

## РОЛЬ ФЕТАЛИЗАЦИИ В ФОРМООБРАЗОВАНИИ ГАСТРОПОД КАЗАНСКОГО ЯРУСА (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 26.02.2016 г.

Принята к печати 29.02.2016 г.

Среди гастропод казанского яруса Волго-Уральского региона выявлено значительное число педоморфных таксонов, что свидетельствует о том, что формообразование в этом палеобассейне относительно часто происходило путем фетализации. Показано, что все педоморфные роды, возникшие в палеобассейне, берут свое начало от прогрессивных эврибионтов, при этом их появление не приводило к дальнейшей дивергенции, и они оставались монотипными. Данные особенности оцениваются как один из признаков развития биоты в условиях экосистем островного типа. Из отложений нижнеказанского подъяруса описаны новый род *Sokella* gen. nov., а также *Biarmeaspira angulata* (Netchaev, 1894), ранее известный только из верхнеказанского подъяруса.

DOI: 10.7868/S0031031X17040080

Фетализация – сохранение во взрослом состоянии признаков, характерных для более ранних стадий онтогенеза – относительно широко распространенное явление. Так, путем фетализации, как в полуморских, так и в солоноватоводных бассейнах Паратетиса, возникли многочисленные таксоны двустворчатых моллюсков различных рангов (Невесская, 1967; Невесская и др., 2009). Возможно, массовые случаи подобного формообразования являются одной из особенностей формирования биоты в условиях экосистем островного типа.

По мере изучения казанских комплексов гастропод и ростроконхов (Мазаев, 2012, 2015, 2016, 2017; Mazaev, 2015) намечается все больше аналогий в характеристиках некоторых позднепалеозойских эпиконтинентальных морей Восточно-Европейского кратона и неогеновых акваторий Паратетиса, несмотря на огромную разобшенность во времени. Одна из них – недонасыщенность позднепалеозойских бентосных сообществ, выраженная в выпадении крупных таксонов, прежде всего – колониальных кораллов и фузулинид. Если рассматривать комплексы гастропод, то их специфической особенностью является отсутствие таксонов различного ранга, широко распространенных в других среднепермских палеобассейнах: *Euomphalina*, *Microdomatidae*, *Neritoidae*, *Platyzona* и др. При этом родовой состав биоты казанского палеобассейна (в пределах изученных стратиграфических интервалов Волго-Уральского региона) указывает на уровне солености, приближенные к нормально-морским, а

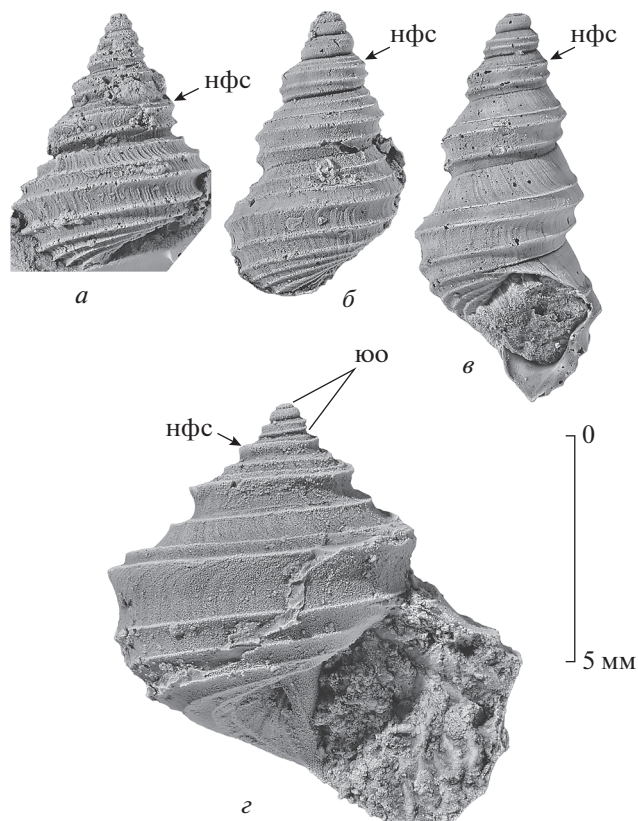
специфические характеристики комплексов гастропод и ростроконхов – на формирование сообществ в условиях несбалансированного отбора. К таким характеристикам относятся: специфический таксономический состав гастропод (Мазаев, 2015), высокая степень эндемизма, высокие температуры формообразования, высокая степень полиморфизма многих видов (Мазаев, 2016, 2017), а также “запредельная специализация” (Шварц, 1980), несомненный пример которой – появление анечеллоидных ростроконхов (Мазаев, 2012). Многочисленные случаи формообразования путем фетализации являются еще одной характерной чертой биоты казанского палеобассейна.

В казанском палеобассейне формообразование через фетализацию наблюдается в различных семействах гастропод: *Phymatopleuridae*, *Orthoneumatidae* и *Meekospiridae*.

Наибольшее число таксонов, отличающихся явно выраженными педоморфиями, отмечается среди фиматоплеврид. Относительно высокое разнообразие этого семейства в казанском палеобассейне отчасти сформировалось благодаря процессам фетализации, а глубина морфологических изменений отражается в различных категориях возникших таксонов: морфотипы, виды и роды. В адаптивной радиации *Baulea* три вида отличаются выраженными педоморфными признаками. Как уже было показано ранее (Мазаев, 2016), специфическое строение раковины *B. chimbulatiensis* Mazaev, 2015 сформировалось благодаря длительному сохранению ювенильных признаков, приведших к миниатюризации эм-

бриональных оборотов и оборотов телеоконха, а также к более поздней стадии формирования селенизоны (рис. 1, *a*). Возникновение *V. regida* Mazaev, 2015 и *V. vjatkensis* Mazaev, 2015 также связано с процессами фетализации. Экстремально вытянутые раковины обоих видов не типичны для *Baylea* и гомеоморфны раковинам *Stegoscoelia* (сем. *Orthonematidae*) (рис. 1, *б, в*). Формирование башенковидных раковин связано с сохранением вектора роста вдоль оси — признака, характерного для ювенильных оборотов большинства видов *Baylea*. Так, например, вектор роста последнего оборота эмбриональной раковины и первого оборота телеоконха *V. burtasorum* (Golowkinsky, 1868) направлен вдоль оси, а на дефинитивных оборотах он резко отклоняется в сторону, что обеспечивает формирование троихформной раковины (рис. 1, *г*). Интересно, что образование морфотипов *V. vjatkensis* связано со скоростью отклонения вектора роста; соответственно, педоморфные признаки наиболее развиты у морфотипов “А” и “В”, и в меньшей степени у морфотипа “С” (см. Мазеев, 2016).

В радиации другого рода фиматолеврид — *Virmeaspira* — два вида, *V. jusupovi* Mazaev, 2015 и *V. striata* Mazaev, 2015, обладают выраженными в той или иной степени педоморфными признаками. На раковинах *V. striata* угловатый профиль селенизоны (основной признак рода) в большинстве случаев формируется лишь на последнем обороте (рис. 2, *a*), а все предыдущие обороты несут недоразвитую селенизону (плоская или умеренно выпуклая, без центрального ребра). В норме угловатый профиль селенизоны закладывается уже на первом обороте телеоконха, что наблюдается, например, на раковинах *V. angulata* (Netchaev, 1894) (рис. 2, *в*). Другая особенность раковин *V. striata* — максимальное развитие многочисленных тонкоструйчатых ребер на всех оборотах. Подобная тонкоструйчатая скульптура может развиваться и на дефинитивных оборотах *V. angulata*, однако в первом случае тонкоструйчатая скульптура развивается из скульптурных элементов эмбриональной раковины, а во втором — за счет последовательного формирования ребер второго и следующих порядков. Вероятно, именно по этой причине спиральные ребра на дефинитивных оборотах *V. striata* разделены очень узкими, иногда глубокими канальчатыми межреберными промежутками, в то время как у остальных видов межреберные промежутки относительно широкие, уплощенные (за исключением мультилатеральных форм). Различия морфологических признаков морфотипов *V. striata* отражают степень педоморфного состояния каждого из них (см. Мазеев, 2017). Так, на раковинах морфотипа “А” педоморфии проявляются в наименьшей мере, в то время как у морфотипа “С” педоморфные признаки сохраняются до последнего оборота раковины; морфотип “В” занимает промежуточное

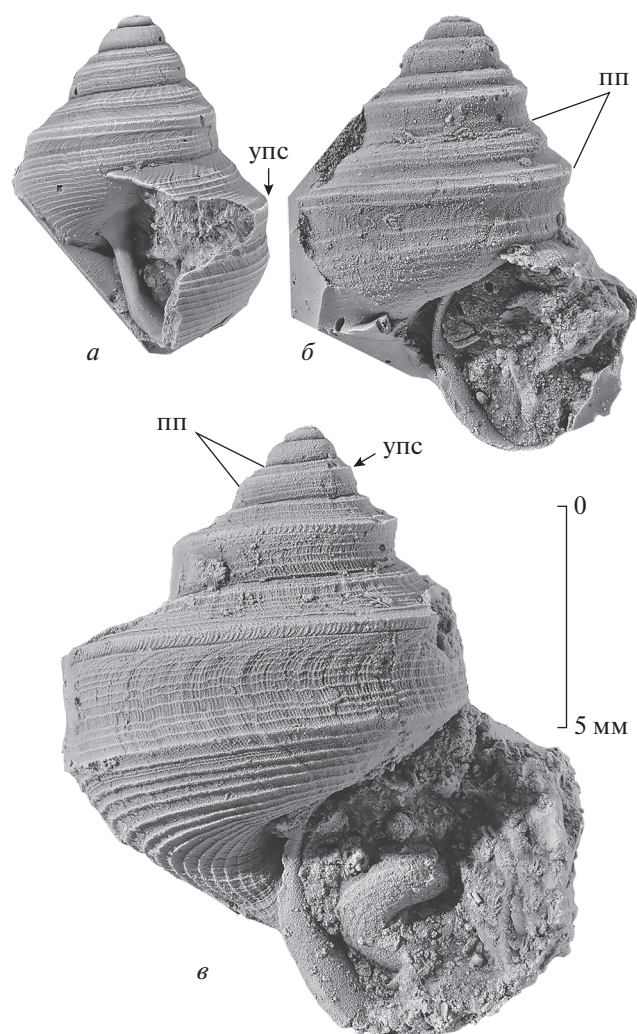


**Рис. 1.** Морфологические особенности раковин некоторых видов *Baylea*: *a* — *V. chimbulatiensis*, экз. ПИН, № 4919/25-19; *б* — *V. vjatkensis*, экз. ПИН, № 4919/19-215; *в* — *V. rigida*, экз. ПИН, № 4919/19-249; *г* — *V. burtasorum*; экз. № 4919/13-23. Обозначения: нфс — начало формирования селенизоны, юо — ювенильные обороты: эмбриональные обороты и первый оборот телеоконха.

положение: селенизона становится резко угловатой только на последнем обороте, дифференциация спиральных ребер выражена очень слабо.

Педоморфность другого вида, *V. jusupovi*, выражается в ином, нетипичном наборе признаков: подшовная площадка на дефинитивных оборотах относительно узкая, с хорошо развитым подшовным валиком и отчетливо вогнутым желобком над селенизоной (рис. 2, *б*). Такое строение, но в менее гипертрофированном виде, характерно для первого оборота телеоконха большинства видов *Virmeaspira*, в том числе и для *V. angulata* (рис. 2, *в*).

В казанском палеобассейне формообразование в семействе *Phymatopleuridae* привело к возникновению трех эндемичных родов: *Semifacta* Mazaev, 2015, *Sokella* gen. nov. и *Juvenispira* Mazaev, 2015. Еще два эндемичных рода, *Kazankiella* Mazaev, 2016 и *Nemdaella* Mazaev, 2015, обладающих выраженными педоморфными признаками, относятся к *Orthonematidae* и *Meekospiridae*, соответственно. Важно, что в изученных казанских комплексах для каждого из этих родов имеется



**Рис. 2.** Морфологические особенности раковин некоторых видов *Viarneaspira*: *a* – *V. striata*, экз. ПИН, 4919/19-284; *б* – *V. jusupovi*, экз. ПИН, № 4919/6-433; *в* – *V. angulata*, экз. ПИН, № 4919/12-98. Обозначения: упс – угловатый профиль селенизоны, пп – подшовная площадка.

возможность достаточно уверенно указать предковый вид (рис. 3).

Так, дефинитивные обороты раковин *Juvenispira esaulovae* почти полностью сохраняют признаки ювенильных оборотов *Viarneaspira striata* (рис. 4). Следует уточнить, что речь идет о начальной стадии развития ювенильных оборотов *V. striata*, когда они еще лишены явно выраженной селенизоны и имеют округлое сечение оборотов (рис. 4, *a*, *б*). Селенизона на раковинах *Juvenispira* не ограничена сколько-нибудь сформированными элементами скульптуры, а в сечении плоская. Поверхность последних дефинитивных оборотов на одних экземплярах гладкая, на других – покрыта многочисленными тончайшими спиральными нитями с очень узкими межреберными промежутками. Профиль дефинитивных

оборотов округлый (характерная особенность ювенильных оборотов). Исключительное сходство морфологических элементов ювенильной раковины *Viarneaspira striata* и раковин *Juvenispira esaulovae* указывает на прямое родство этих видов.

Предковым видом *Sokella* gen. nov., вероятно, является *Viarneaspira angulata* (табл. III, фиг. 1, 2, см. вклейку). Набор признаков на раковинах обоих таксонов в целом совпадает<sup>1</sup> (табл. III, фиг. 3–9). Исключение составляет лишь строение селенизоны, профиль которой на всех оборотах раковин *Sokella sokensis* gen. et sp. nov. либо прямой, либо слабоогнутый (табл. III, фиг. 3–9). Селенизона сохраняет на всех стадиях развития признаки, характерные для первого ювенильного оборота всех видов *Viarneaspira*; таким образом, основной диагностический признак *Viarneaspira* – резкая килеватая селенизона с центральным спиральным ребром – оказывается утраченным.

*Fetaspira semifacta* Mazaev, 2015, несмотря на специфические морфологические признаки, очевидно, происходит от *Eirlysia seminuda* Mazaev, 2015. Форма и размеры протоконхов обоих видов почти одинаковы. Тип скульптуры, а также форма начальных оборотов совпадают (рис. 5, *б*, *з*). Однако если ювенильные обороты *Eirlysia Batten*, 1956 (от протоконха до начала закладки селенизоны) составляют не более 1.2 оборота, то ювенильная раковина *Fetaspira* формируется дольше – не менее 1.7 оборота. Кроме того, диаметр ювенильных оборотов *Fetaspira* на одну треть больше. Дефинитивные обороты *Fetaspira* развиваются с сохранением ювенильных признаков: округлый профиль оборотов, высокое положение селенизоны, развитие селенизоны без заметного расширения (селенизона одинаково узкая на всех оборотах). Как результат, строение дефинитивных оборотов обоих видов резко отличается (рис. 5, *a*, *в*). Поверхность дефинитивных оборотов *Fetaspira* гладкая. Тенденция к утрате скульптурных элементов наблюдается и на раковинах *E. seminuda*, что, однако, нетипично для *Eirlysia*. Немногочисленные выборки этого вида представлены изменчивыми формами: одни экземпляры несут слабо развитые спиральные элементы и практически лишены коллабральных (Mazaev, 2015, табл. 9, фиг. 2, 3), дефинитивные обороты других экземпляров вовсе лишены скульптурных элементов (Mazaev, 2015, табл. 9, фиг. 1). Недоразвитие скульптурных элементов, а также тенденция к уплощению (к планиспиральности) раковины указывают на педоморфность *E. seminuda*. Несмотря на столь существенные отличия, этот специфичный вид все же обладает частью важнейших диагностических признаков *Eirlysia*, выраженных в особенностях строения начальных

<sup>1</sup> Строение эмбриональных оборотов и телеоконхов *Viarneaspira* подробно обсуждалось ранее (Mazaev, 2015; Mazaev, 2017).

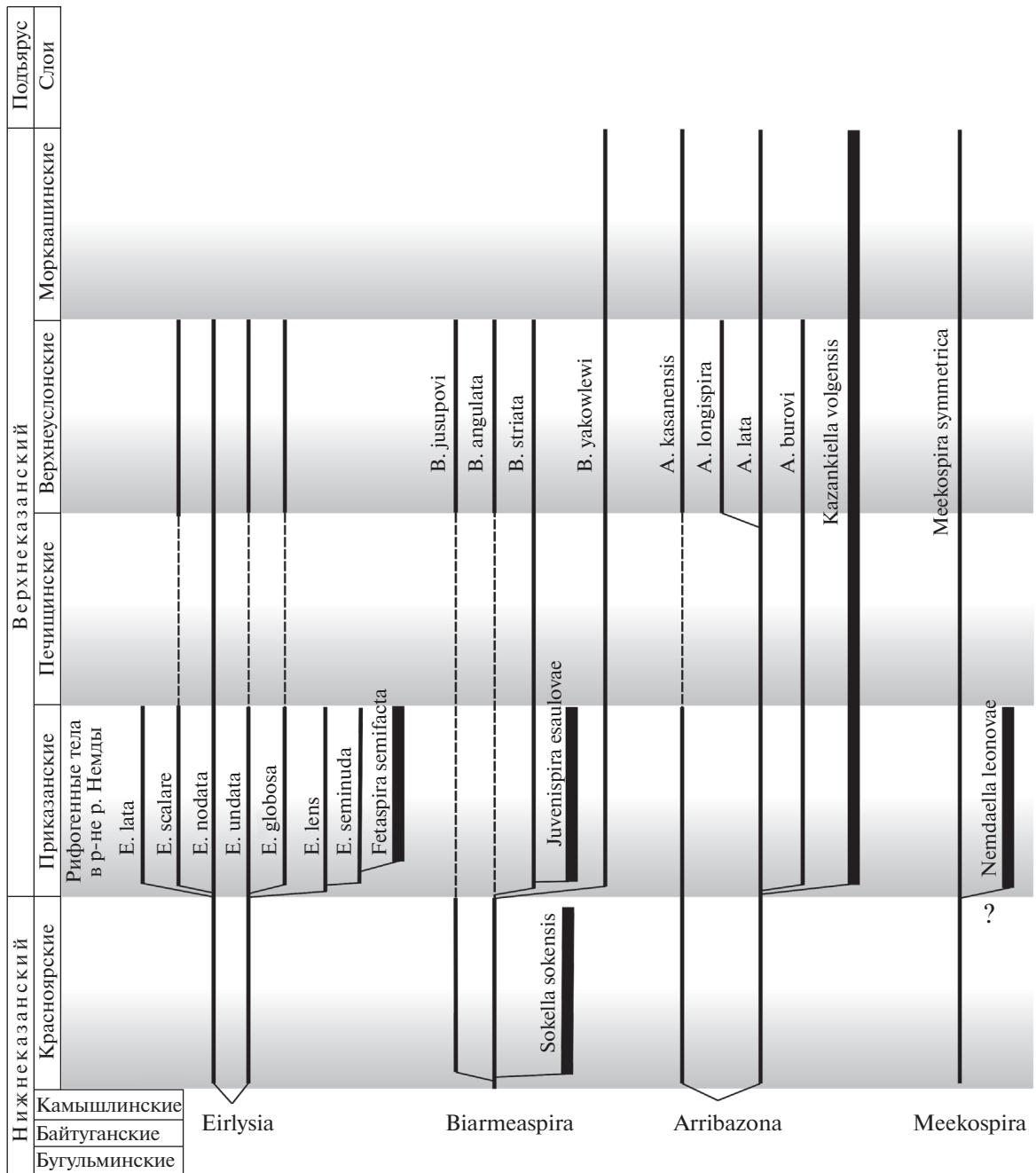


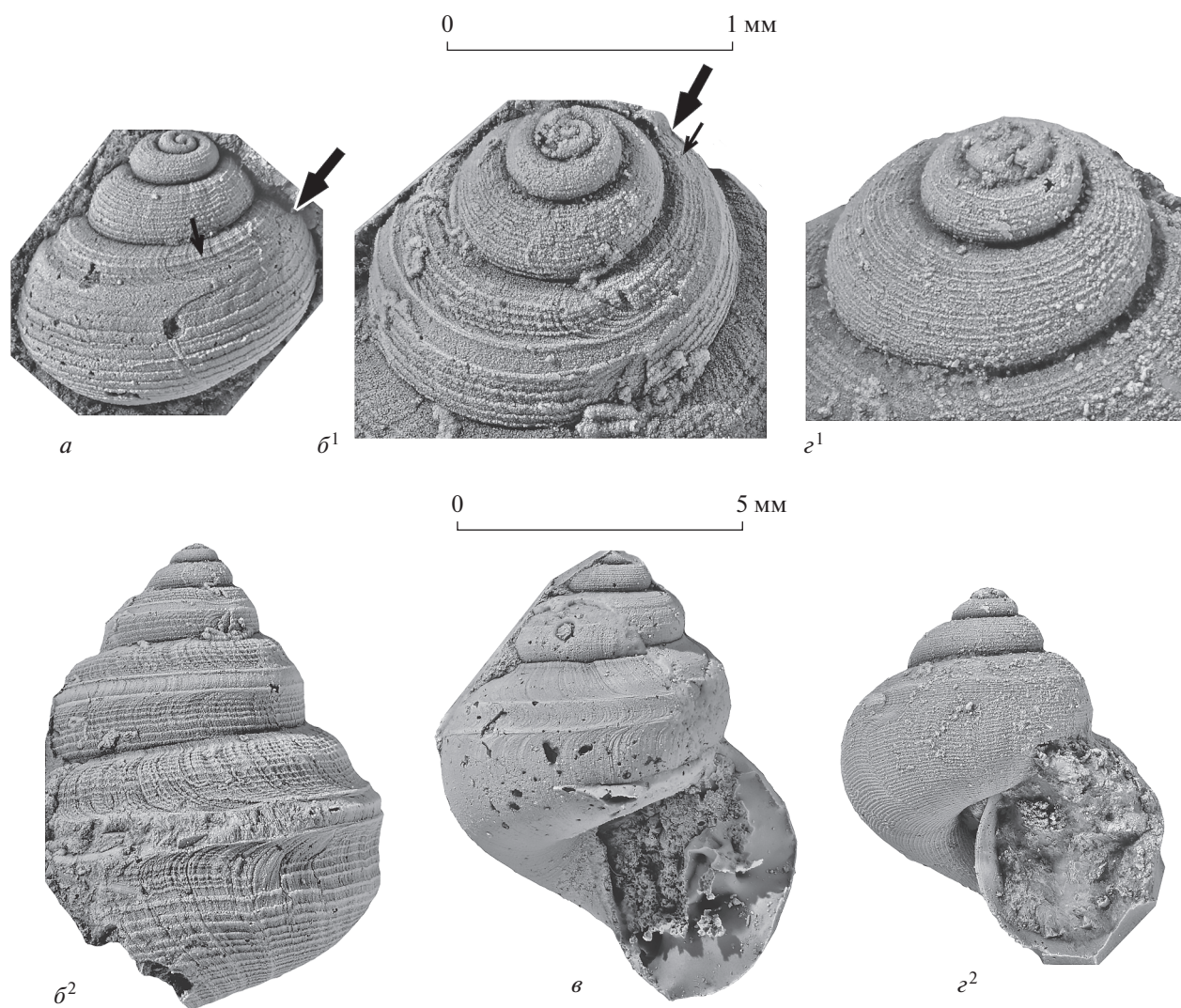
Рис. 3. Филогенез монотипных педоморфных родов (толстые линии) и дивергенция Eirlyisia, Biarmeaspira и Arribazona в казанском ярусе.

оборотов, а также в положении и строении селенизоны. Таким образом, морфологическое сходство признаков ювенильных раковин, а также устойчивая тенденция к утрате скульптурных элементов на дефинитивных оборотах, указывают на высокую вероятность прямого родства двух видов.

Педоморфность рода Kazankiella выражается в сохранении ювенильных признаков линий роста на дефинитивных оборотах. Отчетливый лабральный синус формируется, начиная с девятого обо-

рота; на последующих оборотах, даже на самых крупных экземплярах, его глубина увеличивается незначительно (рис. 6, в, г). Форма лабрального синуса Kazankiella volgensis совпадает с формой линий роста седьмого-восьмого оборота телеоконха Arribazona lata (рис. 6, а). При этом вырезка на раковинах A. lata формируется относительно поздно, примерно на десятом обороте телеоконха (рис. 6, а, б). Очевидно, A. lata является предковым видом для K. volgensis: помимо сходства в



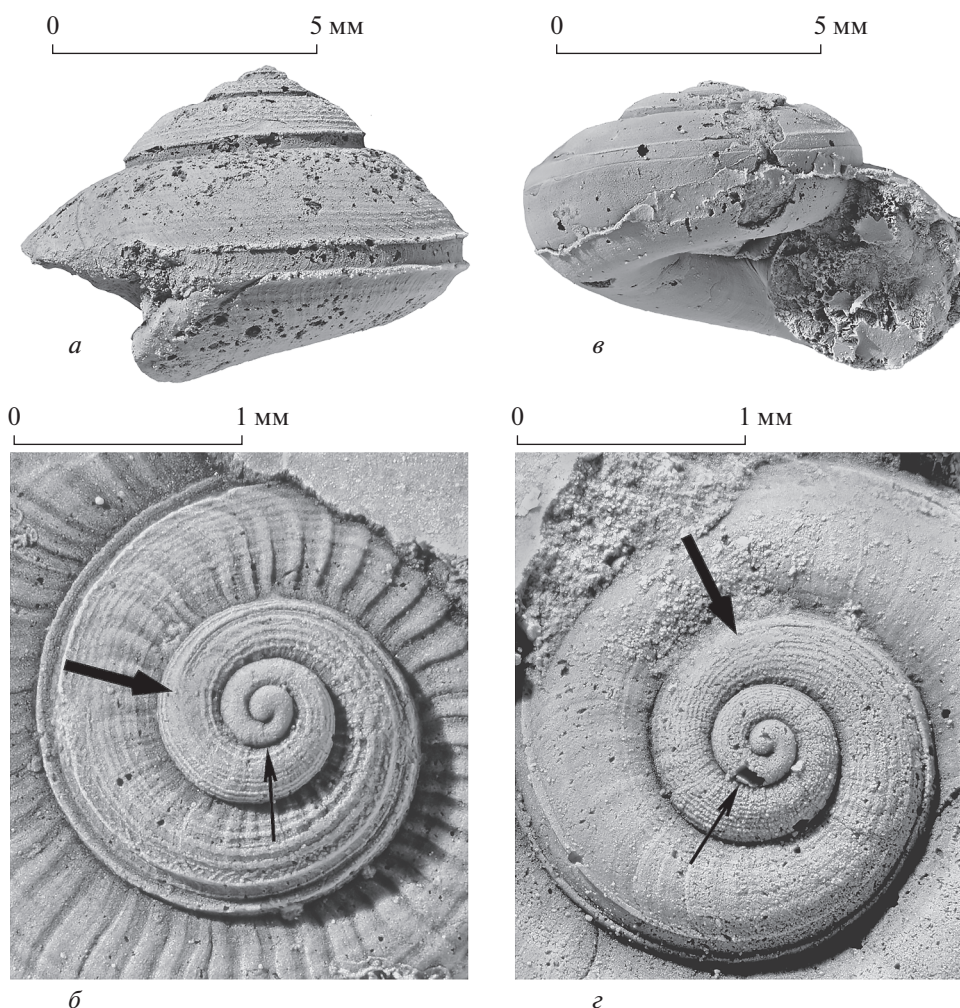


**Рис. 4.** Морфологические особенности раковин *Viarmespira* и *Juvenispira*: *a, б* – *V. striata* [*a* – экз. ПИН, № 4919/25-113 ( $\times 20$ ), *б* – экз. ПИН, № 4919/19-57: *б*<sup>1</sup> – эмбриональные обороты ( $\times 20$ ), *б*<sup>2</sup> – телеоконх ( $\times 8$ )]; *в, з* – *J. esaulovae* [*в* – экз. ПИН, № 4919/11-38 ( $\times 8$ ), *з* – экз. ПИН, № 4919/11-82: *з*<sup>1</sup> – эмбриональные обороты ( $\times 20$ ), *з*<sup>2</sup> – телеоконх ( $\times 8$ )]. Обозначения: малые стрелки – начало формирования подшовного валика; большие стрелки – начало формирования селенизоны.

строении линий роста, оба вида почти неотличимы друг от друга по форме раковин и профилю оборотов.

Морфологические черты *Nemdaella* весьма специфичны (рис. 7, *б–г*). Они складываются, во-первых, из гипертрофированных ювенильных оборотов, которые более чем в два раза превышают ювенильные обороты *Meekospira* Ulrich in Ulrich et Scofield, 1897 (рис. 7, *а, в*). Следует отметить, что для всего семейства *Meekospiridae* характерны планиспиральные протоконхи (Nuzel et al., 2000), а переход от протоконха к первому обороту телеоконха оказывается достаточно резким, что выражается в замедлении (почти остановке) увеличения диаметра раковины при продолжающемся росте оборотов. Иными словами,

на стадии протоконха вектор роста направлен почти перпендикулярно от оси раковины, а на стадии телеоконха – меняет свое направление и оказывается направлен почти вдоль оси. В частности, это явление наблюдается на раковинах *M. symmetrica* (King, 1950) (рис. 7, *а*<sup>1</sup>, *а*<sup>2</sup>). На раковинах *Nemdaella* столь резкого изменения направления вектора роста не происходит, а диаметр первого оборота телеоконха увеличивается примерно с той же скоростью, что и протоконх, при этом граница между проконхом и телеоконхом не имеет явно выраженных признаков (рис. 7, *б*<sup>1</sup>). В результате, первые обороты телеоконха *Nemdaella* получают гипертрофированные размеры в сравнении с *Meekospira*. Формирование веретеновидной раковины осуществляется за



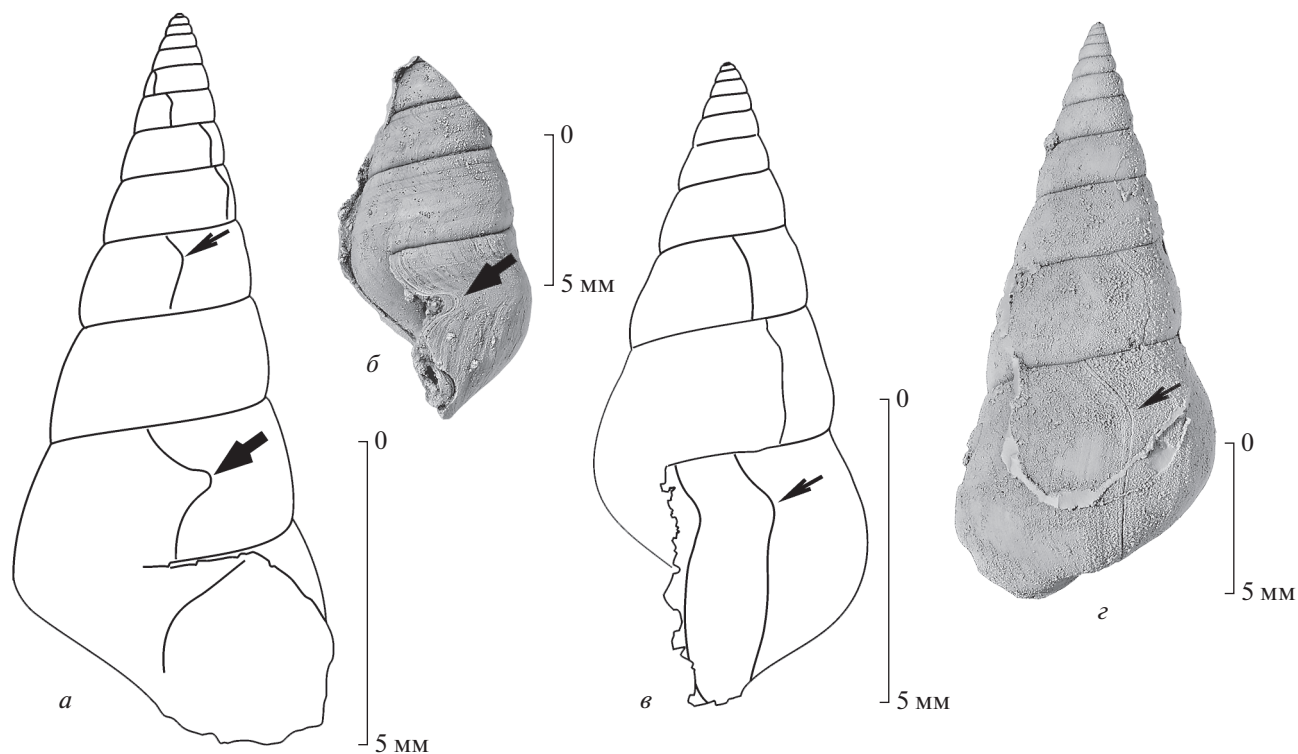
**Рис. 5.** Морфологические особенности раковин *Eirlysia* и *Fetaspira*: *a, б* – *E. seminuda* [*a* – экз. ПИН, 4919/11-96 ( $\times 7$ ), *б* – экз. ПИН, № 4919/19-68 ( $\times 30$ )]; *в, г* – *F. semifacta* [*в* – экз. ПИН, № 4919/25-123 ( $\times 7$ ), *г* – экз. ПИН, № 4919/11-110 ( $\times 30$ )]. Обозначения: тонкие стрелки – переход от протоконха к телеоконху; толстые стрелки – начало формирования селенизоны.

счет относительно резкого смещения шва к оси на третьем обороте телеоконха. При этом точка периферии оборота оказывается смещенной к низу (рис. 7, *в, г*). Таким образом, механизмы формирования веретеновидной формы раковины оказались принципиально различными. Исчезновение резкого изменения в характере роста раковины *Nemdaella* между стадиями протоконха и телеоконха обеспечено сохранением признаков ювенильной стадии развития *Meekospira* и является явно выраженной пedomорфией. Из-за отсутствия развитых скульптурных элементов, предположение о прямом родстве *Nemdaella leonovae* Mazaev, 2015 и *Meekospira symmetrica* может быть основано только лишь на сходстве спиральной скульптуры на базальной поверхности, однако вероятность прямого родства двух видов очень высока.

Таким образом, становление новых форм путем фетализации в казанском палеобассейне носило относительно массовый характер. Сохранение в той или иной мере во взрослом состоянии признаков, характерных для более ранних стадий онтогенеза, привело к появлению новых форм различного ранга. Интересно, что виды-предки, за редким исключением, также обладают различными пedomорфиями.

Как предполагали Л.А. Невеская с соавторами, “формообразование на основе фетализации было наиболее быстрым способом выхода из тупика специализации, позволявшим приспособиться к жизни в новых нишах, открывшихся после вымирания стенобионтных форм” (Невеская и др., 2009, с. 410). Возможно, данное утверждение верно и по отношению к казанскому палеобассейну, за тем лишь исключением, что в истории его возникновения отсутствует фаза вымирания





**Рис. 6.** Морфологические особенности раковин *Arribazona* и *Kazankiella*: *a, б* – *Arribazona lata* [*a* – прорисовка экз. ПИН, № 4919/25-126 ( $\times 8$ ), *б* – экз. ПИН, № 4919/6-190 ( $\times 4$ )]; *в, г* – *K. volgensis* [*в* – прорисовка экз. ПИН, № 4919/25-90 ( $\times 8$ ), *г* – экз. ПИН, № 4919/6-390 ( $\times 4$ )]. Обозначения: тонкие стрелки – лабральный синус; толстые стрелки – вырезка.

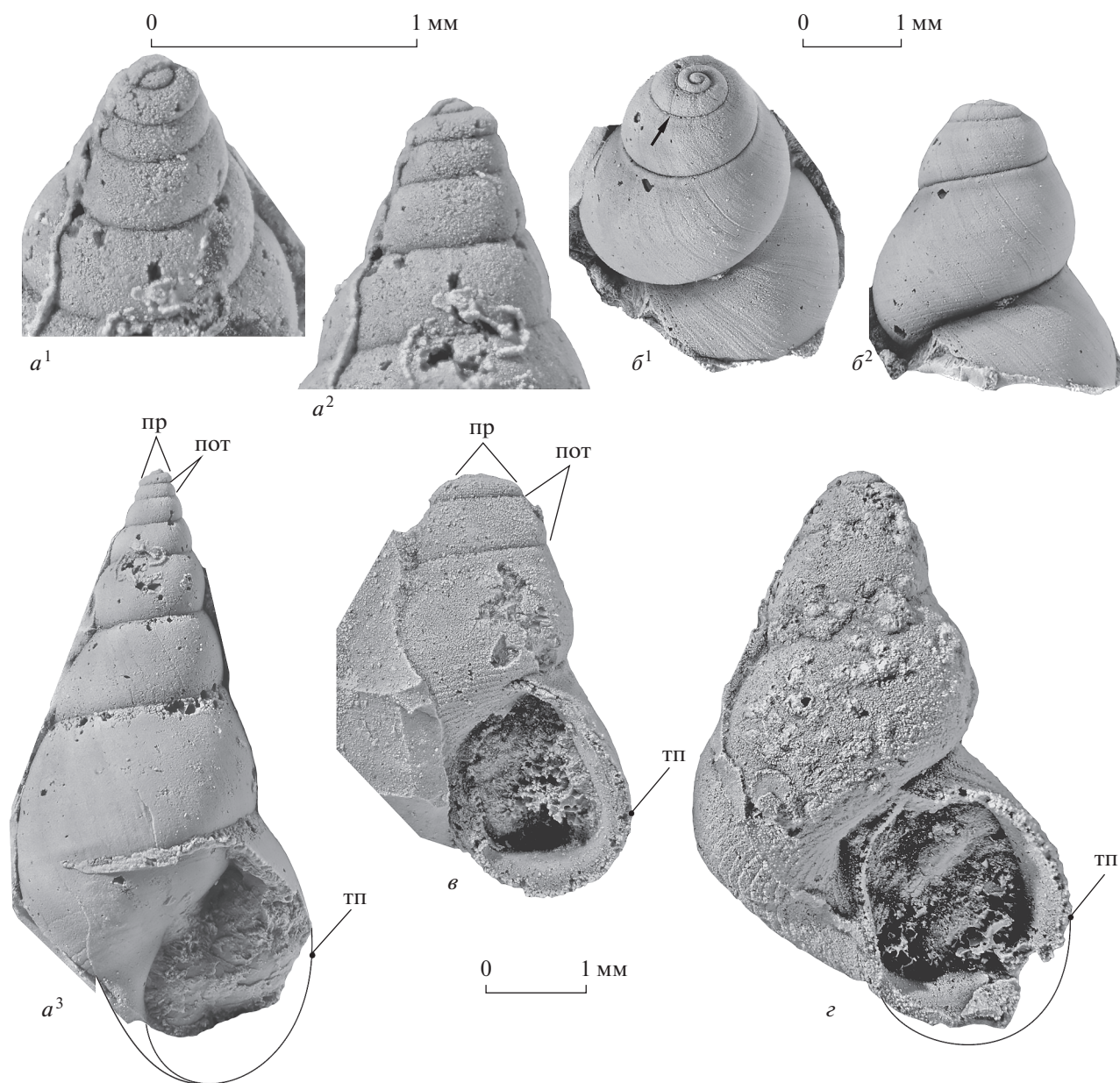
стенобионтных форм. Формирование казанской биоты происходило в бассейне, представлявшем в некотором смысле “чистый лист”. Виды-вселенцы попадали в акваторию, в которой отсутствовали исходные экосистемы, а неиспользуемые ресурсы давали толчок для бурного автохтонного формообразования в условиях несбалансированного отбора.

В настоящее время из казанского яруса известно 39 родов гастропод, из которых шесть – монотипные и эндемичные. Почти все они, за исключением *Petmocossmannina* Mazaev, 2015, как было показано выше, обладают хорошо выраженными педоморфными признаками. Важно, что предками педоморфных форм оказались прогрессивные эврибионты (Мерклин, 1966), которые с проникновением в казанский палеобассейн дали вспышку адаптивной радиации. Так, *Sokella* gen. nov. и *Juvenispira* происходят от рода *Biarmeaspira*, который представлен в казанском ярусе четырьмя видами (рис. 3). *Semifacta* происходит от рода *Eirlysia*, представленного в казанском ярусе семью видами. *Kazankiella* происходит от рода *Arribazona*, который представлен в казанском ярусе четырьмя видами. Исключение составляет только *Nemdaella*. Однако семейство *Meekospiridae* в целом характеризуется относительно низким разнообразием и в различных комплексах представлено

одним-двумя видами. Другая особенность педоморфных родов – их совместная встречаемость в ориктоценозах с видами-предками, что свидетельствует об их совместном существовании.

Представление о том, что фетализация позволяет избавиться от специализированного состояния через утрату признаков взрослых стадий не вызывает возражений. С другой стороны, ускорение эволюции на ранних этапах развития таксона – общеизвестный факт (Шварц, 1980; Расницын, 2008). Возникает вопрос: почему с появлением данных педоморфных родов ни один из них не дает вспышки адаптивной радиации?

Казанский бассейн представляет собой натуральную модель становления сообществ островного типа. Появление монотипных педоморфных родов согласуется с законом архаического многообразия (Мамкаев, 1968). Часть родов – *Fetaspira*, *Juvenispira* и *Nemdaella* – приобрели совершенно необычные признаки. Другие два рода, *Sokella* gen. nov. и *Kazankiella*, оказались гомеоморфными близкородственным родам: *Baylea* или *Sissena* и *Orthonema*, соответственно. Степень сходства признаков оказалась столь велика, что, не зная филогенеза *Sokella sokensis* и *Kazankiella volgensis*, их могли бы поместить в состав *Baylea* и *Orthonema*. Данное сходство признаков, вероятно, связано не столько с адаптациями в сходных экологиче-



**Рис. 7.** Морфологические особенности раковин *Meekospira* и *Nemdaella*: *a* – *M. symmetrica*, экз. ПИН, № 4919/25-77 [*a*<sup>1</sup>, *a*<sup>2</sup> – протоконх и первые обороты телеоконха (×40), *a*<sup>3</sup> – тот же экз. (×15)]; *b*–*z* – *N. leonovae* (×15); *b*<sup>1</sup>, *b*<sup>2</sup> – экз. ПИН, № 4919/19-241, стрелкой показана возможная граница протоконха и телеоконха; *v* – экз. ПИН, № 4919/25-152, *z* – экз. ПИН, № 4919/25-151. Обозначения: пр – протоконх, пот – первый оборот телеоконха, тп – точка периферии оборота.

ских обстановках, сколько с морфологическими ограничениями генотипов близкородственных таксонов, на основе которых получились “морфологические повторы”. Часть педоморфных родов (по крайней мере, *Fetaspira*, *Juvenispira* и *Nemdaella*) можно уверенно отнести к категории “монстров эволюции” (Шварц, 1980). В частности, это выражается в том, что благодаря появлению и сочетанию необычных признаков, уровень их отличий от близкородственных форм при желании можно трактовать выше ранга рода (что в данном случае я считаю малообоснованным).

## О Т Р Я Д PLEUROTOMARIIDA

### СЕМЕЙСТВО РИМАТОПЛЕУРИДАЕ ВАТТЕН, 1956

#### Род *Sokella* Mazaev, gen. nov.

Название рода от р. Сок.

Типовой вид – *Sokella sokensis* sp. nov.

**Д и а г н о з.** Раковина турбиниформная со слабо развитым плечом, переход боковой поверхности в базальную плавный. Устье почти округлое. Эмбриональные обороты крупные, низкие, первый оборот планиспиральный. Селенизона ши-



рокая, в профиле прямая или слабовогнутая, ограничена шнуровидными спиральными ребрами, разделяет подшовную площадку и боковую поверхность оборота. Поверхность дефинитивных оборотов ornamentирована спиральными нитевидными ребрами, максимально развитыми на базальной части.

**С о с т а в.** Типовой вид.

**С р а в н е н и е.** От *Biarmeaspira* отличается сечением селенизоны, а от *Baulea* — отсутствием основных ребер на первом обороте телеоконха, низкой эмбриональной раковиной, планиспиральной на первом обороте. От *Juvenispira* отличается угловатым профилем оборотов, распределением спиральных ребер по толщине и числу на разных частях раковины.

*Sokella sokensis* Mazaev, sp. nov.

Табл. III, фиг. 3–9

**Название вида** от р. Сок.

**Г о л о т и п** — ПИН, № 4919/20-354, отпечаток раковины; Самарская обл., с. Камышла, выемка известняка на дороге около пожарной части; нижеказанский подъярус, красноярские слои.

**О п и с а н и е.** Эмбриональная раковина из 3–3.5 равномерно округлых в сечении оборотов. Первые полтора оборота планиспиральные, остальные смещаются вдоль оси. Шов мелкий, четкий. На первом обороте телеоконха намечаются подшовный валик и отчетливое плечо, разделяющее подшовную площадку и боковую поверхность. В начале оборота плечо маркирует верхнее ребро селенизоны, в конце первого оборота и на всех последующих — нижнее ребро селенизоны. На последующих оборотах телеоконха поверхность селенизоны широкая, в профиле почти прямая или слабовогнутая. Подшовная площадка широкая, в целом выпуклая, около селенизоны слегка вогнута; широкий подшовный валик ornamentирован тремя, реже — четырьмя тонкими нитевидными спиральными ребрами с широкими межреберными промежутками. Боковая поверхность почти прямая или слабовогнутая, расположена параллельно оси; под селенизоной гладкая, около базальной поверхности появляются спиральные ребра числом от двух до четырех. Не менее 13 таких же спиральных ребер ornamentируют умеренно выпуклую базальную поверхность оборота. Устье почти округлое. Столбик длинный, массивный, слегка изогнут, сформирован отворотом коллюмельярной губы; переход коллюмельярной губы в базальную относительно резкий. Глубина вырезки более чем в четыре раза превышает ее ширину. Пупок проколловидный. Линии роста тонкие, выше и ниже селенизоны прозирательные, в целом слабо прозирательные, на базальной поверхности почти прямые или слабо изогнуты, на селенизоне формируют едва заметные лулулы.

**И з м е н ч и в о с т ь.** Число спиральных ребер на подшовной площадке изменяется от нуля до шести.

**Р а з м е р ы** в мм:

| Экз. №              | Высота раковины | Макс. диаметр |
|---------------------|-----------------|---------------|
| 4919/20-11          | 4.4             | ≈4.5          |
| 4919/20-72          | 7.5             | 7.6           |
| 4919/20-76          | 6.2             | 5.8           |
| 4919/20-84          | 8.0             | 6.6           |
| 4919/20-234         | >7.0            | 6.7           |
| 4919/20-350         | 7.2             | 6.8           |
| Голотип 4919/20-354 | 5.2             | 5.0           |

**З а м е ч а н и я.** Часть раковин имеет “сжатые вдоль оси” очертания (табл. III, фиг. 3, 7). С учетом особенностей сохранности в местонахождении № 4919/20 (см. Мазеев, 2017), трудно сказать, с чем именно мы имеем дело: с формами изменчивости или сохранности.

Несмотря на то, что строение и положение селенизоны этого вида соответствует диагнозу *Baulea*, остальные признаки: профиль оборотов, форма устья, положение и число спиральных ребер совпадают с признаками раковин *Biarmeaspira angulata* (табл. III, фиг. 1, 2).

**М а т е р и а л.** 46 экз. из типового местонахождения.

#### **Род *Biarmeaspira* Mazaev, 2006**

##### ***Biarmeaspira angulata* (Netschajewi, 1894)**

Табл. III, фиг. 1, 2

*Turbo angulatus*: Нечеев, 1894, с. 348, табл. XI, фиг. 15'a, b.  
*Wortheniopsis netschajewi*: Яковлев, 1899, с. 20, табл. IV, фиг. 12.

*Biarmeaspira angulata*: Мазеев, 2006, с. 45; Мазеев, 2015, с. 929, табл. 21, фиг. 2–4; табл. 23, фиг. 2.

**О п и с а н и е** (рис. 2, в). См. Мазеев, 2015, с. 929.

**Р а з м е р ы** в мм:

| Экз. №      | Высота раковины | Макс. диаметр |
|-------------|-----------------|---------------|
| 4919/20-96  | 6.5             | 6.2           |
| 4919/20-111 | >6.0            | 5.4           |
| 4919/20-225 | 6.9             | 6.1           |

**С р а в н е н и е.** См. Мазеев, 2015, с. 931.

**З а м е ч а н и я.** На изученных отпечатках раковин из местонахождения № 4919/20 тонкие скульптурные элементы отсутствуют. Плохая сохранность связана как с потертостью раковин до их захоронения, так и с процессами карстования, которым были подвергнуты известняки данного местонахождения.

Из местонахождения № 4919/20 впервые в нижеказанском подъярусе обнаружены отпечатки раковин *Biarmeaspira angulata*. Эти находки являются важным дополнением к нашим представлениям о распространении данного вида, а также о формах его сохранности.

Распространение. Волго-Уральский регион; средняя пермь, казанский ярус. Нижнеказанский подъярус – красноярские слои, верхнеказанский подъярус – верхнеуслонские слои.

Материал. 28 экз. из местонахождения № 4919/20, нижнеказанский подъярус, красноярские слои; 7 экз. из верхнеказанского подъяруса, верхнеуслонских слоев (см. Mazaev, 2015).

Автор выражает искреннюю признательность сотрудникам ПИН РАН Т.Б. Леоновой и И.А. Гончаровой за ценные замечания, а также А.П. Расницыну за важные консультации, полученные по ходу написания настоящей работы.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мазеев А.В.* Пермские гастроподы кулогорской свиты северной части Московской синеклизы // Палеонтол. журн. 2006. № 4. С. 42–53.
- Мазеев А.В.* Anetshelloida – новый отряд ростококнов (Mollusca: Rostroconchia) // Палеонтол. журн. 2012. № 2. С. 14–24.
- Мазеев А.В.* Среднепермские ростококны казанского яруса Восточно-Европейской платформы // Палеонтол. журн. 2015. № 3. С. 20–29.
- Мазеев А.В.* Развитие рода *Baylea* (Gastropoda) в казанском палеобассейне (средняя пермь, Волго-Уральский регион) // Палеонтол. журн. 2016. № 6. С. 45–59.
- Мазеев А.В.* Особенности развития рода *Biarmeaspira* (Gastropoda) в казанском палеобассейне (средняя пермь, Волго-Уральский регион) // Палеонтол. журн. 2017. № 3. С. 3–13.
- Мамкаев Ю.В.* Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биол. 1968. Т. 29. № 1. С. 48–56.
- Мерклин Р.Л.* О некоторых особенностях изменения состава родов и видообразования у двустворчатых моллюсков в связи с ослаблением солености в третичных морях юга СССР // Организм и среда. М.: Наука, 1966. С. 181–189.
- Невесская Л.А.* Вопросы видообразования в свете палеонтологических данных // Палеонтол. журн. 1967. № 4. С. 17–34.
- Невесская 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. С. 6–79.
- Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Mazaev A.V.* Upper Kazanian (Middle Permian) Gastropods of the Volga-Urals region // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 8. P. 869–986.
- Nutzel A., Erwin D.H., Mapes R.H.* Identity and phylogeny of the late Paleozoic Subulitoidea (Gastropoda) // J. Paleontol. 2000. V. 74. № 4. P. 575–598.

### Объяснение к таблице III

Фиг. 1, 2. *Biarmeaspira angulata* (Netchaev, 1894), слепки из латекса (×8): 1 – экз. ПИН, № 4919/20-111: 1а – вид сбоку, 1б – наклонный вид сверху; 2 – экз. ПИН, № 4919/20-96, со стороны устья; Самарская обл., Камышла, обнажение около пожарной части; нижнеказанский подъярус, красноярские слои.

Фиг. 3–9. *Sokella sokensis* sp. nov., слепки из латекса (×8): 3 – паратип ПИН, № 4919/20-234: 3а – вид сбоку, 3б – вид с устья; 4 – паратип ПИН, № 4919/20-11: 4а – вид сбоку, 4б – наклонный вид сверху; 5 – голотип ПИН, № 4919/20-354: 5а – наклонный вид сверху, 5б – вид сбоку; 6 – паратип ПИН, № 4919/20-84; 7 – паратип ПИН, № 4919/20-72; 8 – паратип ПИН, № 4919/20-351; 9 – паратип ПИН, № 4919/20-220; местонахождение то же.

## The Role of Fetalization in the Morphogenesis of Kazanian Gastropods (Middle Permian, Volga-Urals Region)

A. V. Mazaev

The Kazanian gastropods of the Volga-Urals Region include a large proportion of pedomorphic taxa, suggesting that morphogenesis in this paleobasin was relatively frequently a product of fetalization. All pedomorphic genera that appeared in the paleobasin are shown to have derived from advanced eurybionts, but their emergence did not result in further diversification. This evolutionary pattern is typical of insular ecosystems. A new Early Kazanian genus, *Sokella* gen. nov., is described. *Biarmeaspira angulata* (Netchaev, 1894), previously known only from the Upper Kazanian, is here redescribed from the Lower Kazanian.

**Keywords:** Gastropoda, *Sokella*, *Biarmeaspira*, morphology, morphogenesis, pedomorphism, fetalization, systematics, Paleozoic, Permian, Roadian, Kazanian Stage