

УДК 564.3:551.736(57.065)

## СРЕДНЕПЕРМСКИЕ РОСТРОКОНХИ КАЗАНСКОГО ЯРУСА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

© 2015 г. А. В. Мазаев

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: mazaev.av@mail.ru

Поступила в редакцию 20.03.2014 г.

Принята к печати 04.08.2014 г.

Ростроконхи казанского яруса Восточно-Европейской платформы представлены всего двумя видами: *Oxurgrora tschernyschewi* (Licharew, 1931) и *Anetshella golowkinskyi* (Netchaev, 1884). Обсуждается морфология раковин *Bransoniidae* и *Anetshellidae* и применимая к ним терминология. Показано, что род *Oxurgrora* Hoare, Mapes et Yancey, 2002 следует рассматривать в составе сем. *Bransoniidae*. Обсуждается видовой состав рода.

DOI: 10.7868/S0031031X15030083

### ВВЕДЕНИЕ

К настоящему моменту из пермских отложений России описаны всего 9 видов конокардиоидных ростроконхов (Фредерикс, 1915; Лихарев, 1931, 1939; Чернышев, 1939; Заводовский 1960, 1970; Муромцева, Гуськов, 1984), в том числе *Agseodotus* sp. из Шихан Башкирии (Rojeta, Runnegar, 1976). В большинстве случаев описания сделаны по единичным и фрагментарным экземплярам, часть из которых представлена ядрами.

Конокардиоидные ростроконхи из казанских отложений Волго-Уральского региона до настоящего времени не были известны. Их целенаправленные поиски были инициированы после описания (Мазаев, 2012) необычных ростроконхов *Anetshella golowkinskyi* (Netchaev, 1894). Высокая степень полиморфизма и эндемизма казанских комплексов моллюсков Волго-Уральской антеклизы косвенно указывала на то, что в тех же местонахождениях, из которых известны анечеллы, могут быть найдены и их предковые формы, вероятно, какие-то *Bransoniidae* (Мазаев, 2012).

Во время полевых работ 2012–2013 гг., которые проводились на разрезах нижнеказанского подъяруса р. Сок, а также на разрезах верхнеказанского подъяруса правобережья р. Волги (район с. Красновидово) и междуречья рр. Вятки и Немды, 32 экз. конокардиоидных ростроконхов были найдены в карьере Чимбулат (Кировская обл.).

Все находки принадлежат одному виду, который был описан Б.К. Лихаревым (1931) как *Conocardium tschernyschewi* по материалам, собранным из пермских отложений северного крыла Московской синеклизы и Южного Тимана. Сохранность изученного здесь материала позволила дополнить морфологические характеристики

данного вида. Основываясь на сочетании ряда признаков, вид должен быть включен в состав рода *Oxurgrora* Hoare, Mapes et Yancey, 2002.

Одновременно с находками *Oxurgrora* коллекция была пополнена новыми экземплярами *Anetshella golowkinskyi*. Некоторые морфологические особенности, а также географическое и стратиграфическое распространение этого вида уточняются в настоящей статье.

В работе приняты следующие сокращения: МГУ – Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова; КГМ – Казанский Геологический музей им. А.А. Штукенберга; ЦНИГРМ – Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей им. Ф.Н. Чернышева; ПИН – Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН.

Автор глубоко признателен И.С. Барскову (МГУ) и П.Ю. Пархаеву (ПИН) за плодотворное обсуждение настоящей статьи и ценные замечания. А.В. Гужов (ПИН) оказал всестороннюю помощь при написании данной статьи. Значительная часть изученных здесь экземпляров были найдены Т.Е. Зайцевым (МГУ) во время полевых работ. Автор также благодарит Т.В. Куржаеву (ЦНИГРМ) за помощь в работе с коллекциями.

Работа выполнена при поддержке экспедиционных программ Президиума РАН, а также программы Президиума РАН № 28 “Проблемы происхождения жизни и становления биосферы”.

### МАТЕРИАЛ

В работе Лихарева (1931) изображены два экземпляра *O. tschernyschewi* (Licharew, 1931), которые хранятся в ЦНИГРМ, колл. № 2933. Экземпляр, найденный Ф.Н. Чернышевым в верховьях

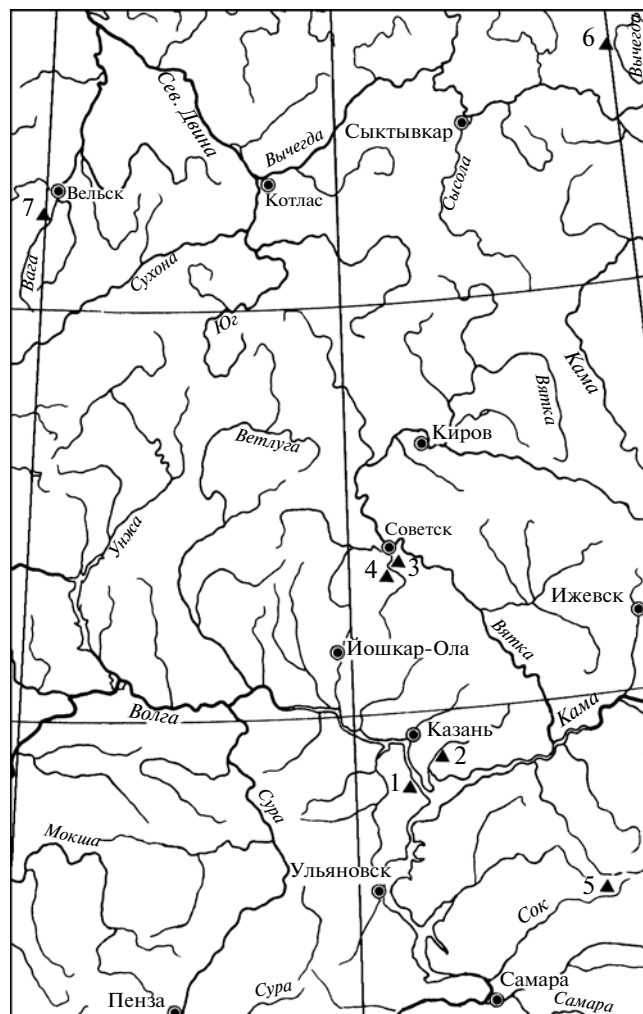
р. Вычегды, д. Помоздино (рис. 1), представлен слепком с отпечатка (Лихарев, 1931, табл. I, фиг. 14а, экз. № 9) и ядром (Лихарев, 1931, табл. I, фиг. 14b, экз. № 8). Другой экземпляр, найденный Н. Лебедевым на р. Ваге, представлен фрагментом ядра и фрагментом отпечатка (Лихарев, 1931, табл. I, фиг. 19а,b,c,d, экз. № 10). Позже, Б.И. Чернышев (1939) повторно привел часть изображений последнего экземпляра, сопроводив его описаниями. Этот экземпляр выбран здесь лектотипом *Conocardium tschernyschewi*.

На р. Ваге (д. Порог) (рис. 1) Лихаревым также был найден экземпляр *Anetshella golowkinskyi* (ЦНИГРМ, колл. № 8185, экз. № 15), который он, следуя работе А.В. Нечаева (1894), отнес к роду *Leretopsis*, но со знаком вопроса (Лихарев, 1939). Эта находка существенно расширяет географическое распространение вида, приведенное ранее (Мазаев, 2012). Все выше перечисленные экземпляры происходят из отложений казанского яруса, их более точное стратиграфическое положение неизвестно.

Описанные здесь экземпляры *O. tschernyschewi* были отобраны из двух местонахождений (№ 4919/19 и 4919/25), приуроченных к единому рифогенному телу, вскрытому в карьере Чимбулат (Кировская обл.) (рис. 1). Данное образование надежно коррелируется с рифогенным телом, вскрытом в карьере Кремешки (рис. 1). Протяженная линза, из которой в карьере Кремешки был отобран рудский комплекс аммоноидей (Леонова и др., 2005), приурочена к кровле рифогенного тела. По предварительному анализу комплексов гастропод, стратиграфическое положение рифогенных тел соответствует нижней части верхнеказанского подъяруса.

В результате полевых работ 2012–2013 гг. коллекция ростроконхов (ПИН, № 4919) значительно пополнилась, в том числе и новыми экземплярами *Anetshella golowkinskyi*. Часть из них впервые отобраны из стратотипической местности района р. Сок (рис. 1), (местонахождение № 4919/20: с. Камышла, обнажение около пожарной части; пачка желтых органногенно-обломочных известняков с большим количеством пустот от мшанок, члеников криноидей, раковин брахиопод и моллюсков; верхнекамышлинские слои, нижнеказанский подъярус). Остальные *Anetshella* собраны из карьера Чимбулат (местонахождения №№ 4919/25, 4919/26) и карьера Кремешки (местонахождение № 4919/6).

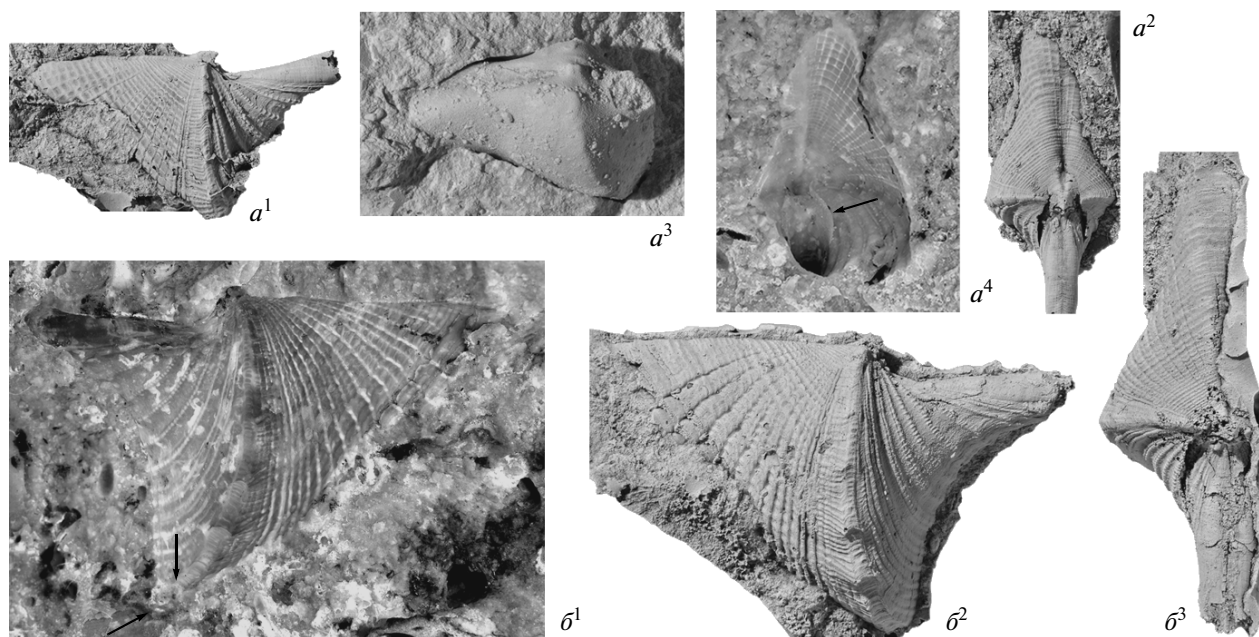
Описанный здесь материал хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), колл. № 4919.



**Рис. 1.** Географическое положение местонахождений ростроконхов в казанском ярусе на Восточно-Европейской платформе: 1 – группа местонахождений Красновидово; верхнеказанский подъярус; 2 – карьер Бима; верхнеказанский подъярус; 3 – карьер Кремешки; верхнеказанский подъярус; 4 – карьер Чимбулат; верхнеказанский подъярус; 5 – Камышла; нижнеказанский подъярус; 6 – д. Помоздино; казанский ярус; 7 – обнажения на р. Ваге; казанский ярус.

## СОХРАННОСТЬ И ОБРАБОТКА МАТЕРИАЛА

Только на трех экземплярах *O. tschernyschewi* раковина оказалась почти полностью выщелочена, благодаря чему были получены относительно хорошие латексные слепки, отражающие скульптуру наружной поверхности. На остальных экземплярах внутренний слой раковины полностью растворен, а внешний слой перекристаллизован, неотделим от матрикса и полностью скрывает строение скульптуры наружной поверхности. Вероятно, внешний слой включает в себя средний и внешний слой в терминологии Н. Рогаллы (Rogalla et al., 2003). Кальцит, заместивший внешний



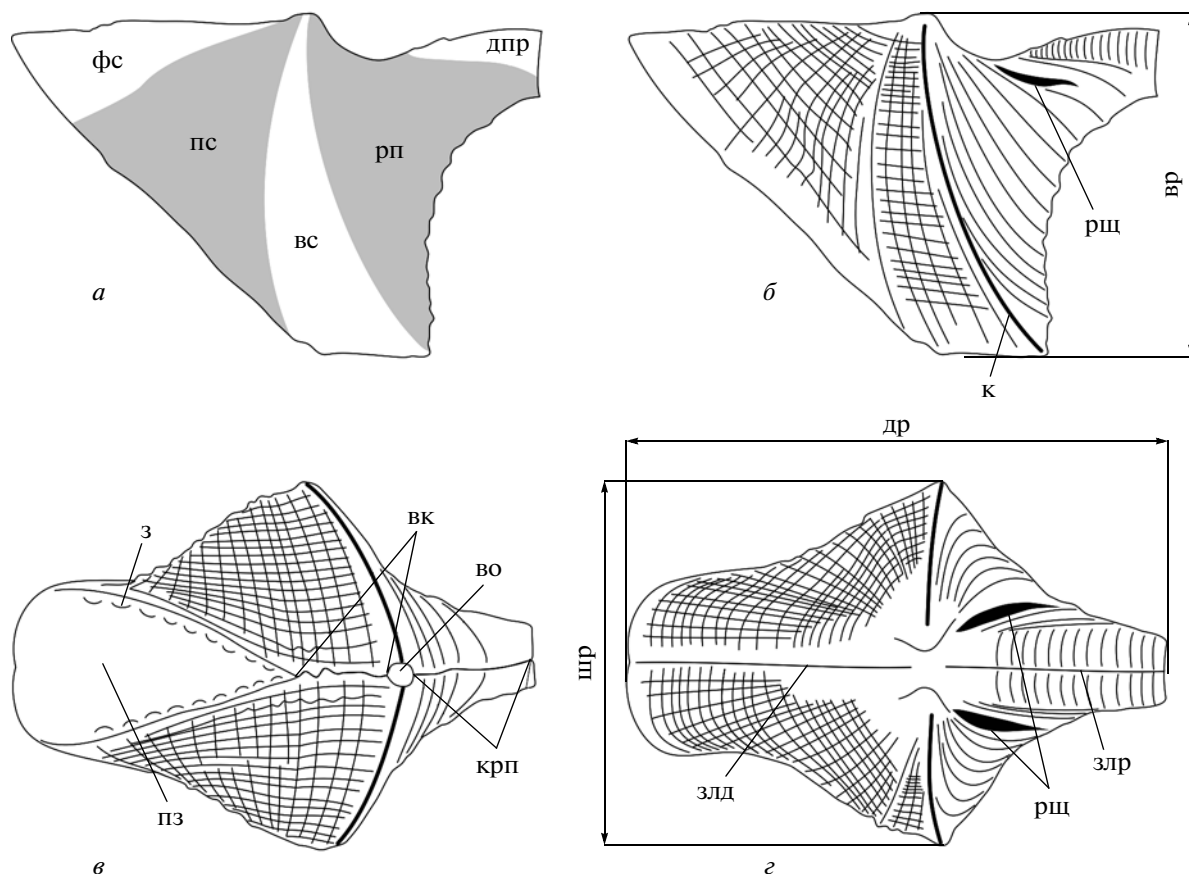
**Рис. 2.** *Oхургога tchernyschewi* (Licharew, 1931) ( $\times 4$ ); Кировская обл., карьер Чимбулат, местонахождение № 4919/25: *a* – экз. № 4919/25-14:  $a^1$ ,  $a^2$  – латексовые слепки, отражают наружную поверхность внутреннего слоя раковины (раковина с корродированным внешним слоем), вид слева, вид сверху;  $a^3$  – внутреннее ядро, внутренний слепок роостра обломан, отчетливо видны макушки диссоконха и центральный бугорок, соответствующий положению ларвальной раковины;  $a^4$  – перекристаллизованный внешний слой раковины, скрепленный с матриксом, на внутренней поверхности роостральные щели выступают в виде продольных складок (отмечено стрелкой), кальцит на месте радиальных и частично комаргинальных элементов скульптуры окрашен в белый цвет; *b* – экз. № 4919/25-12:  $b^1$  – перекристаллизованный внешний слой левой створки диссоконха, скрепленный с матриксом, стрелками показан массивный киль, кальцит на месте радиальных элементов скульптуры окрашен в белый цвет;  $b^2$ ,  $b^3$  – латексовые слепки, отражают наружную поверхность внутреннего слоя раковины (раковина с корродированным внешним слоем), отчетливо видно различие скульптуры на различных полях и сегментах раковины, тип скульптуры не соответствует скульптуре внешней поверхности (см. табл. III и табл. IV).

слой, полупрозрачный, радиальные элементы скульптуры обычно окрашены в белый цвет, комаргинальные элементы очень слабо просматриваются даже на образцах, смоченных водой (рис. 2,  $a^4$ ,  $b^1$ ). Латексные слепки, полученные с таких образцов, отражают поверхность раковины с эродированным наружным слоем (рис. 2,  $a^1$ ,  $a^2$ ,  $b^2$ ,  $b^3$ ). Именно по таким раковинам (без наружного слоя) описана значительная часть видов конокардиоидных роостроконхов, в том числе типовой вид *Oхургога*, как показано в работе Р. Хора с соавторами (Hoare et al., 2002). Таким образом, в зависимости от типа сохранности изученных здесь образцов на латексных слепках наблюдается либо поверхность внутреннего слоя раковины, что соответствует раковинам с эродированным внешним слоем (рис. 2,  $a^1$ ,  $a^2$ ,  $b^2$ ,  $b^3$ ), либо скульптура наружного слоя, то есть скульптура раковины в обычном значении этого термина (табл. III, фиг. 1а–1к, 2а–2з; табл. IV, фиг. 1з–1к, см. вклейку).

На экземплярах с выщелоченным внешним слоем некоторые участки раковины оказались растворены не полностью, поэтому на слепках в

области вентральной комиссуры и краевых частях переднего зияния наблюдаются участки, лишенные сетчатой скульптуры. Реальная форма кияля не отражена на слепках, так как на отпечатках (экз. №№ 4919/25-10, 4919/25-11, 4919/25-137) узкая полость кияля заполнена остатками наружного слоя раковины. Соответственно на слепках (табл. III, фиг. 1г, 2в, 2е, 2з; табл. IV, фиг. 1к) вместо кияля наблюдается отчетливо выраженная полоска с мелкой ребристостью, которая отражает строение наружной поверхности внутреннего слоя. Сам киль, судя по экз. № 4919/25-12, был достаточно массивным, резким, отделенным от роострального поля мелкой и широкой канавкой (рис. 2,  $b^1$ ; 4).

Экземпляры *Anetshella golowkinskyi* из карьера Чимбулат (местонахождения №№ 4919/11, 4919/19, 4919/25) также характеризуются не полностью выщелоченной раковинной, наружный слой которой перекристаллизован и неотделим от матрикса. Как было показано ранее (Мазаев, 2012, табл. II), радиальные и комаргинальные элементы скульптуры внешней поверхности внутреннего слоя выражены узкими канавками,



**Рис. 3.** Морфология раковины ростроконхов рода Охургога; *a* – зоны диссоконха: дпр – дорсальная поверхность рострума; рп – ростральное поле; переднее поле разделяется на три сегмента: фс – фронтальный сегмент, пс – промежуточный сегмент, вс – вентральный сегмент; *б–г* – основные замеры и морфологические элементы раковины: вр – высота, др – длина, шр – ширина, к – киль, рш – ростральные щели, з – зубы, пз – переднее зияние, во – вентральное отверстие, вк – вентральная комиссура, крп – комиссура ростральной площадки, злд – замочная линия диссоконха, злр – замочная линия рострума.

что принципиально отличается от строения скульптуры наружного слоя раковины. Анечеллы, собранные из карьера Кремешки (местонахождение № 4919/6) и из обнажения в д. Камышла (местонахождение № 4919/20), представлены внутренними ядрами и отпечатками наружной поверхности, раковина выщелочена полностью.

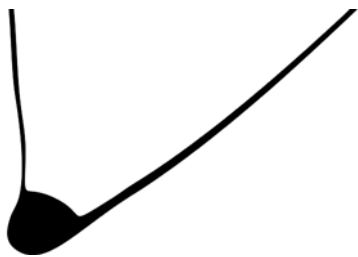
Особое внимание было уделено поиску ювенильных форм. Несколько ювенильных экземпляров обоих видов размером от 5 мм и более происходят из карьера Чимбулат (местонахождение № 4919/25) и имеют сохранившийся наружный слой раковины, неотделимый от матрикса. Попытка отделить на одном из экземпляров *O. tschernyschewi* (экз. № 4919/25-130) наружный слой раковины от матрикса оказалась относительно неудачной. Полученный латексный слепок (рис. 5, *б<sup>1</sup>–б<sup>6</sup>*) передает форму раковины, но не показывает элементы скульптуры и строения ларвальной раковины. Скульптура, которая наблюдается в районе вентрального отверстия и

краев переднего зияния, отражает наружную поверхность внутреннего слоя, так как на этих участках остались фрагменты внешнего слоя раковины.

Слепки выполнены из стандартных стоматологических латексов средней вязкости с добавлением сажи. Опыление образцов производилось хлористым аммонием. Материал отснят зеркальной камерой Nikon D7000 с использованием программного обеспечения Helicon Soft Ltd.

## МОРФОЛОГИЯ

Створки диссоконха брансониид несут отчетливый киль, терминальная часть которого упирается в вентральное отверстие. У представителей других семейств, которые обладают несколькими кильями, он называется основным килем (*primarily carina*). Киль всегда приурочен к вентральному отверстию, так как он формируется мантией, окаймляющей отверстие. Киль разделяет поверх-



**Рис. 4.** Сагитальное сечение внешнего слоя раковины левой створки диссоконха *Oxuroga tschernyschewi* (Licharew, 1931) около вентрального отверстия (прорисовка с экз. № 4919/25-12, с упрощениями): киль массивный, отделен от ростральной поверхности широкой и мелкой канавкой; на сечении отчетливо видно, что наружная поверхность внутреннего слоя на месте кила должна выглядеть, как уплотненная полоска с резко ограниченными краями.

ность створки диссоконха на два поля: переднее и ростральное, которые резко отличаются по размерам, форме и скульптуре (рис. 3, *a*). Переднее поле диссоконха разбивается на три сегмента: вентральный, промежуточный и фронтальный. Каждый из сегментов достаточно четко выделяется по скульптуре на раковинах лишенных наружного слоя (рис. 2, *a*<sup>1</sup>, *b*<sup>2</sup>), однако на раковинах с сохранившейся наружной скульптурой они выделяются лишь по изменению рельефа переднего поля.

Вентральный сегмент (рис. 3, *a*) вытянут от макушки к вентральной комиссуре, ограничен сзади килем, спереди так или иначе выраженным перегибом, который у многих родов других семейств развивается во второй киль (*secondary sagina*). Терминальная часть этого перегиба маркирует точку раскрытия вентральной комиссуры в переднее зияние (рис. 3, *b*). Вентральный сегмент продуцируется участком мантии в границах вентральной комиссуры.

Промежуточный сегмент (рис. 3, *a*), самый крупный из трех, вытянут от макушки к латеральному краю переднего зияния, ограничен вентральным и фронтальными сегментами, как правило, имеет вогнутую поверхность. Продуцируется участком мантии в границах латерального края переднего зияния.

Фронтальный сегмент (рис. 3, *a*) вытянут от макушки к переднему краю, занимает дорсально-латеральное положение, ограничен промежуточным сегментом и замочной линией в дорсальной части. Характеризуется в той или иной мере выпуклым сечением как в сагитальной, так и в поперечной плоскости. Продуцируется участком мантии в границах фронтальной части переднего зияния.

Фронтальный сегмент примерно соответствует распространенному термину “snout”. Послед-

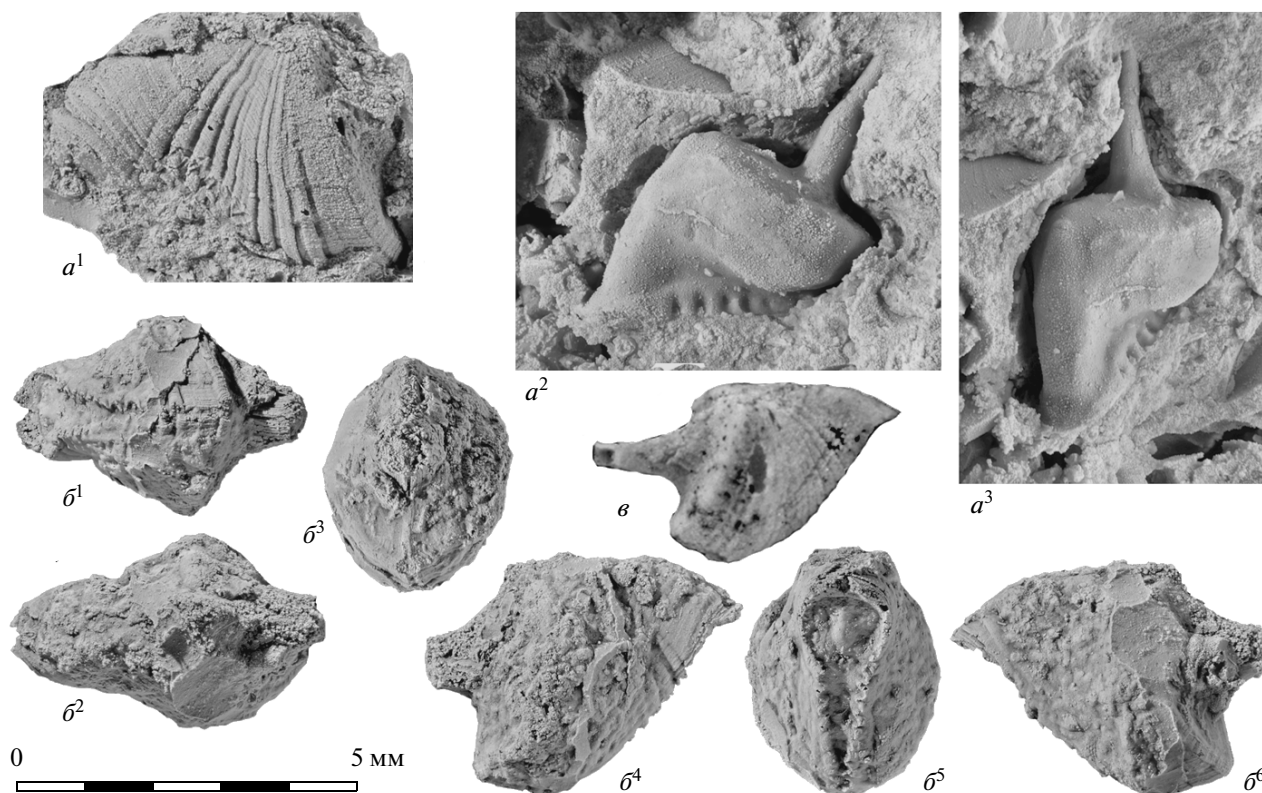
ний, однако, более применим к описанию мягкого тела, кроме того, участок раковины (например, у *Arceodomus*), который подразумевается под термином “snout”, окаймляет края переднего зияния, заметно отличается от остальной части переднего поля по форме и скульптуре и обычно сопряжен с развитием длинных продольных складок. “Snout” *Copocardiidae* топологически только частично соответствует фронтальному сегменту *Bransoniidae*. У всех представителей семейства *Bransoniidae* продольные складки отсутствуют, передняя часть раковины не имеет ярко выраженных признаков, поэтому использование термина “snout” для данной группы не вполне корректно.

Охурога, как и остальные брансонииды, обладают хорошо развитыми ростральными щелями (рис. 3, *a*, *z*). На внутренней стороне внешнего слоя ростральные щели отражаются в виде коротких и резких продольных складок (рис. 2, *a*<sup>4</sup>). Их отпечатки наблюдаются на внешней поверхности внутреннего слоя (рис. 2, *a*<sup>2</sup>, *b*<sup>3</sup>), однако отсутствуют на поверхности внутреннего ядра (рис. 2, *a*<sup>3</sup>).

Скульптурные элементы на переднем и ростральном поле диссоконха Охурога, как уже было указано выше, существенно отличаются. На переднем поле в равной мере развиты радиальные и комаргинальные ребрышки, формирующие резкую сетчатую скульптуру. На ростральном поле формируются исключительно радиальные элементы скульптуры, с иным профилем и характером расположения. На раковинах, лишенных наружного слоя (в данном случае на латексных слепках, снятых с внутренней стороны наружного слоя), наблюдается иной рисунок (рис. 2). Комаргинальные элементы скульптуры на внешней поверхности внутреннего слоя выражены очень слабо. Радиальные элементы скульптуры на внешней поверхности внутреннего слоя выглядят как канавки, их расположение крайне неоднородное. На фронтальном и шовном сегментах радиальные канавки почти отсутствуют или очень тонкие, максимално выражены на промежуточном сегменте. В области рострального поля наблюдаются относительно массивные шнуровидные радиальные ребра, которые сочленяются вдоль комиссуры встык.

Поверхность внутренних ядер, за исключением рострального поля, гладкая. Поверхность рострального поля покрыта мелкими радиальными ребрышками, терминальные части которых примыкают к вершинам зубчиков зигзагообразного отпечатка комиссуры; их положение не совпадает с положением радиальных ребер наружной поверхности (табл. III, фиг. 2и; табл. IV, фиг. 1г).

Морфологические особенности ювенильных экземпляров из-за плохой сохранности изучены очень слабо. Скульптура наружного слоя, строение ларвальной раковины и особенности перехо-



**Рис. 5.** Ювенильные экземпляры некоторых видов рода *Охургога*: *a*, *b* – *O. tschernyschewi* (Licharew, 1931) ( $\times 9$ ); Кировская обл., карьер Чимбулат, местонахождение № 4919/25: *a* – экз. № 4919/25-16: *a*<sup>1</sup> – латексный слепок с внутренней поверхности внешнего слоя (поверхность раковины с корродированным внешним слоем), *a*<sup>2</sup>, *a*<sup>3</sup> – внутреннее ядро, отчетливо видна полость между матриксом и внутренним ядром, оставшаяся от растворенного внутреннего слоя раковины, вид справа, наклонный вид; *b* – экз. № 4919/25-130, латексный слепок с отпечатка с частично удаленным внешним слоем раковины: *b*<sup>1</sup> – вид с вентральной стороны, *b*<sup>2</sup> – вид сверху, *b*<sup>3</sup> – вид сзади, *b*<sup>4</sup> – вид справа, *b*<sup>5</sup> – вид спереди, *b*<sup>6</sup> – вид слева; *в* – *O. capinanensis* (Vendrasco et al., 2010) ( $\times 9$ ) (из Vendrasco et al., 2010, фиг. 1, B).

да в диссоконх неизвестны. Особенности строения поверхности внутреннего слоя в общих чертах совпадают со строением поверхности внутреннего слоя взрослых экземпляров. Основные отличия заключаются в отсутствии комаргинальных элементов (в том числе и на ростральном поле), а также в массивности и более резкой выраженности радиальных элементов на промежуточном сегменте переднего поля. Фронтальный и вентральный сегменты почти гладкие, с очень тонкими комаргинальными и радиальными канавками (рис. 5, *a*<sup>1</sup>).

Важной особенностью строения ювенильных раковин является субцентральное положение роострума на ростральном поле (рис. 5, *a*<sup>2</sup>, *b*<sup>4</sup>, *b*<sup>6</sup>). Прирост раковины идет преимущественно за счет аккреции вдоль вентральной и ростральной комиссуры, поэтому роострум на взрослых экземплярах смещен дорсально.

План строения раковины анечеллоидных роострокохов иной, подробно разобран ранее (Мазаев, 2012). Раковина имеет одну макушку, развивается как колпачковидная, однако обладает в зад-

ней части комиссурой. Роостральное поле резко сокращено до узкой треугольной площадки и разделено комиссурой (табл. IV, фиг. 2д). На геронтических стадиях скорость роста роострального поля вдоль комиссуры резко сокращается и сменяется опережающим ростом задних частей остальной поверхности раковины, которые топологически должны соответствовать вентральным сегментам диссоконха брансонид. Этот механизм ранее уже получил свое объяснение через разницу векторов скорости роста (Мазаев, 2012), а теперь подкреплен наблюдениями на крупных раковинах, достигших геронтических стадий. Поскольку анечеллы утратили вентральное отверстие, то указанное выше топологическое соответствие несколько условно.

## СИСТЕМАТИКА

Род *Охургога* до настоящего времени рассматривался в составе семейства *Conocardiidae* Miller, 1889 (Hoare et al., 2002; Hoare, 2006). Однако раковины видов *Охургога* лишены продольных скла-

док в переднедорсальной части раковины и имеют вентральное отверстие. Указанные признаки, а также отсутствие капюшона, соответствуют диагностическим признакам семейства Bransoniidae Pojeta et Runnegar, 1976. Этот род имеет относительно длинный роstrум, что нехарактерно для других брансонид, однако: (1) из-за плохой сохранности реальная длина роstrумов типовых видов Bransonia или Pseudoconocardium неизвестна; (2) таксономический вес этого признака не выше ранга рода. Многие морфологические черты сближают Охургога с Pseudoconocardium Zavadowsky, 1960, Bransonia Pojeta et Runnegar, 1976, Apotocardium Hoare et al., 2002, Diedrotychus Hoare et Peck, 2005, которые, по-видимому, составляют единое филогенетическое древо.

## К Л А С С ROSTROCONCHIA

### О Т Р Я Д CONOCARDIOIDA

#### СЕМЕЙСТВО BRANSONIIDAE POJETA ET RUNNEGAR, 1976

#### Род Охургога Hoare, Mapes et Yancey, 2002

Охургога: Hoare et al., 2002, с. 9.

Типовой вид — *Conocardium parrishi* Worthen, 1890; США, Миссури, Канзас; пенсильваний (upper Coal Measures).

Диагноз. Диссоконх несет отчетливый киль, терминальные части которого окаймляют вентральное отверстие. Последнее расположено в нижней точке при горизонтальной ориентации замочной линии. Вентральная комиссура относительно короткая. Переднее зияние длинное и широкое. Роstrальное поле умеренно выпуклое, оттянуто к роstrу. Роstrум умеренно длинный. Роstrальные щели хорошо развиты. Переднее поле диссоконха умеренно выпуклое на фронтальном и вентральном сегментах, незначительно вогнутое на промежуточном сегменте. Переднее поле диссоконха орнаментировано радиальными и комаргинальными ребрами, которые формируют сетчатую скульптуру, роstrальное поле орнаментировано только радиальными ребрами.

Видовой состав. 11 видов: *O. carinatum* (Hall, 1856), *O. equilaterale* (Hall, 1856), *O. mesialis* (Weller, 1916), *O. missouriense* (Girty, 1915), *O. parrishi* (Worthen, 1890), *O. prattenanum* (Hall, 1856), *O. sayrei* (Elias, 1957), *O. pulchellum* (White et Whitfield, 1862) из каменноугольных отложений Северной Америки; *O. digitatum* Branson, 1942 из каменноугольных отложений центральной Европы; *O. capitaneum* (Vendrasco, Hoare et Bell, 2010) из пермских отложений (кэптенский ярус) Северной Америки; *O. tschernyschewi* (Licharew, 1931) из пермских отложений (казанский ярус) Европейской России.

Сравнение. Охургога отличается от *Bransonia* Pojeta et Runnegar, 1976 более вытянутым роstrумом; от *Pseudoconocardium* Zavadowsky, 1960 и *Apotocardium* Hoare, Mapes et Yancey, 2001 более

низким положением вентрального отверстия (=более короткой вентральной комиссурой).

З а м е ч а н и я. Основным отличием Охургога от *Bransonia* является длина роstrума, однако из-за плохой сохранности для всех описанных экземпляров типового вида *Bransonia wilsoni* Pojeta et Runnegar, 1976 конечные размеры роstrума неизвестны.

Хоар (Hoare, 2006) указывает в составе Охургога восемь видов, включая один вид, описанный в открытой номенклатуре. Из-за плохой сохранности (отсутствие наружного слоя раковины, обломанные роstrумы) морфологические особенности многих видов недостаточно ясны. В состав рода, несомненно, следует включить *Conocardium saginatum* Hall, 1856, который Хор (Hoare, 2006) отнес к роду *Hippocardia* Brown, 1843.

Поздневадалупский вид *Minycardita capitaneum*, описанный М. Вендраско с соавторами (Vendrasco et al., 2010) по единственному экземпляру из западного Техаса, является ювенильной формой, что следует не столько из его размеров, сколько из субцентрального положения роstrума. Скульптура этого экземпляра демонстрирует признаки, присущие поверхности внутреннего слоя, то есть наружный слой раковины на нем корродирован, хотя наблюдаются слабые контуры ларвальной раковины. По типу строения скульптуры и внешним очертаниям он исключительно близок к описанным здесь ювенильным экземплярам *O. tschernyschewi* (рис. 5, б<sup>4</sup>, в) и является если не синонимом, то очень близким видом. К сожалению, из-за отсутствия взрослых экземпляров, более детальное сравнение невозможно. Принадлежность данного вида к роду Охургога очевидна.

#### *Oxyprora tschernyschewi* (Licharew, 1931)

Табл. III, фиг. 1, 2; табл. IV, фиг. 1

*Conocardium* sp.: Чернышев, 1890, с. 64; Лихарев, 1924, с. 337.

*Conocardium tschernyschewi*: Лихарев, 1931, с. 6, табл. I, фиг. 14, 19; Чернышев, 1939, с. 132, табл. XXXI, фиг. 12, 13.

Лектотип — ЦНИГР; колл. № 2933, экз. № 10, фрагмент наружного отпечатка раковины и фрагмент ядра; Россия, окрестности г. Вельска, р. Вызь; средняя пермь, казанский ярус (сборы Н. Лебедева).

Описание (рис. 2, 5, а, б). Диссоконх вытянут в длину, умеренно широкий, с торцевой части его очертания округлые. Строение макушек неизвестно, их положение маркируется только по положению килей, которые расположены посередине между передним и задним краями диссоконха, либо незначительно сдвинуты назад. Киль резкий, относительно массивный, его проекция на сагиттальную плоскость образует слабоизогнутую кривую, касательная к ней отклонена от вертикальной оси примерно на 15°. От роstrального

поля киль отделен слабоогнутой широкой канавкой. Вентральный сегмент переднего поля уплощенный, отделен от промежуточного сегмента слабым перегибом, промежуточный сегмент умеренно вогнутый, равномерно переходит в умеренно выпуклый фронтальный сегмент. Направление депрессии совпадает с направлением радиальной скульптуры. С дорсальной стороны очертания латеральных частей фронтальных сегментов обеих створок диссоконха параллельны. Дорсальные части створок диссоконха в поперечном сечении ближе к макушкам равномерно округлые, к переднему краю несколько уплощенные. Ростральное поле умеренно выпуклое, отчетливо оттянуто к роструму. Ростральные канавки узкие, глубокие и длинные; протягиваются в дорсально-латеральном направлении от макушек почти до середины длины рострума. Рострум умеренно длинный, его ось заметно смещена книзу от замочной оси, параллельна ей или отклонена от нее примерно на  $15^\circ$ , в большинстве случаев задний край рострума приподнят вверх. Комиссура на ростральном поле очень длинная, тонкая, почти прямая или местами слабоизвилистая, на ядре оставляет четкий зигзагообразный шнуровидный отпечаток. Вентральная комиссура короткая, на поверхности раковины очень тонкая, около вентрального отверстия почти прямая, ближе к переднему зиянию становится извилистой. Вся поверхность переднего поля покрыта отчетливыми радиальными ребрами. В сечении высота каждого ребра почти в два раза превышает его ширину, боковые края ребра почти плоские и параллельные. Межреберные промежутки в 1.5 раза превышают ширину ребер. От кия до замочного края насчитывается не менее двадцати радиальных ребер. Ребро, которое примерно совпадает с точкой перехода вентральной комиссуры в переднее зияние и отделяет вентральный сегмент от промежуточного, маркирует слабый перегиб, разделяющий промежуточный и вентральный сегменты. На вентральном сегменте насчитываются от 4 до 5 радиальных ребер. Комаргинальные ребра покрывают все переднее поле диссоконха, имеют примерно такое же сечение и размеры, как и радиальные ребра, расположены с несколько более узкими межреберными промежутками, сетчатая скульптура формируется в виде отчетливых глубоких прямоугольных ямок. Ростральное поле орнаментировано исключительно радиальными массивными шнуровидными ребрами, которые сочленяются на комиссуре встык, образуя единую плавную дугу, если смотреть с заднего края. Поверхность ребер морщинистая. Межреберные промежутки гладкие, широкие, их ширина в 1.5–2 раза превышает толщину ребер. Около вентрального отверстия ребра и межреберные промежутки узкие, ближе к заднему краю толщина ребер и ширина межреберных промежутков заметно увеличивается. Всего насчитываются примерно 12 ре-

бер, самая последняя задняя пара ребер протягивается от ростральных канавок через латеральную поверхность рострума к его заднему вентральному концу. Дорсальная поверхность рострума в сечении канальчатая, состоит из двух частей, разделенных отчетливым замочным краем. Около ростральных канавок насчитывается до трех, очень тонких, близко расположенных друг к другу радиальных ребрышек, которые вслед за канавками постепенно переходят на вентральную поверхность, вся остальная дорсальная поверхность рострума покрыта очень тонкими, неравномерно расположенными фестончатыми комаргинальными нитями. Переднее зияние очень крупное, его максимальная ширина в передней части составляет примерно половину ширины раковины. Внутренние латеральные края зияния несут примерно по восемь слабовыраженных зубов, которые наблюдаются на ядрах в виде волнообразной поверхности. Передние края зияния гладкие. Линии роста хорошо просматриваются на ростральном поле в виде очень тонких канавок и складочек, на переднем поле выражены в виде очень грубых морщинок соответствующих задержкам роста.

**Размеры** в мм: замеры длины L, ширины W, высоты H раковины сделаны в соответствии с ориентацией, указанной на рис. 3, б, г.

Экз. №	L	W	H
4919/25-10	13.5	9.3	8.6
4919/25-11	15.5	9.7	10.1

**Изменчивость.** На изученных экземплярах наблюдается различный угол наклона рострума по отношению к замочной линии. На экз. № 4919/25-25 ось рострума параллельна оси замочного края или даже немного наклонена книзу, что хорошо видно при сравнении профилей ростральных полей (табл. III, фиг. 1г, 2в).

**Сравнение.** Этот вид очень близок к пенсильванскому виду *Oxurora missouriense* (Girty, 1915), от которого отличается развитием радиальных ребер одного размера (отсутствием интеркалярных радиальных ребер). Как было указано выше, ювенильные раковины *O. tschernyschewi* не имеют существенных отличий от ювенильной раковины *O. capitaneense* (Vendrasco et al., 2010), однако из-за недостатка материалов более точные сравнения провести невозможно.

**Замечания.** Ювенильные раковины значительно отличаются от взрослых: субцентральной положением рострума; более коротким передним полем по отношению к ростральному; сильно выпуклой дорсальной поверхностью фронтальных сегментов. Строение наружной скульптуры, ростральных щелей и ларвальной раковины неизвестно. Поверхность внутреннего слоя лишена комаргинальных элементов, радиальные элемен-



ты преимущественно развиты на промежуточном сегменте в виде массивных и резких радиальных ребер, разделенных глубокими и узкими межреберными промежутками. Терминальные части последних соответствуют отчетливым массивным зубам, числом не менее пяти. Переднее зияние относительно узкое, вытянутое, каплевидно расширяющееся в границах фронтальных сегментов, внутренняя поверхность краев переднего зияния в фронтальной части гладкая.

Имеется один экземпляр (№ 4919/25-137, табл. IV, фиг. 1), который первоначально интерпретировался как деформированный, так как в замочной линии между створками переднего поля диссоконха зажата раковина брахиоподы и сворки диссоконха от макушек до переднего края раскрыты по замочному краю. Однако после обработки образца и снятия слепков оказалось, что створки диссоконха и поверхность ядра не имеют механических повреждений. Если это так, то мы имеем дело с уродливым экземпляром, который получил какие-то механические повреждения на стадии метаморфоза. Эта находка интересна как для выяснения закономерностей роста раковины (так как створки диссоконха продолжали формироваться без существенных изменений в замкнутом состоянии), так и для реконструкции эпифаунного образа жизни моллюска.

**Распространение.** Восточно-Европейская платформа; средняя пермь, казанский ярус.

**Материал.** 32 экз. в колл. ПИН РАН, № 4919: 5 — из местонахождения № 4919/19 и 1 — из местонахождения № 4919/26, карьер Чимбулат, нижняя часть рифогенного тела; 26 — из местонахождения № 4919/25, карьер Чимбулат, верхняя часть рифогенного тела; 2 экземпляра в ЦНИГРМ, колл. № 2933.

## ОТ Р Я Д ANETSHELLOIDA СЕМЕЙСТВО ANETSHELLIDAE MAZAEV, 2012

### Род *Anetshella* Mazaev, 2012

*Anetshella golowkinskyi* (Netchaev, 1894)

Табл. IV, фиг. 2

*Emarginula?* sp.: Головкинский, 1868, с. 109, табл. V, фиг. 11, 12.

*Lepetopsis golowkinskyi*: Нечаев, 1894, с. 327, табл. XII, фиг. 54, 55.

*Lepetopsis?* *golowkinskyi*: Лихарев, 1939, с. 153, табл. XXXVII, фиг. 25, 26.

*Anetshella golowkinskyi*: Мазеев, 2012, с. 21, табл. I, фиг. 1, 2, табл. II, фиг. 1–4.

**Описание.** См. Мазеев, 2012, с. 21.

**Размеры в мм:**

Экз. №	Высота раковины	Длина устья	Ширина устья
4919/6-589	8.3	17.3	12.3

**Изменчивость.** Наблюдаются вариации в высоте и ширине раковины по отношению к дли-

не устья, а также различная длина треугольной площадки роstralной поверхности. На одном из самых крупных образцов (экз. № 4919/25-105) треугольная площадка занимала примерно половину от длины заднего склона.

**Распространение.** Восточно-Европейская платформа; средняя пермь, казанский ярус.

**Материал.** 27 экз. в колл. ПИН РАН, № 4919: 1 — из местонахождения № 4919/21, карьер около с. Бимы, верхнеказанский подъярус; 12 — из местонахождения № 4919/6, карьер Кремешки, верхняя часть разреза, верхнеказанский подъярус; 3 — из местонахождения № 4919/11, карьер Чимбулат, нижняя часть рифогенного тела, верхнеказанский подъярус; 1 — из местонахождения № 4919/19 и 6 — из местонахождения № 4919/25, карьер Чимбулат, верхняя часть рифогенного тела, верхнеказанский подъярус; 4 — из местонахождения № 4919/20, обнажение возле пожарной части в с. Камышла, нижнеказанский подъярус, верхнекамышлинские слои; 4 экз. в колл. Нечаева, КГУ; 1 экз. в колл. ЦНИГР, № 8185.

## ВЫВОДЫ

Ростроконхи в отложениях казанского палеобассейна представлены всего двумя видами: *Oxurora tschernyschewi* и *Anetshella golowkinskyi*. Вероятно, с возникновением палеобассейна в его акваторию сначала проник *Oxurora tschernyschewi*, обнаруживающий исключительно морфологическое сходство с западотехасским *O. caritanense* (Vendrasco et al., 2010). Важно, что в пенсильвании и ранней перми на территории Восточно-Европейской платформы существовали только *Conocardiidae*, а представители *Bransoniidae* появляются здесь только в средней перми в казанском веке. Таксономический состав ростроконхов, известных с северо-востока Азии, иной (Заводовский, 1960, 1970), и он имеет много общего с австралийскими ростроконхами. Поскольку *Anetshella* не известна из других палеобассейнов, то, скорее всего, она произошла от *O. tschernyschewi* на территории Восточно-Европейской плиты, в условиях теплого, мелководного палеобассейна, преимущественно замкнутого, но, вероятно, имевшего постоянные или кратковременно открывавшиеся северные проходы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Головкинский Н.А. О пермской формации в центральной части Камско-Волжского бассейна // Матер. по геологии России. 1868. Т. I и II. 146 с.

Заводовский В.М. Новый пермский представитель конокардий Северо-Востока СССР // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Наука, 1960. Ч. 2. С. 31–33.

Заводовский В.М. Краткий очерк стратиграфии пермских отложений Северо-Востока СССР // Полевой ат-

лас пермской фауны и флоры Северо-Востока СССР. Магадан, 1970. С. 5–21.

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.

Лихарев Б.К. Материалы к познанию фауны верхнепермских отложений Северного края // Тр. Главного геол.-развед. упр. ВСНХ СССР. 1931. Вып. 71. С. 1–42.

Лихарев Б.К. Гастроподы // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Пермская система. Л.–М.: ГОНТИ, 1939. Т. 6. С. 146–154.

Мазаев А.В. Anetshelloida – новый отряд ростроконхов (Mollusca: Rostroconchia) // Палеонтол. журн. 2012. № 2. С. 14–24.

Муромцева В.А., Гуськов В.А. Пермские морские отложения и двустворчатые моллюски Советской Арктики. Л.: Недра, 1984. 208 с.

Нечаев А.В. Фауна пермских отложений восточной полосы Европейской России // Тр. Об-ва естествоиспыт. Казанского имп. ун-та. 1894. Т. 27. Вып. 4. С. 1–503.

Фредерикс Г.К. К фауне русского карбона // Тр. Об-ва естествоиспыт. Казанского имп. ун-та. 1915. Т. 47. Вып. 5. С. 1–30.

Чернышев Б.И. Пеллециподы // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Пермская система. Л.–М.: ГОНТИ, 1939. Т. 6. С. 121–146.

Чернышев Ф.Н. Тиманские работы произведенные в 1889 г. Предварительный отчет // Тр. Геол. ком. 1890. Т. 9. Вып. 2/3. С. 41–84.

Hoare R.D., Mapes R.H., Yancey T.E. Structure, taxonomy, and epifauna of Pennsylvanian rostroconchs (Mollusca) // Suppl. J. Paleontol. 2002. V. 75. P. 1–30.

Hoare R.D. James Hall's (1856) rostroconchs from the Mississippian of Indiana // Ohio J. Sci. 2006. V. 106. №. 4. P. 156–163.

Pojeta J., Runnegar B. The paleontology of rostroconch mollusks and the early history of the phylum Mollusca // US Geol. Surv. Prof. Paper. 1976. V. 968. P. 1–88.

Rogalla N.S., Carter J.G., Pojeta J.Jr. Shell microstructure of the late carboniferous rostroconch mollusk Apotocardium lanterna (Branson, 1965) // J. Paleontol. 2003. V. 77. №. 4. P. 655–673.

Vendrasco M.J., Hoare R.D., Bell G.L.Jr. The youngest rostroconch mollusk from North America, Minicardita capitansensis n. sp. // Zootaxa. 2010. № 2603. P. 61–64.

### Объяснение к таблице III

Фиг. 1, 2. *Oxyprora tschernyschewi* (Licharew, 1931) (×4): 1 – экз. № 4919/25-10, латексный слепок с внешнего отпечатка раковины; Кировская обл., карьер Чимбулат; верхнеказанский подъярус: 1а – вид спереди, 1б – вид сзади, 1в – наклонный вид сзади, 1г – вид слева, 1д – вид справа, 1е – наклонный вид слева, 1ж – вид сверху, 1з – вид со стороны вентральной комиссуры, комиссура окаймляет вентральное отверстие, 1и – вид со стороны вентральной комиссуры с поворотом по оси, отчетливо наблюдается точка раскрытия комиссуры в переднее зияние, 1к – вид снизу, кили ориентированы субвертикально; 2 – экз. № 4919/25-11, местонахождение то же: 2а–2з – латексный слепок с внешнего отпечатка раковины: 2а – вид спереди, 2б – вид сзади, 2в – вид слева, 2г – вид с задней левой точки, 2д – вид справа с поворотом по оси, дорсальные части фронтальных сегментов округлые в поперечном сечении, 2е – вид справа, 2ж – вид сверху, 2з – вид снизу, кили отсутствуют, на месте килей отпечаток внутреннего слоя раковины, в виде двух ребристых полосок, в месте их схождения просматривается отпечаток вентрального отверстия; 2и – внутреннее ядро, вид сзади.

### Объяснение к таблице IV

Фиг. 1. *Oxyprora tschernyschewi* (Licharew, 1931), экз. № 4919/25-137 (×4); Кировская обл., карьер Чимбулат; верхнеказанский подъярус: 1а–1е – внутреннее ядро: 1а – вид снизу, наблюдается отпечаток вентрального отверстия, переднее зияние резко расширено, 1б – вид сверху, между створками диссоконха зажата раковина брахиоподы, 1в – вид спереди, 1г – вид сзади, 1д – вид слева, 1е – вид справа; 1ж – отпечаток левой створки в матриксе, частично сохранился наружный слой раковины; 1з–1к – латексный слепок с внешнего отпечатка раковины: 1з – вид сверху, сагиттальная плоскость рострума ориентирована в вертикали, 1и – вид сверху, сагиттальная плоскость ларвальной раковины ориентирована примерно в вертикали, 1к – вид справа, киль отсутствует, на его месте наблюдается ребристая полоска – отпечаток наружной поверхности внутреннего слоя.

Фиг. 2. *Anetshella golowkinskyi* (Netchaev, 1894), экз. № 4919/6-589, латексный слепок (×4); Кировская обл., карьер Крешки; верхнеказанский подъярус: 2а – вид справа, 2б – вид слева, 2в – вид сверху, 2г – вид спереди, 2д – вид сзади, ростральное поле формирует узкую треугольную площадку.

## Middle Permian Rostroconchs of the Kazanian Stage of the East European Platform

A. V. Mazaev

Kazanian Rostroconchia of the East European Platform are represented by only two species: *Oxyprora tschernyschewi* (Licharew, 1931) and *Anetshella golowkinskyi* (Netchaev, 1894). The shell morphology in the families Bransoniidae and Anetshellidae, and related terminology, are discussed. It was demonstrated that the genus *Oxyprora* Hoare, Mapes et Yancey, 2002 should be included in the family Bransoniidae. The species composition of this genus is discussed.

**Keywords:** Permian, Kazanian Stage, Roadian Stage, Rostroconchia, *Anetshella*, *Oxyprora*, morphology, systematic paleontology

