

УДК 564.32 (56.017.2):551.736

РАЗВИТИЕ РОДА *BAYLEA* (GASTROPODA) В КАЗАНСКОМ ПАЛЕОБАССЕЙНЕ (СРЕДНЯЯ ПЕРМЬ, ВОЛГО-УРАЛЬСКИЙ РЕГИОН)

© 2016 г. А. В. Мазаев

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: mazaev.av@mail.ru

Поступила в редакцию 05.11.2015 г.

Принята к печати 19.11.2015 г.

Из нижнеказанского подъяруса средней перми описан комплекс видов *Baylea*: *B. subpenea* (Netchaev, 1894), *B. vjatkensis* Mazaev, 2015, *B. praeburtasorum* sp. nov. и *B. shilovskyi* sp. nov. Показана их филогенетическая связь с позднеказанскими видами *B. rigida* Mazaev, 2015, *B. foraminata* Mazaev, 2015, *B. chimbulatiensis* Mazaev, 2015, *B. nemdaensis* Mazaev, 2015 и *B. burtasorum* (Golowinsky, 1868). Выделены виды-индексы, приуроченные к трем стратиграфическим интервалам: *B. praeburtasorum* sp. nov. — *B. shilovskyi* sp. nov., *B. rigida* — *B. foraminata* и *B. burtasorum*. Обсуждается морфология, специфика полиморфизма изученных видов.

DOI: 10.7868/S0031031X16060106

В настоящее время из верхнеказанского подъяруса средней перми Волго-Уральского региона известно 68 видов гастропод, которые принадлежат 36 родам и 23 семействам (Mazaev, 2015). Таксономическое разнообразие гастропод нижнеказанского подъяруса до сих пор не изучено. Предварительная обработка материала показывает, что смена комплексов видов этой обширной бентосной группы в казанском веке может оказаться надежным зональным биостратиграфическим маркером в региональном масштабе. В этом аспекте род *Baylea* Koninck, 1883 вызывает особый интерес.

Комплексы гастропод верхнеказанского подъяруса включают семь видов *Baylea*: *B. subpenea* (Netchaev, 1894), *B. nemdaensis* Mazaev, 2015, *B. chimbulatiensis* Mazaev, 2015, *B. foraminata* Mazaev, 2015, *B. rigida* Mazaev, 2015, *B. vjatkensis* Mazaev, 2015 и *B. burtasorum* (Golowinsky, 1868). В нижнеказанском подъярусе род представлен четырьмя видами: *B. subpenea*, *B. vjatkensis*, *B. praeburtasorum* sp. nov. и *B. shilovskyi* sp. nov.

Высокие темпы формообразования позволяют выделить три стратиграфических интервала, охарактеризованных соответствующими видами-индексами: 1) *B. praeburtasorum* sp. nov. — *B. shilovskyi* sp. nov., 2) *B. rigida* — *B. foraminata*, 3) *B. burtasorum*. Уникальность полученных данных заключается в том, что, во-первых, виды-индексы филогенетически связаны между собой в двух флорах видов, а, во-вторых, диверсификация в филуме *Baylea*, в отличие от остальных прогрессивных эврибионтов казанского яруса (*Birameaspira* Mazaev, 2006, *Eirlysia* Batten, 1956, *Argibazona* Kues, 1990), была растянута во времени и проходила в несколько этапов.

Из девяти перечисленных видов только один — *B. vjatkensis* известен за пределами казанского бассейна, остальные являются эндемичными.

Почти все изученные здесь виды являются исключительно полиморфными. Интенсивное формообразование на инфраподвидовом уровне обусловлено несбалансированным естественным отбором в недонасыщенных сообществах и вероятной изоляцией в условиях мелководного бассейна.

Автор благодарит Т.Б. Леонову, И.А. Гончарову и А.П. Расницына (ПИН РАН) за прочтение рукописи и полученные им ценные замечания.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ, СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ И ФАЦИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ *BAYLEA* В КАЗАНСКОМ ЯРУСЕ

Находки гастропод в казанском ярусе Волго-Уральского региона в силу, главным образом, тафономических причин можно охарактеризовать как эпизодические. В основном данные “эпизоды” соответствуют отдельным стратиграфическим уровням, в которых либо раковины, либо их отпечатки встречаются массово.

Изученный материал отобран из 17 местонахождений и представлен более чем 500 отпечатками раковин в известняке (колл. № 4919, ПИН РАН). Слепки с отпечатков выполнялись с помощью стоматологических латексов по ранее описанной методике (Mazaev, 2011, 2015).

Находки раковин *Baylea* не известны из терригенных отложений байтуганских слоев (базальная часть нижнеказанского подъяруса), которые, одна-

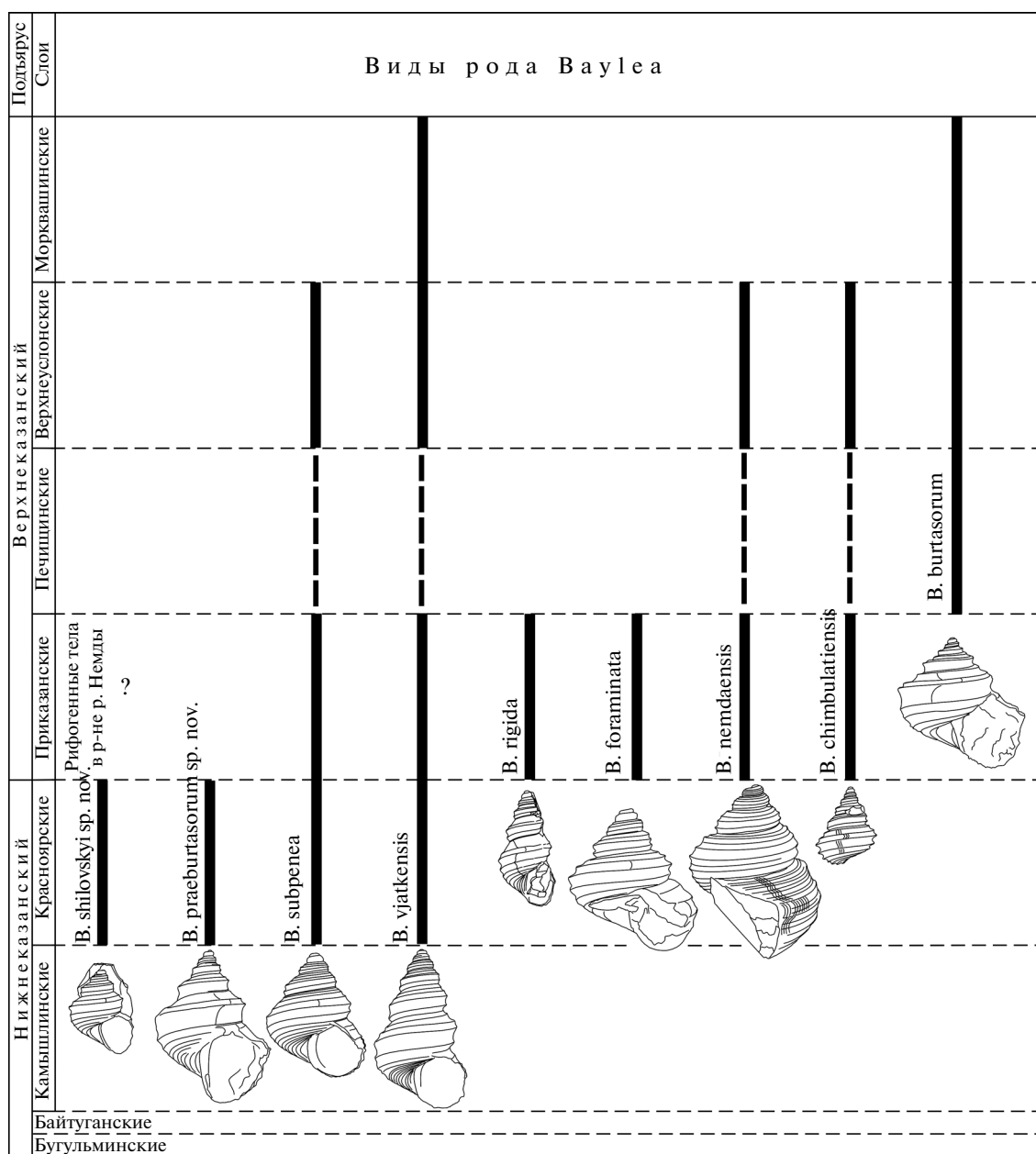


Рис. 1. Стратиграфическое распределение видов *Baylea* в казанском ярусе средней перми Волго-Уральского региона.

ко, содержат раковины других гастропод. В выше-лежащих — камышлинских слоях, представленных глинами, мергелями и карбонатными породами, несмотря на обилие остатков других групп, гастроподы пока не найдены.

Самые ранние *Baylea* казанского яруса происходят из красноярских слоев нижнеказанского подъяруса Самарского Заволжья, где род представлен четырьмя видами: *B. vjatkensis*, *B. subpenea*, *B. praeburtasorum* sp. nov. и *B. shilovskiy* sp. nov.; из них *B. praeburtasorum* sp. nov. и *B. shilovskiy* sp. nov. специфичны для данного стратиграфического уровня (рис. 1).

В стратотипической местности р. Сок красноярские слои вскрываются в небольших выемках известняка около д. Усманово и в пос. Камышла, а также выступают в рельефе склонов правого берега р. Камышлинки в виде горизонта отдельных плит массивного желтого известняка. Более 300 отпечатков раковин гастропод было отобрано автором (2005, 2013 и 2015 гг.) из обнажения около пожарной части в пос. Камышла (54°7'15" с.ш., 52°9'2" в.д., местонахождение № 4919/20). Фациально данное местонахождение соответствует обстановкам мелководных равнин, аналогу современных стромбусовых полей. Ориктоценозы включают смесь из аллохтонных и автохтонных

элементов, последние (судя по положению двусторок и брахиопод) захоронены *in situ*.

Более поздний комплекс видов *Baylea* описан из рифогенных известняков Вятского вала (карьер Чимбулат, местонахождения №№ 4919/11, 4919/19, 4919/25, 4919/26; Mazaev, 2015, рис. 4, *d*). Местонахождения гастропод в рифогенных известняках содержат наиболее разнообразный комплекс *Baylea*, представленный шестью видами: *B. subpenea*, *B. vjatkensis*, *B. nemdaensis*, *B. chimbulatoriensis*, *B. foraminata* и *B. rigida*. Специфичными для данного интервала являются *B. rigida* и *B. foraminata*. В указанных местонахождениях материал отбирался из биомикритов, в которых раковины преимущественно захоронены *in situ*.

Начиная с работы М.Г. Солодухо (1954), мнение о раннеказанском возрасте рифогенных тел Вятского вала прочно закрепилось (Солодухо, Тихвинская, 1977; Котляр и др., 2004, 2007; Постановления МСК..., 2006, 2010 и т.д.). Однако как уже было показано (Mazaev, 2015), отнесение рифогенных тел к нижнеказанскому подъярсу не обосновано ни биостратиграфическими, ни какими-либо другими методами. Вопреки мнению Солодухо (1954), моллюсковая фауна рифогенных тел оказалась исключительно разнообразной, а ее таксономический состав существенно отличается от комплекса красноярских слоев. Наблюдаемые отличия обусловлены не только различиями фациальных обстановок. По мнению автора, рифогенные постройки района Немды соотносятся с пачкой “ядренный камень” приказанских слоев поволжского горизонта верхнеказанского подъяруса. Данное предположение базируется как на общности литологической последовательности стратотипического разреза в Печищах с разрезами, изученными в карьерах Вятского вала, так и на наблюдаемой смене специфичных комплексов видов *Baylea*.

Исключительно важный материал был отобран в карьере Кремешки (Вятский вал) из протяженных линз, перекрывающих рифогенные тела. Данные линзы были сформированы в результате штормов, представлены либо мелководными отложениями (пакстоуны, местонахождения №№ 4919/7, 4919/8; Mazaev, 2015, рис. 4, *a*), либо зарифовыми береговыми выбросами (оолитовые биоспариты, местонахождение № 4919/9; Mazaev, 2015, рис. 4, *a*). Отсюда известны массовые находки наутилоидей и роудских аммоноидей (Леонова и др., 2002, 2005; Леонова, 2006, 2010; Леонова, Шиловский, 2007; Barskov et al., 2014; Mazaev, 2015). Виды *Baylea* представлены единичными экземплярами: *B. chimbulatoriensis* (местонахождение № 4919/7) и *Baylea burtasorum* (местонахождение № 4919/9). Экземпляры *B. burtasorum* из последнего местонахождения являются самыми ранними находками этого вида на Вятском валу. В Казанском Поволжье *B. burtasorum* впервые появляется в пачке “серый камень” печищинских слоев (Печищи, Каменный овраг, местонахождение

№ 4919/10). На данном стратиграфическом уровне находки транзитных видов *B. subpenea*, *B. vjatkensis*, *B. nemdaensis* и *B. chimbulatoriensis* неизвестны, что, вероятно, объясняется малым числом местонахождений, а также их слабой изученностью. Вверх по разрезу в приказанских слоях (в пачке “подлужник”) *Baylea burtasorum* встречается в массовых количествах, в меньшем числе — *B. vjatkensis* и *B. subpenea*, в единичных — *B. nemdaensis* и *B. chimbulatoriensis*. На Вятском валу пачке “подлужник” соответствуют слои 18–21 карьера Кремешки (Mazaev, 2015, рис. 4, *c*). Литологический состав пород и таксономическое разнообразие моллюсков в местонахождении № 4919/6 в карьере Кремешки аналогичны местонахождениям в пачке “подлужник” Казанского Поволжья (Красновидово — №№ 4919/12, 4919/13, 4919/14, 4919/15, 4919/16, 4919/17; Камское Устье — № 4919/24; Ишеево — № 4919/22; Mazaev, 2015, рис. 2, *a*). Уровни, из которых в пачке “подлужник” отбирались образцы, сложены пакстоунами, оолитовыми грейнстоунами с большим количеством биокластов, местами биоспаритами. Фациально перечисленные местонахождения соответствуют обстановкам мелководных равнин. Ориктоценозы включают смесь из аллохтонных и автохтонных элементов. Часть элементов захоронены *in situ*, значительная часть биокластов сильно окатаны. Спорадически встречаются виды, специфичные для рифового комплекса (*Arribazona burovi* Mazaev, 2015, *Baylea nemdaensis*, *B. chimbulatoriensis*). Присутствие данных видов в комплексе “подлужника” объясняется их аллохтонным происхождением и свидетельствует о существовании мшанково-криноидных биогермов на этом стратиграфическом интервале, хотя мы их и не наблюдаем в изученных разрезах.

Находки самых поздних *Baylea* в отложениях казанского яруса известны из так называемого “модиолового горизонта” морквашинских слоев. “Модиоловый горизонт”, выделенный М.Э. Ноинским (1924), представляет собой протяженные линзы, сложенные преимущественно мелководными пакстоунами с обширными ракушечными мостовыми из крупных створок *Lithophaga consobrina* (Eichwald). В Казанском Поволжье из обнажения на р. Волге в пос. Нижние Вязовые (местонахождение № 4919/18; Mazaev, 2015, рис. 2, *b*) известно два вида *Baylea* — *B. burtasorum* и *B. vjatkensis*. Специфичные особенности ориктоценоза данного местонахождения свидетельствуют о мелководных обстановках замкнутых или полужамкнутых лагун.

Таким образом, начиная с красноярских слоев, в казанском ярусе наблюдается последовательная смена комплексов видов *Baylea* (рис. 1). Красноярские слои: *B. vjatkensis*, *B. subpenea*, *B. praeburtasorum* sp. nov. и *B. shilovskyi* sp. nov. Рифогенные известняки Вятского вала (приказанские слои): *B. vjatkensis*, *B. subpenea*, *B. rigida*, *B. chimbulatoriensis*, *B. foraminata* и *B. nemdaensis*. Печищинские

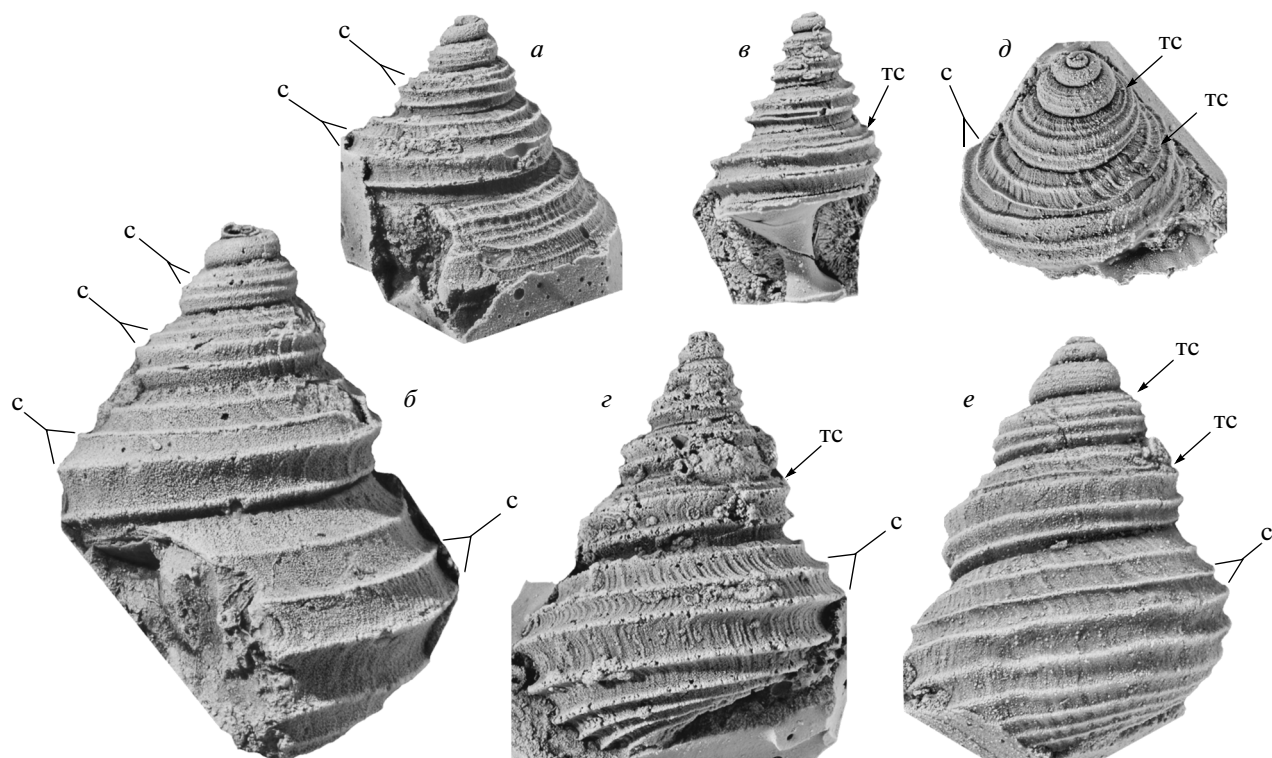


Рис. 2. Развитие селенизоны на раковинах *Baylea* ($\times 10$): а — *B. nemdaensis*, экз. ПИН № 4919/24-5; б — *B. subpenea*, экз. ПИН № 4919/19-62; в, з — *B. chimbulatiensis*: в — экз. ПИН № 4919/19-183, з — экз. ПИН № 4919/25-19; д, е — *B. vjatkensis*: д — экз. ПИН № 4919/6-335, е — экз. ПИН № 4919/6-14. Обозначения: с — селенизона, ТС — тонкая селенизона.

слои: *B. burtasorum*, *B. chimbulatiensis*. Верхне-услонские слои: *B. vjatkensis*, *B. subpenea*, *B. burtasorum*, *B. nemdaensis* и *B. chimbulatiensis*. Морквашинские слои: *B. vjatkensis* и *B. burtasorum*. Уникальные сочетания видов могут послужить основой для выделения трех стратиграфических интервалов, охарактеризованных видами-индексами: красноярские слои — *B. praeburtasorum* и *B. shilovskyi*, приказанские слои (рифовые фации) — *B. rigida* и *B. foraminata*, печишинские, верхне-услонские и морквашинские слои — *B. burtasorum*.

Приуроченность описанных видов к фаціальным обстановкам выглядит следующим образом. Виды, специфичные для рифогенных обстановок: *B. rigida*, *B. chimbulatiensis*, *B. foraminata* и *B. nemdaensis*. Виды, специфичные для обстановок мелководных равнин: *B. praeburtasorum* sp. nov., *B. shilovskyi* sp. nov. и *B. burtasorum*. Другие два вида, *B. vjatkensis* и *B. subpenea*, встречаются как в рифогенных, так и в фациях мелководных равнин. В рифогенных фациях раковины обоих видов характеризуются относительной стабильностью морфологических признаков, отличаются отсутствием дополнительных спиральных ребер. В фациях мелководных равнин встречаются все известные “формы” *B. vjatkensis* и *B. subpenea*. Численное соотношение форм *B. vjatkensis* в фациях мелководных равнин выглядит следующим образом: наиболее массовые находки — морфотип “В”, реже встреча-

ется морфотип “А”, еще реже — морфотип “С”. В фациях замкнутых или полужамкнутых лагун род *Baylea* представлен двумя видами: *B. vjatkensis* и *B. burtasorum*. Первый вид является одним из видов-доминантов, второй встречается относительно редко. *B. vjatkensis* представлен преимущественно раковинами морфотипа “В”, реже — раковинами морфотипа “С”, причем степень видовой изменчивости данного вида такова, что трудно найти две совершенно одинаковые раковины (Mazaev, 2015, табл. 15, фиг. 5–11).

МОРФОЛОГИЯ

Основные морфологические особенности верхнеказанских видов *Baylea* были подробно рассмотрены ранее (Mazaev, 2015). Поскольку только последние два-три оборота *Baylea* соответствуют дефинитивному состоянию морфологических признаков, в настоящей работе вместо термина “дефинитивные обороты” предлагается использовать термин “обороты телеоконха”. Переход эмбрионального оборота в первый оборот телеоконха всегда плавный, определяется изменением профиля оборота и началом формирования основных спиральных ребер. Начало формирования селенизоны, очевидно, является относительно стабильным видовым признаком. Закладка селенизоны определяется появлением верхнего ребра селенизоны, которое в большинстве

случаев формируется с опозданием по отношению к остальным основным спиральным ребрам. Толщина верхнего ребра селенизоны в начале его формирования может значительно отличаться от более массивного нижнего ребра. У нескольких видов, пока толщина ребер не станет одинаковой, полоска селенизоны очень узкая (рис. 2, *д*). Данную стадию онтогенеза предлагается называть “стадией узкой селенизоны”. Переход от узкой селенизоны к ее дефинитивному состоянию выражается резким расширением селенизоны и выравниванием толщины ограничивающих ее спиральных ребер. Далее, с ростом раковины, ширина селенизоны увеличивается незначительно, поэтому ее ширина может служить своеобразной константой по отношению к остальным межреберным промежуткам, что удобно использовать при определении видов.

Введение понятия “стадии узкой селенизоны” необходимо для уточнения диагностики морфологически близких видов. Так, *B. subpenea* и *B. nemdaensis* минуют в своем развитии данную стадию (рис. 2, *а, б*). На раковинах *B. chimbulatiensis* стадия узкой селенизоны наблюдается чаще всего на четвертом обороте телеоконха (рис. 2, *в, г*), а у *B. vjatkensis* — либо на втором обороте телеоконха, либо на втором и третьем (рис. 2, *д, е*). Стадия узкой селенизоны наблюдается также на раковинах других видов, например, *B. rigida* (Mazaev, 2015, табл. 13, фиг. 11–15).

Основными видовыми признаками (сочетаниями признаков) *Baylea* следует считать: диаметр эмбриональных оборотов и их контуры, момент возникновения селенизоны (по числу оборотов), наличие стадии узкой селенизоны и ее длительность, характер изменения профиля первых оборотов телеоконха и число спиральных ребер на них, развитие или отсутствие подшовного ребра, отношение ширины подшовой площадки к боковой поверхности на дефинитивных оборотах, характер обвода контура завитка, общие очертания раковины в сочетании с профилем оборотов. Число спиральных ребер базальной поверхности обычно варьирует в относительно широких пределах и не является диагностическим признаком. Плевральный угол также в большинстве случаев варьирует в широких пределах, но в сочетании с другими признаками способствует идентификации видов.

Полиморфизм видов *Baylea* казанского яруса. Большинство из казанских видов *Baylea* — полиморфные. Границы изменчивости видов определяются сочетанием вариантов изменчивости каждого из следующих признаков: число и положение дополнительных спиральных ребер, степень массивности основных и дополнительных ребер, угол навивания оборотов, положение шва, профиль оборотов.

Для большинства видов *Baylea*, как и для рода *Biarmeaspira* Mazaev, 2006, характерен феномен появления дополнительных спиральных ребер (Mazaev, 2015). Ранее формирование дополнительных ребер было описано Б. Куесом и Р. Батте-

ном (Kues, Batten, 2001, с. 23). После обнаружения на экземплярах пенсильванского вида *B. inclinata* (Weller, 1929) дополнительного ребра на селенизоне, авторы усомнились в обоснованности его размещения в составе рода *Baylea*. Однако изученный казанский материал показывает, что у многих видов *Baylea* дополнительные ребра спонтанно возникают на различных межреберных промежутках. В целом, такие экземпляры являются наиболее массовыми, реже наблюдаются экземпляры с дополнительными ребрами на селенизоне (от одного и более). Экстремальный случай — развитие спиральных ребер первого порядка на всех межреберных промежутках между основными спиральными ребрами, с последующим развитием спиральных ребер второго и третьего порядка. Такие формы предлагается называть мультилиратными. Закладка дополнительных ребер первого порядка с последующей закладкой дополнительных ребер второго и третьего порядков наблюдается лишь на поздних оборотах телеоконха. В настоящей работе для характеристики границ изменчивости спиральной скульптуры предлагается выделить четыре типа “форм”: 1) мультилиратные формы — раковины с дополнительными спиральными ребрами на каждом из межреберных промежутков; 2) формы с единичными дополнительными спиральными ребрами; 3) формы только с основными спиральными ребрами и подшовным ребром; 4) формы, лишенные подшовного ребра. Данные критерии наиболее полно характеризуют каждый из изученных видов как в качественном, так и в количественном отношении (рис. 3, 4).

В изученном комплексе дополнительные ребра не формируются только у трех видов, которые характеризуются отсутствием подшовного ребра — *B. shilovskyi* sp. nov., *B. foraminata* и *B. rigida*. На некоторых раковинах *B. foraminata* может развиваться слабое подшовное ребро (рис. 3, *а*). Однако данный элемент спиральной скульптуры формируется лишь на последнем обороте, что принципиально отличает его от подшовных ребер остальных видов, так как их закладка происходит на первых оборотах телеоконха.

У группы видов с подшовным ребром формируются дополнительные ребра с различной степенью интенсивности: *B. burtasorum*, *B. praeburtasorum* sp. nov., *B. chimbulatiensis*, *B. subpenea*, *B. nemdaensis* и *B. vjatkensis*. Таким образом, развитие дополнительных ребер коррелируется с наличием подшовного ребра. Исключение составляет *B. praeburtasorum* (рис. 4, *з*). Важно, что именно у этого вида наименьшее число экземпляров с дополнительными ребрами. В целом, в выборке *B. praeburtasorum* наблюдается примерно такое соотношение форм: мультилиратные формы — 2.6%, формы с единичными дополнительными спиральными ребрами — 5.4%, формы у которых развиты только основные спиральные реб-

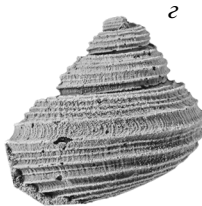
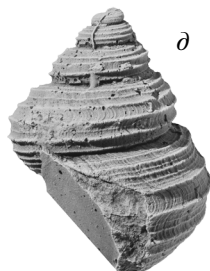
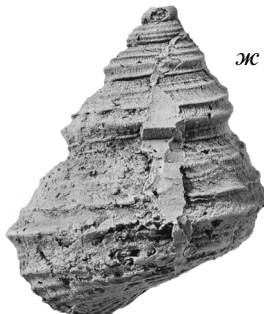
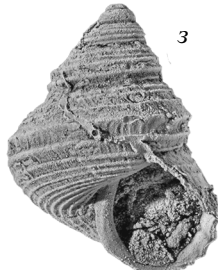
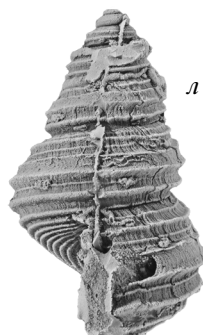
Мультилиратные формы (дополнительные спиральные ребра развиты между всеми основными ребрами)	Дополнительные спиральные ребра развиты рядом с подшовным ребром	Развиты только основные спиральные ребра и подшовное ребро	Подшовное ребро отсутствует
<i>B. foraminata</i>			
<i>B. shilovskyi</i>			
<i>B. nemdaensis</i>			
<i>B. subpenea</i>			
<i>B. vjatkensis</i>			

Рис. 3. Варианты развития спиральных ребер на раковинах Baylea (×4): *a, б* – *B. foraminata*: *a* – экз. ПИН № 4919/19-310, *б* – экз. ПИН № 4919/19-61; *в* – *B. shilovskyi* sp. nov., экз. ПИН № 4919/20-60; *г–е* – *B. nemdaensis*: *г* – экз. ПИН № 4919/19-301, *д* – экз. ПИН № 4919/19-305, *е* – экз. ПИН № 4919/19-221; *ж–и* – *B. subpenea*: *ж* – экз. ПИН № 4919/13-201, *з* – экз. ПИН № 4919/6-486, *и* – экз. ПИН № 4919/19-62; *к–м* – *B. vjatkensis*: *к* – экз. ПИН № 4919/20-88, *л* – экз. ПИН № 4919/6-481, *м* – экз. ПИН № 4919/6-10.

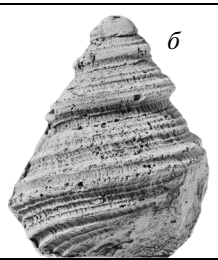
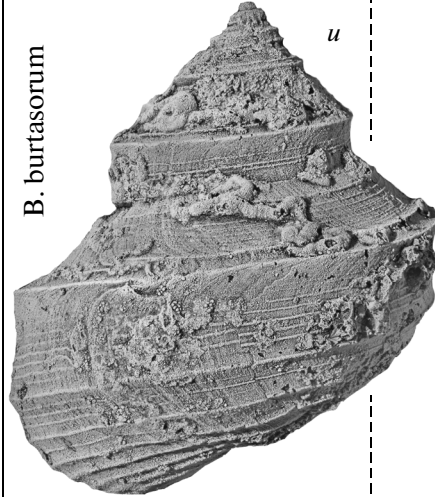
Мультилатеральные формы (дополнительные спиральные ребра развиты между всеми основными ребрами)	Дополнительные спиральные ребра развиты рядом с подшовным ребром	Развиты только основные спиральные ребра и подшовное ребро	Подшовное ребро отсутствует	
<i>B. rigida</i>			 <i>a</i>	
<i>B. chimbulatiensis</i>	 <i>б</i>	 <i>в</i>	 <i>г</i>	
<i>B. praeburtasorum</i>	 <i>д</i>	 <i>е</i>	 <i>ж</i>	 <i>з</i>
<i>B. burtasorum</i>	 <i>и</i>	 <i>к</i>	 <i>л</i>	

Рис. 4. Варианты развития спиральных ребер на раковинах Baylea (×4): *a* – *B. rigida*, экз. ПИН № 4919/19-249; *б–г* – *B. chimbulatiensis*: *б* – экз. ПИН № 4919/19-56, *в* – экз. ПИН № 4919/19-60, *г* – экз. ПИН № 4919/25-19; *д–з* – *B. praeburtasorum* sp. nov.: *д* – экз. ПИН № 4919/20-295, *е* – экз. ПИН № 4919/20-300, *ж* – экз. ПИН № 4919/20-118, *з* – экз. ПИН № 4919/20-296; *и–л* – *B. burtasorum*: *и* – экз. ПИН № 4919/6-419, *к* – экз. ПИН № 4919/6-277, *л* – экз. ПИН № 4919/14-55.

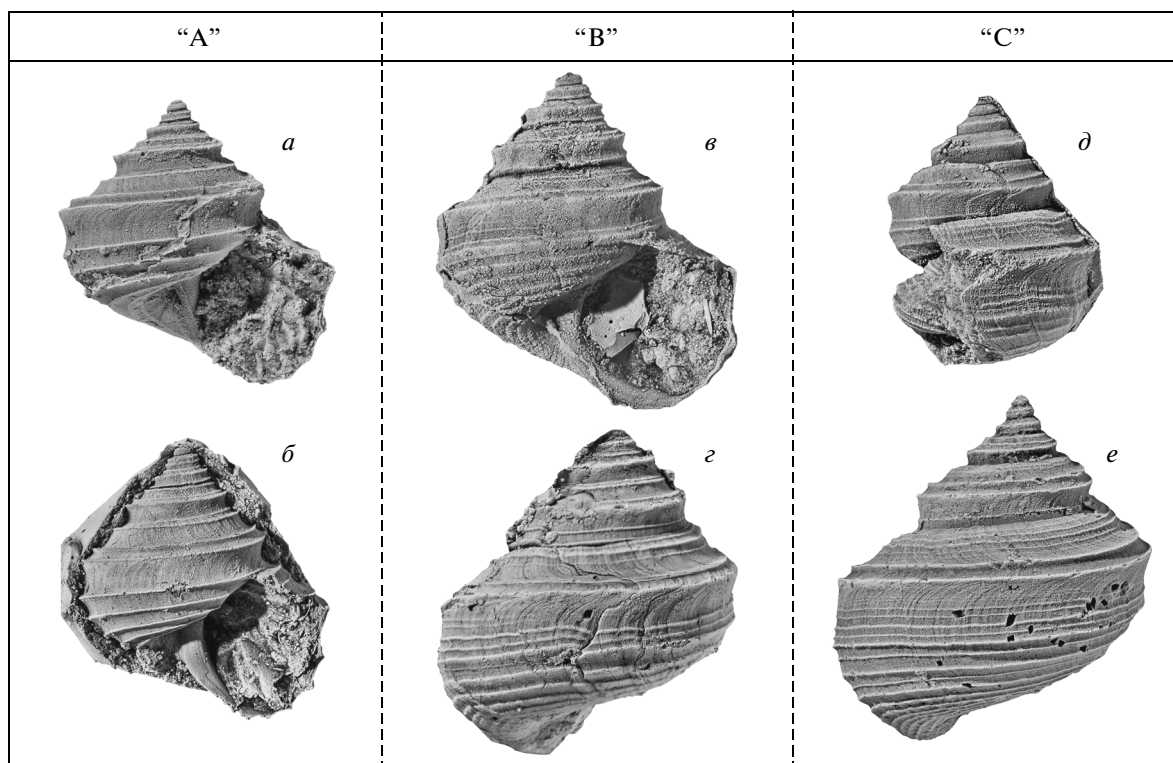


Рис. 5. Морфотипы раковин *Baylea burtasorum* (×4): морфотип “А”: *a* — экз. ПИН № 4919/13-23, *б* — экз. ПИН № 4919/17-7; морфотип “В”: *в* — экз. ПИН № 4919/6-414, *г* — экз. ПИН № 4919/13-159; морфотип “С”: *д* — экз. ПИН № 4919/6-92, *е* — экз. ПИН № 4919/13-15.

ра и подшовное ребро — 76%, формы, у которых подшовное ребро отсутствует — 6%. Максимальное число экземпляров с дополнительными спиральными ребрами (включая и мультилатные формы) по отношению к общему числу наблюдается у *B. nemdaensis* и *B. chimbulatiensis*, в несколько меньшем соотношении — у *B. burtasorum*, и в еще меньшем — у *B. vjatkensis* и *B. subpenea*.

Таким образом, варианты формирования дополнительных ребер во многом определяют степень полиморфизма того или иного вида. Среди видов, лишенных подшовного ребра, по-настоящему полиморфным можно считать лишь *B. shilovskiy*, широкие ряды изменчивости которого определяются изменениями плеврального угла и профилем оборотов (табл. VI, фиг. 1–5; см. вклейку). Видовая изменчивость *B. foraminata* проявляется в основном в формировании слабого подшовного валика. *B. rigida* — единственный из рассматриваемых видов, который характеризуется стабильностью морфологических признаков. Виды с подшовным ребром, наоборот, исключительно полиморфны. Полиморфизм *B. praeburtasorum* sp. nov. определяется в основном изменениями спиральной скульптуры (рис. 4, *д–з*). Полиморфизм *B. burtasorum* складывается не только из изменений спиральной скульптуры (рис. 4, *и–л*), но также из изменений профиля подшовной площадки. Данные признаки являются частично со-

пряженными. Выделяются три морфотипа (рис. 5). В морфотип “А” входят формы, орнаментированные исключительно основными спиральными ребрами и хорошо развитым подшовным ребром, толщина последнего всегда равна толщине остальных спиральных ребер, подшовный валик не формируется. Морфотип “В” характеризуется спонтанным развитием дополнительных спиральных ребер, в отдельных случаях вплоть до формирования мультилатной раковины; подшовное ребро развито в различной мере, от слабого до резкого, профиль подшовной площадки около шва изменяется от почти прямого до умеренно выпуклого. Морфотип “С” отличается формированием подшовного валика, который обычно орнаментирован несколькими спиральными ребрами равной толщины; подшовное ребро и обрамляющие его дополнительные спиральные ребра всегда тоньше основных спиральных ребер; боковая и базальная поверхности последних оборотов всегда несут дополнительные спиральные ребра. Полиморфизм *B. chimbulatiensis* выражается в значительном изменении профиля оборотов от почти округлых до резко килеватых (рис. 6). Варианты формирования дополнительных ребер (рис. 4, *б–г*) не сопряжены с вариантами профиля оборотов. Данные сочетания вместе со значительными изменениями плеврального угла делают этот вид исключительно полиморф-

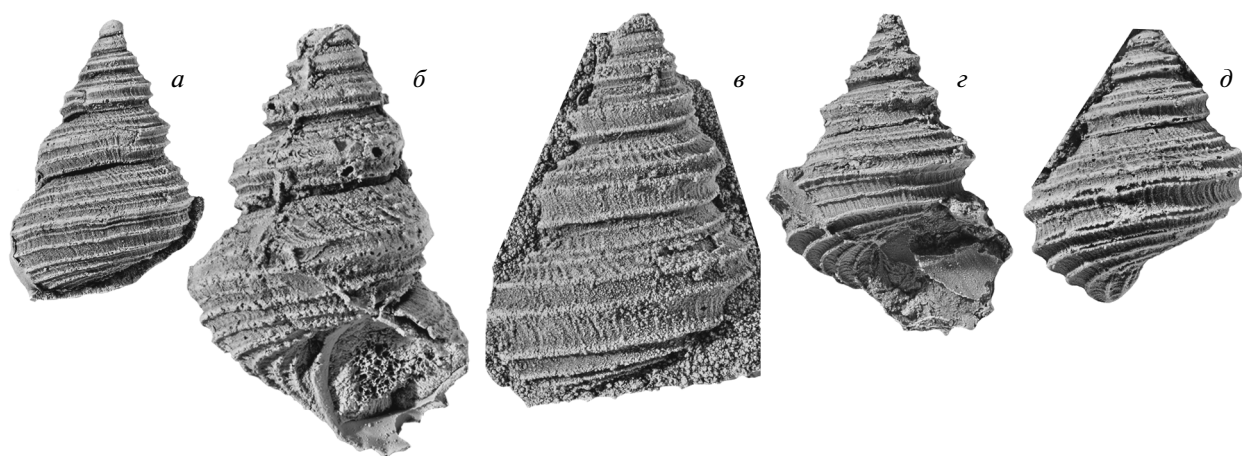


Рис. 6. Изменчивость раковин *Baylea chimbulatiensis* ($\times 6$): а — экз. ПИН № 4919/19-222, б — экз. ПИН № 4919/19-212, в — экз. ПИН № 4919/6-494, г — экз. ПИН № 4919/19-208, д — экз. ПИН № 4919/19-192.

ным. Полиморфизм двух других близких видов — *B. subrepnea* и *B. nemdaensis* определяется в первую очередь спонтанным появлением дополнительных спиральных ребер (рис. 3), кроме того, разнообразие форм последнего вида увеличивается за счет изменений плеврального угла.

Наиболее полиморфным среди изученных видов является *B. vjatkensis*. Как оказалось, морфологическое разнообразие раковин этого вида в меньшей степени зависит от вариантов появления дополнительных спиральных ребер и, наоборот, в большей мере зависит от изменений плеврального угла, ширины боковой поверхности (межреберный промежуток между основными парами), профиля оборота, положения шва и пр. Таким образом, разнообразие форм этого вида является многомерным. Однако тенденции изменения некоторых признаков оказались в какой-то мере сопряженными, поэтому многомерное разнообразие форм, в целом, может быть сведено к двумерному по двум признакам: (1) изменение ширины промежутка между основными парами и (2) изменение положения шва (рис. 7). В полученных рядах можно наблюдать повторяющееся изменение плеврального угла, а в диагональном направлении наблюдается последовательность изменения профиля дефинитивных оборотов: почти округлый → килеватый → “субцилиндрический”. Выделяются три морфотипа. Морфотип “А” включает формы, у которых основные ребра и подшовное ребро имеют равную толщину и расположены с почти одинаковыми межреберными промежутками; дополнительные ребра, если формируются, то только на геронтической стадии; профиль дефинитивных оборотов почти округлый; шов расположен около четвертого основного ребра. Морфотип “В” отличается расширением полосы между вторым и третьим основными ребрами, килеватым профилем дефинитивных оборотов; дополнительные ребра могут формироваться на любом из межреберных промежутков.

Морфотип “С” характеризуется максимальным расширением полосы между вторым и третьим ребрами, сохранением “субцилиндрического” профиля на всех оборотах телеоконха, положением шва около третьего ребра; дополнительные ребра могут формироваться на любом из межреберных промежутков.

Гомеоморфное развитие. На изученном материале гомеоморфия проявляется в формировании сходного строения дефинитивных оборотов различных видов. Некоторые особи в крайних частях рядов видовой изменчивости фактически “теряют” свои морфологические границы, но, вероятно, из-за морфологических ограничений генотипа *Baylea*, периферийные формы изменчивости разных видов приобретают сходные признаки. Видовая принадлежность таких экземпляров может быть определена, в основном, благодаря особенностям строения эмбриональных и первых дефинитивных оборотов.

Так, морфотип “А” *B. vjatkensis* гомеоморфен формам *B. chimbulatiensis* с округлыми оборотами (рис. 6, а; рис. 7, а, б). Некоторые варианты морфотипа “В” *B. vjatkensis* гомеоморфны формам *B. chimbulatiensis* с килеватыми оборотами (рис. 6, б, в; рис. 7, д). Раковины морфотипа “С” *B. vjatkensis* гомеоморфны некоторым формам *B. praeburtasorum* sp. nov. (рис. 7, з; табл. VI, фиг. 8). Одни формы раковин *B. subrepnea* гомеоморфны как некоторым вариантам морфотипа “В” *B. vjatkensis* (рис. 3, ж; рис. 7, в), так и некоторым формам *B. chimbulatiensis* (рис. 3, ж; рис. 4, б). Другие формы раковин *B. subrepnea* гомеоморфны некоторым вариантам морфотипа “В” *B. vjatkensis* (рис. 3, и; рис. 7, в).

ФИЛОГЕНЕЗ

Как было показано ранее (Mazaev, 2015), верхнеказанские виды *Baylea* по числу и положению

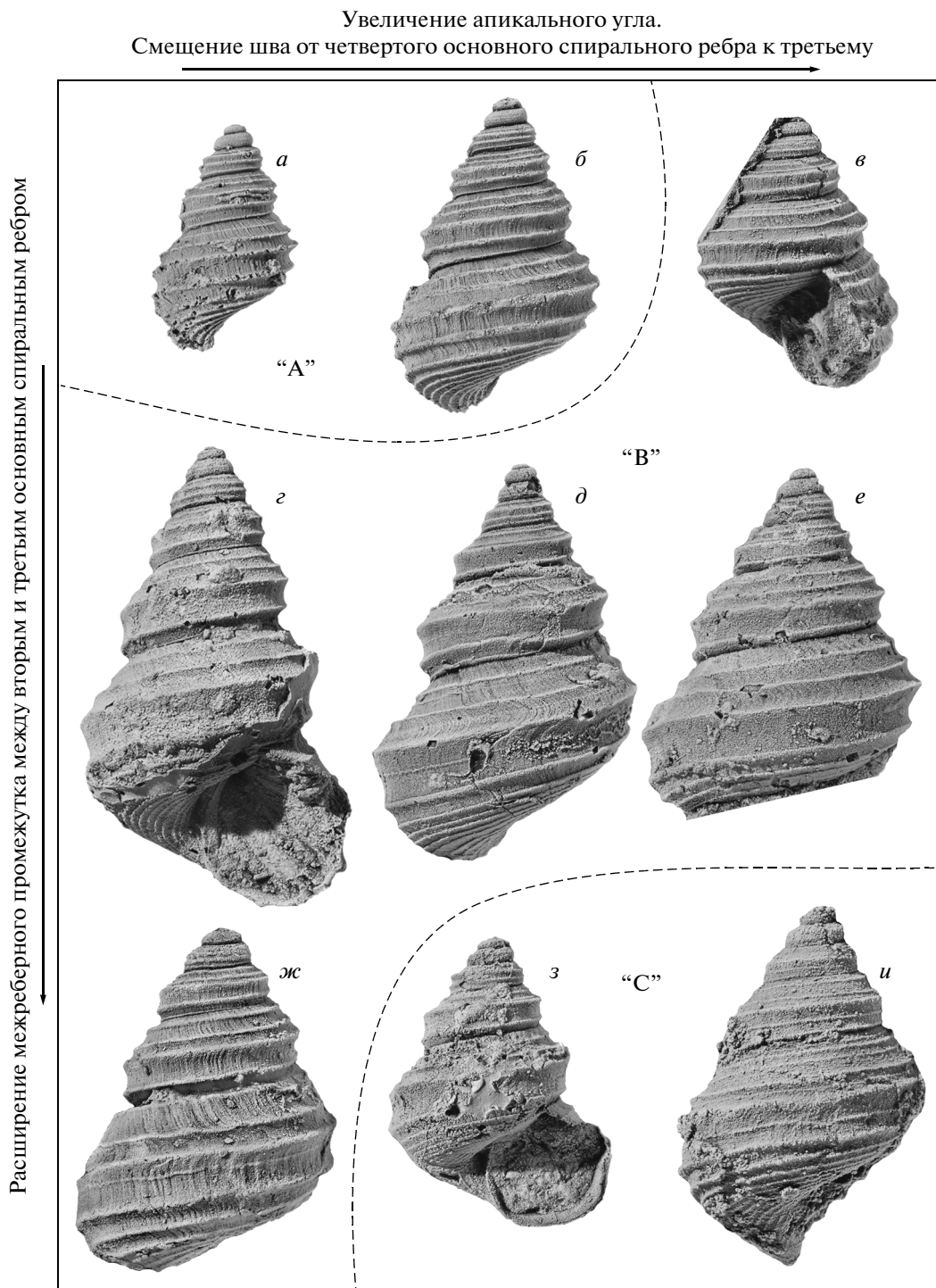


Рис. 7. Морфотипы раковин *Baylea vjatkensis* (×6): морфотип “А”: а – экз. ПИН № 4919/25-58, б – экз. ПИН № 4919/6-10; морфотип “В”: в – экз. ПИН № 4919/18-100, г – экз. ПИН № 4919/20-134, д – экз. ПИН № 4919/20-145, е – экз. ПИН № 4919/20-143, ж – экз. ПИН № 4919/18-106; морфотип “С”: з – экз. ПИН № 4919/20-123, и – экз. ПИН № 4919/10-12.

спиральных ребер на первом обороте телеоконха разбиваются на две группы. Представители обеих групп встречаются совместно, начиная с красноярских слоев.

Первый флок включает виды с двумя резкими спиральными ребрами на боковой поверхности

первого оборота телеоконха: *B. praeburtasorum* sp. nov., *B. burtasorum*, *B. shilovskyi* sp. nov., *B. rigida* и *B. chimbulatiensis*. Базальным видом для этой группы следует считать *B. praeburtasorum* sp. nov. Вероятно, он происходит от роудского *Baylea manzanicum*, который был описан (Girty, 1909,

с. 96) в составе рода *Phanerotrema*, а позже (Knight, 1945, с. 574; Sloan, 1955, с. 276; Yochelson, Saunders, 1967, с. 85) был включен в состав *Anapnias*. Однако признаки этого вида однозначно указывают на его принадлежность к роду *Baylea*. Дефинитивные обороты *B. manzanicum* и *B. praeburtasorum* sp. nov. отличаются в основном плевральным углом, отличия в строении начальных оборотов не известны. Дивергенция внутри данного флота видов была обусловлена различными типами морфологических новшеств. Исключительно вытянутая раковина *B. rigida*, нетипичная для рода *Baylea* и гомеоморфная с раковинами *Stegocoelia*, отличается от *B. praeburtasorum* лишь экстремально малым углом навивания. Другой вид — *B. chimbulatiensis*, отличается рядом гетерохроний, приведших к миниатюризации как эмбриональных оборотов, так и оборотов телеоконха, а также к более поздней стадии формирования селенизоны (примерно на четвертом обороте телеоконха). Максимальным морфологическим сходством с *B. praeburtasorum* sp. nov. обладает *B. burtasorum*. Последний отличается более низкой раковиной и коротким столбиком. На самостоятельность данных видов указывают также четкие различия в особенностях видовой изменчивости, например, разнонаправленные тенденции к развитию дополнительных ребер и подшовного ребра. *B. shilovskyi* sp. nov. также обладает набором признаков, которые сближают его с *B. praeburtasorum* sp. nov., однако отличается отсутствием подшовного ребра, пропорциями ширины подшовной площадки, селенизоны и боковой поверхности оборота. Ряд признаков указывает на то, что *B. shilovskyi* sp. nov. является предковой формой для *B. foraminata* — весьма специфичного вида из-за почти округлых оборотов и глубокого пупка. Однако раковины обоих видов демонстрируют одинаковое строение эмбриональных оборотов и первого оборота телеоконха, характеризуются одинаково ранним заложением селенизоны, а также одинаковым изменением профиля оборота в онтогенезе: от резкого и плечистого — на ранних оборотах, до почти округлого — на поздних. Таким образом, перечисленные шесть казанских эндемичных видов образуют филогенетически связанный флот (рис. 8).

Второй флот включает три вида: *B. vjatkensis*, *B. subpenea* и *B. nemdaensis* (рис. 8). Указанные виды отличаются от видов первого флота почти округлым сечением первого оборота телеоконха, который орнаментирован не менее чем четырьмя примерно равными по толщине спиральными ребрами. Морфологические признаки дефинитивных оборотов всех трех видов исключительно близки. Видовая диагностика внутри флота в основном базируется на морфологических особенностях онтогенетических изменений первых оборотов. Два вида, *B. subpenea* и *B. vjatkensis*, одновременно появляются в красноярских слоях. *B.*

nemdaensis появляется позже — в рифогенных известняках Вятского вала. *B. vjatkensis*, вероятно, является базальным видом данного флота. Это исключительно полиморфный и широко распространенный вид — как стратиграфически, так и географически. Кроме того, это единственный из трех обсуждаемых видов, распространенный за пределами казанского бассейна. К сожалению, о распространении *B. vjatkensis* за пределами казанского палеобассейна известно только по изображению единственного экземпляра, который Баттен (Batten, 1989, с. 27, табл. 6, рис. 5) из-за невероятного высокого морфологического сходства определил как *Apachella exaggerata* Batten, 1989 (Cherry Canyon Formation, Getaway Limestone Member). Морфологическое разграничение данных гомеоморфных видов стало очевидным лишь после изучения комплекса *Baylea* из верхнеказанского подъяруса (Mazaev, 2015). Пути миграции *B. vjatkensis* могут быть установлены только после уточнения стратиграфического распространения этого вида в разрезах Сев. Америки. Морфологические особенности *B. sareptoni* (Beede, 1907) (см. Knight, 1940, с. 303) из формации Вайтхорс (Whitehorse Formation) также указывают на генетическую близость к данному флоту видов.

О Т Р Я Д PLEUROTOMARIIDA

СЕМЕЙСТВО RHYMATOPLEURIDAE BATTEN, 1956

Род *Baylea* Koninck, 1883

Baylea shilovskyi Mazaev, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1–5

Название вида в честь палеонтолога О.П. Шиловского [Казанский (Приволжский) федеральный ун-т].

Голотип — ПИН, № 4919/20-60, отпечаток раковины; Самарская обл., с. Камышла, выемка известняка на дороге около пожарной части, местонахождение № 4919/20; нижеказанский подъярус, красноярские слои.

О п и с а н и е (рис. 3, в). Эмбриональные обороты в сечении округлые, числом от 2.5 до трех, максимальный диаметр от 0.7 до 0.9 мм; первый оборот почти планиспиральный, последние два оборота возвышаются один над другим: шов четкий, глубокий. Первый оборот телеоконха орнаментирован тремя спиральными ребрами, из них два спиральных ребра развиты более резко. Плечо формируется в конце первого или в начале второго оборота. Селенизона закладывается в начале второго оборота. Стадия узкой селенизоны составляет от 1/3 до 1/2 оборота. Нижнее ребро селенизоны разделяет широкую подшовную площадку и боковую субвертикальную поверхность оборота. Тонкое подшовное ребро или слабый подшовный валик в редких случаях может формироваться на первом или втором обороте телеоконха, на последующих оборотах всегда отсут-

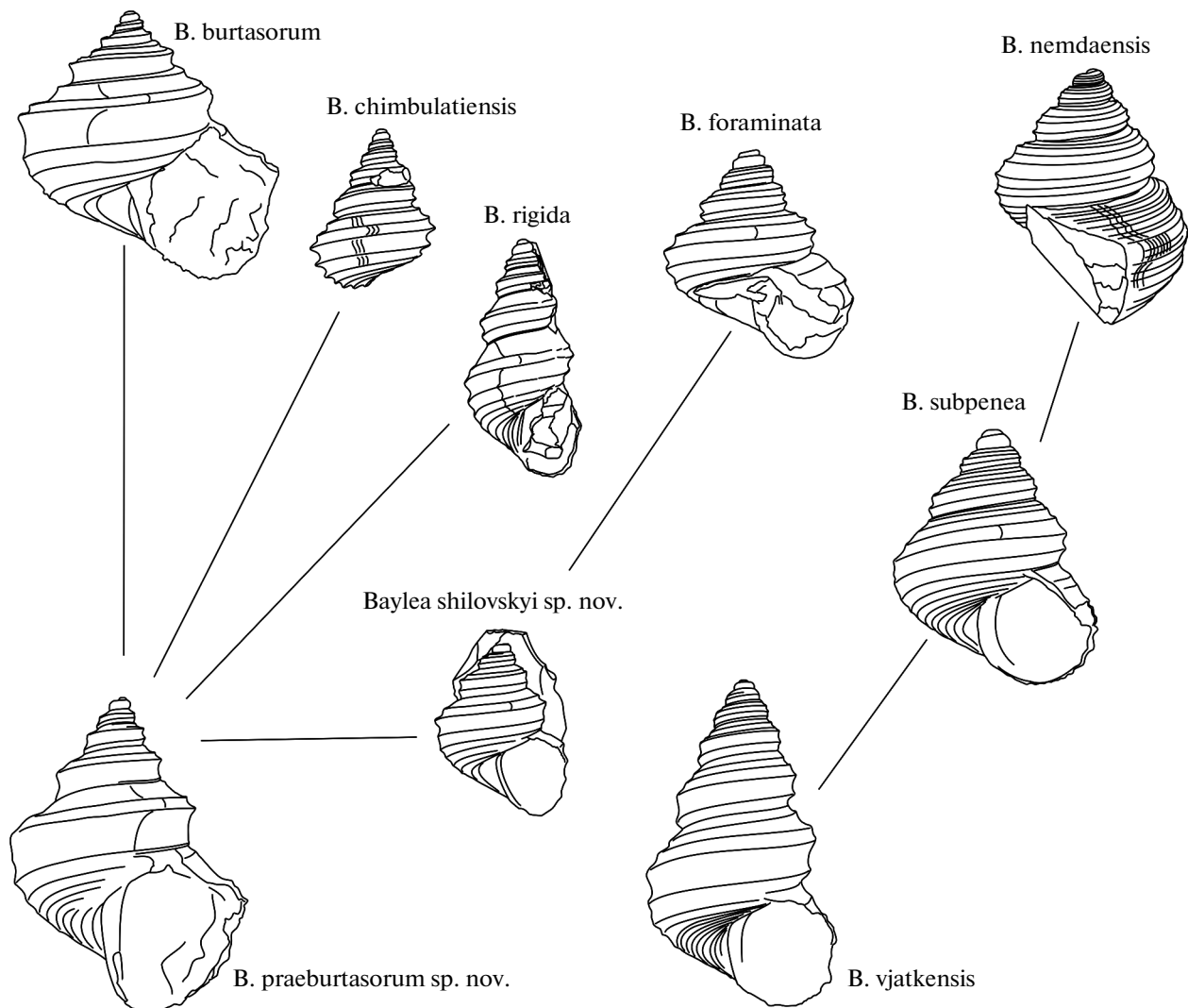


Рис. 8. Филогенез видов рода *Baylea* в казанском ярусе средней перми Волго-Уральского региона.

ствуется. На взрослых оборотах ширина полосы между швом и верхним ребром селенизоны равна или незначительно превышает ширину селенизоны. Нижняя пара основных спиральных ребер расположена в нижней части боковой поверхности оборота, ее ширина равна ширине селенизоны, ширина промежутка между селенизой и нижней парой равна или незначительно больше ширины селенизоны. Шов канальчатый, обычно расположен непосредственно над нижним ребром нижней пары предыдущего оборота, в редких случаях — под нижним ребром нижней пары. На последнем обороте подшовная площадка широкая, наклонена к оси раковины под углом от 40° до 50° . Боковая поверхность оборота плавно переходит в умеренно выпуклую базальную поверхность оборота. Последняя орнаментирована пятью или шестью шнуровидными ребрами, их толщина и межреберные промежутки повторяют размеры любой пары основных спиральных ре-

бер. Устье в плане почти округлое, резко угловатое под селенизой. Колумеллярная губа тонкая, длинная, арковидно изогнута, плавно переходит в более короткую и тонкую базальную губу. Пупок очень узкий. Линии роста тонкие, едва различимы. На подшовной площадке прозоклинные, угол наклона к оси раковины около 40° , на селенизоне формируют слабые луны; под селенизой резко прозоциртные, плавно переходят на базальную поверхность оборота.

Размеры в мм:

Экз. №	Высота раковины	Макс. диаметр
4919/20-1 (паратип)	4.7	4.1
4919/20-15 (паратип)	≥ 5.0	> 4.2
4919/20-60 (голотип)	6.0	5.2
4919/20-157 (паратип)	7.3	5.5
4919/20-165 (паратип)	> 6.0	4.7
4919/20-228 (паратип)	> 5.0	4.2

Изменчивость. На изученном материале изменчивость проявляется в незначительном колебании плевроального угла, а также в изменении наклона подшовной площадки. Развитие дополнительных ребер не наблюдается.

Сравнение. Отличается от остальных морфологически близких видов узкой подшовной площадкой, относительно узким межреберным промежутком между парами основных спиральных ребер, а также отсутствием подшовного ребра на дефинитивных оборотах.

Материал. 26 экз. из типового местонахождения.

Baylea praeburtasorum Mazaev, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 7–12

Pleurotomaria (Wortheniopsis) sequens: Лихачев, 1913, с. 11, табл. V, фиг. 15 (non *Pleurotomaria sequens* Waagen, 1880).

Название вида от *praе lam.* — впереди и названия казанского вида *Baylea burtasorum*.

Голотип — ПИН, № 4919/20-217, отпечаток раковины; Самарская обл., с. Камышла, выемка известняка на дороге около пожарной части, местонахождение № 4919/20; нижеказанский подъярус, красноярские слои.

Описание (рис. 4, д–з). Эмбриональные обороты округлые в сечении, числом от 2.5 до 3, обычно возвышаются над телеоконхом в виде горошины, максимальный диаметр около 0.75 мм; первый оборот почти планиспиральный, шов четкий, глубокий. Первый оборот телеоконха орнаментирован тремя спиральными ребрами, нижнее ребро расположено непосредственно над швом или перекрывается последующим оборотом. Плечо формируется на втором обороте, маркируется нижним ребром верхней пары. Стадия узкой селенизоны наблюдается в конце второго оборота, составляет не более 1/3 оборота. Боковая поверхность оборота относительно узкая, резко вогнутая, ограничена снизу верхним ребром нижней пары. Подшовная площадка в профиле почти прямая, ее ширина почти равна ширине боковой поверхности. Последующий третий оборот примыкает непосредственно над верхним ребром нижней пары предыдущего оборота, шов тонкий и глубокий. На третьем обороте может формироваться тонкое подшовное ребро; подшовная площадка наклонена к оси раковины примерно под углом около 50°; боковая поверхность ограничена верхней и нижней парой основных спиральных ребер, в профиле вогнута, субвертикальная, ее ширина всегда в два раза больше ширины селенизоны. На четвертом и последующих оборотах ширина подшовной площадки по отношению к ширине селенизоны заметно увеличивается; ширина селенизоны занимает менее 1/3 ширины подшовной площадки; угол наклона подшовной площадки уменьшается до 35°; подшовное ребро (если развито) смещается от шва на расстояние, не пре-

вышающее ширину селенизоны; боковая поверхность субцилиндрическая, вогнутая, гладкая, ее ширина сопоставима с шириной подшовной площадки; переход в базальную поверхность относительно плавный, маркируется верхним ребром нижней пары; ширина межреберного промежутка нижней пары примерно равна ширине селенизоны; базальная поверхность орнаментирована шнуровидными спиральными ребрами числом не менее восьми; ширина межреберных промежутков базальных ребер равна или чуть меньше ширины селенизоны. Устье сложной формы, в плане почти округлое, резко угловатое около селенизоны, а также в парието-палатальной части. Колломеллярная губа трубковидно отвернута, длинная, прямая или слабо арковидно изогнута, плавно переходит в равномерно округлую базальную губу. Пупок узкий, мелкий, закрыт отверстием колломеллярной губы. Линии роста тонкие, на отдельных экземплярах грубые, почти шнуровидные. На подшовной площадке прозоклинные, угол наклона к оси раковины около 45°, на селенизоне формируют отчетливые, часто почти шнуровидные лунулы; на боковой и базальной поверхности слабо прозоциртные, под селенизой угол наклона к оси не более 20°.

Размеры в мм:

Экз. №	Высота раковины	Макс. диаметр
4919/20-118 (паратип)	8.0	6.3
4919/20-122 (паратип)	6.0	4.7
4919/20-158 (паратип)	5.2	4.5
4919/20-217 (голотип)	11.0	8.2
4919/20-233 (паратип)	11.5	9.2
4919/20-229 (паратип)	11.1	9.4
4919/20-227 (паратип)	—	10.8

Изменчивость. Значения плевроального угла изменяются от 55° до 75°. Как было показано выше (рис. 4, д–з), подшовное ребро может отсутствовать либо сопровождаться дополнительными спиральными ребрами. Последние развиваются редко, на подавляющем числе раковин дополнительные ребра отсутствуют на боковой поверхности, мультилиратные формы крайне редки.

Сравнение. От *V. burtasorum* отличается более вытянутой колломеллярной губой. От *V. shilovskyi* sp. nov. отличается более широкой подшовной площадкой и более широким межреберным промежутком между парами основных спиральных ребер, положением нижнего ребра нижней пары на базальной поверхности.

Замечания. Крайние члены в рядах изменчивости *V. praeburtasorum* и *V. burtasorum* могут отличаться только длиной колломеллярной губы и формой устья. Остальные отличия между видами проявляются в разнонаправленных тенденциях развития тех или иных признаков. Так, в отличие от *V. burtasorum*, на раковинах *V. praeburtasorum* sp. nov. первые обороты телеоконха формируются со смещением книзу от верхнего ребра нижней пары; подшовный валик никогда не развивается;

подшовное ребро может отсутствовать; линии роста, как и луны на селенизоне, могут быть резкими, шнуровидными; формирование дополнительных спиральных ребер на боковой поверхности наблюдается крайне редко.

Экземпляр, принадлежащий этому виду, был описан Б.К. Лихаревым (1913) под названием *Pleurotomaria (Wortheniopsis) sequens* из окрестностей г. Кириллова (Вологодская обл.). Позже Лихарев (1931) указал на казанский возраст кирилловского комплекса. Поскольку в кирилловском комплексе присутствует *B. praeburtasorum* sp. nov., а также *Glabrocingulum lebedevi* (Licharev, 1931), его возраст соответствует раннеказанскому времени.

Материал. 41 экз. из типового местонахождения.

Baylea subpenea (Netchaev, 1894)

Табл. VI, фиг. 6

Pleurotomaria subpenea: Нечаев, 1894, с. 329, табл. XI, фиг. 14.

Baylea subpenea: Mazaev, 2015, с. 906, табл. 10, фиг. 4–12; табл. 11, фиг. 1–4; рис. 11d.

Описание (рис. 3, ж–и). См. Mazaev, 2015, с. 906.

Размеры в мм:

Экз. №	Высота раковины	Макс. диаметр
4919/20-5	6.0	5.0
4919/20-138	4.8	3.7
4919/20-142	6.0	4.6

Сравнение. От *B. nemdaensis* этот вид отличается угловатым профилем последних оборотов, слабо выпуклой или почти плоской подшовной площадкой, в большинстве случаев более стройной раковиной. От *B. vjatkensis* отличается отсутствием стадии тонкой селенизоны, одновременной закладкой спиральных ребер, ограничивающих селенизону, и их равной толщиной на первом обороте телеоконха, а также более крупными и округлыми первыми оборотами телеоконха, более низким и более широким первым угловатым оборотом, более широкой селенизоной на дефинитивных оборотах.

Распространение. Волго-Уральский регион; средняя пермь, казанский ярус: нижнеказанский подъярус — красноярские слои, верхнеказанский подъярус: рифовые известняки района р. Немды, пачка “подлужник” верхнеуслонских слоев.

Материал. 9 экз. из местонахождения № 4919/20, нижнеказанский подъярус, красноярские слои; верхнеказанский подъярус — 33 экз. (см. Mazaev, 2015).

Baylea vjatkensis Mazaev, 2015

Turbo thompsonianus: Нечаев, 1894, с. 348, табл. XI, фиг. 16 (non *Turbo thompsonianus* King, 1850).

Baylea vjatkensis: Mazaev, 2015, с. 914, табл. 14, фиг. 1–13; табл. 15, фиг. 3–12; рис. 11 b, c.

Описание (рис. 3, к–м; 7). См. Mazaev, 2015, с. 914.

Размеры в мм:

Экз. №	Высота раковины	Макс. диаметр
4919/20-88	>6.3	4.8
4919/20-123	7.2	5.5
4919/20-134	11.3	6.7
4919/20-135	9.4	6.5
4919/20-137	5.2	3.9
4919/20-143	>8.5	7.0
4919/20-145	9.8	6.6
4919/20-150	≥9.0	5.4

Изменчивость. Вид исключительно полиморфный: как показано выше, образует три морфотипа, имеет тенденцию к развитию дополнительных спиральных ребер.

Сравнение. От *B. subpenea* (Netchaev, 1894) отличается формированием на третьем обороте телеоконха барабанообразного профиля, более поздней закладкой селенизоны, сопровождающейся стадией узкой селенизоны. От *B. nemdaensis* отличается меньшими размерами при равном числе оборотов, большими размерами начальных оборотов, более узкой селенизоной, что особенно заметно при сравнении самых первых оборотов, а также более угловатыми первыми взрослыми оборотами. От *B. chimbultiensis* отличается крупным размером эмбриональных оборотов, профилем и числом спиральных ребер на первых дефинитивных оборотах, более ранней закладкой узкой селенизоны.

Распространение. Волго-Уральский регион; средняя пермь, казанский ярус: нижнеказанский подъярус — красноярские слои, верхнеказанский подъярус — рифовые известняки района р. Немды, пачка “подлужник” верхнеуслонских слоев, “модиоловый горизонт” морквашинских слоев. Северная Америка, Гваделупские горы, средняя пермь, кептенский ярус (Cherry Formation, Getaway Limestone).

Материал. 11 экз. из местонахождения № 4919/20, нижнеказанский подъярус, красноярские слои; верхнеказанский подъярус — 115 экз. (см. Mazaev, 2015).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Котляр Г.В., Ганелин В.Г., Журавлев А.В. и др. Обстановки формирования и фауна нижнеказанских отложений стратотипической местности // Геология и минеральные ресурсы Европейского северо-востока России. XIV геол. съезд Респ. Коми. 2004. Т. 3. С. 258–260.
- Котляр Г.В., Журавлев А.В., Косовая О.Л., Шишлов С.В. Разрезы казанского яруса р. Немды // Верхний палеозой России: стратиграфия и палеогеография. Казань: КГУ, 2007. С. 162–170.
- Леонova Т.Б. Родские аммоидеи в северных районах земного шара // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: КМК, 2006. С. 540–551.

- Леонова Т.Б. Аммоноидеи казанского яруса // Матер. V междунар. конф. "Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии". М.: ПИН РАН, 2010. С. 83–86.
- Леонова Т.Б., Есаулова Н.К., Шиловский О.П. Первая находка казанских аммоноидей в Волго-Уральском регионе // Докл. АН. 2002. Т. 383. № 4. С. 509–511.
- Леонова Т.Б., Кутыгин Р.В., Шиловский О.П. Новые данные о составе и развитии пермского надсемейства Rorapocerotaceae (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 20–29.
- Леонова Т.Б., Шиловский О.П. Развитие пермского семейства Spirolegoceratidae (Goniatitida, Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2007. № 1. С. 27–36.
- Лихарев Б.К. Фауна пермских отложений окрестностей города Кириллова Новгородской губернии // Тр. геол. ком. Нов. сер. 1913. Вып. 85. Т. 3. С. 1–14.
- Лихарев Б.К. Материалы к познанию фауны верхнепермских отложений Северного края // Тр. Глав. геол.-развед. упр. ВСНХ СССР. 1931. Вып. 71. С. 1–42.
- Нечаев А.В. Фауна пермских отложений восточной полосы Европейской России // Тр. Об-ва естествоиспыт. Казанск. имп. ун-та. 1894. Т. 27. Вып. 4. С. 1–503.
- Ноинский М.Э. Некоторые данные относительно строения и фациального характера казанского яруса в Приказанском районе // Изв. Геол. ком. 1924. Т. 43. № 6. С. 565–622.
- Постановления МСК и его постоянных комиссий. Вып. 36. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2006. 74 с.
- Постановления МСК и его постоянных комиссий. Вып. 39. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2010. 84 с.
- Солодухо М.Г. Казанские отложения бассейна р. Немда // Уч. зап. Казанск. ун-та. 1954. Геол. Т. 114. Кн. 3. С. 127–143.
- Солодухо М.Г., Тихвинская Е.И. Обоснование подразделения казанского яруса на горизонты // Матер. по стратигр. верхней перми на терр. СССР. Казань: Изд-во Каз. ун-та, 1977. С. 187–219.
- Barskov I.S., Leonova T.B., Shilovsky O.P. Middle Permian Cephalopods of the Volga-Ural region // Paleontol. J. 2014. V. 48. № 13. P. 1331–1414.
- Batten R.L. Permian Gastropoda of the Southwestern United States. 7. Pleurotomariacea: Eotomariidae, Lophospiridae, Gosseletinidae // Amer. Museum Novit. 1989. № 2958. P. 1–64.
- Girty G.H. Paleontology of the Manzano group // Bull. U.S. Geol. Surv. 1909. V. 389. P. 41–136.
- Knight J.B. Gastropods of the Whitehorse sandstone // Bull. Geol. Soc. Amer. 1940. V. 51. P. 302–315.
- Knight J.B. Some new genera of Paleozoic gastropods // J. Paleontol. 1945. V. 19. № 6. P. 573–587.
- Kues B.S., Batten R.L. Middle Pennsylvanian gastropods from the Flechado Formation, North-Central New Mexico // J. Paleontol. 2001. V. 75. № 1. Suppl. P. 1–95 (Mem. Palaeontol. Soc. V. 54).
- Mazaev A.V. Pennsylvanian gastropods of the suborders Murchisoniina Cox et Knight, 1960 and Sinuspirina Mazaev subordo. nov. from the central regions of the Russian Platform: morphology, taxonomy, and phylogeny // Paleontol. J. 2011. V. 45. № 12. P. 1533–1599.
- Mazaev A.V. Upper Kazanian (Middle Permian) Gastropods of the Volga-Urals region // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 8. P. 869–986.
- Sloan R.E. The Carboniferous gastropod genus *Glabrocinculum* Thomas // Fieldiana Geol. 1955. V. 10. № 22. P. 275–281.
- Waagen W.H. Productus limestone fossils, Part II // Palaeontol. Indica. 1880. Ser. 13. V. 1. № 2. P. 73–183.
- Yochelson E.L., Saunders B.W. A bibliographic index of North American late Paleozoic Hyolita, Amphineura, Scaphopoda, and Gastropoda // Bull. U.S. Geol. Surv. 1967. V. 1210. P. 1–271.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–5. *Baylea shilovskyi* sp. nov., слепки из латекса, ×6; Самарская обл., Камышла, обнажение около пожарной части, нижнеказанский подъярус, красноярские слои: 1 – голотип № 4919/20-60, 2 – экз. № 4919/20-165, 3 – экз. № 4919/20-162, 4 – экз. № 4919/20-15, 5 – экз. № 4919/20-157.

Фиг. 6. *Baylea subpenea* (Netchaev, 1894), слепок из латекса, ×6; экз. ПИН, № 4919/20-5; местонахождение то же: ба – вид сбоку, бб – наклонный вид сверху.

Фиг. 7–12. *Baylea praeburtasorum* sp. nov., латексные слепки, ×6; местонахождение то же: 7 – экз. № 4919/20-302; 8 – экз. ПИН № 4919/20-295; 9 – экз. ПИН № 4919/20-233; 10 – голотип № 4919/20-217; 11 – экз. № 4919/20-229; 12 – экз. № 4919/20-227.

Development of the Genus *Baylea* (Gastropoda) in the Kazanian Paleobasin (Middle Permian, Volga-Ural Region)

A. V. Mazaev

A Lower Kazanian species assemblage of *Baylea* (*B. subpenea*, *B. vjatkensis*, *B. praeburtasorum* sp. nov., and *B. shilovskyi* sp. nov.) from the Volga-Ural Region is described. Their genetic relations with Upper Kazanian species (*B. rigida*, *B. foraminata*, *B. chimbulatoriensis*, *B. nemdaensis*, and *B. burtasorum*) are shown. The index species: *B. praeburtasorum* sp. nov. – *B. shilovskyi* sp., *B. rigida* – *B. foraminata* and *B. burtasorum* are proposed for three stratigraphic intervals of the Kazanian Stage. Morphology and peculiarity of polymorphism of studied species are discussed. Possible developmental scenario of the genus *Baylea* in the Kazanian Paleobasin is proposed.

Keywords: Gastropoda, *Baylea*, morphology, polymorphism, systematics, Paleozoic, Permian, Roadian, Kazanian Stage

