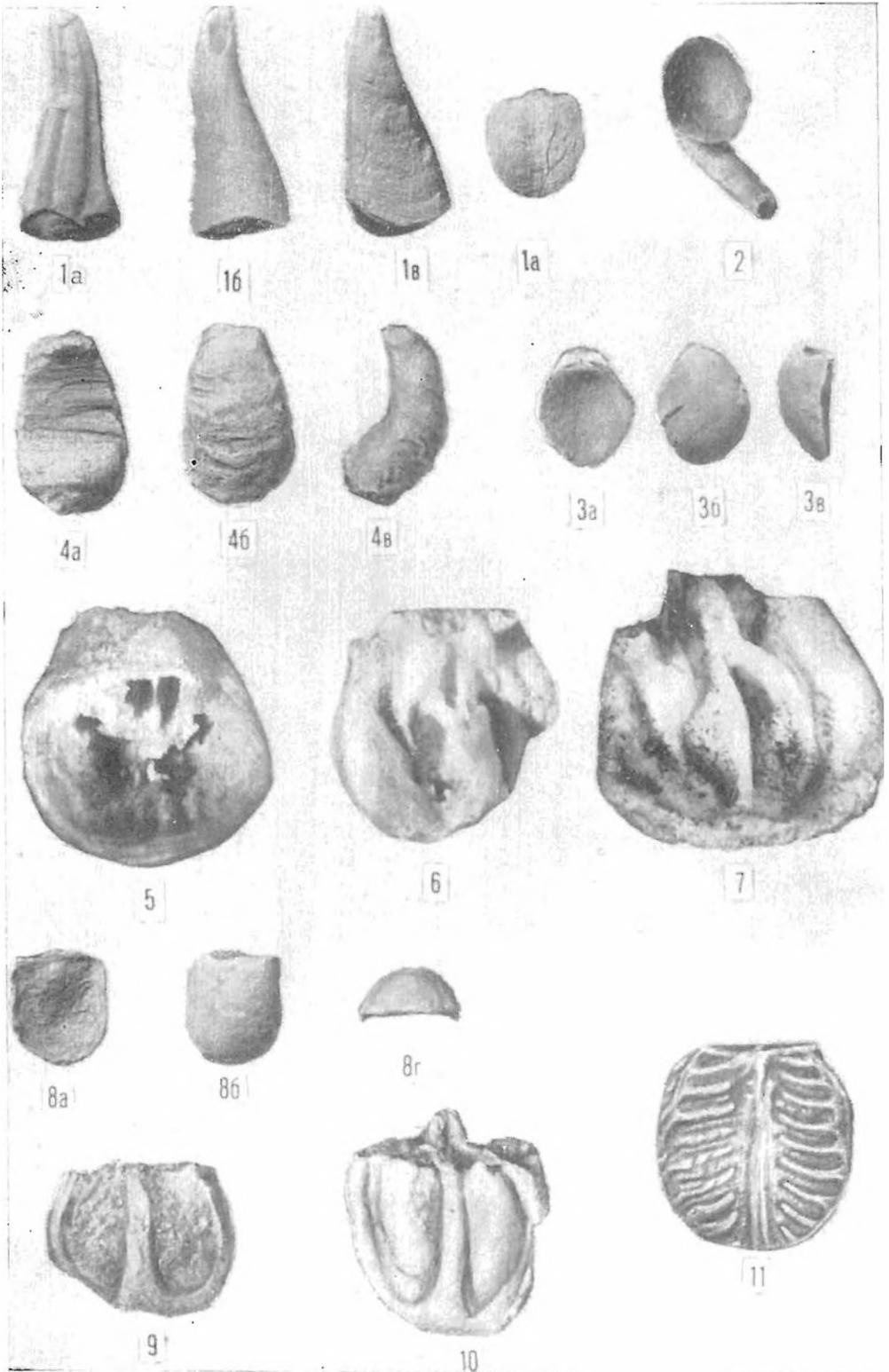
3

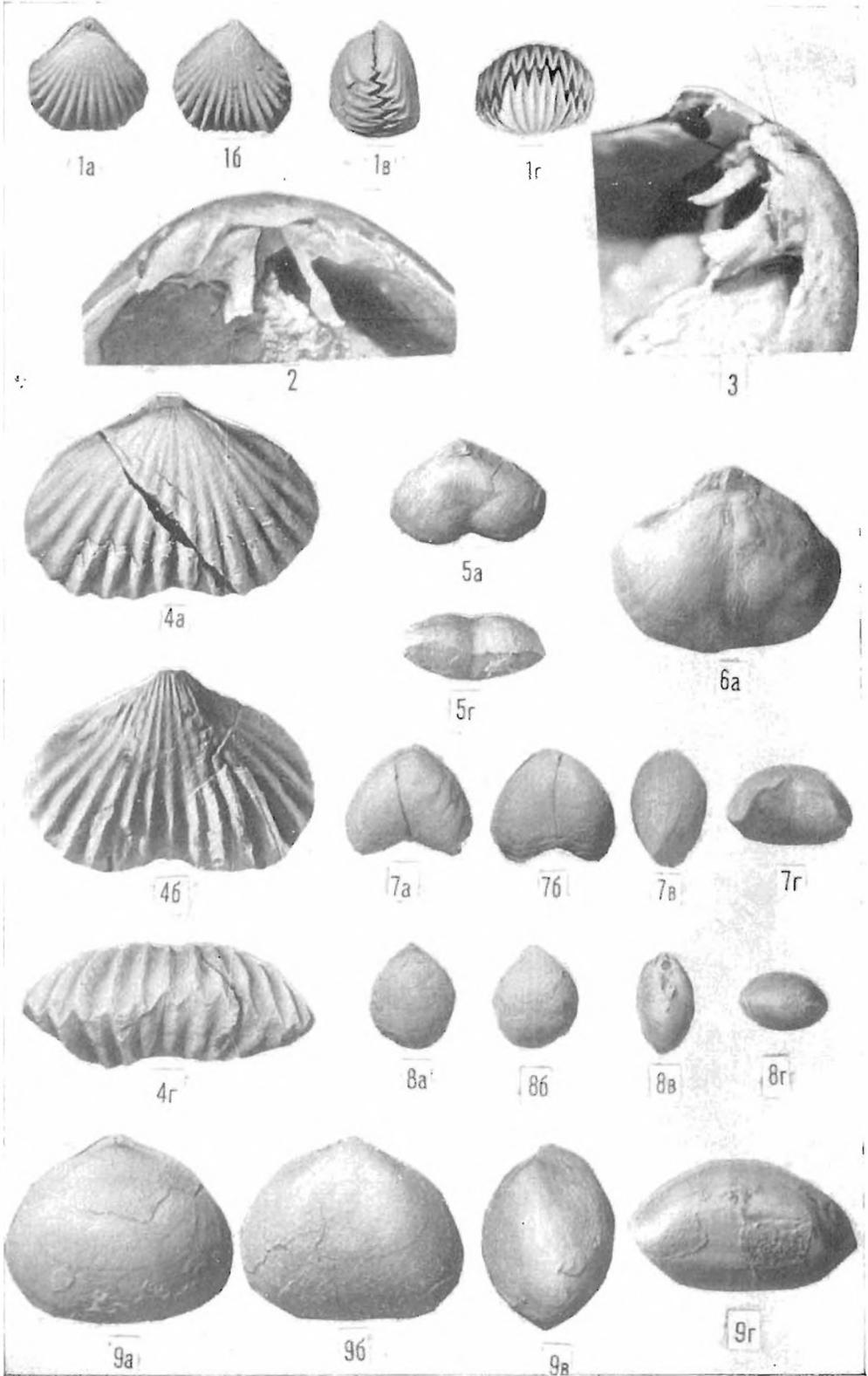


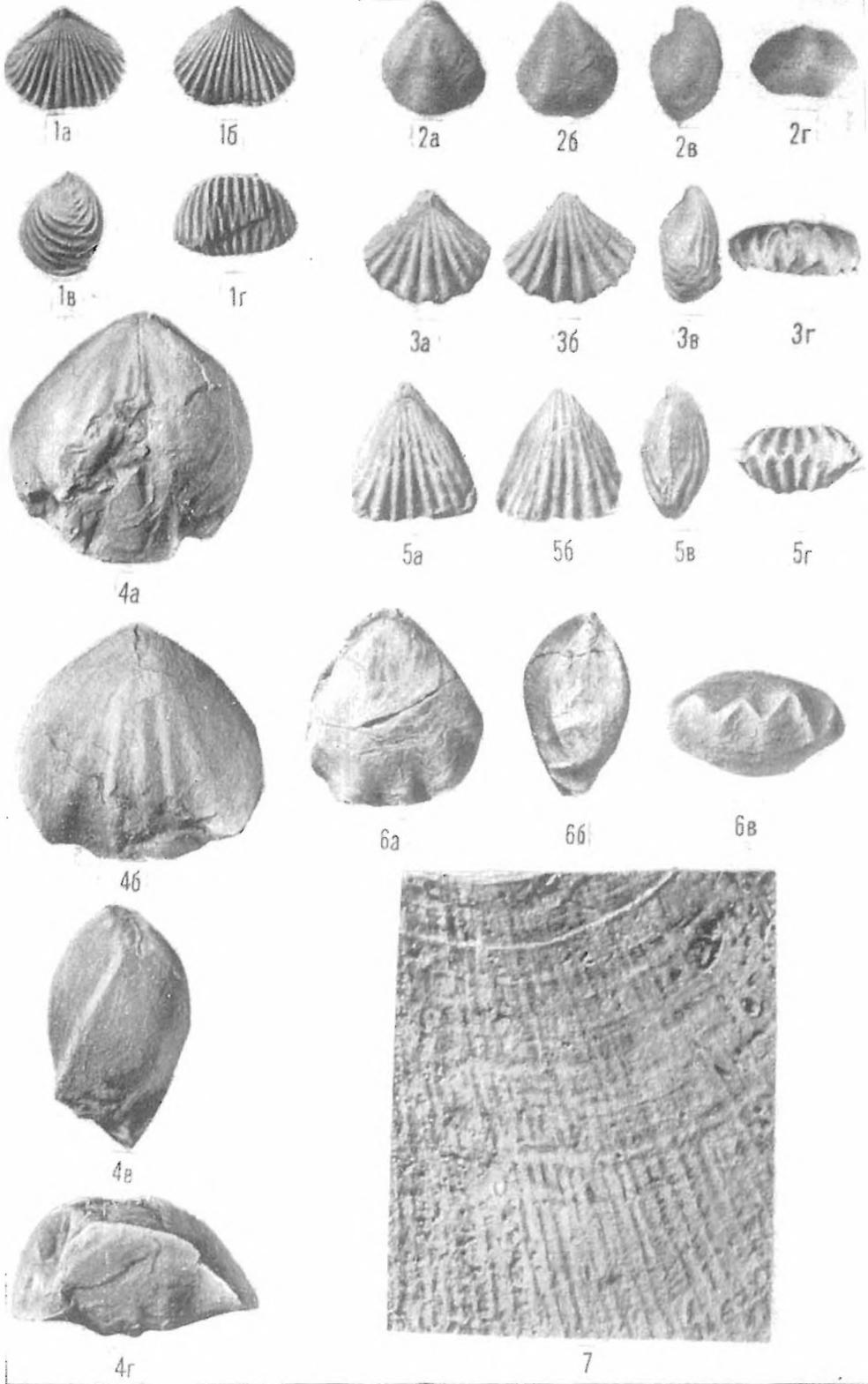
4

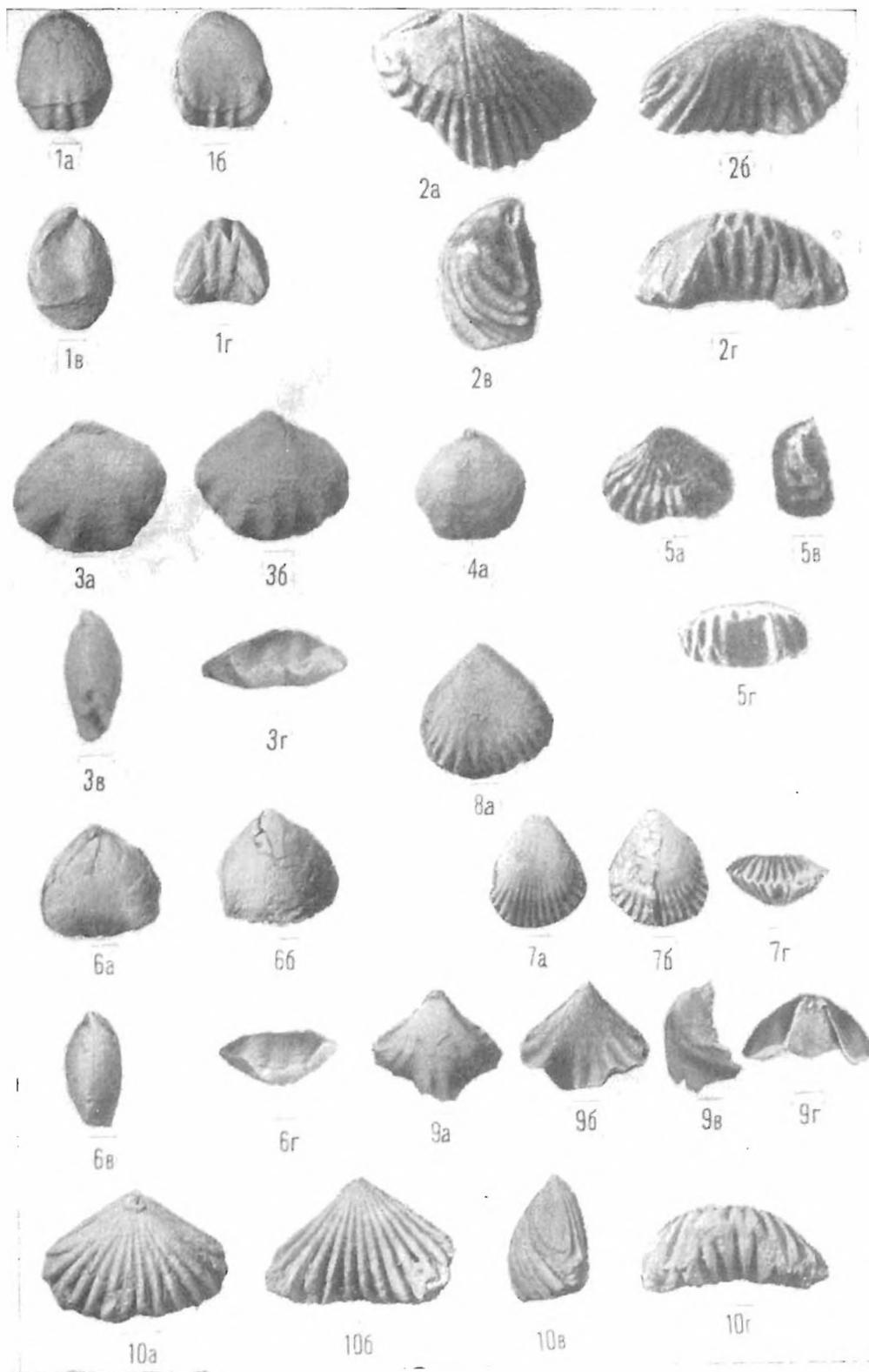


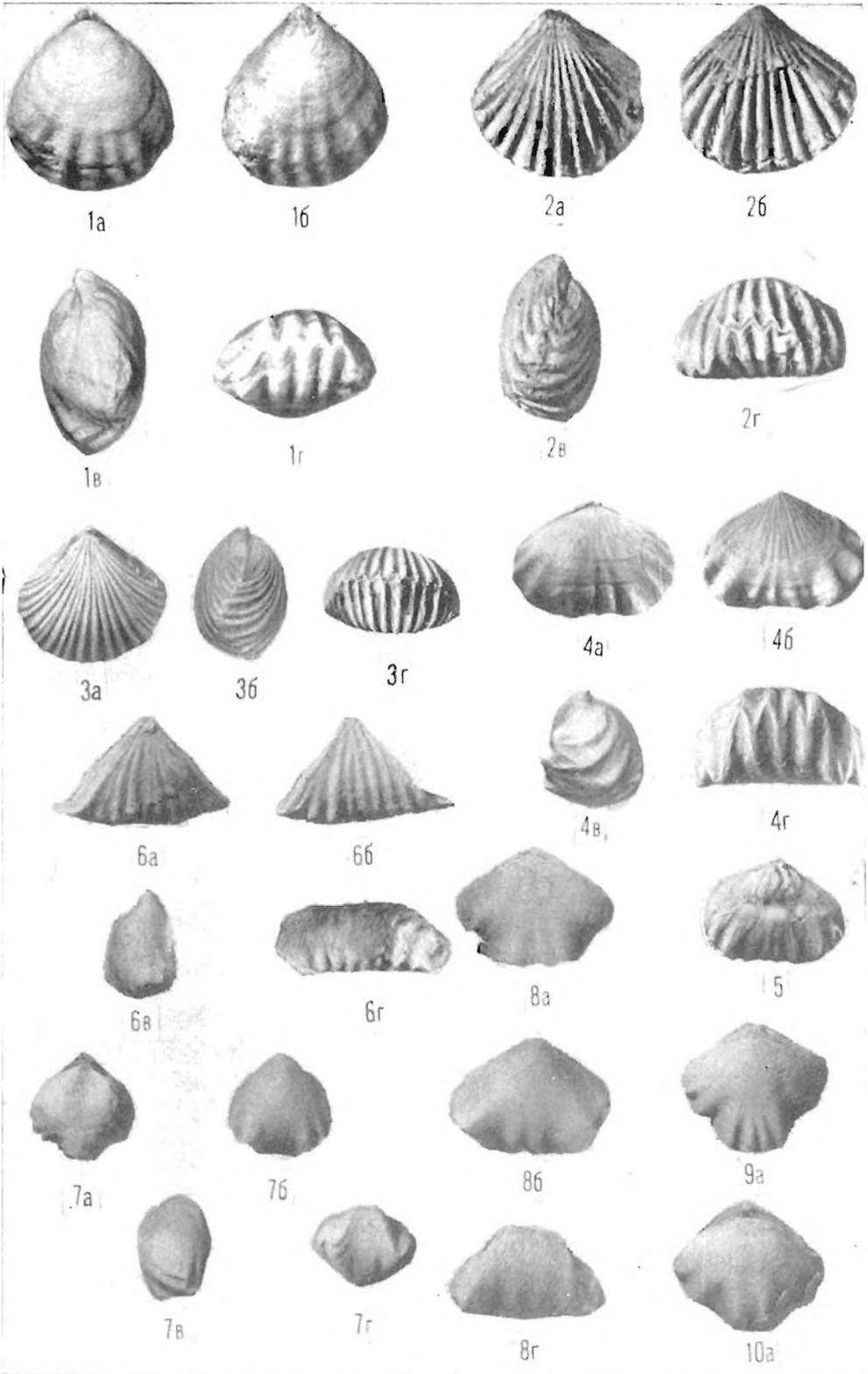


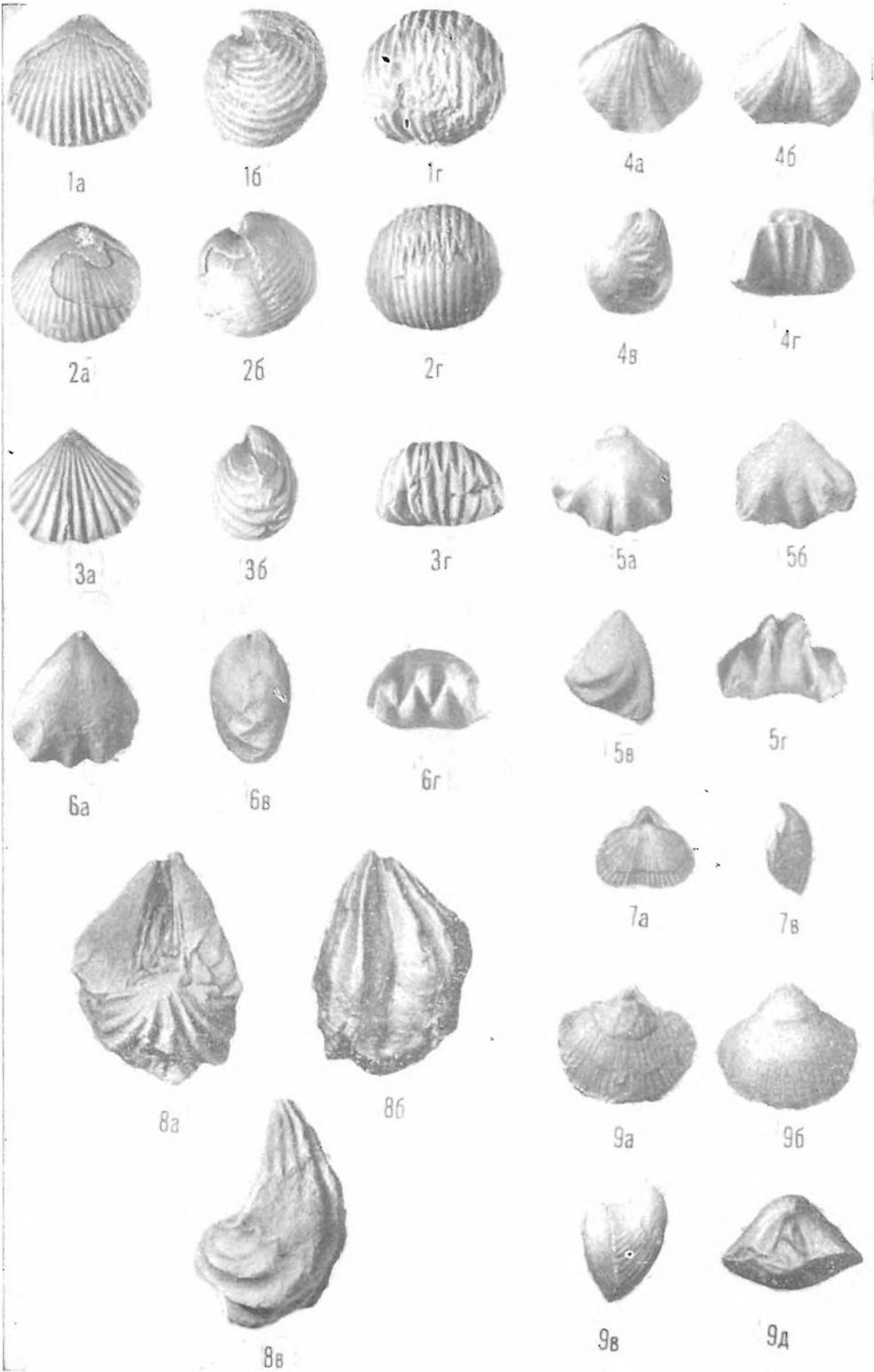


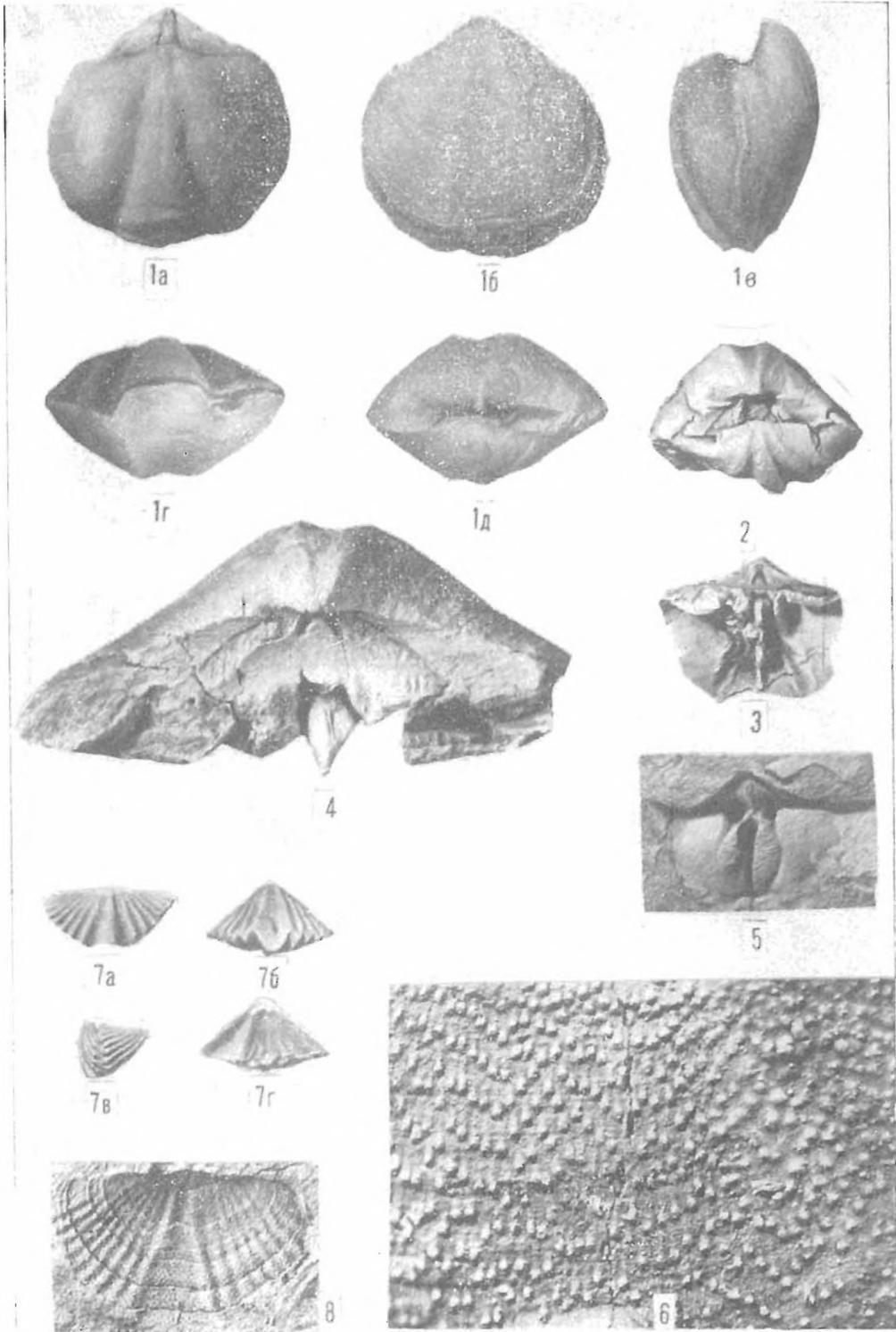














1a



1b



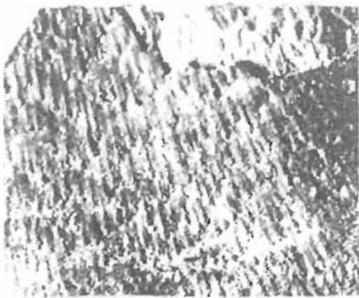
1c



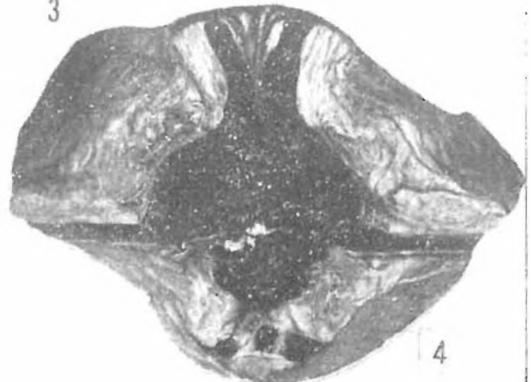
1d



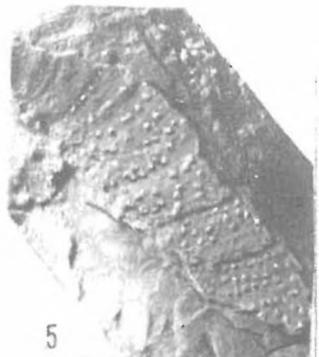
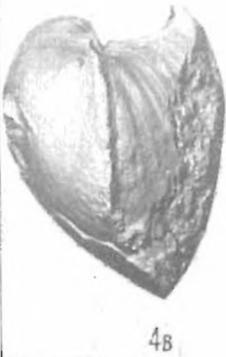
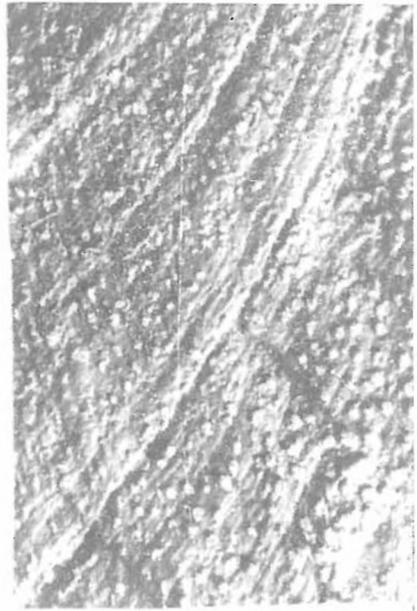
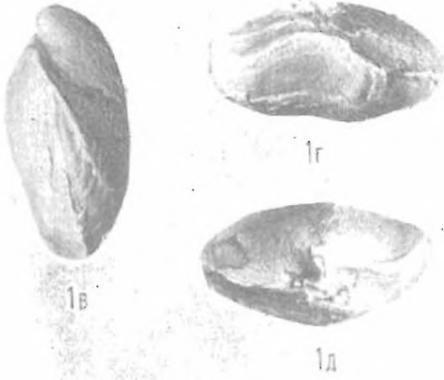
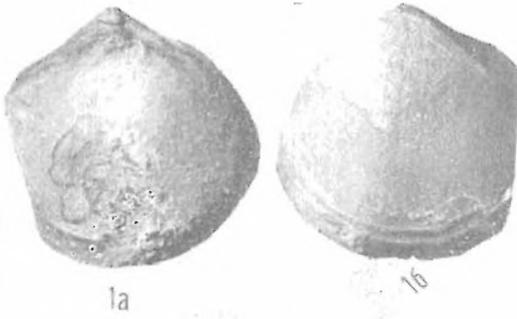
3



2



4





1а



1б



2а



1в



1д



2б



3а



4б



2в



6



2д



5а



7



5б



8а



8б



5г



8в



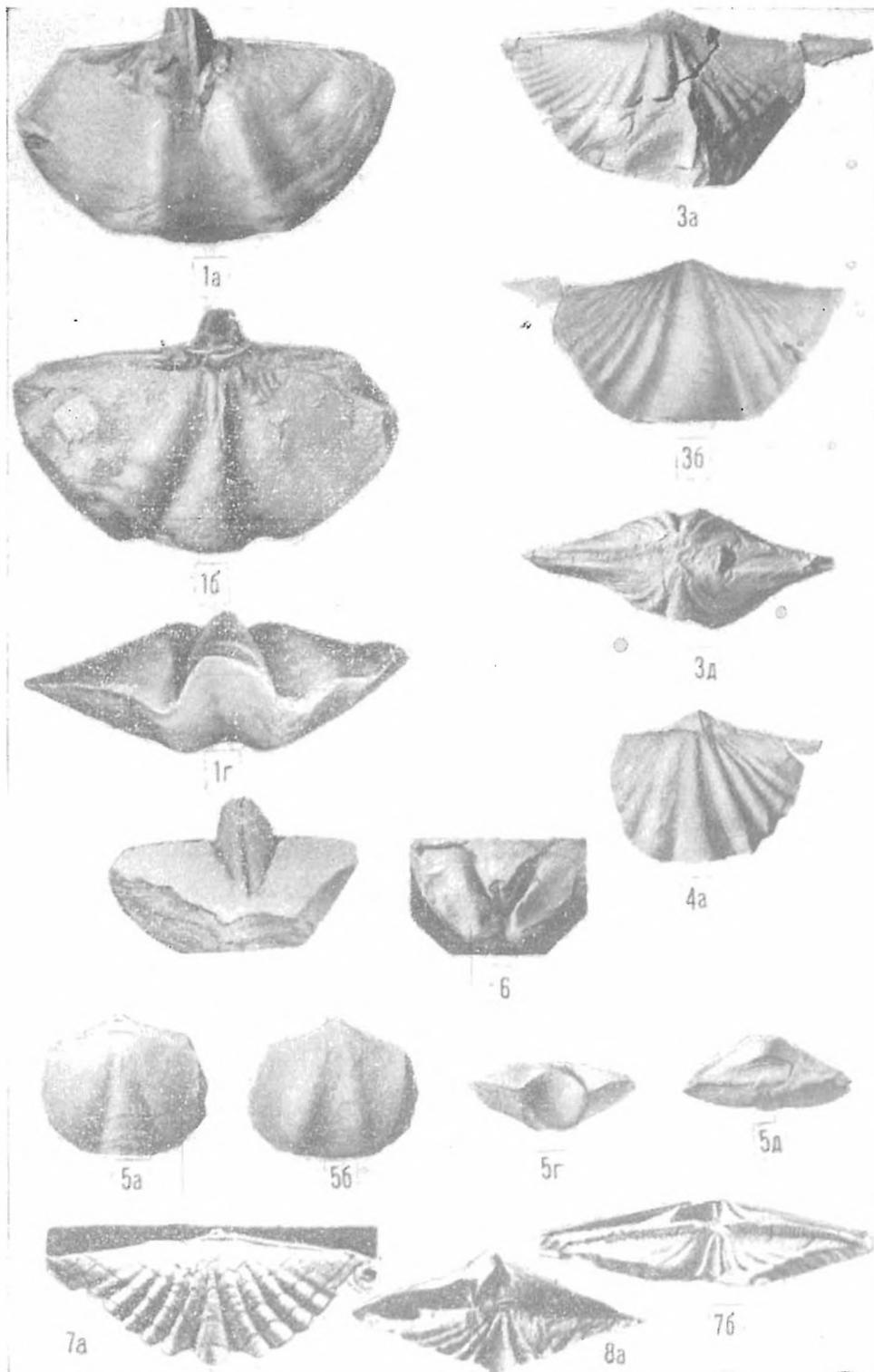
8г

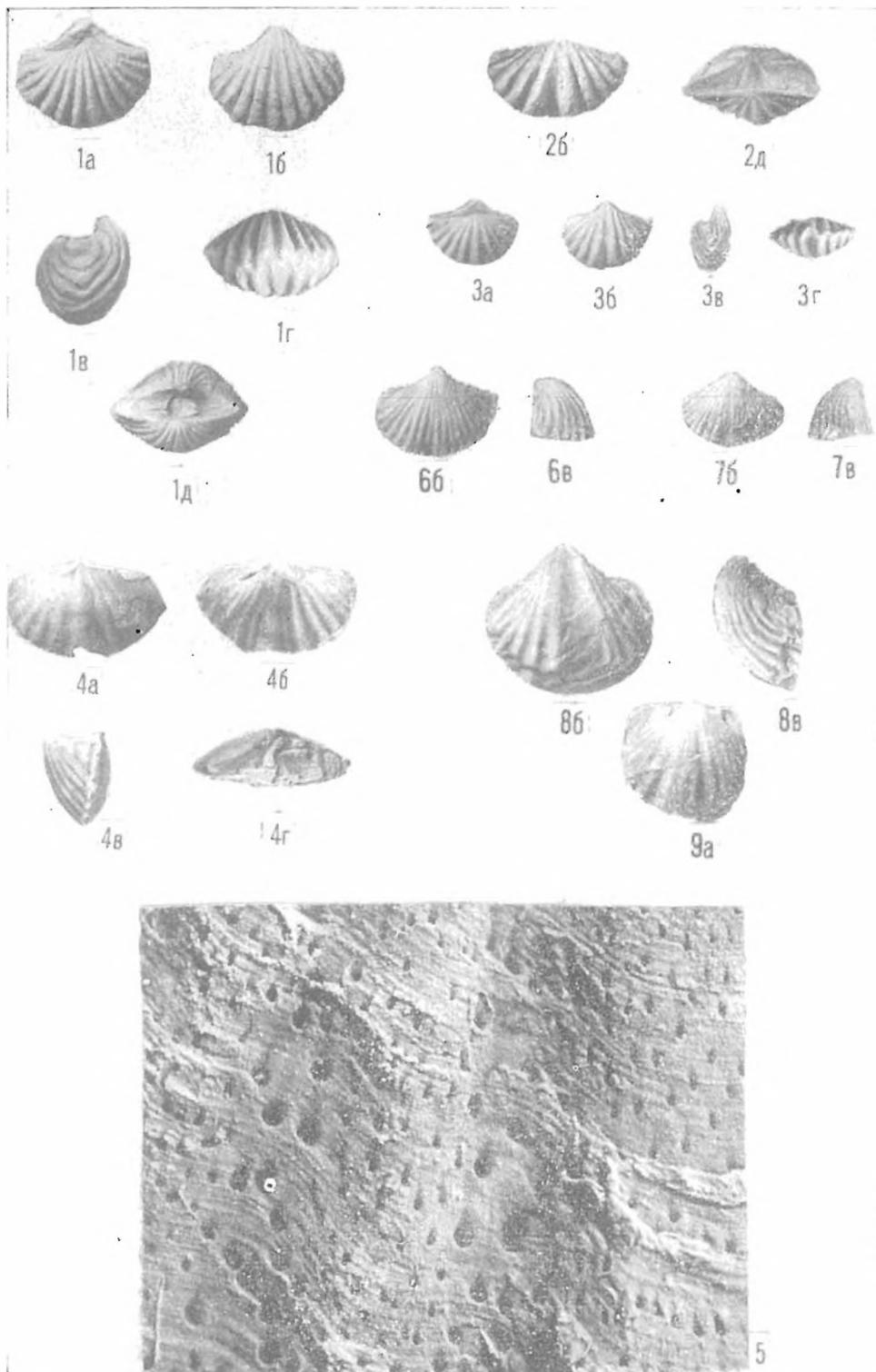


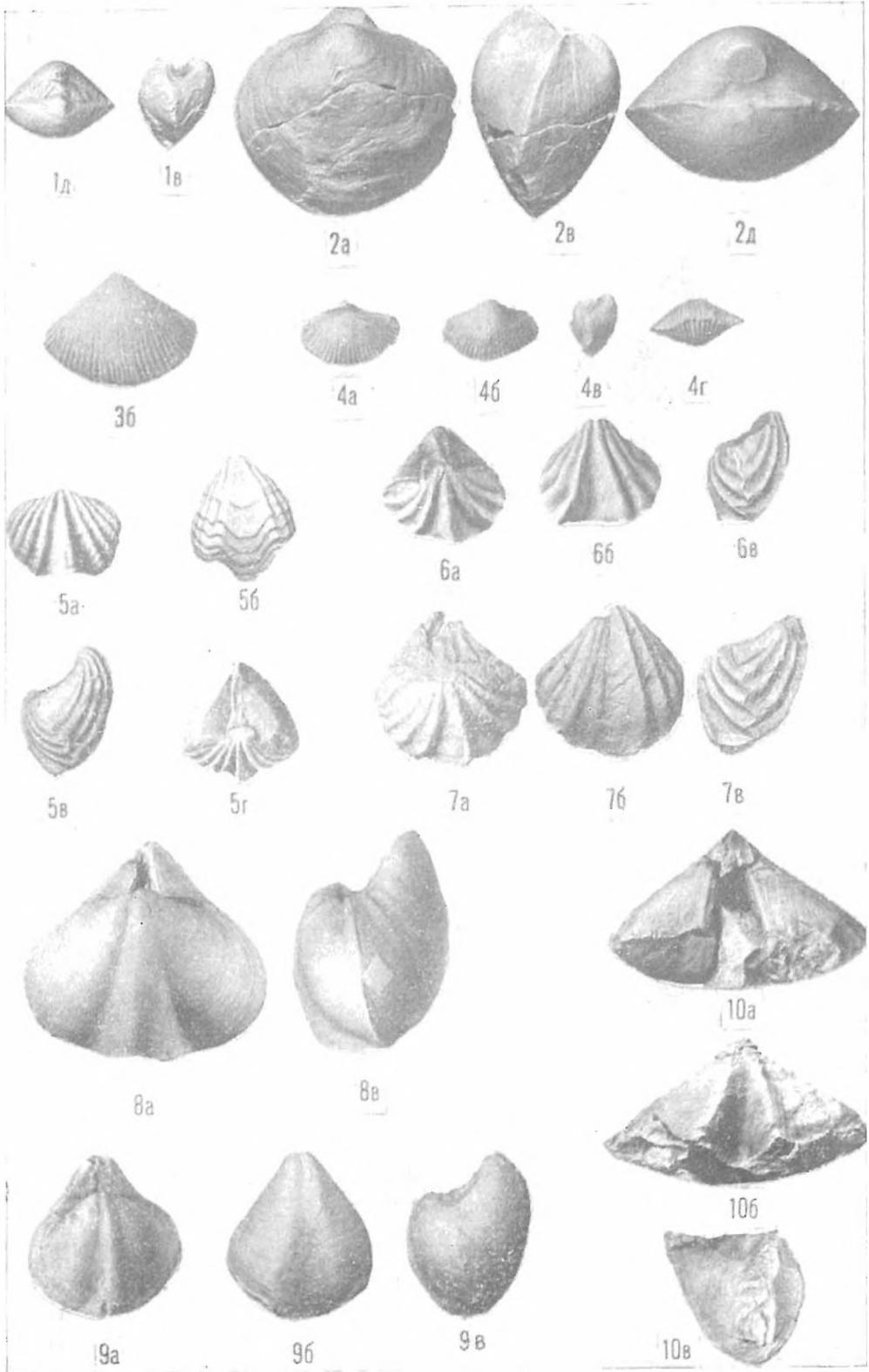
5д

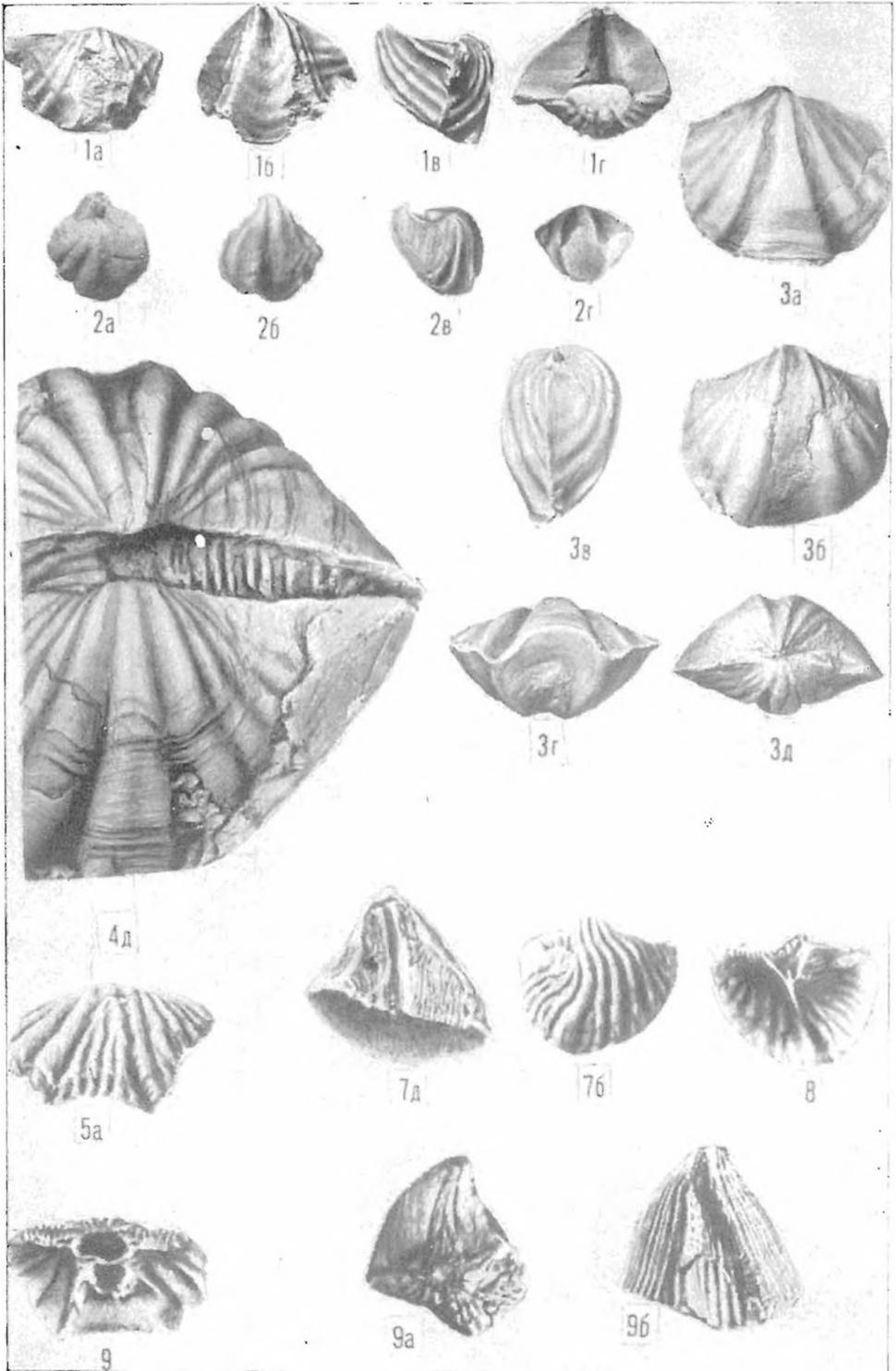


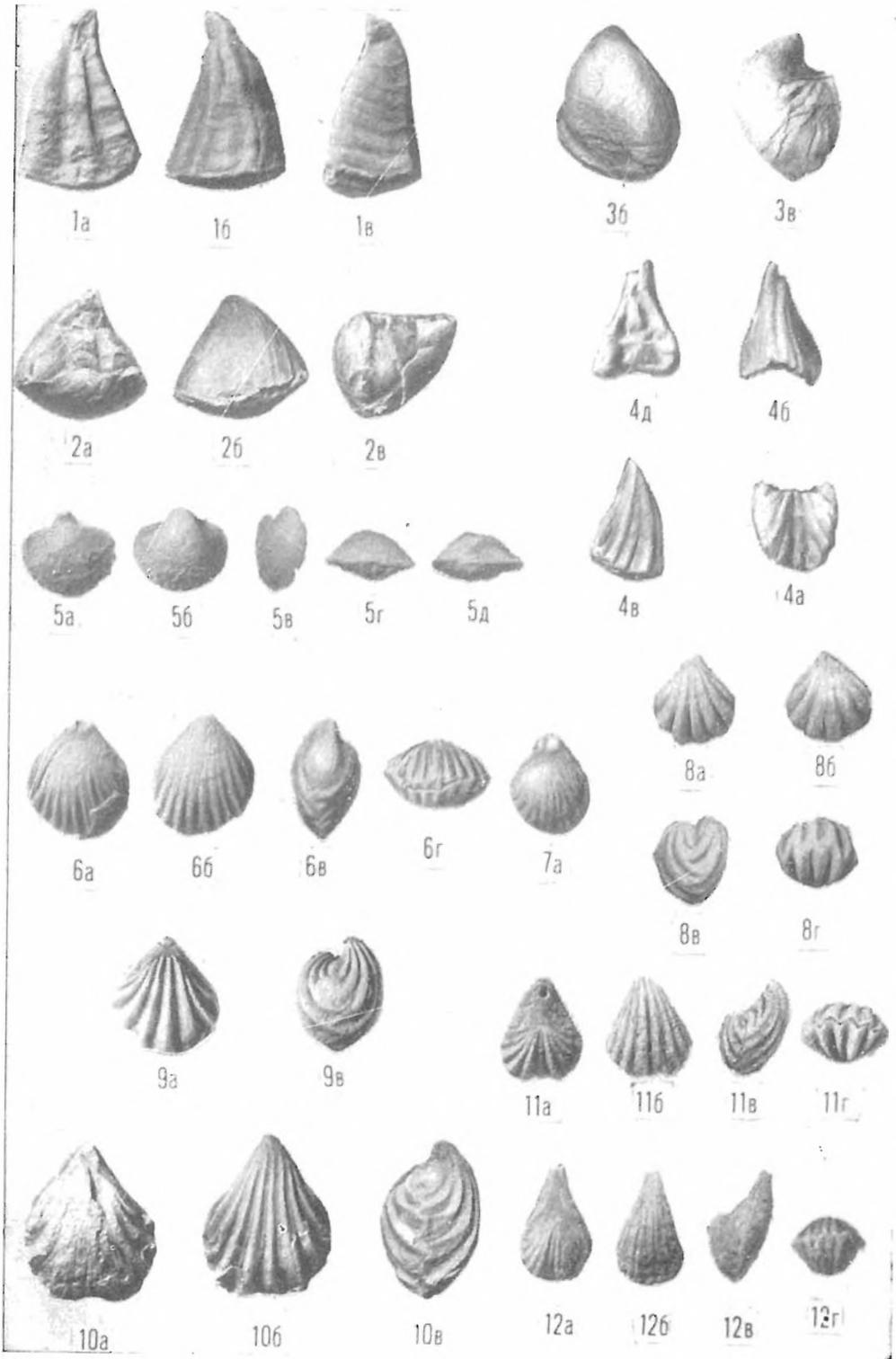
8д

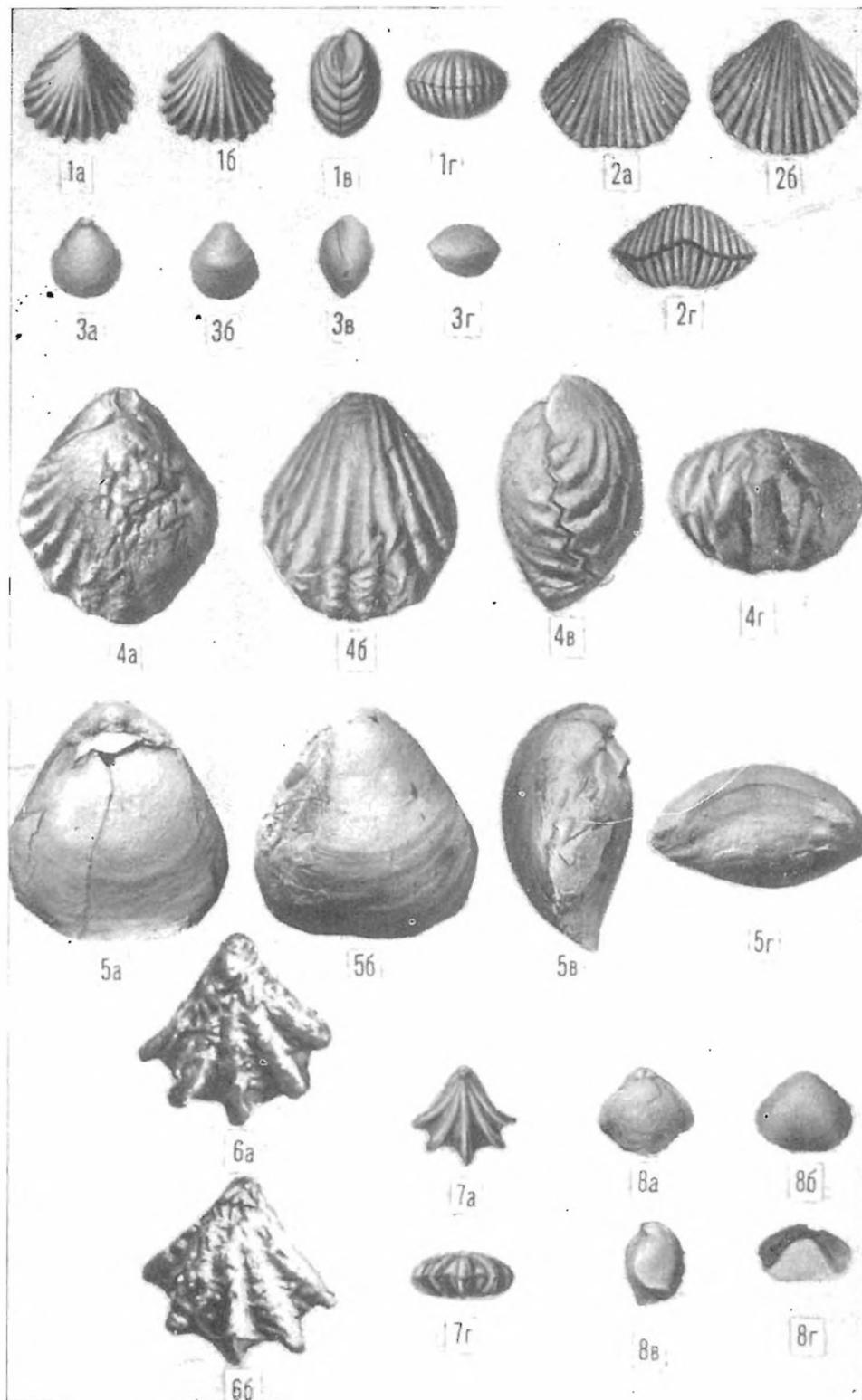


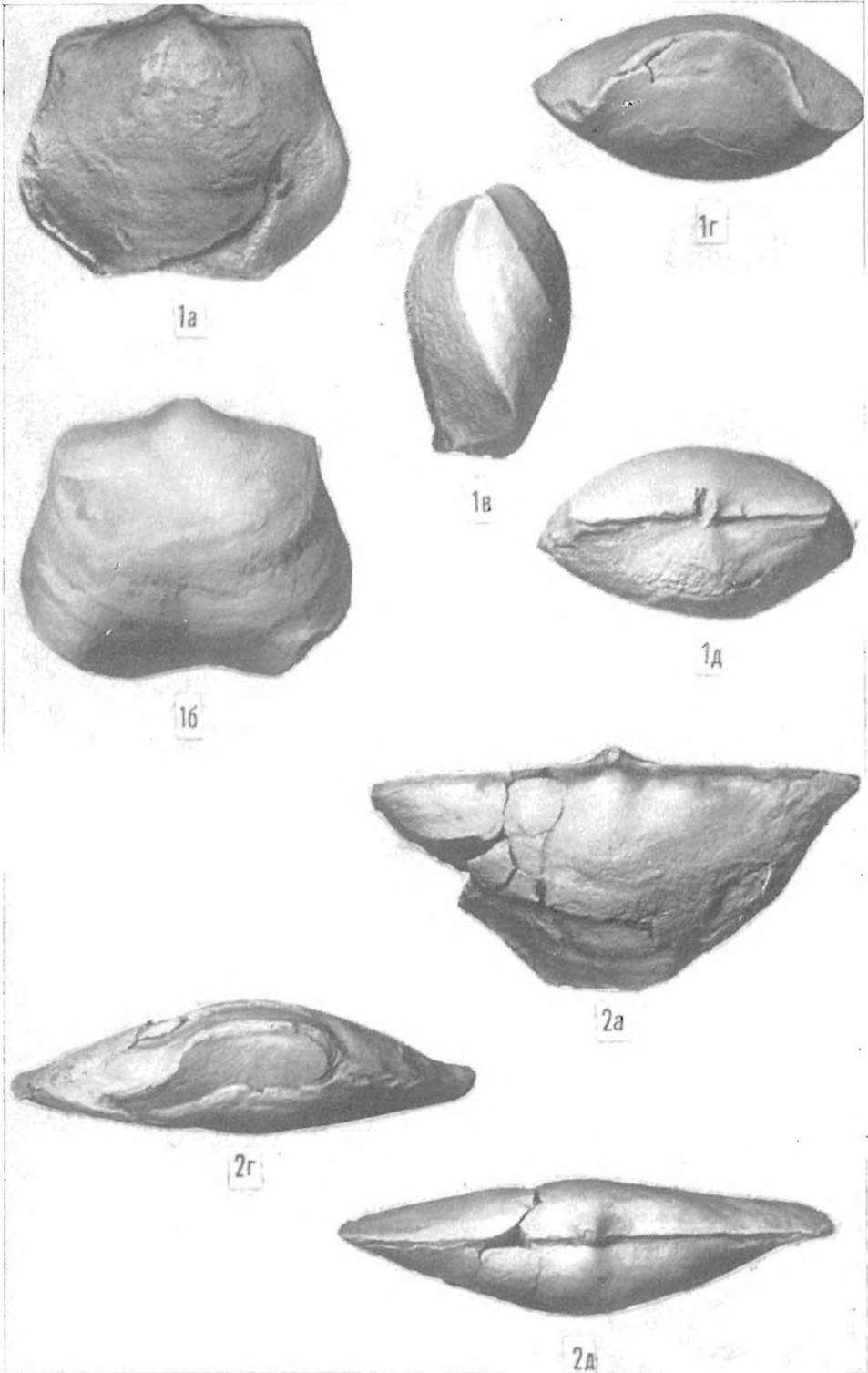


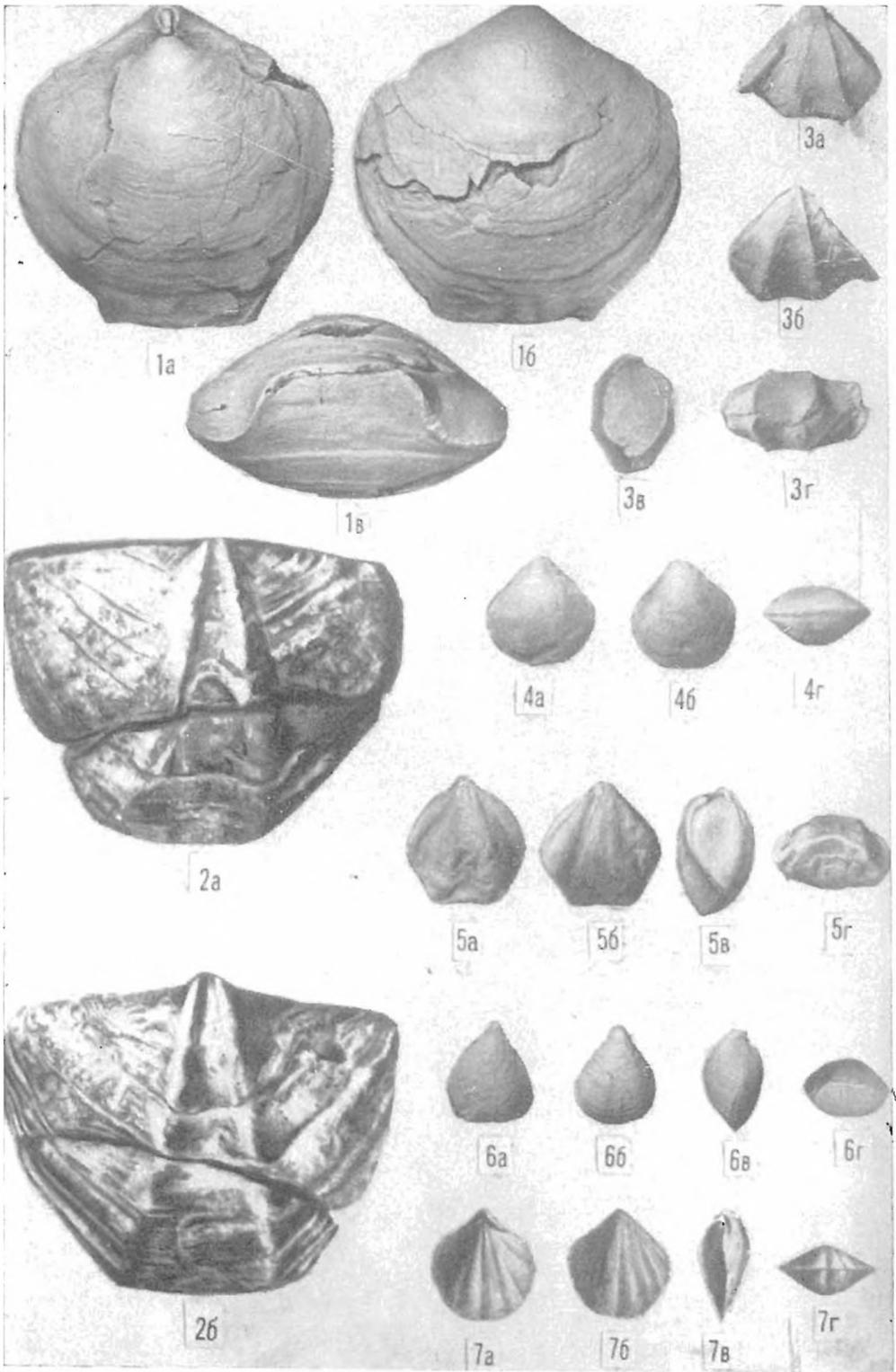


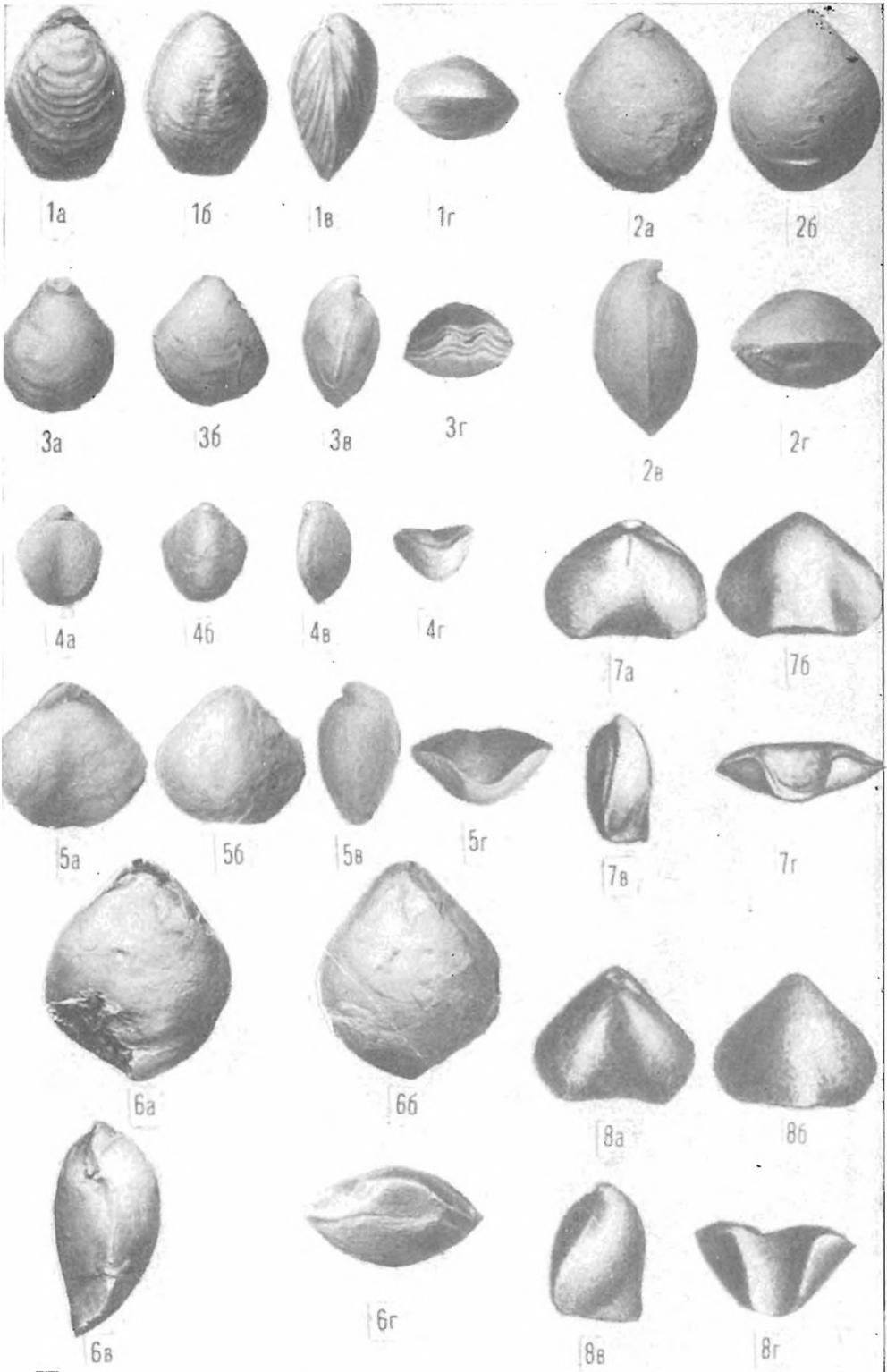


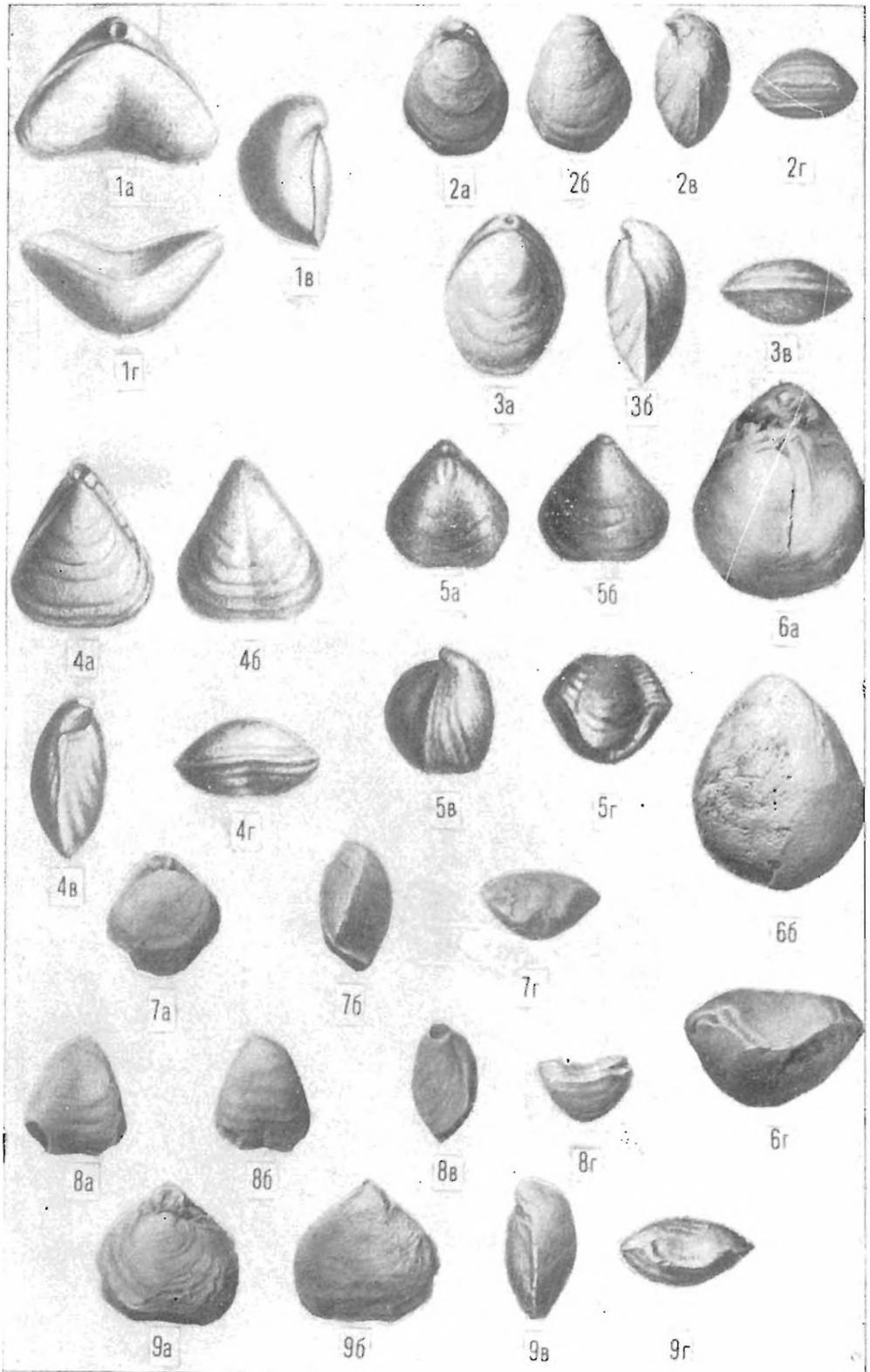


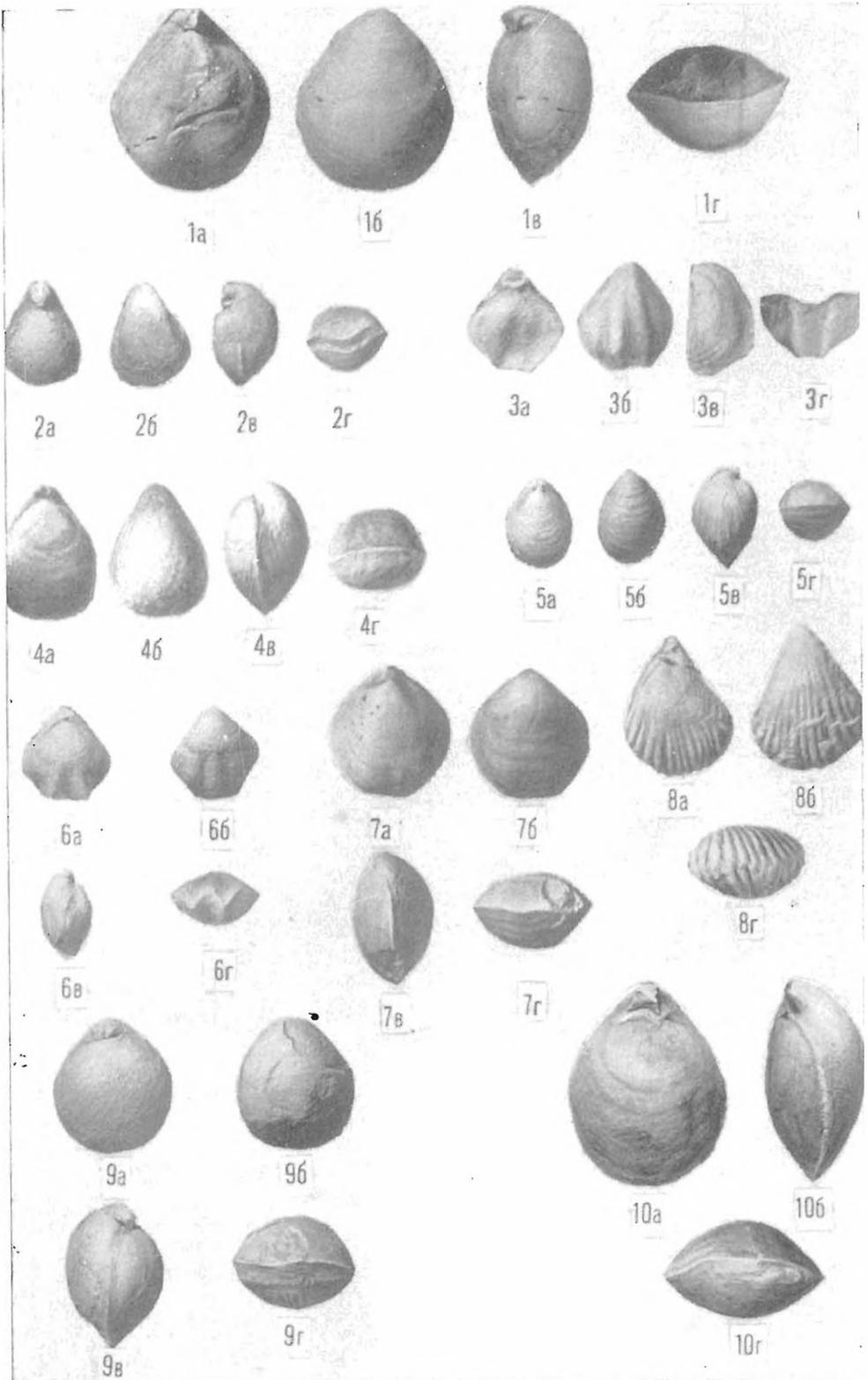


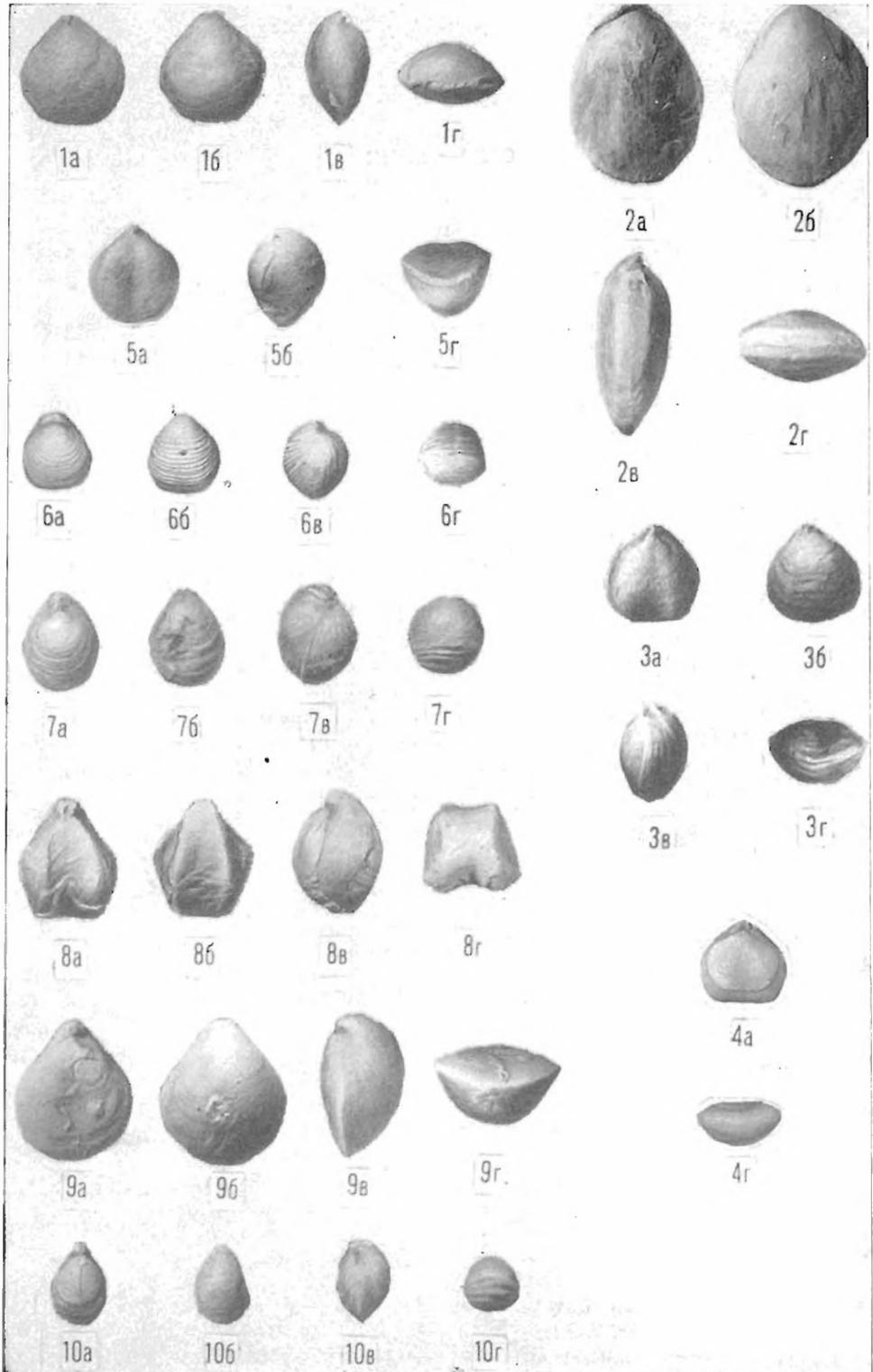












ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Краткий очерк истории изучения триасовых брахиопод	8
Вопросы морфологии и функциональный анализ раковин триасовых брахиопод	12
Структуры кардиналия	12
Апикальный аппарат	24
Замок	32
Ручные поддержки	34
Круры ринхонеллид	34
Петля теребратулид	37
Постэмбриональное развитие ручных поддержек теребратулид	44
Брахидий сприверниид	47
Брахидий атриид и ретциид	48
Морфология раковин триасовых строфоменоидных брахиопод	50
Структура раковин	54
Микроскульптура	58
Пористость	60
Система брахиопод триаса	68
Отряд <i>Strophomenida</i>	68
Надсемейство <i>Koninckinacea</i>	68
Семейство <i>Koninckinidae</i>	70
Род <i>Koninckina</i>	70
Род <i>Amphiclina</i>	70
Род <i>Koninckella</i>	71
Род <i>Amphiclinodonta</i>	71
Надсемейство <i>Thecospiracea</i>	72
Семейство <i>Thecospiridae</i>	73
Род <i>Thecospira</i>	73
Род <i>Thecospiropsis</i>	75
Семейство <i>Thecospirellidae</i>	75
Род <i>Thecospirella</i>	76
Род <i>Bittnerella</i>	77
Семейство <i>Hungaritheciidae</i>	78
Подсемейство <i>Pamirothecinae</i>	79
Род <i>Pamirotheca</i>	79
Подсемейство <i>Hungarithecinae</i>	80
Род <i>Hungaritheca</i>	80
Надсемейство <i>Thecideacea</i>	81
Семейство <i>Thecideidae</i>	81
Подсемейство <i>Davidsonellinae</i>	81
Род <i>Davidsonella</i>	81
Семейство <i>Bactryniidae</i>	82
Род <i>Bactrymium</i>	82
Отряд <i>Rhynchonellida</i>	83
Надсемейство <i>Basiliolacea</i>	83
Семейство <i>Basiliolidae</i>	84

Род <i>Veghirhynchia</i>	84
Семейство Halorellidae	85
Род <i>Halorella</i>	86
Род <i>Halorelloidea</i>	87
Семейство Erymniariidae	87
Род <i>Crurirhynchia</i>	87
Семейство Norellidae	87
Род <i>Norella</i>	87
Род <i>Austriellula</i>	89
Семейство Laevirhynchidae	91
Род <i>Laevirhynchia</i>	91
Надсемейство Rhynchonellacea	92
Семейство Rhynchonellidae	93
Подсемейство Rhynchonellinae	93
Род <i>Maxillirhynchia</i>	93
Семейство Praescylothyridae	94
Подсемейство Tetrarhynchiinae	94
Род <i>Decurtella</i>	94
Род <i>Sakawairhynchia</i>	95
Род <i>Sinuplicorhynchia</i>	95
Род <i>Pseudohalorella</i>	95
Род <i>Piarorhynchia</i>	96
Род <i>Omolonella</i>	96
Род <i>Planirhynchia</i>	96
Род <i>Timorhynchia</i>	98
Род <i>Abrekia</i>	98
Род <i>Paranorellina</i>	100
Род <i>Costinorella</i>	101
Род <i>Sulcorhynchia</i>	103
Род <i>Volirhynchia</i>	104
Род <i>Costirhynchia</i>	105
Подсемейство Praescylothyrinae	107
Род <i>Hagabirhynchia</i>	107
Род <i>Caucasorhynchia</i>	107
Род <i>Rimirhynchopsis</i>	108
Подсемейство Austrirhynchiinae	109
Род <i>Austrirhynchia</i>	109
Подсемейство Holcorhynchellinae	109
Род <i>Holcorhynchella</i>	110
Род <i>Piarorhynchella</i>	110
Семейство Wellerellidae	113
Род <i>Euxinella</i>	113
Род <i>Robinsonella</i>	114
Род <i>Moisseievia</i>	115
Род <i>Trigonirhynchella</i>	115
Род <i>Neowellerella</i>	116
Семейство Dimerellidae	118
Род <i>Dimerella</i>	118
Отряд Spiriferida	118
Надсемейство Spiriferinacea	119
Семейство Spiriferinidae	120
Подсемейство Spiriferininae	120
Род <i>Sinuocosta</i>	121
Род <i>Pseudocyrtina</i>	122
Род <i>Triadispira</i>	122
Род <i>Dentospiriferina</i>	123
Род <i>Viligella</i>	124

Род <i>Canadospira</i>	125
Род <i>Boreiospira</i>	126
Род <i>Costispiriferina</i>	127
Род <i>Mentzeliopsis</i>	129
Род <i>Mentzelioides</i>	130
Род <i>Dinarispira</i>	131
Подсемейство Pennospiriferinae	132
Род <i>Pennospiriferina</i>	134
Род <i>Psioidea</i>	134
Род <i>Rasteligera</i>	135
Подсемейство Punctospirellinae	135
Род <i>Punctospirella</i>	136
Подсемейство Balatonospirinae	137
Род <i>Balatonospira</i>	137
Подсемейство Mentzeliinae	138
Род <i>Mentzelia</i>	138
Род <i>Koeveskallina</i>	140
Род <i>Hirsutella</i>	140
Род <i>Spiriferinoides</i>	141
Семейство Laballidae	142
Подсемейство Laballinae	143
Род <i>Laballa</i>	143
Род <i>Lepismatina</i>	144
Род <i>Spondylospira</i>	145
Род <i>Zugmayrella</i>	145
Род <i>Orientospira</i>	145
Род <i>Pseudolaballa</i>	145
Род <i>Spinolepismatina</i>	147
Подсемейство Thecocyrtellinae	148
Род <i>Thecocyrtella</i>	148
Род <i>Klipsteinella</i>	150
Надсемейство Delthyriacea	151
Семейство Ambocoeliidae	151
Род <i>Crurithyris</i>	151
Отряд Athyridida	152
Подотряд Athyrididina	153
Надсемейство Athyridacea	153
Семейство Athyrididae	153
Подсемейство Protathyridinae	153
Подсемейство Athyridinae	154
Подсемейство Helenathyridinae	154
Семейство Spirigerellidae	154
Подсемейство Spirigerellinae	154
Род <i>Anomactinella</i>	154
Род <i>Clavigera</i>	155
Род <i>Dioristella</i>	155
Род <i>Majkopella</i>	155
Род <i>Misolia</i>	157
Род <i>Oxycolpella</i>	157
Род <i>Pentactinella</i>	157
Род <i>Stolzenburgiella</i>	159
Род <i>Tetractinella</i>	159
Род <i>Ochotathyris</i>	159
Род <i>Spirigerellina</i>	160
Подсемейство Diplospirellinae	162
Род <i>Diplospirella</i>	162
Род <i>Pexidella</i>	163

Род <i>Anisactinella</i>	163
Род <i>Euractinella</i>	163
Подотряд Retziidina	165
Семейство Retziidae	166
Подсемейство Retziinae	166
Род <i>Husteddiella</i>	166
Род <i>Schwagerispira</i>	168
Подсемейство Hungarispirinae	168
Род <i>Hungarispira</i>	168
Подсемейство Neoretziinae	168
Род <i>Cassianospira</i>	168
Род <i>Neoretzia</i>	170
Отряд Terebratulida	171
Надсемейство Dielasmatacea	172
Семейство Dielasmatidae	172
Подсемейство Dielasmatinae	172
Род <i>Adygella</i>	172
Род <i>Arctothyris</i>	173
Род <i>Aspidothyris</i>	174
Род <i>Coenothyris</i>	175
Род <i>Dinarella</i>	175
Род <i>Propygope</i>	175
Род <i>Rhaetina</i>	175
Род <i>Sulcatothyris</i>	176
Род <i>Sulcatinella</i>	177
Род <i>Cruratula</i>	179
Подсемейство Zugmayeriinae	179
Род <i>Adygelloides</i>	180
Род <i>Zugmayeria</i>	180
Подсемейство Juvavellinae	181
Род <i>Juvavella</i>	181
Род <i>Juvavellina</i>	181
Род <i>Nucleatula</i>	182
Семейство Aulacothyroideidae	182
Род <i>Aulacothyroides</i>	182
Род <i>Anadyrella</i>	185
Семейство Angustothyrididae	187
Род <i>Angustothyris</i>	187
Род <i>Praecubanothyris</i>	187
Род <i>Cubanothyris</i>	190
Род <i>Caucasothyris</i>	192
Надсемейство Terebratulacea	194
Семейство Terebratulidae	194
Подсемейство Loboathyridinae	194
Род <i>Loboathyris</i>	194
Род <i>Pamirothyris</i>	195
Род <i>Wittenburgella</i>	196
Подсемейство Plectoconchinae	197
Род <i>Plectoconcha</i>	197
Надсемейство Loboidothyridacea	198
Семейство Loboidothyrididae	198
Род <i>Triadithyris</i>	198
Род <i>Laevithyris</i>	198
Надсемейство Dallinacea	200
Семейство Zeilleriidae	200
Род <i>Zeilleria</i>	201
Род <i>Aulacothyris</i>	202

Род <i>Worobievella</i>	202
Род <i>Kolymithyris</i>	203
Семейство Aulacothyropsidae	204
Род <i>Aulacothyropsis</i>	204
Род <i>Camerothyris</i>	205
Род <i>Pseudorugitella</i>	207
Род <i>Eodallina</i>	207
Род <i>Babukella</i>	208
Род <i>Ornatothyrella</i>	210
Incerti ordinis	211
Род <i>Amphitomella</i>	211
Род <i>Pomatospirella</i>	211
Вопросы эволюции и филогении	212
Отряд Strophomenidae	212
Thecospiracea	212
Thecideacea	217
Koninckinacea	220
Отряд Rhynchonellida	220
Отряд Spiriferida	226
Отряд Athyridida	231
Athyridina	231
Retziidina	232
Отряд Terebratulida	234
Эволюция брахидия и лофофора	234
Эволюция кардиналия	239
Основные направления филогенеза. Соотношение «терebra- тулоидных» и «терebrателлоидных» ветвей	240
Общий обзор стратиграфического и географического распростра- нения триасовых брахиопод	248
Нижний триас	249
Средний триас	250
Апизийский ярус	250
Иадийский ярус	257
Верхний триас	260
Карийский ярус	260
Норийский и рэтский ярусы	266
Проблема рэтского яруса	266
Изменения брахиопод на границе перми и триаса и основные этапы развития триасовых брахиопод	281
Основные закономерности географической дифференциации три- асовых брахиопод	290
Равнинный триас	291
Средний триас	292
Поздний триас	296
Значение палеобиогеографических данных для палеогеографи- ческих построений	304
Литература	309
Объяснения к таблицам	323

CONTENTS

Introduction	5
A history of investigation of Triassic brachiopods	8
Morphology and functional analysis of the shells of Triassic brachiopods	12
Classification of Triassic brachiopods	68
Questions of evolution and phylogeny	212
General review of stratigraphical and geographical distribution of Triassic brachiopods	248
Changes of brachiopods on Permian-Triassic boundary and principal stages of the evolution of Triassic brachiopods	281
Principal regularities of geographical differentiation of Triassic brachiopods	290
References	309
Explanations to the tables	323

Альгирдас Станиславович Цигис

ТРИАСОВЫЕ БРАХИОПОДЫ

(морфология, система, флогения,
стратиграфическое значение и биогеография)

Ответственный редактор

Владимир Николаевич Сакс

Редактор *С. А. Садко*

Художественный редактор *В. В. Растегаев*

Технический редактор *В. И. Пшмаков*

Технический редактор *Ф. Ф. Орлова*

Корректоры *В. В. Буhalова, Н. Г. Примогенова*

Сдано в набор 24 сентября 1973 г. Подписано в печать 24 мая 1974 г. МН 00551. Бумага № 2. 70×108¹/₁₆. 20,75 печ. л. + 3,5 печ. л. на мел. бум. = 33,9 усл. печ. л. + 1 вкл., 35 уч.-изд. л. Заказ 183. Тираж 800 экз. Цена 3 р. 85 к.

Издательство «Наука», Сибирское отделение. 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18. 4-я типография издательства «Наука». 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.