

УДК 564.32(56.017.2):551.736

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ РОДА *VIARMEASPIRA* (GASTROPODA) В КАЗАНСКОМ ПАЛЕОБАССЕЙНЕ (СРЕДНЯЯ ПЕРМЬ, ВОЛГО-УРАЛЬСКИЙ РЕГИОН)

© 2017 г. А. В. Мазаев

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: mazaev.av@mail.ru

Поступила в редакцию 20.01.2016 г.

Принята к печати 27.01.2016 г.

Обсуждаются особенности морфогенеза и история развития рода *Viarmeaspira* в казанском палеобассейне. На основе анализа изменчивости выделены морфотипы для *V. striata* и *V. jusupovi* и установлены тенденции изменения признаков. Показано стратиграфическое распространение и фациальная приуроченность видов и морфотипов *Viarmeaspira* в казанском ярусе Волго-Уральского региона.

DOI: 10.7868/S0031031X17020106

ВВЕДЕНИЕ

Как уже было показано (Mazaev, 2015), в верхнеказанском подъярусе Волго-Уральского региона род *Viarmeaspira* Mazaev, 2006 представлен четырьмя видами: *V. angulata* (Netchaev, 1894), *V. yakowlewi* (Licharew, 1967), *V. jusupovi* Mazaev, 2015 и *V. striata* Mazaev, 2015. Таксономический состав рода в нижнеказанском подъярусе до настоящего момента не был известен и описан здесь впервые. В настоящей статье обсуждается стратиграфическое распределение и фациальная приуроченность видов *Viarmeaspira*, а также история и особенности развития рода в казанском ярусе Волго-Уральского региона. Благодаря дополнительной обработке ранее изученных материалов (Mazaev, 2015), были получены новые данные, которые, в основном, касаются выделения морфотипов для нескольких видов *Viarmeaspira*, а также особенностей изменчивости изученных видов в различных ориктоценозах.

Материалом к настоящей статье послужили около 200 отпечатков раковин из верхнеказанских местонахождений Казанского Поволжья и Вятского вала (см. Mazaev, 2015). Данные по нижнеказанскому подъярусу основаны на изучении материалов Самарского Заволжья из стратотипической местности р. Сок в пос. Камышла, местонахождение № 4919/20 (см. Мазаев, 2016). Все экземпляры *Viarmeaspira* из этого местонахождения представлены отпечатками раковин, поверхность которых была подвержена истиранию, вероятно, еще до их захоронения. Часть отпечатков была деформирована во время компакция породы. В

этой связи нижнеказанский материал не может быть использован для изучения изменчивости, однако вполне достаточен для видовой диагностики. Методика обработки материала описана ранее (Mazaev, 2011, 2015).

Изученный материал хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. № 4919. Автор благодарит Т.Б. Леонову и И.А. Гончарову (ПИН РАН) за ценные замечания.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ И ФАЦИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ *VIARMEASPIRA* В КАЗАНСКОМ ЯРУСЕ ВОЛГО-УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

Как и *Baulea*, самые ранние *Viarmeaspira* казанского яруса происходят из красноярских слоев нижнеказанского подъяруса Самарского Заволжья. Род представлен здесь двумя видами: *V. angulata* и *V. jusupovi*. Всего из данного местонахождения отобрано 34 экз. *Viarmeaspira*, из них: 28 экз. — *V. angulata* и 6 экз. — *V. jusupovi* (рис. 1).

Более поздний комплекс видов *Viarmeaspira* известен из рифогенных известняков Вятского вала, которые, вероятно, соотносятся с приказанскими слоями верхнеказанского подъяруса (Mazaev, 2016). Комплекс представлен двумя видами: *V. yakowlewi* и *V. striata*. Массовые находки *V. striata* (55 экз.) приурочены к местонахождениям в карьере Чимбулат: № 4919/11, 4919/19, 4919/25, 4919/26 (см. Mazaev, 2015, рис. 4d). Отпечатки

Подъярус		Верхнеказанский			
Слои		Морквашинские	Верхнеуслонские	Печищинские	Приказанские
Виды <i>Viarmespira</i>			<i>B. jusupovi</i>		Рифогенные тела в р-не р. Немды ?
			<i>B. angulata</i>		
			<i>B. striata</i>		
			<i>B. yakowlewi</i>		
Нижнеказанский		Красноярские			
		Камышлинские			
		Байтуганские			
		Бугульминские			

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

V. yakowlewi отобраны из тех же местонахождений (всего – 23 экз.).

В печищинских слоях *Viarmespira* представлена единичными находками двух видов: разрез Печищи (Каменный овраг, местонахождение № 4919/10) – 2 экз. *V. striata* и 3 экз. *V. yakowlewi*; карьер Кремешки (местонахождение № 4919/8, см. Mazaev, 2015) – 2 экз. *V. yakowlewi*.

В верхнеуслонских слоях, в пачке “подлужник”, род *Viarmespira* представлен четырьмя видами. Наиболее массовый вид – *V. jusupovi*: 26 экз. из местонахождений в районе Красновиново (№ 4919/12, 4919/13, 4919/14, 4919/16; см. Mazaev, 2015, рис. 2а) и 41 экз. из карьера Кремешки (местонахождение № 4919/6; см. Mazaev, 2015, рис. 4с). *V. yakowlewi* представлен в изученной коллекции меньшим числом образцов: 16 экз. из местонахождений в районе Красновиново, 13 экз. из карьера Кремешки, 1 экз. из обнажения в районе Ишеево (местонахождение № 4919/22). Весьма избирательно встречается *V. angulata*. Этот вид обнаружен только в районе Красновиново (местонахождения № 4919/12, 4919/13 и 4919/14), всего 7 экз. *V. striata* представлена на данном уровне всего 1 экз. из карьера Кремешки, местонахождение № 4919/6.

В морквашинских слоях присутствие рода известно всего по одной находке *V. yakowlewi* в “модиоловом горизонте” (местонахождение № 4919/18, см. Mazaev, 2015, рис. 2b).

Таким образом, в изученных разрезах казанского яруса сначала, в красноярских слоях, появляются *V. angulata* и *V. jusupovi*, а позже, в рифогенных известняках Вятского вала, еще два вида – *V. yakowlewi* и *V. striata* (рис. 1). Важно, что в данной последовательности *V. yakowlewi* в массовых количествах встречается как в рифогенных комплексах, так и в комплексах, приуроченных к обстановкам мелководных равнин. *V. striata*, наоборот, является специфичным, фациально приуроченным видом, который отмечается в массовых количествах в рифогенных фациях, и только в единичных экземплярах известен из фаций мелководных равнин. В стратиграфическом распространении *V. angulata* и *V. jusupovi* наблюдается хиатус, который приходится на приказанские и печищинские слои. Отсутствие этих видов в рифогенных известняках Вятского вала однозначно указывает на их приуроченность к обстановкам мелководных равнин. Однако фации мелководных равнин на этом стратиграфическом интервале остаются малоизученными. Избирательное распространение *V. angulata*, вероятно, указывает на стенобионтность этого вида. В фациях замкнутых или полужамкнутых лагун морквашинских слоев присутствует только *V. yakowlewi*, что еще раз свидетельствует об эврибионтности данного вида.

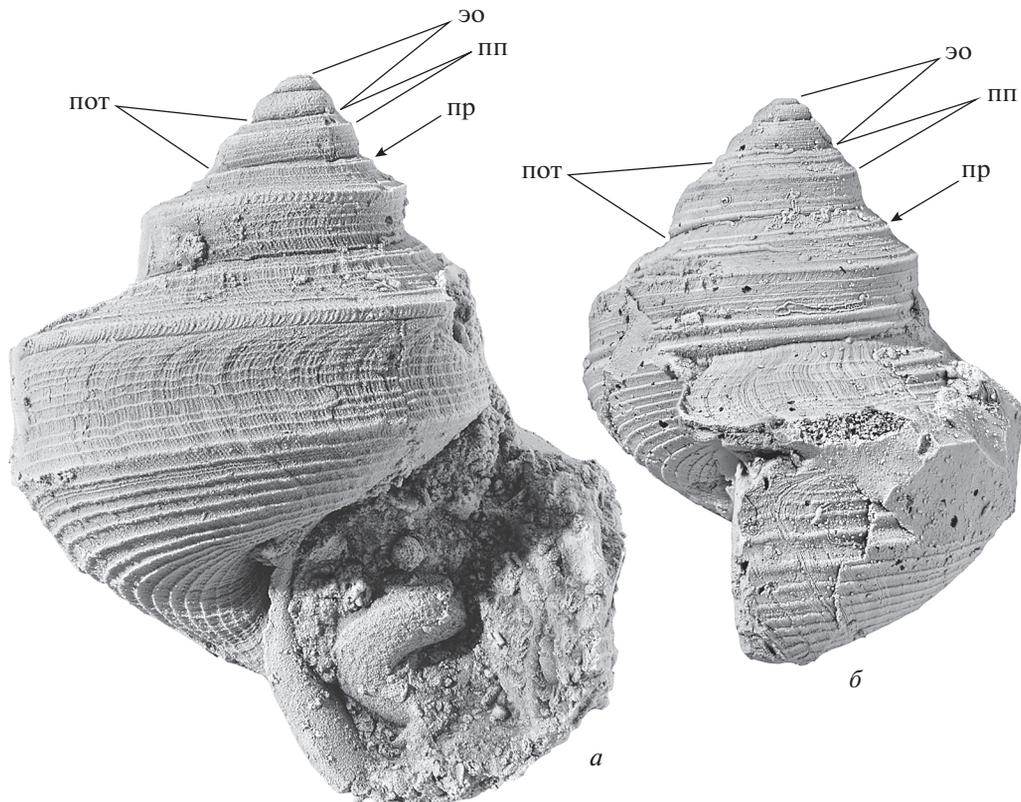


Рис. 2. Морфологические особенности раковин *Viarmeaspira* ($\times 7$): *a* – *V. angulata*, экз. ПИН, № 4919/12-98; *b* – *V. striata*, экз. ПИН, № 4919/26-12. Обозначения: пот – первый оборот телеоконха, пр – подшовная площадка, пп – подшовное ребро, эо – эмбриональные обороты.

ПОЛИМОРФИЗМ ВИДОВ VIARMEASPIRA КАЗАНСКОГО ЯРУСА

Важной характеристикой казанского палеобассейна является не только таксономическое разнообразие той или иной группы фауны, но также и особенности морфогенезов, которые мы наблюдаем на ископаемых организмах. Одна из таких особенностей – исключительно высокая степень полиморфизма казанской биоты. Данный феномен отмечался для многочисленных видов позднеказанских гастропод (Мазаев, 2015), в том числе был подробно рассмотрен для видов рода *Vaulea* (Мазаев, 2016). Яркий пример полиморфного формообразования – род *Viarmeaspira*. Морфологическое сходство видов *Viarmeaspira*, а также исключительно высокая степень полиморфизма создают невероятно запутанную картину. Во время подготовки настоящей статьи и определения видовой принадлежности обработанных экземпляров снова возник вопрос: почему среди бесконечного разнообразия просмотренных форм одни группы форм рассматриваются в ранге видов, а другие – только в качестве морфотипов? Почему бы все выделенные морфотипы – морфологически близких видов – не объединить в один вид? Или, наоборот, почему не установить по

каждому из морфотипов самостоятельные виды? Ответы на эти вопросы лежат не только в плоскости назначения хотя и формальных, но диагностических признаков видов, но также и в закономерностях наблюдаемой видовой изменчивости.

Казанские виды *Viarmeaspira* (по сходству строения первых оборотов) группируются в две пары: *V. angulata*–*V. striata* и *V. yakowlewi*–*V. jusupovi*.

В паре *V. angulata*–*V. striata* последние обороты телеоконхов некоторых экземпляров почти неотличимы друг от друга, а эмбриональные раковины характеризуются одинаковой формой и скульптурой в виде многочисленных нитевидных ребер. В целом, раковины *V. striata* отличаются аллометрическим ростом: более крупной эмбриональной раковиной и быстрорастущими оборотами телеоконха, что особенно заметно при сравнении размеров первого оборота (рис. 2). Существуют и более строгие морфологические отличия, которые использованы для диагностики видов: различия в ширине подшовной площадки первого оборота телеоконха, различия в положении подшовного ребра. На раковинах *V. angulata* внутривидовая изменчивость почти не проявляется, наблюдаются только незначительные изменения

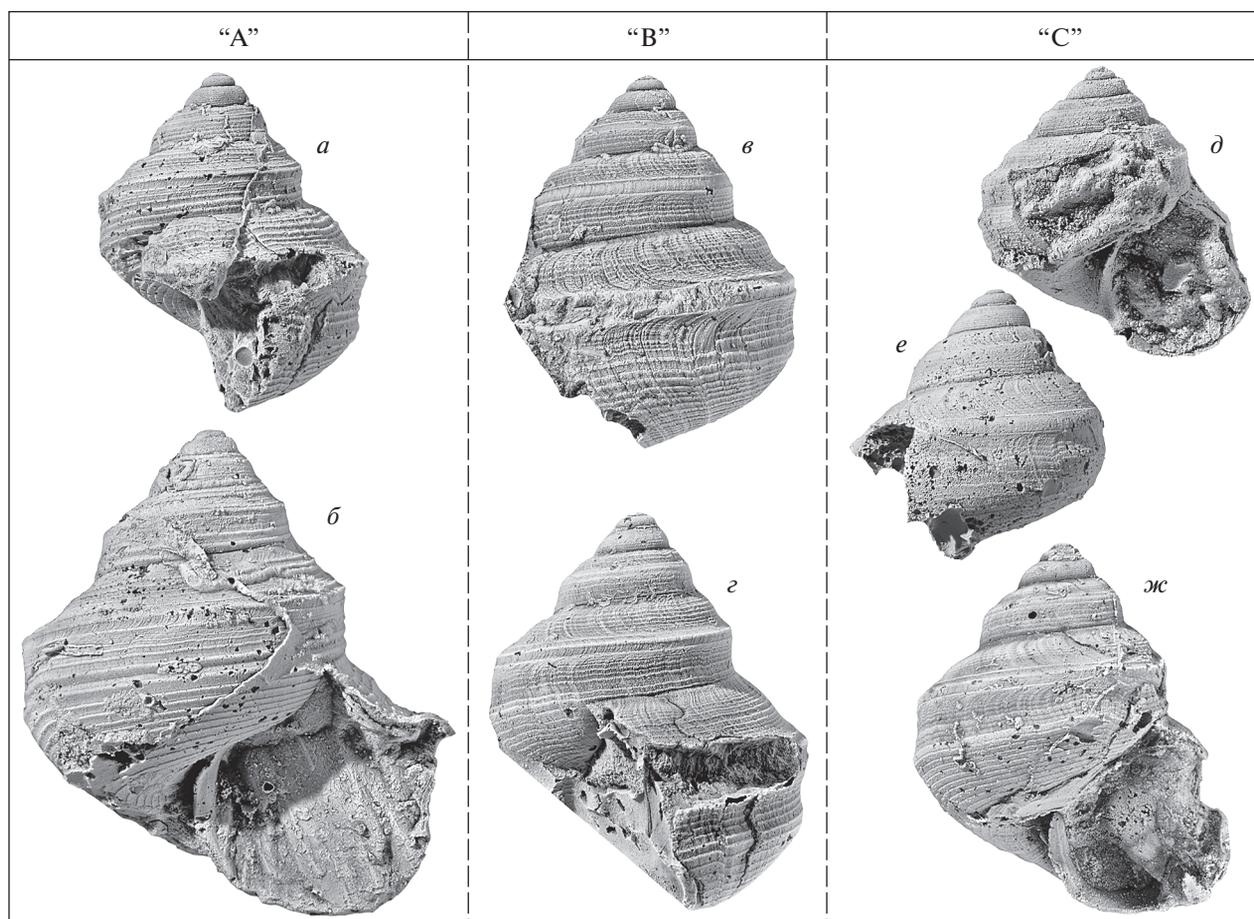


Рис. 3. Морфотипы раковин *Biarmeaspira striata* ($\times 6$); морфотип “А”: *a* – экз. ПИН, № 4919/25-23, *б* – экз. ПИН, № 4919/26-12; морфотип “В”: *в* – экз. ПИН, № 4919/19-57, *г* – экз. ПИН, № 4919/19-282; морфотип “С”: *д* – экз. ПИН, № 4919/6-438, *е* – экз. ПИН, № 4919/25-62, *ж* – экз. ПИН, № 4919/11-101.

числа и степени выраженности спиральных ребер. Выборки раковин *B. striata* в различных местонахождениях, наоборот, демонстрируют широкие ряды изменчивости профиля оборотов, строения скульптуры и селенизоны. Причем изменения данных признаков являются сопряженными: в выборках раковин с крупными ребрами профиль оборотов килеватый; в выборках раковин с тонкими ребрами, наоборот, наблюдается отчетливая тенденция к изменению формы оборота к округлому профилю. Одновременно, сопряженность вышеуказанных признаков оказалась визуально дискретной, что на имеющемся материале позволило относительно просто выделить три морфотипа (рис. 3). Морфотип “А” включает формы с хорошо развитыми, почти шнуровидными спиральными ребрами. Формы, обладающие таким типом скульптуры, всегда килеватые – с резким перегибом между подшовной площадкой и боковой поверхностью оборота. Данный перегиб формируется на втором обороте телеоконха. Селенизона, которая находится на этом перегибе, также (начиная со второго оборота)

резко угловатая в профиле, что определяется ранним заложением центрального ребра (рис. 3, *a, б*). Морфотип “В” (рис. 3, *в, г*) характеризуется тонкими спиральными ребрами, а также развитием (в различной мере у разных экземпляров) тонких коллабральных ребер (рис. 3, *в*). Профиль оборотов менее угловатый, чем в морфотипе “А”. На отдельных экземплярах килеватый перегиб между подшовной площадкой и боковой поверхностью оборота развивается лишь на последнем обороте. Селенизона в профиле слабо выпуклая, центральное ребро селенизоны формируется только на последнем обороте (рис. 3, *г*). Морфотип “С” отличается весьма специфичным типом скульптуры, который не наблюдается у других видов этого рода. Базальная и боковая поверхности оборота орнаментированы широкими и уплощенными спиральными ребрами, разделенными очень тонкими канавками (рис. 3, *д–ж*). Поверхность подшовной площадки орнаментирована примерно так же, как и у раковин морфотипа “В”, однако коллабральные ребра отсутствуют, а спиральные ребра более тонкие. В то же время, широкие

Таблица 1. Численное распределение морфотипов *V. striata* в ориктоценозах разреза Чимбулат (номера местонахождений см. Mazaev, 2015, рис. 4d)

Номер местонахождения	Число экз. морфотипа "А"	Число экз. морфотипа "В"	Число экз. морфотипа "С"
4919/11	14	0	7
4919/19	4	8	0
4919/25	5	2	2
4919/26	5	0	1

и уплощенные ребра, разделенные тонкими канавками, наблюдаются на базальной поверхности единичных раковин морфотипа "В" (рис. 3, з). Профиль оборотов раковин морфотипа "С" имеет тенденцию к потере угловатости, у отдельных экземпляров он почти округлый. Профиль селенизоны также, в редких случаях, может сохраняться на всех оборотах умеренно выпуклым (рис. 3, е).

Численное распределение морфотипов *V. striata* в ориктоценозах разреза Чимбулат, скорее всего, свидетельствует об отсутствии закономерностей в их распространении (табл. 1). В целом морфотип "А" — наиболее массовый, его доля составляет примерно 60% от изученных экземпляров, в то время как на доли морфотипов "В" и "С" приходится примерно по 20%.

Таким образом, *V. striata* — исключительно полиморфный вид. Морфотипы "В" и "С" имеют тенденцию к утрате одного из основных признаков рода (резко килеватая селенизона с центральным ребром), что выражается в формировании дефинитивного состояния селенизоны лишь на последнем взрослом обороте; на предыдущих оборотах селенизона развивается с сохранением неанических признаков (плоская или умеренно выпуклая). В морфотипе "А" развитие указанных признаков идет быстрее. Часть экземпляров морфотипа "А", с нормальным развитием селенизоны, обнаруживают удивительное сходство с *V. angulata* (рис. 3, б). Условно они теряют морфологические границы вида. Однако наличие таких экземпляров не может послужить причиной объединения двух видов, так как даже в таких случаях наблюдаются отличия в скорости роста раковин и различия в строении первого оборота телеоконха. В целом тенденция к позднему развитию центрального ребра селенизоны у *V. striata* в сочетании с тонкоструйчатой скульптурой, характерной для ювенильных оборотов, а также гипертрофированные размеры начальных оборотов указывают на педоморфное состояние этого вида. Важным различием двух видов также является морфологическая стабильность признаков *V. angulata* и исключительный полиморфизм *V. striata*, плюс их экологическая разобщенность. Последнее утверждение вытекает из приуроченности *V. an-*

gulata к обстановкам мелководных равнин, а *V. striata* — к рифогенным обстановкам. Находки единичных экземпляров *V. striata* в местонахождении № 4919/6, скорее всего, объясняются их аллохтонным происхождением и, как уже было показано ранее (Mazaev, 2016), свидетельствуют о вероятном присутствии биогермов (иловых холмов) в верхнеуслонских слоях.

Диагностика *V. yakowlewii* и *V. jusupovi* основана на особенностях строения первых оборотов телеоконха и сопряженных с ними признаках строения его последнего оборота. Первый оборот телеоконха *V. yakowlewii* характеризуется относительно широкой подшовной площадкой и относительно узкой боковой поверхностью, ограниченной двумя шнуровидными ребрами. Важно, что данная пара ребер начинает формироваться на последнем обороте эмбриональной раковины. Первый оборот телеоконха *V. jusupovi* отличается узкой и резко вогнутой подшовной площадкой, а также относительно широкой и умеренно выпуклой боковой поверхностью; спиральные ребра на боковой поверхности отсутствуют или очень тонкие, с широким межреберным промежутком (рис. 4). Разница в строении второго оборота телеоконха у рассматриваемых видов усиливается. На раковинах *V. yakowlewii* морфологические признаки второго оборота соответствуют признакам последних взрослых оборотов. Второй оборот телеоконха *V. jusupovi*, наоборот, отличается от последующих более узкой подшовной площадкой и недоразвитыми скульптурными элементами; узкая подшовная площадка в сочетании с высокой, прямой или немного вогнутой боковой поверхностью оборота придает ему барабанообразный облик. Последние обороты телеоконха этих видов отличаются шириной боковой поверхности: относительно узкая у *V. yakowlewii* и относительно широкая у *V. jusupovi*.

Казалось бы, признаков для видовой диагностики более чем достаточно. Однако из-за высокой степени полиморфизма обоих видов их диагностика затруднена. В частности, в рядах изменчивости обоих видов наблюдается непостоянство размеров эмбриональной раковины и сопряженное с ним изменение плеврального угла, а также трансформация подшовного валика в подшовное

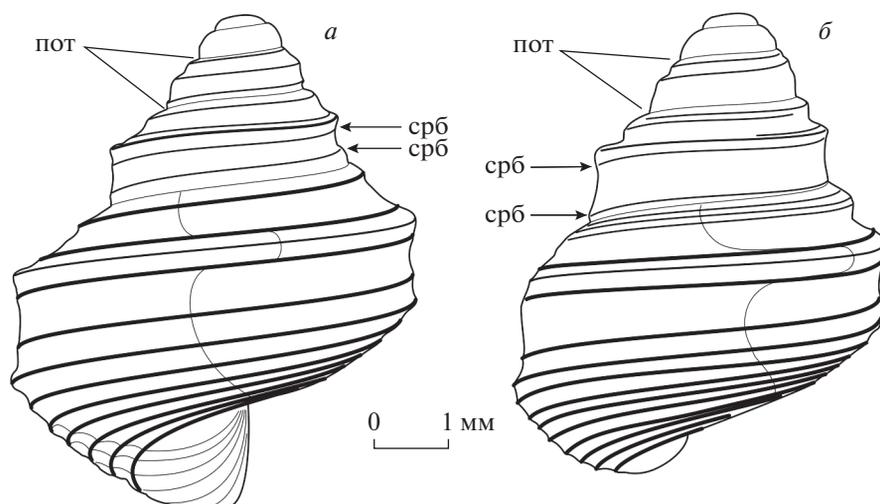


Рис. 4. Морфологические особенности раковин *Biarmespira* ($\times 7$): *a* – *B. yakowlewii*, экз. ПИН, № 4919/12-16; *б* – *B. jusupovi*, экз. ПИН, № 4919/6-437. Обозначения: пот – первый оборот телеоконха, срб – спиральное ребро боковой поверхности.

ребро или его исчезновение. В этой связи крайние члены рядов изменчивости разных видов оказываются гомеоморфными. Так, единичные экземпляры *B. jusupovi* из-за утраты на последнем обороте подшовного валика (рис. 5, *з, д*) гомеоморфны единичным экземплярам *B. yakowlewii* с крупными эмбриональными раковинами (рис. 6, *ж*). Отличия между ними выражаются, главным образом, в разнице относительной ширины боковой поверхности оборота. В другом случае единичные экземпляры *B. yakowlewii* из разреза Чимбулат, характеризующиеся относительно развитым подшовным валиком (что не типично для вида) (рис. 6, *б, в*), гомеоморфны раковинам *B. jusupovi* (рис. 5, *а–д*) и отличаются, в основном, большим числом спиральных элементов на боковой поверхности оборота. Важно, что данные отличия становятся явными только после просмотра всех выборок из ориктоценозов разреза Чимбулат. Относительно высокие формы *B. yakowlewii* (рис. 6, *з, л*) гомеоморфны некоторым экземплярам *B. jusupovi* (рис. 5, *з, к*) и отличаются хорошо развитыми спиральными ребрами на боковой поверхности первых оборотов телеоконха и более узкой боковой поверхностью последнего оборота по отношению к его диаметру. Таким образом, отдельные экземпляры *B. jusupovi* и *B. yakowlewii* почти утрачивают морфологические границы видов, к которым они принадлежат.

В выборках раковин *B. jusupovi* достаточно четко выделяются два морфотипа (рис. 5). Морфотип “А” характеризуется хорошо развитым подшовным валиком, который обычно орнаментирован тремя тонкими спиральными ребрышками. Плевральный угол раковин этого морфотипа у большинства экземпляров варьирует от 57° до

63° . Однако встречаются единичные формы, у которых плевральный угол равен 49° (рис. 4, *а*) или, наоборот, 72° (рис. 5, *з*). Морфотип “В” отличается отсутствием широкого подшовного валика – на его месте обычно развивается относительно резкое подшовное ребро или, в редких случаях, относительно узкий подшовный валик с двумя тонкими спиральными ребрышками. Плевральный угол раковин этого морфотипа у большинства экземпляров варьирует примерно в тех же пределах, что и у морфотипа “А” – от 57° до 62° , при минимальном значении 54° . Однако раковины этого морфотипа из-за относительно узких первых оборотов телеоконха – в сравнении с раковинами морфотипа “А” – выглядят более стройными. Диаметр эмбриональных раковин морфотипа “В” обычно не превышает 1.1 мм, в то время как на большинстве экземпляров морфотипа “А” диаметр эмбриональных оборотов не менее 1.2 мм. Однако существуют отклонения и, основываясь на этом признаке, строгой границы между морфотипами провести нельзя. В то же время, зависимость между диаметром эмбриональной раковины и диаметром первых двух оборотов телеоконха очевидна, что обсуждалось ранее (Mazaev, 2015). Обращает на себя внимание географическое распределение морфотипов. Морфотип “А” встречается в ориктоценозе “подлужника” Вятского вала и в ориктоценозе красноярских слоев в Камышле. Морфотип “В” – только в ориктоценозах “подлужника” р-на Красновидово. При этом из 41 экз. “подлужника” Вятского вала только 1 экз. относится к морфотипу “В” (Mazaev, 2015, табл. 18, фиг. 11), а экземпляры, которые можно было бы отнести к морфотипу “А”, из ориктоценозов района Красновидово не известны.

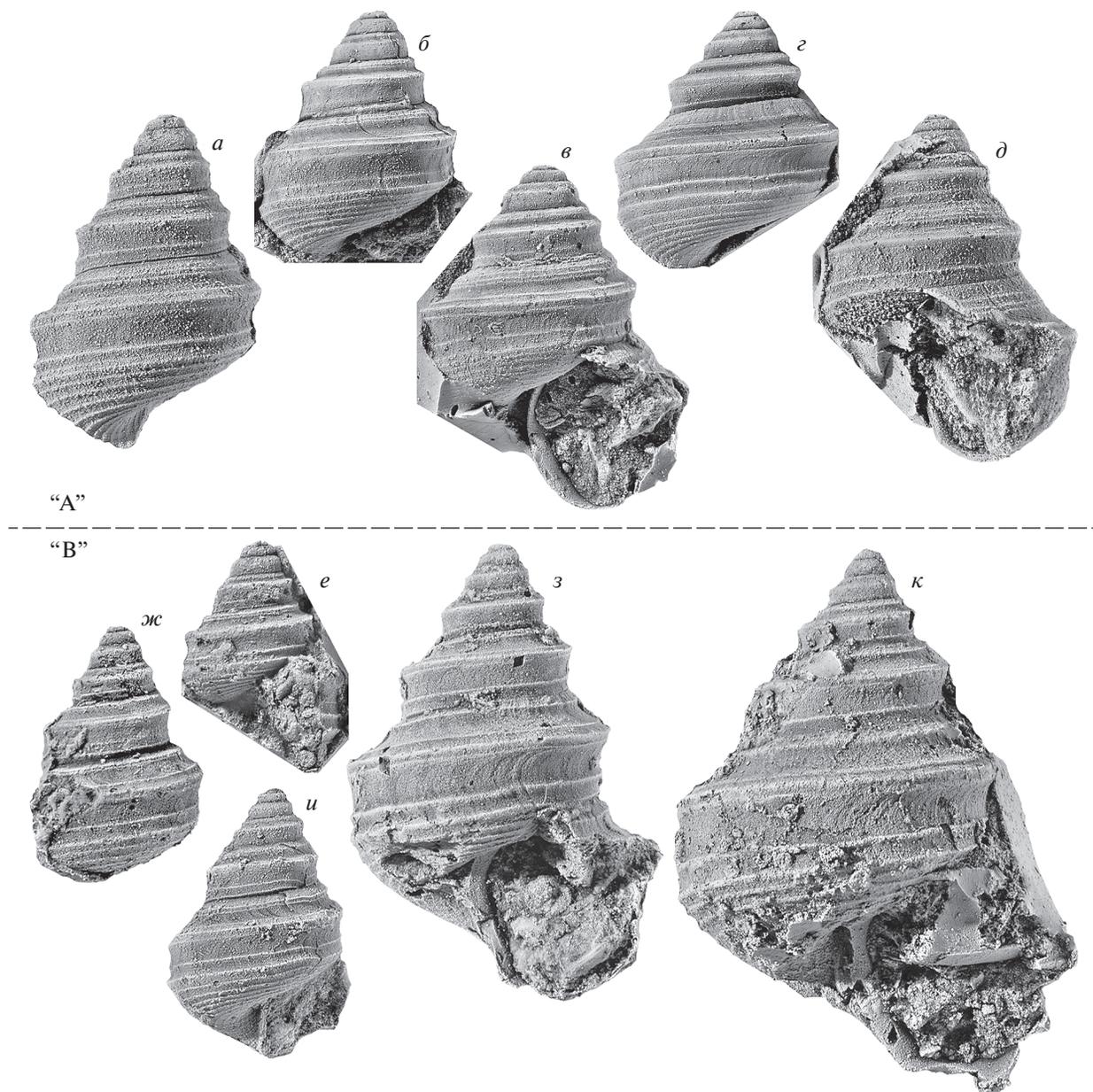


Рис. 5. Морфотипы раковин *Viarmespira jusurovi* ($\times 6$); морфотип "А": *a* – экз. ПИН, № 4919/6-454, *б* – экз. ПИН, № 4919/6-437, *в* – экз. ПИН, № 4919/6-433, *г* – экз. ПИН, № 4919/6-270, *д* – экз. ПИН, № 4919/6-66; морфотип "В": *е* – экз. ПИН, № 4919/16-7, *ж* – экз. ПИН, № 4919/13-36, *з* – экз. ПИН, № 4919/13-26, *и* – экз. ПИН, № 4919/12-96, *к* – экз. ПИН, № 4919/14-29.

Видовая изменчивость на раковинах *V. yakowlewii*, в сравнении с *V. jusurovi*, проявляется в меньшей степени, и в выделении морфотипов нет необходимости. Однако нельзя не отметить, что в различных ориктоценозах изменчивость этого вида проявляется по-разному. Весьма специфичны раковины из ориктоценозов разреза Чимбулат. Как правило, раковины из этих местонахождений орнаментированы массивными шнуровидными ребрами и имеют тенденцию к усилению подшовного ребра, вплоть до его трансформации

в подшовный валик (рис. 6, *a–в*). Наибольшей стабильностью признаков обладают раковины из ориктоценозов "подлужника" района Красновидово (рис. 6, *и–к*). Раковины из ориктоценоза "подлужника" Вятского вала, наоборот, демонстрируют максимально известную для *V. yakowlewii* изменчивость, которая проявляется в основном в изменениях диаметра первых двух оборотов телеоконха. Как и в случае с *V. jusurovi*, наблюдается та же закономерность: чем больше диаметр эмбриональной раковины, тем больше диаметр

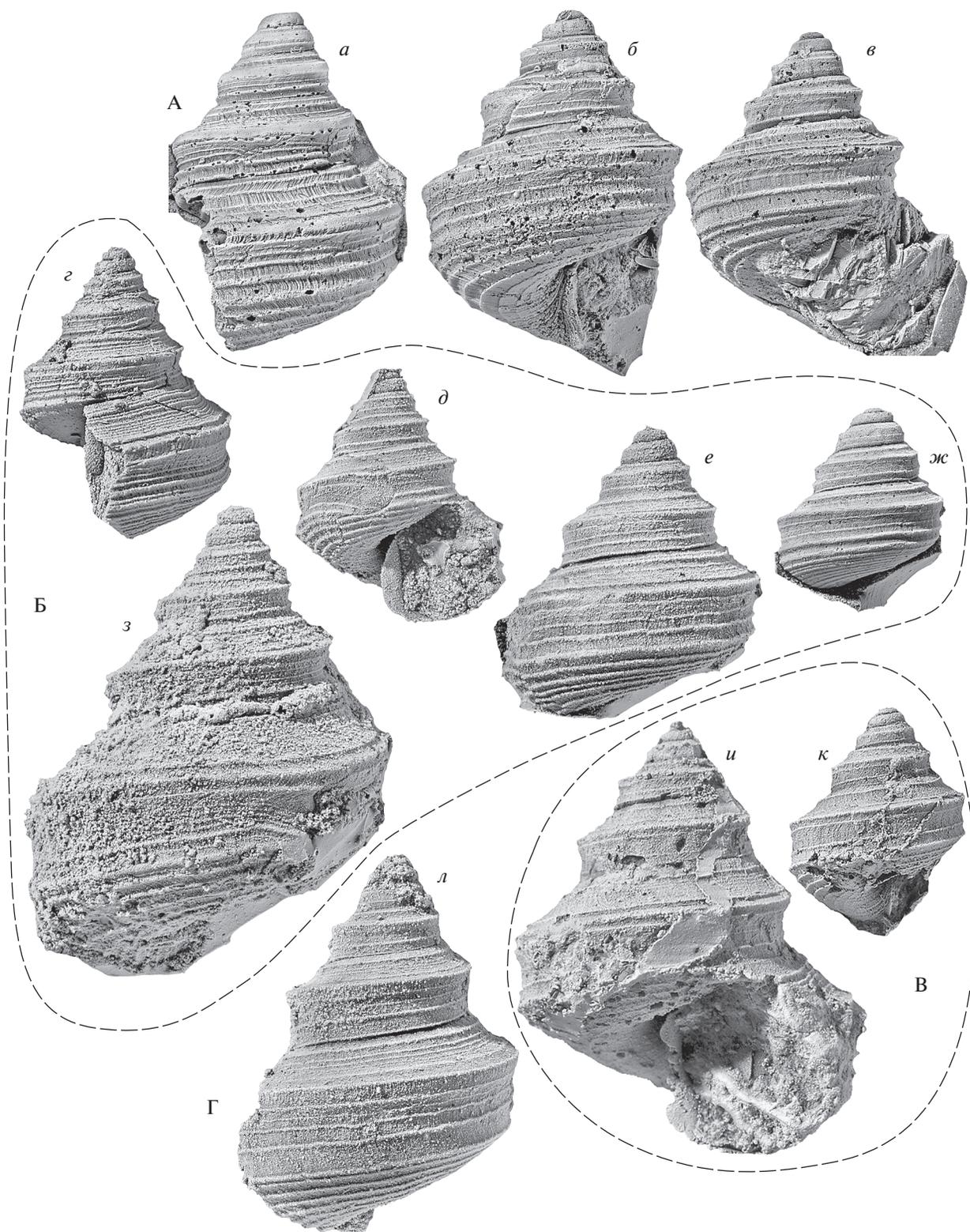


Рис. 6. Изменчивость раковин *Viarameospira yakowlewii* в различных ориктоценозах ($\times 6$): А – разрез Чимбулат: *а* – экз. ПИН, № 4919/19-290 (раковина окатана), *б* – экз. ПИН, № 4919/19-135, *в* – экз. ПИН, № 4919/19-296; Б – разрез Кремешки: *г* – экз. ПИН, № 4919/6-153 (мультилиратная форма), *д* – экз. ПИН, № 4919/6-458, *е* – экз. ПИН, № 4919/6-463, *ж* – экз. ПИН, № 4919/6-444, *з* – экз. ПИН, № 4919/6-459; В – разрез Красновидово: *и* – экз. ПИН, № 4919/13-14, *к* – экз. ПИН, № 4919/12-16; Г – разрез Печищи, *л* – экз. ПИН, № 4919/10-21.

первых оборотов телеоконха (рис. 6, *г, е, ж*). Положение спиральных ребер относительно стабильное, так же как и значения плеврального угла, который колеблется во всех выборках в незначительных пределах (65° – 70°).

В данном ориктоценозе было найдено три экземпляра мультитиратных форм (рис. 6, *з*). Еще одна форма, которую из-за равной степени развития основных и дополнительных спиральных ребер можно принять за мультитиратную, известна из разреза Чимбулат (рис. 6, *а*). Появление мультитиратных форм среди *Viarmespira* – достаточно редкое явление. Мультитиратные формы не известны для *V. angulata*, а в выборке *V. striata* имеется только один мультитиратный экземпляр (рис. 7).

Возвращаясь к обсуждению разграничения *V. jusupovi* и *V. yakowlewi*, с учетом вышеизложенных особенностей изменчивости двух видов, становится ясно, что в обоснованности их выделения важную роль играют тенденции видовой изменчивости, которые у каждого вида проявляются по-разному. Это становится особенно очевидным при сравнении выборок раковин из отдельно взятых ориктоценозов. Так, в ориктоценозах “подлужника” р-на Красновидово (ориктоценозы нескольких близко расположенных местонахождений: №№ 4919/12, 4919/13, 4919/14, 4919/16; см. Mazaev, 2015) встречаются только морфотип “В” *V. jusupovi* и раковины *V. yakowlewi*, отличающиеся относительной стабильностью морфологических признаков. В данном случае экземпляры этих видов отличаются вполне надежно.

Иная картина складывается из просмотра выборок раковин ориктоценоза “подлужника” Вятского вала (местонахождение № 4919/6, см. Mazaev, 2015). Оба вида демонстрируют широкие ряды изменчивости (*V. jusupovi* – рис. 5, *а–д*; *V. yakowlewi* – рис. 6, *з–з*), причем *V. jusupovi* представлен здесь исключительно морфотипом “А”. Как было показано выше, крайние члены рядов изменчивости оказываются почти гомеоморфными, однако на основе предложенных диагностических признаков их разграничение оказывается возможным. Несмотря на отсутствие в отдельно взятых случаях явного морфологического хиатуса, предложенные диагностические признаки нельзя свести к внутривидовой изменчивости, т.е. понизить их ранг. Избирательность в распределении форм, т.е. разнонаправленная изменчивость в разных ориктоценозах, наоборот, показывает, что эти признаки действительно “работают” и пригодны для диагностики установленных видов. В описанных случаях, когда раковины обоих видов встречаются в одном ориктоценозе, их морфологические особенности становятся резко отличными. Данное наблюдение согласует-



Рис. 7. Мультитиратная форма *Viarmespira striata* ($\times 8$), экз. ПИН, № 4919/11–12.

ся с феноменом смещения признаков в области перекрытия ареалов двух близкородственных и морфологически схожих видов (Brown, Wilson, 1956). Таким образом, определение морфологических границ данных видов оказалось возможным только через изучение тенденций изменения признаков в конкретно взятых ориктоценозах.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ КАЗАНСКИХ VIARMEASPIRA

Проникновение *Viarmespira* в Казанский бассейн (точнее – в Волго-Уральский регион) приходится на конец раннеказанского времени. Два вида, присутствующие в красноярских слоях, – *V. angulata* и *V. jusupovi*, вероятно, происходят от североамериканского вида *V. arizonensis* (Winters, 1963), известного с вульфкампия до гвадалупия (Winters, 1963; Batten, 1989). Вероятность такого сценария обоснована сходством в строении первого оборота телеоконха (узкая подшовная площадка с отчетливо вдавленной канавкой на периферии). Следует отметить, что Р. Баттен (Batten, 1989) принимал объем этого вида в достаточно широких границах. Так, формы, изображенные С. Уинтерсом (Winters, 1963, табл. 2, фиг. 5–7), отличаются относительно широкой подшовной площадкой и морфологически ближе к *V. angulata*. В то же время, формы *V. arizonensis*, изображенные Баттенем, имеют более узкую подшовную площадку и в целом обнаруживают высокое морфологическое сходство с *V. jusupovi*.

Происхождение *V. yakowlewi* более проблематично. Этот вид появляется только в позднеказанское время, и было бы логично предположить, что он происходит от *V. jusupovi*. Однако многие признаки *V. jusupovi* (специфичные первые обороты телеоконха, поздняя закладка спиральных

элементов скульптуры) указывают на возможную педоморфность этого вида. В то же время, дефинитивные признаки раковин *V. yakowlewii* формируются уже на первом обороте телеоконха. Поэтому более логично предположить обратное — *V. jusupovi* происходит от *V. yakowlewii*, тем более что *V. yakowlewii* обладает признаками, близкими к архетипу *Biarmea spira* и близкородственному роду *Baulea*: ступенчатый профиль оборотов с хорошо развитыми спиральными ребрами. Это предположение, однако, противоречит стратиграфическому распространению видов, хотя данных о раннеказанских гастроподах пока еще очень мало. Кроме того, вполне вероятен иной сценарий — происхождение *V. yakowlewii* от североамериканского вида *V. multilineata* (Batten, 1989). Последний имеет такое же широкое распространение, как и *V. arizonensis* и, как следует из работы Баттена, является исключительно полиморфным видом.

Более очевидно происхождение *V. striata*, явно связанное с возникновением в палеобассейне рифогенных обстановок в начале раннеказанского времени. Одинаковое строение эмбриональной раковины (см. Mazaev, 2015, табл. 23, фиг. 1, 2) и сходство строения телеоконхов однозначно указывают на происхождение *V. striata* от *V. angulata*. Это предположение, в частности, подтверждается описанным выше педоморфным состоянием признаков *V. striata*.

Из более поздних пермских отложений род *Biarmea spira* известен из капитания Японии. Морфология *V. uokoyamai* (Hayasaka, 1943) одинаково близка как *V. angulata*, так и *V. arizonensis* (см. Hayami, Kase, 1977, табл. 3, фиг. 6, 7). Данных о миграциях казанских видов пока нет. Для более детальной реконструкции путей миграции *Biarmea spira* необходимы новые данные о пермских палеобассейнах.

Таким образом, все четыре казанских вида являются эндемичными. Свое происхождение они получают от североамериканских видов. Род проник в казанский палеобассейн в конце раннеказанского времени. В начале позднеказанского времени, с развитием рифогенных обстановок, его разнообразие увеличилось вдвое. Все четыре вида *Biarmea spira* просуществовали на территории Волго-Уральского региона почти до конца казанского века. Из них *V. angulata* является стенобионтным видом, приуроченным исключительно к фациям мелководных равнин, и практически не подвержен внутривидовой изменчивости. Однако два других стенобионтных вида: *V. striata*, приуроченный к рифогенным обстановкам, и *V. jusupovi*, приуроченный к обстановкам мелководных равнин, являются исключительно полиморфными. Четвертый, эврибионт-

ный вид, встречающийся во всех фациальных обстановках, включая обстановки полузамкнутых лагун — *V. yakowlewii* — весьма изменчив, однако по сравнению с двумя предыдущими видами его признаки более стабильны. Интересно, что морфотипы *V. jusupovi* оказываются географически приуроченными. В Морквашинских слоях, со сменой морских обстановок на лагунные (замкнутые и полузамкнутые), отмечается только один самый эврибионтный вид — *V. yakowlewii*.

Важно отметить, что для казанского бассейна виды-вселенцы неизвестны ни для *Baulea*, ни для *Biarmea spira*. Проникнув в казанский бассейн, эти роды дают вспышку разнообразия. Одни из них отличаются относительной стабильностью признаков, другие (и их большинство), наоборот, исключительно полиморфны. Такой тип формообразования согласуется с представлениями о закономерностях развития фаун островного типа, проходившего в условиях несбалансированного естественного отбора в недонасыщенных сообществах (Шварц, 1980; Расницын, 2008; Невеская и др., 2009). Вторая вспышка формообразования приходится на возникновение в палеобассейне рифогенных обстановок, которые, несомненно, предоставили новые экологические ниши. Формирование полузамкнутых лагун в конце казанского времени привело к резкому сокращению таксономического разнообразия с одновременным численным ростом отдельных доминирующих видов-эврибионтов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мазеев А.В. Развитие рода *Baulea* (Gastropoda) в казанском палеобассейне (средняя пермь, Волго-Уральский регион) // Палеонтол. журн. 2016. № 6. С. 45–59.
- Невеская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б., Попов С.В. Эволюционные преобразования малакофауны в неогеновых бассейнах Паратетиса как пример развития экосистем островного типа // Журн. общ. биол. 2009. Т. 70. № 5. С. 396–414.
- Расницын А.П. Теоретические основы эволюционной биологии // Введение в палеоэнтомологию / Ред. Жерихин В.В., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. М.: КМК, 2008. 371 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Batten R.L. Permian Gastropoda of the Southwestern United States. 7. Pleurotomariacea: Eotomariidae, Lophospiridae, Gosseletinidae // Amer. Museum Novit. 1989. № 2958. P. 1–64.
- Brown W.L., Wilson E.O. Character displacement // Syst. Zool. 1956. V. 5. P. 49–64.
- Hayami I., Kase T. A systematic survey of the Paleozoic and Mesozoic Gastropoda and Paleozoic Bivalvia from Japan // Bull. Museum Univ. Tokio. 1977. V. 156. № 13. P. 1–156.

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.

Winters S.S. Supai Formation (Permian) of eastern Arizona // Geol. Soc. Amer. Mem. 1963. V. 89. P. 1–99.

The Development of the Genus *Biarmeaspira* (Gastropoda) in the Kazanian Paleobasin (Middle Permian, Volga-Urals Region)

A. V. Mazaev

This paper discusses the morphogenesis and evolutionary history of the genus *Biarmeaspira* in the Kazanian Paleobasin. Based on an analysis of variability, morphotypes are recognized for *B. striata* and *B. jusupovi*, and patterns in the changes of characters are established. The stratigraphic distribution and facies affinity of the species and morphotypes of *Biarmeaspira* in the Kazanian of the Volga-Urals Region are reviewed.

Keywords: Gastropoda, *Biarmeaspira*, morphology, morphogeny, polymorphism, paedomorphism, character displacement, systematics, Paleozoic, Permian, Roadian, Kazanian Stage