АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

8

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА · 1964

УДК 562/569

Ответственный редактор
доктор геолого-минералогических наук
Д. М. Раузер-Черноусова

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

Н. А. ВОЛОШИНОВА

(Сахалинское отделение Всесоюзного научно-исследовательского геологоразведочного нефтяного института)

СТЕПЕНЬ ИЗУЧЕННОСТИ И ПУТИ ДАЛЬНЕЙШЕГО ИЗУЧЕНИЯ ТРЕТИЧНЫХ ЛИТУОЛИД

Одним из наиболее существенных вопросов для систематики агглютинированных форм вообще и литуолид в частности является вопрос о вещественном составе стенки, в особенности цемента, выделяемого животным для склеивания агглютинированного материала.

До настоящего времени состав агглютинированного материала большей частью не учитывался, да и сейчас учитывается далеко не всегда, хотя современными микропалеонтологами этому вопросу придается все большее и большее значение. На систематическое значение вещественного состава раковин имеются две точки зрения. Некоторые исследователи (Bartenstein, 1952) считают, что одни и те же виды в зависимости от условий окружающей их среды могут использовать то известковый, то кремневый материал, так же как и цемент раковины может варьировать по составу.

Другие, как, например, Гофкер (Hofker, 1957), считают, что каждый вид агглютинирующих фораминифер, в том числе и литуолид, обладает вполне определенной избирательной способностью к извлечению материала при постройке раковины. Эта избирательная способность относится к выбору материала, не только определенного минерального состава, но и в отношении величины и формы зерен избранного минерала, а также в некоторых случаях в способности привлечения спикул губок, обломков раковин и т. п.

Кроме того, представитель каждого вида строит стенку раковины определенной толщины, при этом избранный им материал располагается в один или несколько слоев и склеивается определенным количеством цемента определенного качества.

Гофкер вполне справедливо считает, что естественная систематика песчаных фораминифер немыслима, пока не будет накоплен достаточный фактический материал в отношении тщательного изучения внутреннего строения раковин и вещественного состава стенки, с подробным описанием и зарисовкой как внешнего вида, так и внутреннего строения раковин. Так, попытка Майнца (Maync, 1952) критически разобраться в систематике литуолид на основе изучения прототипа семейства *Lituola nautiloidea* Lamarck и типовых видов некоторых других родов, по мнению Гофкера, ничего не дала именно по этой же причине — недостаточно детального изучения типовых видов.

По нашему мнению, Майнц не разобрался в систематике литуолид по двум причинам: он не учитывал материального состава раковин и, второе, из-за чрезвычайной нечеткости термина «лабиринтовое строение», благодаря чему он поместил в свое подсемейство Spirocyclininae такие различные по своему внутреннему строению формы, как *Spirocyclina* Munier-Chalmas, *Pseudocyclammina* Yabe et Hanzawa, *Cyclammina* Brady. Более того, он полагает, что последняя произошла от *Pseudocyclammina*. Как известно, Кушман (Cushman, 1948) считал, что *Cyclammina* является более примитивной формой и является предком псевдоцикламмины, не учитывая того, что псевдоцикламмины имеют ограниченное стратиграфическое распространение в верхней юре и в переходных слоях от юры к мелу (Япония), тогда как цикламмины, по данным того же Кушмана, были известны только с верхнего мела. По последним данным, наиболее примитивный представитель цикламмин — *Cyclammina acanoi* Takayanagi — появляется впервые в сеномане Хоккайдо (Takayanagi, 1960).

Еще меньше, чем о минеральном составе агглютинированного материала, в литературе данных о химическом составе цемента, выделяемого агглютинированными фораминиферами. Такие данные, приведенные у Брэди (Brady, 1879) и у Виноградова (1935), имеются лишь для некоторых современных форм. По этим данным минеральная часть скелета агглютинированных форм на 80—90% состоит из песчинок, сцементированных смесью окиси железа и карбоната кальция в различных пропорциях. Так у современной *Cyclammina cancellata* Brady содержание окиси железа (Fe_2O_3) достигает в процентах золы 8,55—9,4%, а карбоната кальция 5,5—6,8%. У так называемого *Haplophragmoides latidorsatum*, по Брэди, процент окиси железа достигает 16,3, а карбоната кальция 7,3%, тогда как у *Rhabdammina abyssorum* G. O. Sars содержание цемента несколько меньше: окиси железа от 2,4 до 7,41%, а карбоната кальция от 1,9 до 4,01%.

Исследования А. К. Богдановича и Р. Г. Дмитриевой (1956) некоторых агглютинированных форм показали, что раковины их состоят из халцедона, но карбоната кальция в них обнаружено не было.

Примерно такие же данные (более подробно мы остановимся на этом вопросе позднее) были получены и нами при петрографическом изучении тонких шлифов некоторых представителей гаплофрагмоидесов и цикламмин. Как у тех, так и у других, раковины состояли из зерен кварца, сцементированных скрытокристаллическим халцедоном, пропитанным окисью железа. Каких-либо признаков известкового материала обнаружено не было.

Методика изучения внутреннего строения литуолид сравнительно проста, хотя и кропотлива. Наиболее простым методом является просветление раковин в каком-либо просветляющем веществе. В тех случаях, когда мы имеем дело с мелкими, быстро просветляющимися раковинами, наиболее удобным является ксилол. Но ксилол быстро испаряется и при изучении крупных раковин не дает нужного эффекта. В таких случаях следует употреблять глицерин или лучше касторовое масло. Последнее вытесняет воздух и пропитывает раковину, причем очищает поверхность раковины от посторонних частиц. В зависимости от величины и степени проницаемости раковины в касторовом масле ее следует держать от одного до нескольких часов, обычно не более суток, редко до двух. Однако же просветления раковин недостаточно. Для изучения структуры стенки, ее толщины, количества и химического состава цемента следует делать шлифы, причем предпочтительнее шлифы раковин, заполненных пиритом. В таких случаях толща и строение стенки, устье, которое снаружи обычно неразличимо, выступают вполне отчетливо.

В случае сложного строения стенки, в литературе известного под тер-

мином «лабиринтового», необходимо обязательно пользоваться шлифами. Следует еще раз остановиться на терминах «лабиринтовое строение» и «лабиринтовые камеры».

Как уже указывалось ранее (Волошинова, 1960), под термином «лабиринтовое строение» различные авторы понимают совершенно различные типы внутреннего строения стенки и камер в целом. Под этим термином часто понимаются:

1. Альвеолярная, или ячеистая, структура. Первый термин введен З. Г. Щедриной (1936) для рода *Alveolophragmium* (табл. I, фиг. 1) с внутренней ячеистой поверхностью агглютинированной стенки. Некоторыми авторами такая стенка называется псевдолабиринтовой. По Гофкеру (1957), это лабиринтовая структура (табл. I, фиг. 5*а, б*). По его данным, даже у примитивных литуолид имеется внутренняя хитиноидная выстилка внутри ячеек, указывающая, что они образуются с самого начала со всеми своими ответвлениями, а затем уже вторично между этими ячейками откладываются крупные или мелкие песчинки, а также цементирующее их вещество, усложняющие первоначальную примитивную структуру. Таким образом, по Гофкеру, лабиринтовая структура в виде первичных ячеек закладывается с самого начала построения раковин литуолид и затем уже вторично пространства между отдельными альвеолами заполняются песчаным материалом. Таким путем, по его мнению, получается сложно-альвеолярная (сложно-ячеистая) структура камер у цикламмин.

Таким образом, Гофкер не делает различия между этими двумя, столь различными, с нашей точки зрения, структурами, так как они существуют раздельно и, по нашим наблюдениям, сложно-ячеистая структура цикламмин развивается вполне самостоятельно, а не из ячеистой структуры других литуолид.

2. Сложно-ячеистая структура. По нашему мнению, резко отличается от предыдущего типа (табл. I, фиг. 6). Она характерна только для представителей рода *Cyclammina* и по существу должна называться лабиринтовой, так как этот термин первоначально был употреблен Брэди (1884) при описании *Cyclammina cancellata* Brady. Стенка у цикламмин очень толстая, снаружи гладкая с тонким сплошным поверхностным слоем и с внутренними вторичными выростами, часто заполняющими все пространство камер. Протоплазма содержится в древовидно разветвляющихся ячеях нескольких порядков, в некоторых случаях образующих чрезвычайно сложную сеть тонких разветвлений протоплазмы в скелете животного.

3. Лабиринтовой структурой большинство исследователей называет и структуру стенки у псевдоцикламмин (табл. I, фиг. 2—4), хотя их структура резко отлична от таковой цикламмин. Стенка псевдоцикламмин отчетливо двуслойна и состоит из тонкого сплошного наружного слоя и очень толстого внутреннего слоя губчатого строения, пронизанного системой грубых каналов, перпендикулярных поверхности стенки. Как агглютинированный материал, так и цемент раковин псевдоцикламмин известковый, тогда как у цикламмин стенка состоит из кварцевых зерен, скрепленных кремневым цементом (скрытокристаллическим халцедоном).

4. Лабиринтовой структурой или лабиринтовыми камерами называются Кушманом и другими исследователями многие другие структуры, как, например, радиальные перегородки у представителей семейства Ataxophragmiidae (табл. I, фиг. 8*а, б*) или столбчатая структура у видов рода *Spirocyclina* и многие другие (табл. I, фиг. 7).

Сигаль (1956, стр. 17) в понятие «лабиринтовой стенки» включает даже строение известковых раковин, характеризующихся системой каналов. Внутренней лабиринтовой структурой он называет самые различ-

ные типы строения сложно устроенных фораминифер, как Orbitolinidae, Fusulinidae и др.

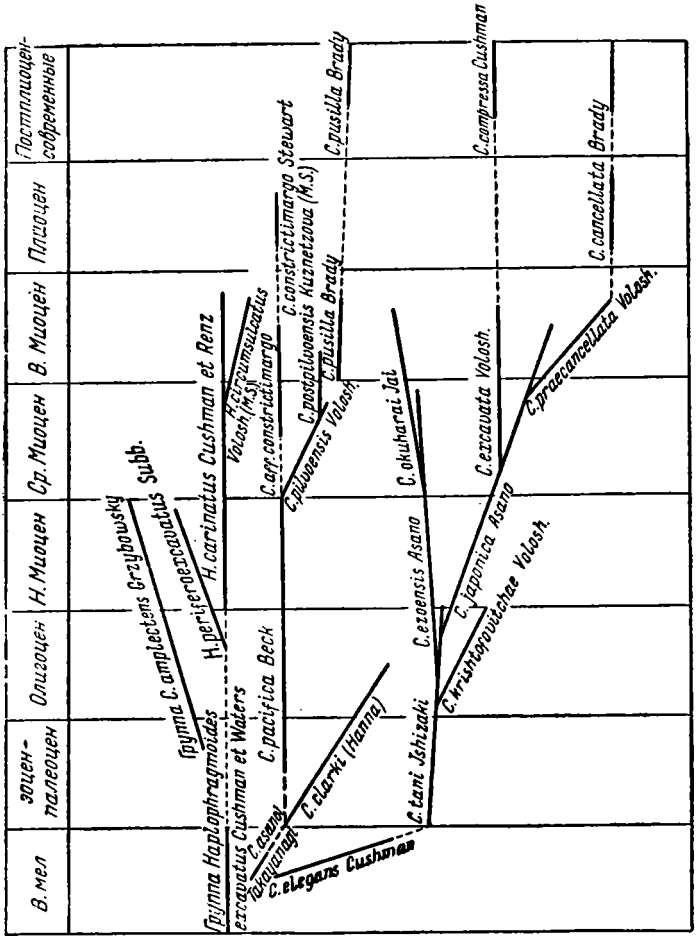
Таким образом, термин «лабиринтовая структура» в мировой микропалеонтологической литературе настолько дискредитирован, что стал синонимом выражения: «сложная» структура, или «сложная» стенка в противоположность выражению «простая» стенка, или «простые» камеры. При описании структуры стенки всех агглютинированных форм и, в частности, литуолид необходимо пользоваться терминологией, более точно определяющей то или иное строение раковин и структуру стенки.

В третичных отложениях одним из наиболее распространенных родов семейства Lituolidae является род *Haplophragmoides*. Различные виды этого рода отличаются по незначительным признакам друг от друга и при слабой изученности многие из них кажутся одинаковыми. Однако при тщательном исследовании их они довольно отчетливо различаются по количеству и форме камер, по степени отсортированности агглютинированного материала, состоящего преимущественно из зерен кварца, иногда с отдельными зернами полевого шпата и по количеству цемента, состоящего преимущественно из скрытокристаллического халцедона, реже аморфного опала, обычно пропитанных окислами железа. Карбонатного цемента, или хотя бы примеси его у представителей данного рода как в третичных, так и в меловых отложениях Дальнего Востока, мы не наблюдали. По структуре стенки различные виды отличаются значительно: от очень тонкой хитиноидной стенки с незначительным количеством тонкозернистого материала или, наоборот, очень толстой, но пластичной и легко сминающейся до очень грубой, состоящей из крупных кварцевых зерен, сцементированных небольшим количеством кремневого цемента, пропитанного окислами железа. Стенка таких видов совершенно не пластична, а сравнительно хрупка и легко разрушается.

В третичных отложениях Сахалина широко распространены представители рода *Ammomargunulina* (табл. II, фиг. 4*а*, *б*; 5*а*, *б*). Раковины их состоят из неокатанных зерен кварца различной крупности в зависимости от вида, скрепленных очень незначительным количеством кремневого цемента, пропитанного темно-бурым веществом (окисью железа). Раковины очень тонкие с незначительными полостями камер, сжатые с боков, очень хрупкие. Большей частью представлены одним спиральным отделом, так как однорядный отдел часто не развивается. Кроме того, он очень редко вследствие хрупкости раковины сохраняется.

В свое время нами (Волошинова и Будашева, 1961) был выделен под названием *Circus* (табл. II, фиг. 6*а* — *в*; 7) род, напоминающий по строению *Recurvoides*, но отличающийся от последнего полуинволютной спиралью с углубленной с обеих сторон пупочной областью. В литературе раковины такого типа иногда относятся к роду *Trochamminoides*, но от последних они отличаются нормально развивающимися камерами и рекурвоидным расположением начальных камер. По правилам номенклатуры он переименован в *Budashevella* Loeblich et Tappan, 1964 (Treatise on Paleontology, vol. C — Protozoa) (Circus — название птицы — лунь).

Из литуолид с более сложной структурой стенки в последнее время были обнаружены в олигоцене Камчатки представители рода *Reticulophragmium* Maync (табл. III, фиг. 1, 2), характеризующиеся наличием ячеистой стенки, пронизанной во внутреннем слое отчетливыми канальцами. По внешности они напоминают представителей рода *Haplophragmoides* с толстой, тонкозернистой структурой, очень пластичной, легко сминающейся стенкой. От современных представителей рода *Alveolophragmium* Stschedrina (табл. I, фиг. 1), помимо иного расположения устья, явившегося основанием для выделения рода, *Reticulophragmium venezuelanum* (Maync) отличается более отчетливо выраженной ячеистой



Предполагаемое происхождение и эволюционное развитие цикламмин

структурой с относительно длинными тонкими ячеями, образующими с внутренней стороны подобие пчелиных сот (табл. III, фиг. 2).

Наиболее сложно устроенным среди литуолид является род *Cyclammina*, представители которого очень широко распространены в третичных отложениях Тихоокеанской области и значительно меньше в Европе. На основании изучения внутреннего строения цикламмин удалось установить, что они вполне отчетливо подразделяются на две группы видов. Одна группа видов, по-видимому, более древняя, характеризуется крупноячеистой структурой сложно-альвеолярного строения. Типичным представителем этой группы является *Cyclammina pacifica* Beck, крупноячеистый рисунок внутреннего строения которой часто просвечивает сквозь тонкий внешний слой стенки (табл. III, фиг. 4) и отображен на рисунке голотипа (Beck, 1943). Эта группа видов прослеживается с мела.

Вторая группа видов появляется в олигоцене. Она характеризуется тонкоячеистой структурой сложно-альвеолярного строения стенки. У палеогеновых видов «рисунок» этой структуры относительно прост, у неогеновых достигает в некоторых случаях исключительной сложности (табл. III, фиг. 7, 8). Одним из типичных видов этой группы является *Cyclammina praecancellata* Voloshinova (табл. III, фиг. 6*а*, *б*).

По нашим представлениям, цикламмины тесно связаны с гаплофрагмоидесами группы *Haplophragmoides excavatus* Cushman et Waters —

Haplophragmoides carinatus Cushman et Renz (табл. II, фиг. 1*а*, *б*). Представители этой группы видов характеризуются раковиной, обладающей толстой пластичной стенкой, состоящей из тонкозернистого материала, отдельных кварцевых зерен, размером от 1 до 5 *мк*, с большим количеством скрепляющего цемента, состоящего из скрытокристаллического халцедона, пропитанного окислами железа желто-бурого цвета. Стенка очень толстая, но простая, просветы камер маленькие (табл. II, фиг. 3).

На Хоккайдо, по данным Такаянаги (1960), а также и на Сахалине один из представителей этой группы гаплофрагмоидесов появляется в альбе (*Haplophragmoides formosus* Takayanagi). В сеномане Хоккайдо появляется первый представитель цикламмин — *Cyclammina asanoi* Takayanagi, сравнительно мелкая примитивная форма с чрезвычайно слабым расчленением стенки (Takayanagi, 1960). В данном случае сложноальвеолярное строение лишь намечается. По данным Кушмана, в верхнем мелу Тринидада (более точных данных нет) появляется *Cyclammina elegans* Cushman, судя по изображению, значительно более развитая форма, чем *C. asanoi* Takayanagi, со стенкой, судя по рисунку, расчлененной крупными альвеолами. По-видимому, начиная с палеоцена, а на Сахалине в нижнем олигоцене распространена *Cyclammina clarki* (Hanna), также еще очень примитивный вид, небольших размеров со слабо расчлененной стенкой и относительно крупными просветами камер. Вероятно, от этого вида происходит группа цикламмин, характеризующаяся крупноячеистой структурой стенки (см. рис.). Палеогеновая форма — *Cyclammina pacifica* Beck характеризуется небольшим количеством камер и слабым расчленением стенки. Этот вид встречается на Камчатке в олигоцене, на Сахалине в нижнем миоцене. В среднем и в верхнем миоцене появляется форма (*Cyclammina* aff. *constrictimargo*) с бо́льшим количеством камер и с более расчлененной стенкой, но также с крупными альвеолами, а в плиоцене эту группу завершает типичная *Cyclammina constrictimargo* Stewart et Stewart, характеризующаяся пластичной стенкой и волнистым краем, одновременно с крупноячеистым расчленением стенки. К этой группе цикламмин, вероятно, примыкает побочная ветвь со слабо расчлененной стенкой, хотя и с более мелкими ячеями, чем у *Cyclammina pacifica*. К ней принадлежат среднемиоценовая *Cyclammina pilvoensis* Voloshinova, верхнемиоценовая *C. postpilvoensis* V. Kuznetzova (msc.), *Cyclammina pusilla* Brady, появляющаяся в миоцене и известная в современных морях (по данным Асано, *Cyclammina pusilla* распространена у берегов Японии).

Вторая ветвь, по нашим представлениям, отходит от *Cyclammina elegans* Cushman. Эта ветвь представлена видами, характеризующимися крупными раковинами (от 2 до 6 *мм*), часто с большим количеством камер в наружном обороте (иногда до 20) и с чрезвычайно усложняющейся в процессе развития структурой стенки. Так, у миоценовой *Cyclammina okuharai* Tai наблюдается наиболее сложный рисунок строения камер. Нужно отметить, что у всех дальневосточных цикламмин вещественный состав стенки примерно одинаков. Наружный слой сложен в основном скрытокристаллическим, иногда и тонкозернистым халцедоном и окрашен в буроватые тона окислами железа. Внутренняя часть стенки раковин обычно заполнена как халцедоном, так и угловатыми неокатанными зернами кварца, иногда единичными зернами полевых шпатов размерами от 1 до 5, редко до 10 *мк*. Никаких признаков известкового вещества в раковинах цикламмин мы не обнаружили ни при петрографическом изучении шлифов, ни при действии на них соляной кислотой. Раковины лежали в кислоте двое суток, но ничуть не изменились.

Европейские цикламмины образуют несомненно самостоятельную группу видов, примыкающих к *Cyclammina amplectens* Grzybowski. Они

значительно отличаются от тихоокеанских своими незначительными размерами, но по структуре стенки напоминают виды группы *Cyclammina pacifica*. Группа *Cyclammina amplectens*, состоящая, по-видимому, из нескольких видов, появляется в эоцене Карпатской области и заканчивается в майкопской свите Кавказа видом, описанным ранее Н. Н. Субботиной под названием *Cyclammina constrictimargo* Stewart et Stewart, а в последнее время вполне правильно выделенным В. Г. Морозовой в новый вид.

Стратиграфическое значение литуолид при их хорошей изученности несомненно. В третичных отложениях Сахалина много видов являются руководящими для слоев определенного возраста. Так, в нижнем миоцене выделяется зона *Haplophragmoides laminatus* с характерным для нее комплексом литуолид, в число которых входят: *Ammomarginulina matchigarica* Volosh., *Haplophragmoides oblongus* Volosh., *Circus multicameratus* Volosh., *Cyclammina pacifica* Beck.

В раннем среднем миоцене выделяется зона *Haplophragmoides indentatus* также с характерными для нее видами литуолид: *Ammomarginulina troptunensis* Volosh., *Cyclammina pilvoensis* Volosh., *C. okuharai* Tai. Для позднего среднего миоцена — начала верхнего миоцена характерны *Ammomarginulina rugosa* Volosh., *Haplophragmoides circumsulcatus* Volosh., (табл. II, фиг. 2*а*, *б*), *Cyclammina praecancellata* Volosh., *C.* aff. *constrictimargo* Stewart et Stewart. В конце верхнего миоцена почти все литуолиды исчезают и в значительном количестве встречается в основном *Haplophragmoides impressus* Volosh., иногда *H. carinatus* Cushman et Renz и верхнемиоценовая форма этой группы видов со слегка развернутой раковиной — *H. circumsulcatus* Volosh. (msc.).

Интересным фактом является то, что в плиоцене как Сахалина, так и Японии литуолиды исчезают почти полностью (встречаются редкие единичные экземпляры аммомаргинулин и гаплофрагмоидесов).

В современных морях и океанах представители семейства Lituolidae распространены очень широко, обитая как на незначительных глубинах, так и в области абиссали. Так, например, представители рода *Ammotium* [*A. cassis* (Parker)] обнаружены в заливе Неуту (2-я бухта) Охотского моря на глубинах менее 10 *м* (Волошинова и Петров, 1939).

По данным Х. М. Саидовой (1961), *Ammotium cassis* (Parker) распространен исключительно на шельфе на глубинах до 400 *м*. Наиболее благоприятными глубинами их распространения являются глубины от 100 до 200 *м*.

Различные виды родов *Haplophragmoides, Cribrostomoides, Recurvoides* распространены в различных частях современных океанов, обитая как на незначительных глубинах, так и в области абиссали.

Современные цикламмины являются по преимуществу обитателями абиссали. Так, *Cyclammina cancellata* Brady, по данным Х. М. Саидовой (1961), обитает в северо-западной части Тихого океана и в Беринговом море на глубинах от 2700 до 7700 *м*, с наиболее частой встречаемостью на глубинах от 4000 до 6000 *м*. На аналогичных глубинах (от 4000 до 6200 *м*) обитает в Тихом океане *Cyclammina bradyi* Cushman. Наиболее мелководной формой является *Cyclammina* ex gr. *contorta* Pearcey, обитающая в тех же бассейнах и, кроме того, в Охотском море на глубинах от 500 до 2000 *м*, с наиболее частым распространением на глубинах от 700 до 1000 *м*. Несколько иными являются данные Асано, по свидетельству которого *Cyclammina cancellata* Brady (вероятно, это форма, называемая Саидовой *C.* ex gr. *contorta* Pearcey) обитает у берегов Японии на глубинах от 200 *м*.

По данным Х. М. Саидовой (1961), хотя агглютинированные фораминиферы, в том числе литуолиды, и имеют широкое распространение в пределах различных частей изученных ею бассейнов, однако наиболь-

шее их количество обитает в северо-западной части Тихого океана в области батиали и абиссали, где наибольший их максимум приурочен к глубинам от 2250 до 3250 *м*.

Комплексы ложа океана и впадин состоят исключительно из фораминифер с агглютинированной раковиной, при полном отсутствии известковых. Х. М. Саидова объясняет это обстоятельство природой агглютинированных и известковых фораминифер. Известковые для построения раковины усваивают карбонат кальция из воды, насыщенной им на глубинах до 3000 *м*, где распространены относительно теплые водные массы с температурой от 1,7 до 3,5°. Ниже 3000 *м* расположены более холодные водные массы с температурой от 1 до 1,3°. В этих условиях содержание карбонатов кальция незначительно, а извлекать их из воды для построения раковин при низких температурах и больших давлениях фораминиферы не могут.

Обилие песчаных фораминифер в этих местах, по мнению Х. М. Саидовой, объясняется тем, что донные осадки на глубинах более 2500—3000 *м* сильно окислены, содержат большое количество железа (до 5% и более) и поэтому насыщены окислами железа. Это создает благоприятные условия для обитания агглютинированных фораминифер, цемент которых состоит здесь преимущественно из окислов железа.

В третичное время цикламмины были широко распространены в тихоокеанском бассейне, в том числе в краевых его частях. Наибольшего распространения они достигли в олигоцене и миоцене, когда обитали на Сахалине, в Японии, на Камчатке, на Тайване, в Новой Зеландии, в меньшей степени в Северной Америке и на северо-востоке Сибири. На Сахалине они приурочены к песчаным и алевритовым некарбонатным глинам миоцена, где иногда встречаются в значительных количествах в некоторых образцах пород, составляя до 50% общего состава фораминифер. Однако общее количественное содержание фораминифер в третичных осадках Сахалина очень низко. Число фораминифер на 1 *г* осадка обычно колеблется в пределах от 0 до 2, редко достигая 5 и лишь в очень редких случаях 10 (нижний миоцен самой северной части Сахалина). Известковые фораминиферы встречаются наряду с агглютинированными почти повсеместно, лишь в некоторых случаях они отсутствуют или составляют незначительный процент числа агглютинированных. Большей частью они развиты примерно в равных пропорциях, за исключением некоторых горизонтов, где песчаные фораминиферы явно преобладают.

Миоценовый бассейн на Сахалине характеризовался небольшими глубинами. Это была преимущественно область шельфа с глубинами до 200 *м* и только в редких случаях в некоторых местах несколько бо́льшими, но во всяком случае не превышавшими 400—500 *м*. Быстрое накопление терригенного материала, сносимого мощными третичными реками, влияние которых ощущалось на значительных территориях, оказывало неблагоприятное влияние на развитие микрофауны как фораминифер, так и радиолярий и остракод. Бассейн был относительно теплым, на что указывает довольно широкое распространение в миоцене представителей рода *Streblus*, видов, близких к обитавшим в то время в миоценовых бассейнах Японии, где существовал субтропический климат. Интересно то, что цикламмины и стреблусы на Сахалине иногда встречаются в одних и тех же горизонтах, как, например, в низах окобыкайской свиты Катангли и в районе р. Даги, причем они явно непереотложенные и неокатанные. Таким образом, условия обитания цикламмин в третичное время были совершенно иными, чем в современных бассейнах.

В верхних горизонтах позднего миоцена в связи со значительным уменьшением глубин сахалинского бассейна (до 50—100 *м*) цикламмины исчезают. Исчезают также и представители родов *Haplophragmoi-*

des и *Ammomarginulina*. Вероятно, это связано в основном с изменением осадков, которые становятся все более песчаными и не содержат сколько-нибудь заметного количества железа и тем более окислов железа, столь необходимых для цемента. Интересно, что в песчаных фациях среднего плиоцена, известных на Сахалине под названием «горизонта разнозернистых песков», в отдельных прослоях обитают довольно многочисленные *Miliammina* cf. *fusca* (Brady), *Trochamminisca* cf. *macrescens* (Brady), характерные для прибрежной зоны. Раковины как тех, так и других состоят из черной хитиноидной пленки, часто сохраняющейся в ископаемом состоянии, и тонкого слоя чрезвычайно мелкозернистого кремнистого материала. В данном случае, вероятно, цементом является органическое хитиноидное вещество, к которому приклеиваются песчинки, если только они не являются зернами кремнистого вещества секреторного происхождения.

Для дальнейших плодотворных исследований литуолид, как и для изучения агглютинированных форм вообще, необходимо обращать больше внимания на вещественный состав и структуру стенки. Детальные исследования в этом направлении помогут воссоздать картину эволюционного развития сначала отдельных групп родственных видов, а затем и более обширных групп, являющихся естественными таксонами более высоких рангов. Только таким образом можно создать естественную классификацию литуолид.

ЛИТЕРАТУРА

Богданович А. К. и Дмитриева Р. Г. 1956. О халцедоне в стенках фораминифер.— Докл. АН СССР, т. CVII (107), № 6.

Виноградов А. П. 1935. Химический элементарный состав организмов моря. М.

Волошинова Н. А. 1960. Успехи микропалеонтологии в деле изучения внутреннего строения фораминифер.— Труды первого семинара по микрофауне. Гостоптехиздат.

Волошинова Н. А. и Будашева А. И. 1961. Литуолиды и трохамминиды из третичных отложений о-ва Сахалина и полуострова Камчатки.— Труды ВНИГРИ, вып. 170, «Микрофауна СССР», сб. XII.

Волошинова Н. А. и Петров А. В. 1939. Фораминиферы из заливов Охотского моря (восточное побережье о-ва Сахалина).— Труды НГРИ, сер. А, вып. 125.

Основы палеонтологии. 1959. Общая часть. Простейшие. Изд-во АН СССР.

Саидова Х. М. 1961. Экология фораминифер и палеогеография дальневосточных морей СССР и северо-западной части Тихого океана. Изд-во АН СССР, Ин-т океанологии.

Сигаль Ж. 1956. Фораминиферы. Перев. с франц. под ред. Н. Н. Субботиной. Гостоптехиздат.

Субботина Н. Н. 1936. О находке фораминифер в верхнем майкопе на Северном Кавказе.— Труды НГРИ, сер. Б, вып. 60.

Asano K. 1951. Illustrated Catalogue of Japanese Tertiary smaller Foraminifera, pt. 10. Lituolidae.

Asano K. 1958. Some Paleogene smaller Foraminifera from Japan.— Sci. Rept. Tohoku Univ. Sendai, Japan, 2 ser. (Geology), v. 29.

Bartenstein H. 1952. Taxonomische Bemerkungen zu den Ammobaculites, Haplophragmium, Lituola und verwandten Gattungen.— Senckenbergiana, v. 33, N 4—6.

Beck R. S. 1943. Eocene Foraminifera from Cowlitz River, Lewis County, Washington.— Journ. Paleont., v. 17.

Brady H. B. 1879. Notes on some of the reticularian Rhizopoda of the «Challenger» expedition. 1. On new or little known arenaceous types.— Quart. Journ. Micr. Sci., n. s., v. 19, N 73.

Brady H. B. 1884. Report on Foraminifera dredged by H. M. S. «Challenger» during the years 1873—1876.— Rept. Voy. Challenger, Zoology, v. IX.

Bronnimann P. 1951. Internal structure of Cyclammina cancellata.— J. Paleont., v. 25, N 6.

Cushman J. A. 1948. Foraminifera, their classification and economic use. 4-th ed.

Ellis B. F. and Messina A. 1940. Catalogue of Foraminifera.— Amer. Mus. Nat. Hist.

Hofker J. 1957. Foraminiferen der Oberkreide von Nordwestdeutschland und Holland.— Beih. Geol. Jahrb., H. 27.

Maync W. 1952. Critical taxonomic study and nomenclatural revision of the Lituolidae, based upon the prototype of the family. Lituola nautiloidea Lamarck, 1804.— Contr. Cushm. Found. Foram. Res., v. 3, pt. 2.

Stschedrina Z. 1936. Alveolophragmium orbiculatum, nov. gen., nov. sp.— Zool. Anzeiger, Bd. 114.
Tai Y. 1959. Miocene microbiostratigraphy of West Honshû, Japan.— Journ. Sci. Hiroshima Univ., ser. 2, v. 2, N 4.
Takayanagi Y. 1960. Cretaceous Foraminifera from Hokkaido, Japan.— Sci. Rept. Tohoku Univ. Sendai, Japan, 2 ser. Geology, v. 32, N 1.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Таблица I

Фиг. *1. Alveolophragmium orbiculatum* Stschedrina, × 20, Японское море, современный. Поперечное (экваториальное) сечение. По Волошиновой, «Основы палеонтологии», 1959.

Фиг. *2—4. Pseudocyclammina lituus* (Yokoyama). В. юра—н. мел Японии.

2 — внешний вид; *3* — поперечное сечение, × 40; *4* — вид с устьевой стороны (по Yokoyama, Гэллоуэй, 1933).

Фиг. *5а, б. Haplophragmium aequale* (Roemer). Продольное и поперечное сечение однорядной части: хорошо видно альвеолярное строение (Hofker, 1957).

Фиг. *6. Cyclammina praecancellata* Voloshinova, × 20. Сахалин, в. миоцен. Экваториальное сечение.

Фиг. *7. Loftusia persica* Brady. Столбчатая структура с интерсептальными столбиками и подэпидермическими перегородками (*с* — септы; *ис* — интерсептальные столбики; *у* — устья; *зпэ* — подэпидермическая зона) (по Сигалю, 1956).

Фиг. *8. Beisselina aquisgranensis* (Beissel). Структура внутренних перегородок.

8а — продольное сечение через раковину, *8б* — поперечное сечение (Hofker, 1957).

Таблица II

Фиг. *1. Haplophragmoides carinatus* Cushman et Renz, × 47. Сахалин, п-в Шмидта, пильская свита, средний миоцен.

1а — вид сбоку, *1б* — вид с устьевой стороны (по Волошиновой и Будашевой, 1961).

Фиг. *2а, б. Haplophragmoides circumsulcatus* Voloshinova (MS), × 47. Сахалин, Катангли, окобыкайская свита, в. миоцен (по Волошиновой и Будашевой, 1961).

Фиг. *3. Haplophragmoides carinatus* Cushman et Renz, × 75. Сахалин, п-в Шмидта, пильская свита, ср. миоцен. Поперечное сечение (по Волошиновой и Будашевой, 1961).

Фиг. *4а, б. Ammomarginulina troptunensis* Voloshinova, 47. Сахалин, Троптун, пильская свита, ср. миоцен (по Волошиновой и Будашевой, 1961).

Фиг. *5а, б. Ammomarginulina rugosa* Voloshinova, ×35. Сахалин, Оха, окобыкайская свита, в. миоцен.

Фиг. *6а, б*; *7. Circus multicameratus* Voloshinova, × 47. Сахалин, п-в Шмидта, тумская свита, н. миоцен.

6а, б — вид с боковых сторон; *в* — вид с устьевой стороны; *7* — экземпляр в касторовом масле с просвечивающими камерами (по Волошиновой и Будашевой, 1961).

Таблица III

Фиг. *1—2. Reticulophragmium* cf. *venezuelanum* (Maync), ×47. Камчатка, Корн, в. олигоцен.

1а — вид сбоку, *1б* — вид с устьевой стороны; *2* — разломанная камера, показывающая альвеолярное строение (по Волошиновой и Будашевой, 1961).

Фиг. *3а, б. Cyclammina pacifica* Beck, ×19. Камчатка, Хромовская площадь, н. олигоцен.

3а — вид сбоку, *3б* — вид с устьевой стороны (по Волошиновой и Будашевой, 1961).

Фиг. *4. Cyclammina pacifica* Beck, × 35. Сахалин, п-в Шмидта, тумская свита, н. миоцен. Молодой экземпляр в касторовом масле; видны крупные, слабо расчлененные альвеолы (по Волошиновой и Будашевой, 1961).

Фиг. *5. Cyclammina cushmani* Voloshinova, × 33. Камчатка, Корн, в. олигоцен. Поперечное (экваториальное) сечение: стенка, слабо расчлененная крупными альвеолами (по Волошиновой и Будашевой, 1961).

Фиг. *6а, б. Cyclammina praecancellata* Voloshinova, × 19. Сахалин, Катангли, окобыкайская свита, в. миоцен.

6 а — вид сбоку, *6б* — вид с устьевой стороны (по Волошиновой и Будашевой, 1961).

Фиг. *7, 8. Cyclammina praecancellata* Voloshinova, Сахалин, Катангли, обыкайская свита, в. миоцен.

7 — поперечное (экваториальное) сечение микросферической формы, × 35; *8* — фрагмент, × 72. Сильно расчлененная мелкоячеистая структура сложноальвеолярного строения (по Волошиновой и Будашевой, 1961).

Таблица I

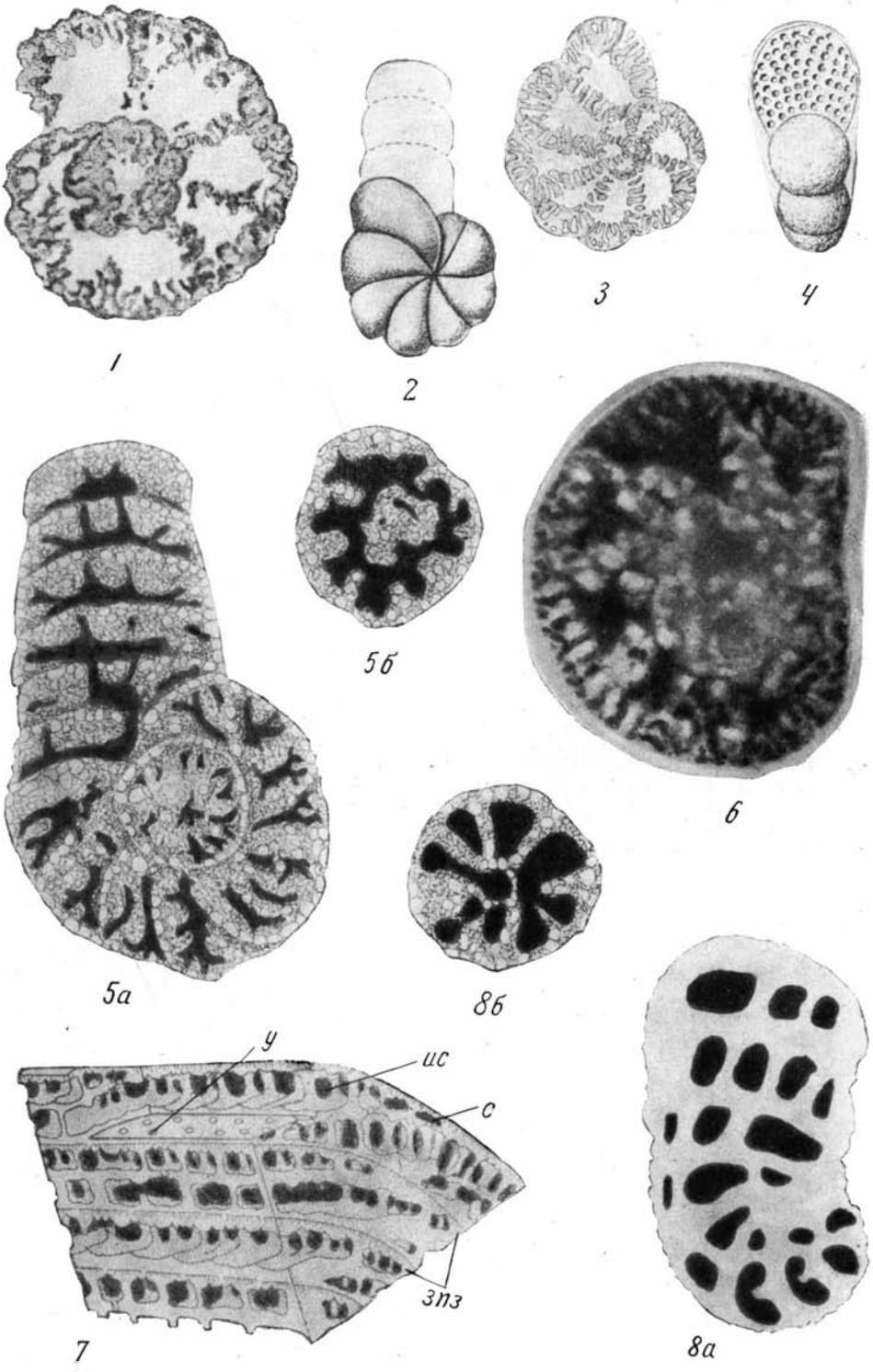
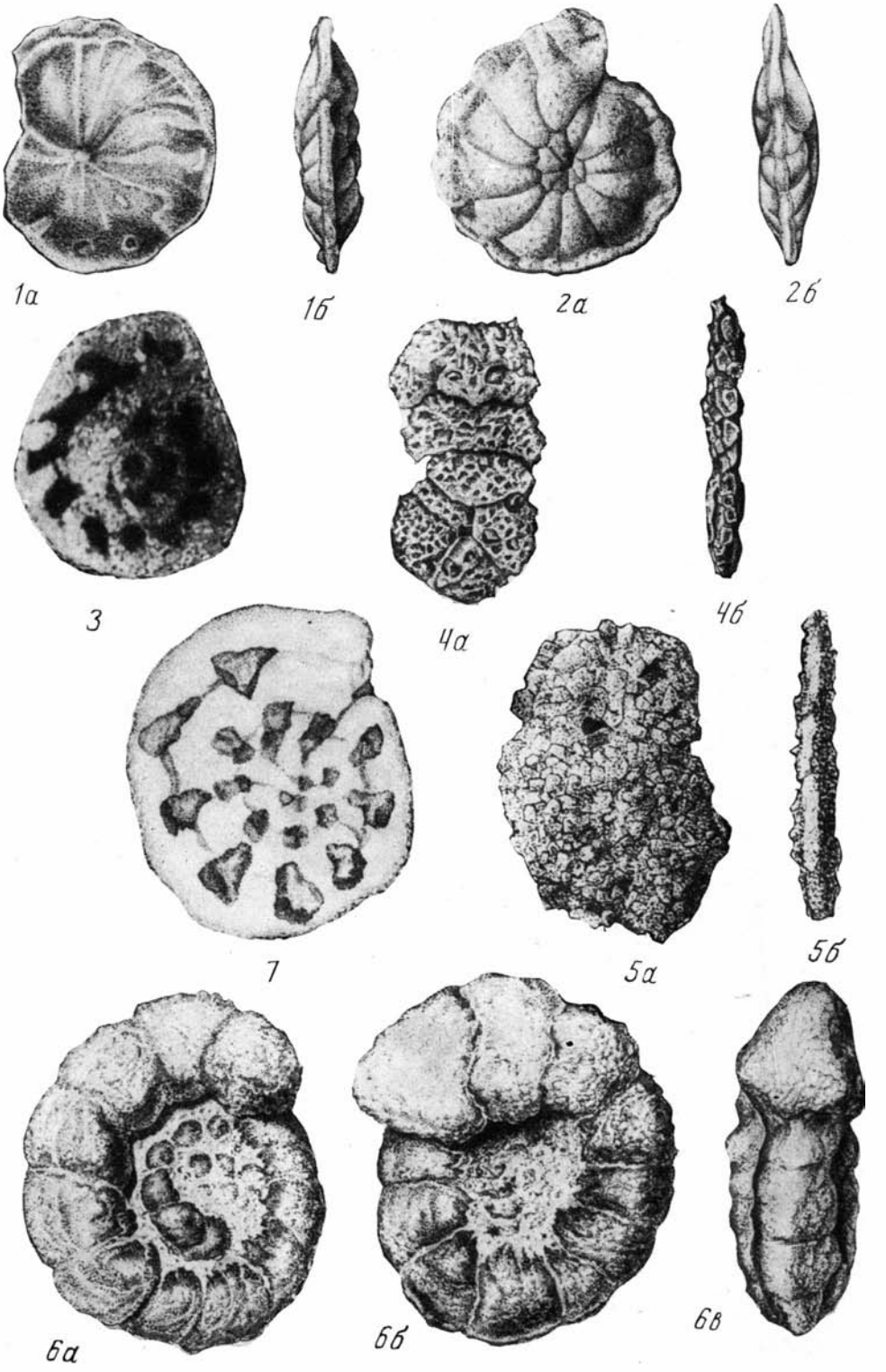
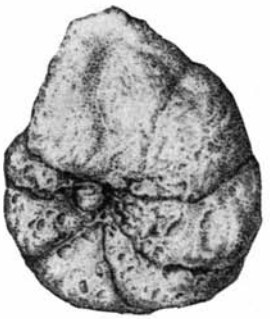


Таблица II





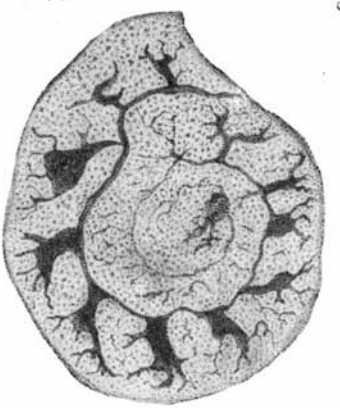
1а

1б

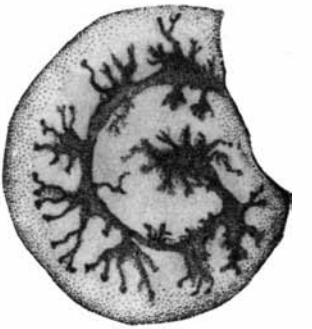
3а

3б

2



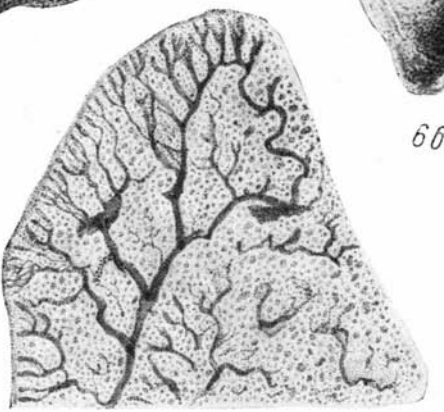
5



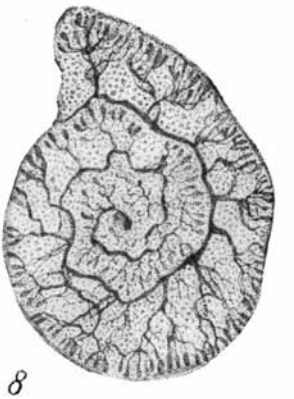
4

6а

6б



7



8

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

М. Я. СЕРОВА
(Геологический институт АН СССР)

ЗНАЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РОДА *CYCLAMMINA* ДЛЯ ТАКСОНОМИИ НА ПРИМЕРЕ *CYCLAMMINA CANCELLATA* BRADY

При диагностике агглютинирующих фораминифер микропалеонтологи встречаются с большими трудностями по двум причинам. Во-первых, изучена эта группа простейших несравненно более слабо, чем известковые фораминиферы, и, во-вторых, в ископаемом состоянии в силу прижизненной эластичности стенки раковины песчаных фораминифер испытывают более сильную деформацию. Последнее особенно типично для отложений геосинклинальных областей, где процессы диагенеза и метаморфизма проявляются в большей степени.

В результате деформации агглютинирующих фораминифер значительно искажается прижизненная форма раковинки, изменяется первичная структура, а нередко и состав стенки раковин. При этом, чем более сложно устроена раковинка, тем труднее бывает установить ее первоначальные очертания и форму. Так, например, раковины цикламмин, трохаммин, гаплофрагмоидесов и других групп со сложной спиралью навивания наиболее сильно деформируются по сравнению с более просто устроенными одноостными или однокамерными песчаными фораминиферами.

В результате деформации многие видовые признаки, вполне пригодные при диагностике современных песчаных форм, совершенно утрачивают свое значение, как только мы переходим к работе с ископаемым материалом.

Так, например, для представителей рода *Cyclammina* в качестве характерных видовых признаков принимаются относительные размеры раковины, степень ее инволютности, степень сжатия с боковых сторон, степень вздутости раковинки (отношение диаметра Д к толщине Т), характер периферического края, число камер в последнем обороте, характер септальных швов и пупочной области. В последнее время в качестве одного из ведущих диагностических признаков Н. А. Волошинова и А. И. Будашева (1961) ввели признак внутренней структуры стенки раковинки цикламмин.

Однако у форм, подвергшихся деформации, многие из этих признаков не могут быть использованы в качестве диагностических. В частности, при деформации в зависимости от направления действующих сил по отношению к оси навивания изменяются такие признаки, как степень вздутости раковин, характер периферического края, форма септальных швов и пупочной области. Вследствие деформации и вторичной минерализации

изменяется также и характер альвеолярного рисунка стенки цикламмин. Фактически не изменяющимися остаются только такие признаки, как размеры раковин, степень инволютности и число камер в последнем обороте.

Естественно, что чем меньше таких признаков остается, тем бо́льшую ценность они приобретают для палеонтолога. И тогда естественно встает вопрос — насколько эти признаки являются важными для диагностики видов цикламмин и будут ли они достаточными при определении видов.

Для того чтобы иметь возможность подойти к оценке таксономического значения того или иного морфологического признака, принятого при диагностике цикламмин, и определить пригодность этого признака для ископаемых форм, нам казалось необходимым прежде всего обратиться к современному материалу и затем провести сравнительное изучение границ изменчивости некоторых признаков как на современном, так и на ископаемом материале.

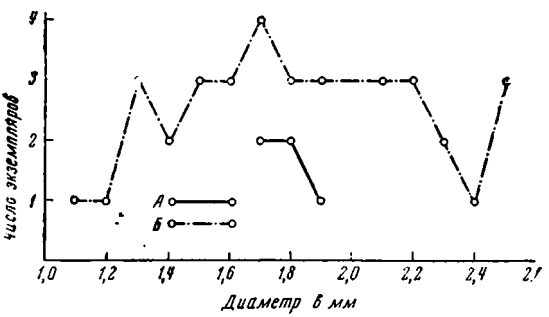


Рис. 1. Кривая изменения диаметра раковины у форм мега- и микросферической генерации *Cyclammina cancellata*

А — мегасферическая генерация, *Б* — микросферическая генерация

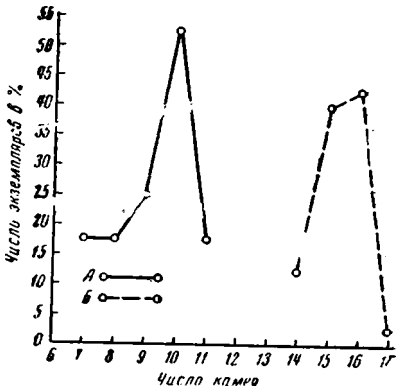


Рис. 2. Кривая изменения числа камер в последнем обороте спирали у *Cyclammina cancellata*

А — мегасферическая генерация, *Б* — микросферическая генерация

Для более объективной характеристики внутривидовой и индивидуальной изменчивости таких видовых признаков, как число камер в последнем обороте спирали, степень вздутия раковинки (отношение диаметра к толщине), увеличение размера камер по мере роста раковинки (отношение большого диаметра к малому, отношение толщины предыдущего и последующего оборотов) и других морфологических признаков, которые могут быть измерены и численно выражены, была применена методика вариационно-статической обработки материала. Особое внимание было обращено также и на изучение внутреннего строения и структуры стенки современных и ископаемых цикламмин.

Исследовались раковины вида *Cyclammina cancellata* Brady из популяции, взятой с глубины 5070 *м* в северной части Тихого океана (материалы Ю. М. Беляева, Институт океанологии АН СССР).

Характеристика внешних морфологических признаков этого вида подробно изложена в монографиях Брэди (Brady, 1879, 1884), поэтому на них мы останавливаться не будем и в дальнейшем изложении приведем только те данные и наблюдения, которые дополняют характеристику, данную этому виду Брэди, и позволяют критически подойти к оценке таксономического значения отдельных признаков.

В изученной популяции цикламмины были представлены 50 экземплярами как мега- так и микросферической генерации. Формы микро-

сферической генерации количественно резко преобладали над мегасферическими особями и составляли примерно 85% от всей популяции цикламмин. Выделение форм разных генераций по внешним морфологическим признакам не представляло затруднений, так как особи мегасферической генерации отличаются меньшим числом камер и более выпуклой пупочной областью.

ВНЕШНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Микросферическая генерация

Микросферическая генерация в популяции представлена 42 особями. Сохранность раковин весьма различная. Наряду с особями, имеющими блестящую гладкую поверхность (табл. I, фиг. 1, 2), встречаются формы, у которых внешний тонкий слой отсутствует благодаря механическому истиранию о грунт и обнажена характерная «сотовая» поверхность (табл. I, фиг. 5—8).

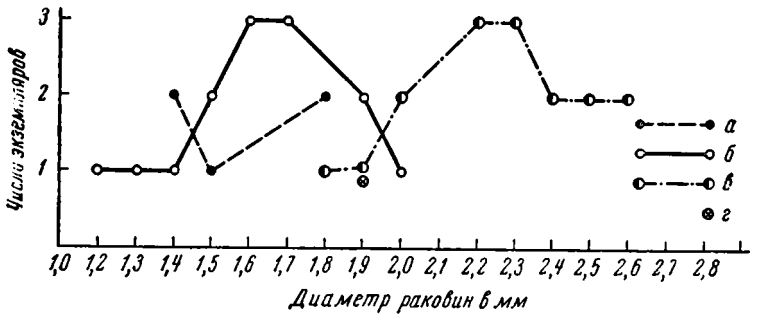


Рис. 3. Кривая изменения соотношения между числом камер в последнем обороте и диаметром раковины у *Cyclammina cancellata* (микросферическая генерация)

а — особи с 14 камерами в последнем обороте, *б* — то же с 15, *в* — то же с 16, *г* — то же с 17

Размеры раковин данной популяции также изменяются в больших пределах. Устанавливается непрерывный ряд форм от мелких экземпляров диаметром в 1 *мм* и до крупных, имеющих диаметр до 3 *мм*. Резкого численного преобладания форм какого-либо одного размера над другими не наблюдается (рис. 1).

Признак числа камер в последнем обороте имеет несравненно более узкие пределы изменчивости. Статистическая характеристика этого признака более устойчива и дает на графике отчетливую одновершинную кривую. Колебание числа камер в последнем обороте у форм микросферической генерации изменяется от 14 до 17. Отчетливо преобладают пятнадцати- и шестнадцатикамерные формы (рис. 2).

При анализе зависимости между числом камер в последнем обороте и диаметром раковинки выясняется следующее: шестнадцатикамерные формы, преобладающие в популяции, имеют более или менее средние размеры, и диаметр их изменяется от 1,7 до 2,5 *мм* (рис. 3). Пятнадцатикамерные формы, число которых также довольно велико и составляет 40% от общего числа микросферических особей популяции, имеют меньшие размеры, от 1 до 1,8 *мм*. Как в первом, так и во втором случае наблюдаются одновершинные, хотя и несколько растянутые кривые, отражающие зависимость между числом камер в последнем обороте и диаметром раковинки, которые лишь незначительно перекрывают друг друга (фиг. 3).

Аналогичная картина наблюдается и при анализе зависимости отношения диаметра раковины к ее толщине, характеризующей степень вздутости раковины.

У микросферических особей диаметр превышает толщину раковинки в целом примерно в 1—2,8 раза. В большем количестве встречаются особи, у которых диаметр превышает толщину в 2—2,5 раза (фиг. 4). При графическом изображении этих отношений отдельно для 14-, 15- и 16-камерных форм, для каждой из этих групп получаются довольно четкие кривые с различными медианами, которые лишь незначительно перекрывают друг друга. У пятнадцатикамерных форм преобладают особи с диаметром, превышающим толщину в 2 раза, у шестнадцатикамерных — в 2,4 раза (рис. 4). Подобное расхождение определенных признаков для пятнадцати- и шестнадцатикамерных форм можно было бы объяснить различными стадиями роста и предположить, что в исследованной популяции представлены особи, находящиеся на разных стадиях онтогенического развития; в частности, шестнадцатикамерные формы, как более крупные, соответствуют более поздней стадии развития по сравнению с пятнадцатикамерными. Однако изучение этих же форм в шлифах и пришлифовках показало, что как крупные шестнадцатикамерные формы, так и пятнадцатикамерные с меньшим диаметром находятся примерно на одной и той же стадии индивидуального развития, о чем свидетельствует одинаковое число оборотов спирали у тех и других форм (табл. III, фиг. 24—27; табл. IV, фиг. 30—34). По-видимому, в данной популяции мы скорее всего имеем дело с двумя различными группами форм в пределах одного вида, которые характеризуются разным числом камер в последнем обороте и разными параметрами основных измерений. Однако изменчивость их не выходит за пределы внутривидовой.

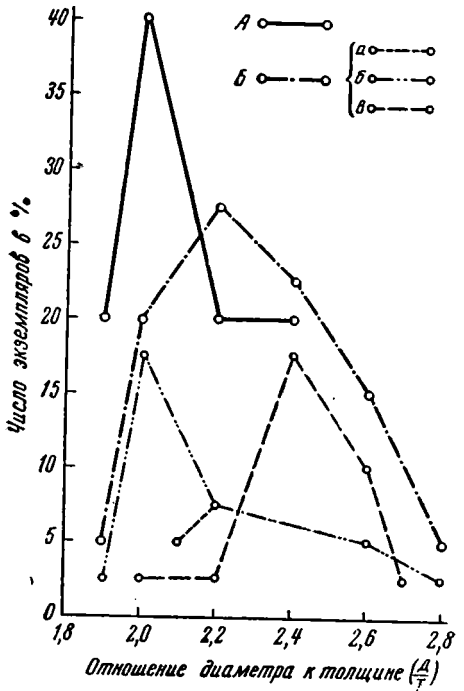


Рис. 4. Кривые изменения отношения диаметра к толщине у *Cyclammina cancellata*

А — мегасферическая генерация, *Б* — микросферическая генерация, *а* — особи с 14 камерами в последнем обороте, *б* — то же с 15, *в* — то же с 16

Ясная картина наблюдается также при изучении изменения высоты камер по мере роста раковины, которое выражается отношением диаметра последнего оборота раковины (большой диаметр Д) к диаметру предпоследнего оборота (малый диаметр d). На графике это отношение выражается четкой одновершинной кривой, показывающей, что в популяции преобладают особи, у которых большой диаметр в 1,3 раза больше малого.

Кроме перечисленных признаков для форм микросферической генерации характерно наличие отчетливо выраженного узкого пупка, как правило, всегда углубленного. У более крупных экземпляров несколько последних камер не доходит до центра, и раковинка становится как бы полуэволютной. По всей вероятности, некоторая эволютность характерна для старческой стадии развития, так же как и уменьшение числа камер в обороте у отдельных наиболее крупных экземпляров.

Мегасферическая генерация

Мегасферическая генерация вида *Cyclammina cancellata* Brady в популяции была представлена незначительным числом экземпляров. У мегасферических особей раковина обычно вздутая, отчетливо выпуклая в центральной части. Характерно, что камеры первого оборота неполностью закрывают в центральной части крупную начальную камеру, и тогда она проступает в виде гладкой плоской пуговицы в центральной части (табл. I, фиг. 11, 12), создавая впечатление натечных образований дополнительного скелета, частых обычно у известковых фораминифер.

Число камер в последнем обороте у форм мегасферической генерации варьирует от 7 до 11. Однако формы семи-, восьми- и девятикамерные являются фактически особями с неполным первым оборотом спирали. У них обычно хорошо видна не только сбоку, но и с периферии часть крупной начальной камеры (табл. I, фиг. 11, 12). Статистическая обработка основных параметров, полученных при измерении раковинок, позволила, несмотря на небольшое количество материала, получить довольно четкую картину пределов изменения этих признаков.

Изменение числа камер в последнем обороте, так же как и у микросферических форм, дает четкую одновершинную кривую (рис. 2). Преобладают особи с 10—11 камерами в последнем обороте.

Степень вздутости раковинки также является довольно постоянной величиной и колеблется в незначительных пределах: диаметр превышает толщину в 2—2,5 раза (рис. 4). Примерно такие же колебания этого индекса были установлены и для микросферических форм. Отношение большого и малого диаметров у мегасферических форм также является вполне определенной и мало изменяющейся величиной.

Сравнительная оценка некоторых морфологических признаков для современных и ископаемых цикламмин

Изучение внешних морфологических признаков вида *Cyclammina cancellata* Brady из современных отложений показало, что как для микро-, так и для мегасферических генераций этого вида такие признаки, как число камер в последнем обороте спирали, степень вздутости раковинки, скорость увеличения высоты камер в процессе роста (отношение Д/Т) являются вполне устойчивыми, и пределы изменчивости их не выходят за рамки внутривидовых. Все эти признаки для современных цикламмин, несомненно, могут быть приняты в качестве ведущих диагностических признаков.

Изучение соответствующих параметров у ископаемых цикламмин из третичных отложений Камчатки, которые представлены почти исключительно деформированными особями, естественно, не дает такой четкой картины. Из ископаемых форм были изучены *Cyclammina pacifica* Beck, *C. cushmani* Volosh., *C. kristhofovitchae* Volosh., *C. ezoensis* Asano, *C. constrictimargo* Stew. et Stew. и другие виды цикламмин, которые были представлены в популяциях довольно большим числом экземпляров, достаточным для получения достоверных данных при биометрической обработке материала.

Более или менее четкие одновершинные кривые были получены только для величин, отображающих отношение большого диаметра к малому (рис. 5) и изменение числа камер в последнем обороте спирали.

При выяснении корреляционной зависимости между диаметром раковины и ее толщиной отмечено, что эта зависимость, столь четко проявляющаяся у форм хорошей сохранности (современный вид *Cyclammina cancellata* Brady), у ископаемых цикламмин в связи с деформацией раковинки изменяется в очень широких пределах, что выражается на

графике растянутыми многовершинными кривыми (рис. 5). Признак отношения диаметров последующего и предыдущего оборотов, как выяснилось, не может считаться видовым, хотя он имеет небольшие пределы изменчивости (1,2—1,9), так как он для всех изученных видов имеет более или менее одинаковое значение.

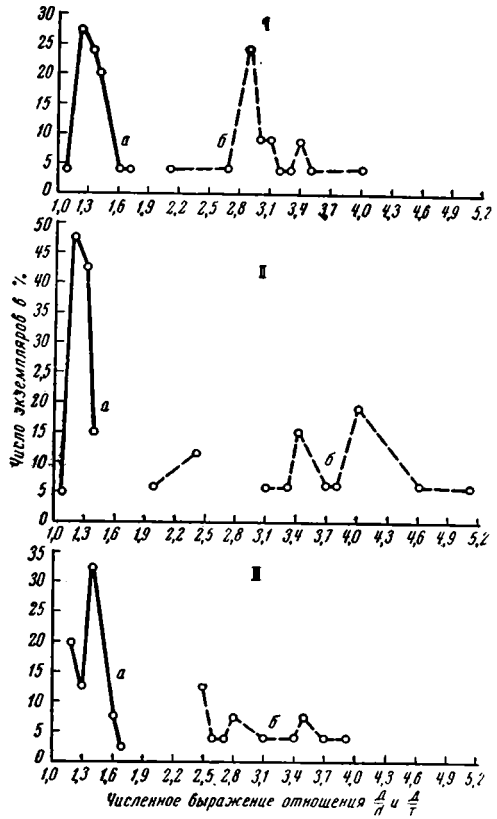


Рис. 5. Кривая соотношения большого диаметра к малому $\left(\frac{D}{d}\right)$ и большого диаметра к толщине $\left(\frac{D}{T}\right)$ у *Ciclammina cushmani* Volosh. (I), *C. krishtofovitchae* Volosh. (II), *C. pacifica* Beck. (III)

а — отношение $\frac{Д}{d}$, б — отношение $\frac{Д}{T}$

Таким образом, сравнительная статистическая оценка некоторых внешних морфологических признаков цикламмин позволяет прийти к выводу, что отдельные признаки, являющиеся ведущими при диагностике цикламмин, сохранивших прижизненную форму раковины (степень вздутости, характер периферического края и другие), не могут быть использованы при определении деформированных ископаемых цикламмин. Поэтому трудоемкий процесс измерения основных параметров цикламмин (диаметры большой и малый, толщина) с целью дальнейшей их биометрической обработки и использования при определении видов не дает положительных результатов в тех случаях, когда мы имеем дело с деформированными раковинами, и не может быть рекомендован в качестве рабочего метода.

В связи с этим еще большее значение приобретают признаки, не зависящие от степени сохранности материала. К числу последних относится число камер в последнем обороте спирали. Это число в объеме различных видов одной и той же генерации, как показали наблюдения, изменяется весьма незначительно, в пределах одной-двух камер. Поэтому при определении цикламмин весьма важно тщательно подходить к выявлению в популяции форм различных генераций, характеризующихся, как правило, резко различным числом камер в последнем обороте, а также четко определять границы изменчивости числа камер в последнем обороте каждой генерации.

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ, СТРУКТУРА И СОСТАВ СТЕНКИ РАКОВИНЫ ЦИКЛАММИН

Изучение внутреннего строения современной *Cyclammina cancellata* Brady полностью подтверждает и в некоторой степени дополняет представления Бронниманна (1951), Хагена и Зиглера (1957), Майнца (1956, 1959), Зиглера (1959) и других авторов об альвеолярном, а не лабиринтовом строении стенки цикламмин. Внутреннее строение и струк-

тура стенки изучались в многочисленных шлифах и пришлифовках на различно ориентированных срезах ископаемых и современных цикламмин, как мега-, так и микросферических генераций. Ниже приводится характеристика внутреннего строения и структуры стенки особей каждой генерации.

Начальная камера и характер навивания спирали

Внутреннее строение форм мега- и микросферических генераций весьма различно. Особи микросферической генерации имеют очень маленькую камеру (ее диаметр не превышает 15 *мк*) и 48—60 последующих камер, образующих 4,5—5 оборотов спирали (табл. III, фиг. 24—27, табл. IV, фиг. 30—34).

Характерно, что число камер в одном обороте непрерывно изменяется в процессе роста раковинки. Характер изменения числа камер в последовательных оборотах микросферической генерации и изменение диаметра каждого последующего оборота представлены на табл. I и рис. 6, 7 (счет оборотов ведется от поздних к более ранним).

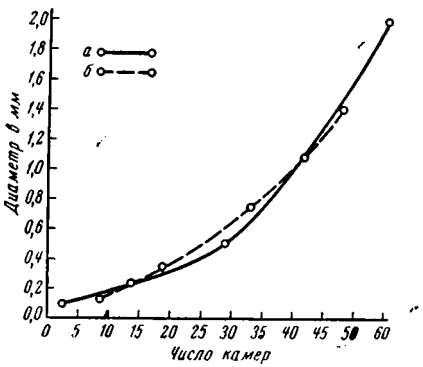


Рис. 6. Кривая изменения диаметра раковины и числа камер у особей микросферической генерации *Cyclammina cancellata* в процессе онтогенетического развития

а — особи с 15 камерами в последнем обороте, *б* — то же с 16 камерами в последнем обороте

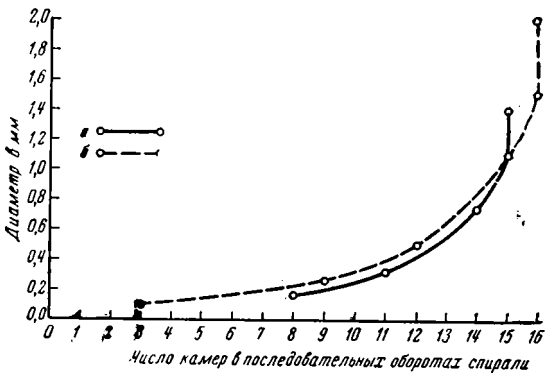


Рис. 7. Кривая изменения числа камер в последовательных оборотах спирали у особей микросферической генерации *Cyclammina cancellata*

а — особи с 15 камерами в последнем обороте, *б* — то же с 16 камерами в последнем обороте

Изменение числа камер и величины диаметра оборотов раковин

№ шлифа	Параметр	V	IV	III	II	I	Общее число камер
291	Число камер в обороте	16	14	12	8	3	53 + нач.
	Диаметр, *мм* . .	1,5	1,5	—	—	—	
б/н	Число камер в обороте	16	15	13	9	5	58 + нач.
	Диаметр, *мм* . . .	2	1,08	0,5	0,23	0,09	
127	Число камер в обороте	15	14	11	8	3	51 + нач.
	Диаметр, *мм* . . .	1,4	0,75	0,33	0,15	0,04	

На приведенных графиках (рис. 6, 7), изображающих отношения числа камер и диаметра в последовательных оборотах спирали микро-

сферических форм, показано, что по мере роста раковинки увеличивается как ее диаметр, так и число камер в оборотах; при этом увеличение числа камер в обороте идет быстрее на начальных стадиях роста и медленнее на конечной более стабильной стадии.

Наличие среди микросферических особей изученной популяции форм, которые в последнем обороте имеют от 14 до 16 камер, указывает на то, что несмотря на различные размеры раковинок, мы имеем дело со взрослыми особями этого вида, имеющими 4—4,5 оборота спирали и более или менее установившееся число камер в последнем обороте, что отражено кривой, верхняя ветвь которой идет уже почти параллельно оси (рис. 7).

У форм мегасферической генерации диаметр начальной камеры достигает 0,6—0,8 *мм* и составляет примерно $^1/_3$ диаметра взрослой раковины. Последующие камеры в числе 10—11 образуют 1—1,5 оборота спирали. Начальная камера обычно хорошо бывает видна в шлифах (табл. V, фиг. 35, 38), пришлифовках (табл. II, фиг. 19—21) или просто при расколе раковины по оси навивания (табл. II, фиг. 15, 16, 18) при помощи бритвы или препарировальной иглы (табл. II, фиг. 13—18). Камера слегка вытянута по оси навивания. Наибольший диаметр ее 0,8 *мм*, наименьший — 0,67 *мм*. Толщина стенки 0,06—0,09 *мм*. На одной из сторон начальной камеры видны многочисленные (до 20—25 шт.) мелкие округлые отверстия, которые пронизывают не всю камеру, а только примерно $^1/_3$ ее поверхности.

Отверстия эти обычно бывают прикрыты тонким налетом ила (табл. I, фиг. 15), который легко устраняется, если разломанную раковину поместить на несколько минут в каплю перекиси водорода. Диаметр отверстий не более 0,004 *мм*. Расположены они довольно густо, но без какой-либо определенной закономерности. Поверхность, покрытая отверстиями, протягивается по оси навивания с одной стороны раковины на другую (табл. II, фиг. 22).

На начальной камере микросферических особей подобные отверстия не обнаружены.

Строение стенки камер

В большинстве описательных и монографических работ и справочной литературе стенка цикламмин определяется как лабиринтовая, сложнолабиринтовая и т. д. При этом предполагается, что полости камер в процессе развития особи заполняются вторичными выростами стенки, имеющими различную форму ветвления.

Однако еще в очень старых работах Карпентера (Carpenter, 1881) и Брэди (Brady, 1879, 1884), которые до сих пор являются образцом детальности и тщательности проведенных исследований, отмечалось, что «полости камер цикламмин почти полностью заполнены трубчатыми выростами» («tubular grouth», Brady, 1879). «Эти ходы не есть простые и случайные углубления, а имеют правильное строение, и песчаные зерна, образующие стенку камер, расположены и сцементированы в определенном порядке» (Brady, 1884, стр. 351).

В работах последних годов Майнца (Maync, 1949, 1952), Бронниманна (Bronnimann, 1951), Хагна и Зиглера (Hagn, Ziegler, 1957), Зиглера (Ziegler, 1959), Н. А. Волошиновой (1960), Н. А. Волошиновой и А. И. Будашевой (1961) вопрос о строении и минералогическом составе стенки цикламмин или родственных им групп также освещается прямо или косвенно. Специально строению стенки *Cyclammina cancellata* из нижнемиоценовых отложений Южного Тринидада была посвящена статья Бронниманна (Bronnimann, 1951), в которой автор приводит данные, подтверждающие альвеолярное, а не лабиринтовое строение стенки цикламмин. Н. А. Волошинова и А. И. Будашева (1961) выделяют

различные типы альвеолярного рисунка у цикламмин и считают признак расположения альвеол одним из ведущих видовых признаков.

Проведенные нами исследования подтвердили правильность высказанного положения об альвеолярном, а не лабиринтовом строении стенки камер цикламмин и показали, что стенка камер современной *Cyclammina cancellata* Brady состоит из двух отчетливо дифференцированных слоев — наружного очень тонкого, непорфорированного, и внутреннего сложноустроенного и имеющего трубчатые полости — альвеолы («tubular grouth» или «tubular passage» по Брэди). Подобный тип строения стенки хорошо виден как в шлифах, так и на плоскостях разлома раковинок.

Толщина внутреннего альвеолярного слоя изменяется по мере роста раковинки и на последних оборотах достигает значительных размеров (до 0,5 *мм*). Толщина же внешнего слоя сохраняется более или менее постоянной и не превышает 0,015 *мм*. Эти два слоя отличаются между собой также по составу и структуре слагающих их зерен. Внутренняя альвеолярная стенка так же, как и перегородки между камерами, состоит в основном из кварцевых зерен различной величины и формы и различно ориентированных в отношении положения оптических осей и в меньшем количестве из зерен халцедона. Наряду с зернами кварца встречаются акцессорные минералы: зерна полевых шпатов, аппатита, темноцветных минералов, обломки раковинок мшанок, зерна рудного минерала и т. д. Из подобных же только несколько более мелких зерен состоит и начальная камера мегасферических особей (табл. V, фиг. 35, 36). В отдельных случаях можно наблюдать, как стенка какой-либо одной альвеолярной камеры целиком состоит из одного крупного обломка какого-либо минерала (табл. IV, фиг. 32, 33), чаще кварца, который угловато вдается в полости двух соседних альвеолярных камерок. Но агглютинированные зерна, образующие стенки камер, как правило, расположены в определенном порядке и «уложены» так, что внешняя поверхность стенки камер бывает обычно гладкой. Это особенно отчетливо видно на тех экземплярах мегасферических особей, у которых еще не полностью сформирован первый оборот спирали и часть гладкой поверхности начальной камеры бывает хорошо видна (табл. I, фиг. 11, 12). Агглютинированные зерна сцементированы мелкоагрегатным глинистым веществом, слабо плеохроирующим при повороте столика микроскопа. Внешний тонкий неперфорированный слой имеет несравненно более однородный минералогический состав и представлен преимущественно мелкими хорошо отсортированными зернами кварца. Под микроскопом так же, как и в пришлифовках, граница между внутренним и внешним слоями совершенно четкая.

Альвеолы внутреннего скелетного слоя представляют собой трубчатые каналы, имеющие бутылкообразную форму с горлышком, обращенным внутрь камеры. Оси их ориентированы у периферии перпендикулярно к внешней поверхности камер и в направлении, близком к перпендикулярному, ближе к центру раковины. Расположены они в шахматном порядке, и поэтому при шлифовании одно отверстие вскрывается полностью, а второе, сопряженное с ним, только наполовину (табл. III, фиг. 29; табл. VII, фиг. 39—42).

С внутренней полостью основной камеры альвеолярные камерки сообщаются при помощи округлых отверстий, хорошо видимых на внутренней поверхности камер (табл. II, фиг. 23). Более широкий противоположный конец альвеолярных камерок, обращенный к периферии, закрыт от общения с внешней средой более тонким внешним слоем стенки. Места прикрепления стенок альвеолярных камерок к внешнему тонкому слою хорошо «проявляются» при помещении раковин в касторовое масло. Места прикрепления становятся при этом более темными, а уча-

стки, где открываются альвеолярные камерки, просвечивают белыми округлыми пятнами.

У тех форм, внешний тонкий слой стенки которых бывает разрушен полностью на всей раковинке или на отдельных ее участках, выходы альвеолярных камерок хорошо видны с поверхности, образуя рисунок, подобный пчелиным сотам (табл. I, фиг. 5—8). Такая же картина наблюдается и при шлифовании раковины параллельно боковой поверхности (табл. III, фиг. 28).

Альвеолярную стенку имеют только боковые наружные стенки камер. Перегородки же, отделяющие основные полости камер, не затронуты альвеолярной структурой. Боковые стенки камер с внутренним альвеолярным слоем значительно толще септальных перегородок и на последних оборотах в периферической части превышают их толщину в несколько раз (табл. III, фиг. 24—29).

У микросферической генерации альвеолярный тип строения стенки появляется только на 18—20-й камере, т. е. начальная камера и последующие камеры первых двух оборотов имеют простую однослойную (неальвеолярную) стенку типа стенки раковин *Haplophragmoides*, и только на камере третьего и более поздних оборотов появляется сложная двуслойная альвеолярная стенка (табл. IV, фиг. 30—33).

У форм мегасферической генерации только начальная камера имеет простую однослойную стенку; следующая за ней камера первого оборота уже имеет сложно устроенную альвеолярную внутреннюю стенку и простую наружную (табл. V, фиг. 35, 36).

Наблюдения, проведенные над многочисленными особями вида *Cyclammina cancellata* из современных отложений Тихого океана, показали, что в процессе онтогенетического развития характер строения альвеолярных камерок не изменяется. Возрастает только их число и увеличиваются относительные размеры. В шлифах и пришлифовках видно, что альвеолярные камерки ранних оборотов спирали имеют альвеолярную структуру того же самого типа, что и на более поздних стадиях онтогенеза.

Однако у вида *Cyclammina cancellata* Brady из миоценовых отложений Тринидада Бронниманн (Bronnimann, 1951) наблюдал, кроме простых альвеолярных камерок описанного нами типа, которые он называл альвеолами первого порядка («primary alveoles»), еще альвеолы второго («secondry alveoles») и третьего («tertiary alveoles») порядков, которые имеют закономерное расположение и прослеживаются на последовательных стадиях онтогенеза.

Альвеолы первого порядка Бронниманна соответствуют описанным выше у современного представителя вида *Cyclammina cancellata*.

Альвеолы второго порядка, по данным Бронниманна, представляют собой мелкие периферические выросты крупных первичных альвеол, с которыми они сообщаются узкими и короткими, часто трубчатыми, переходами. Этот тип альвеол встречается в онтогенетических стадиях обеих генераций. От каждой первичной альвеолы ответвляются от одной до трех вторичных, ориентированы они в различных направлениях, но всегда перпендикулярно к внешней стенке раковинки.

Альвеолы третьего порядка, по данным Бронниманна, представляют собой мелкие периферические дендритовидные выросты от более крупных по размеру вторичных альвеол. Сочленение и расположение у них в основном то же, что и у альвеол II порядка. В онтогенезе они появляются после развития альвеол II порядка, причем между раковинами различных генераций, как отмечает Бронниманн, не было подмечено никаких различий. Типичная картина полного дендроидального развития альвеолярной системы наблюдается, по данным Бронниманна, на последней стадии онтогенетического развития.

У раковинок современной *Cyclammina cancellata*, как уже отмечалось выше, на всех стадиях онтогенетического развития у особей обеих генераций были установлены только альвеолы первого порядка. И лишь у отдельных экземпляров на последних камерах позднего оборота наблюдается подобное описанному Бронниманном ответвление от отдельных крупных альвеол первого порядка вторичных альвеолярных камерок более мелких и более коротких. Однако картина этого ветвления не столь четкая, как описана у Бронниманна, и наблюдается далеко не у всех исследованных экземпляров.

Внутренние полости основных камер и альвеолярных камерок, начиная от начальной и до самой последней как у мега-, так и у микросферических особей, пустые и в прижизненном состоянии не заполнены никакими минеральными образованиями.

Вопрос о функциональном значении альвеолярных камерок цикламмин не нашел отражения в литературе. На мой взгляд, они служили, с одной стороны, для упрочения стенки цикламмин, так как из законов механики известно, что пустотелые цилиндры могут выдерживать гораздо бо́льшую нагрузку, чем сплошные. С другой стороны, образование в стенке раковины пустот, несомненно, облегчало ее вес.

Судя по тому, что в популяции часто встречаются раковинки, у которых на последней камере отсутствует внешний тонкий непрободенный слой и на поверхности видны выходы проксимальных концов альвеолярных камерок, представляется, что при жизни цикламмины эти альвеолярные камерки также были заполнены плазмой и открывались не только в основную внутреннюю полость камеры, но были открыты и на внешней поверхности и через них, также и через устьевые отверстия или как через поры у глобигерин и других прободенных фораминифер плазма общалась с окружающей средой. И только в конце определенного жизненного цикла, когда приходила пора строить новую камеру, эта последняя камера покрывалась как панцирем, тонким неперфорированным слоем, состоящим из мелкозернистого кремнезема. Рост этого второго внешнего слоя шел постепенно от предыдущей камеры в сторону к устьевой поверхности и в какой-то определенный момент эта тонкая пленка покрывала и устьевую поверхность.

В подтверждение этому может быть приведен тот факт, что двуслойная стенка у цикламмин наблюдается только с момента появления альвеолярных полостей. Первые 18—19 камер особей микросферической генерации, а также начальная камера мегасферической генерации имеют, как было показано раньше, однослойную стенку.

Если встать на эту точку зрения, то можно будет допустить, что наличие в популяции большого числа экземпляров с открытыми альвеолярными полостями на последней камере можно отнести не только за счет механического разрушения внешнего тонкого слоя стенки. Возможно, что на части раковин этот второй панцирный слой стенки на последней камере не успел образоваться при жизни животного. Следует указать, что подобное явление более частого отсутствия внешней стенки на последней камере было подмечено в свое время и Брэди (Brady, 1884).

Однако он это объяснял исключительно результатом механического истирания внешней стенки и считал, что в прижизненном состоянии альвеол (или «тубулярные ходы», по его терминологии) не могут быть открытыми.

Несомненно, что однозначный ответ на этот вопрос может быть получен при наблюдении цикламмин в их прижизненном состоянии. В настоящее же время оценка функционального значения альвеолярных полостей в стенке камер цикламмин не выходит из области более или менее вероятных предположений.

Вопрос о последовательности образования основной камеры и дополнительных альвеолярных камерок у агглютинирующих фораминифер, характеризующихся подобным типом строения, в настоящее время также не может считаться решенным однозначно.

Однако, исходя из наблюдений, проведенных над современным видом *Cyclammina cancellata* Brady, вряд ли можно согласиться с мнением Н. А. Волошиновой о том, что выросты во внутренней «лабиринтовой» стенке камер цикламмин являются вторичными, развивающимися и усложняющимися в процессе всей жизнедеятельности организма.

Образование сложного альвеолярного рисунка, как мне кажется, является не результатом вторичного усложнения строения стенки, а происходит в процессе онтогенетического развития организма. Другими словами, на мой взгляд, может усложняться строение стенки только каждой последующей камеры; стенка же предыдущих камер после образования последующих при жизни организма уже не изменяется. В данном случае мы склонны присоединиться к точке зрения Гофкера (Hofker, 1957) и считать, что альвеолярные камерки на последовательных стадиях роста образуются одновременно или почти одновременно с основной камерой, имеют сначала органическую, возможно, хитиноидную стенку, которая в дальнейшем укрепляется агглютинированным материалом, скрепленным кремневым цементом. Не лишено оснований предположить, что альвеолярные камерки являются несколько более поздними по времени появления, чем основная камера, но во всяком случае появление альвеол I, II и III порядков предшествует образованию внешнего тонкого слоя, покрывающего альвеолярный слой.

Строение устья

Прослеживание изменения других признаков цикламмин в процессе роста, в частности изменение формы устья в параллельных онтогенетических сериях, показало, что на камерах двух первых оборотов микросферической генерации, имеющих однослойную безальвеолярную стенку, устье представлено базальным округло-щелевидным отверстием, типичным для рода *Haplophragmoides*. С появлением более сложной альвеолярной стенки усложняется и строение устья — щелевидное базальное отверстие становится более узким, а на устьевой поверхности появляются дополнительные округлые устьевые отверстия, число которых постепенно увеличивается и на последней камере достигает десяти (табл. V, фиг. 37 и 38).

У форм мегасферической генерации, где за начальной камерой следуют камеры с альвеолярной внутренней стенкой, а спираль без альвеол не представлена, сразу же на первой камере после начальной, наряду с щелевидной апертурой на устьевой поверхности имеются округлые дырчатые устьевые отверстия.

Приведенные факты свидетельствуют о тесной связи между изменением строения стенки и устьевого аппарата, когда появление альвеолярных камерок влечет за собой и появление дополнительных устьевых отверстий.

Строение стенки ископаемых цикламмин

Ясная и четкая картина внутреннего строения цикламмин, которая была выявлена на примере современного вида *Cyclammina cancellata* Brady, в значительной степени усложняется и маскируется теми вторичными процессами диагенеза и деформации, которым в большинстве случаев бывают подвержены ископаемые песчаные фораминиферы.

Полости раковин ископаемых фораминифер из третичных отложений Камчатки, как правило, заполнены либо глинистым веществом, либо пи-

ритом, а чаще всего кремнистыми растворами. Иногда после частичного заполнения и кристаллизации кремнистых растворов происходит последующее заполнение их пиритом. В то же время никогда не удалось наблюдать, чтобы раковины цикламмин были выполнены кальцитом, хотя находящиеся вместе с ними в одной популяции раковины известковых фораминифер имеют кальцитовые ядра.

Внутреннее строение и структура стенки ископаемых цикламмин наиболее четко выявляются как в шлифах и пришлифовках, так и в просвечивающих жидкостях в том случае, когда камеры бывают заполнены пиритом или илистым веществом (табл. VI, фиг. 43, 44; табл. VII, фиг. 45, 46). В тех же случаях, когда она выполняется кремнеземом, то под микроскопом бывает очень трудно, а иногда и невозможно найти отличие между зернами кварца первичной стенки и вторично образовавшимися агрегатами кварца и халцедона (табл. VII, фиг. 47, 48).

Альвеолярный рисунок у ископаемых цикламмин обычно бывает гораздо более сложным по сравнению с тем, который мы наблюдали у современной *Cyclammina cancellata* или который был описан Бронниманном (1951) у ископаемого представителя этого вида из нижнемиоценовых отложений Тринидада.

Н. А. Волошиновой и А. И. Будашевой описаны (1961) из третичных отложений Сахалина и Камчатки цикламмины со сложными древовидно разветвленными альвеолами. Последние также наблюдались нами у различных представителей этого рода из Западной Камчатки.

Если у современной *Cyclammina cancellata* мы имеем основную полую довольно крупную камеру и дополнительные альвеолярные камерки, причем как основная камера, так и дополнительные имеют более или менее гладкую внутреннюю стенку, то у ископаемых форм обычно мы видим только следы от этих основных и альвеолярных полостей, которые обозначаются благодаря наличию некоторого количества глинистого вещества, попавшего в камеру после смерти животного.

Чем же объяснить наличие обычно более сложного рисунка у ископаемых цикламмин? На наш взгляд, этот сложный «псевдолабиринтовый» рисунок мог появиться за счет вторичной перекристаллизации в процессе диагенеза, а не является первичным.

Процесс этот мог происходить следующим образом. Пустые основные и альвеолярные камерки раковины после смерти животного заполнялись кремневыми растворами, которые кристаллизовались в этих пустотах, в различной степени наполняя их и образуя как бы «микрожеоды».

В этом случае мы обычно при раскалывании раковинки или в шлифе видим совершенно монолитную кремневую массу, не сохранившую никакого первичного рисунка альвеолярного строения, или видим, как указывалось выше, только следы этих камер, когда оставшиеся пустотки в этих микрожеодах заполняются глинистым веществом.

Подобная картина может получиться и в том случае, если раковина после отмирания животного ничем не заполнялась, но была деформирована и сжата настолько, что стенки всех камер и альвеол плотно соприкасались. Под микроскопом в таком случае обычно видна сплошная масса кварца без определенного рисунка.

В случае неполного выполнения кремнеземом оставшиеся пустые полости раковинки могут быть заполнены тонким илистым веществом, и тогда мы при просвечивании увидим не первичный прижизненный, а вторичный рисунок, отображающий не первичное альвеолярное строение раковинки, а те формы, которые получились после вторичного заполнения полостей кремнеземом, раскристаллизовавшимся на стенках камер, и глинистыми частицами (табл. VII, фиг. 45, 46).

В третьем варианте пустые полости раковины могли быть полностью заполнены не родственными кремневыми растворами, а глинистым веществом или растворами, приведшими в процессе последующей минерализации к образованию пирита. В таком случае при отсутствии механической деформации мы будем иметь прекрасный рисунок первичных внутренних полостей раковинки, который будет отчетливо виден как на шлифах, так и в просвечивающих жидкостях, и он будет отражать картину прижизненного строения стенки раковинки. Подобный случай, по всей вероятности, и был фиксирован Бронниманном (1951) у *Cyclammina cancellata* из нижнего миоцена Тринидада. Однако у камчатских третичных цикламмин и в этом последнем случае вторичный кремнезем, как правило, в большем или меньшем количестве осаждается на стенках внутренних полостей камер и усложняет первичные структуры.

Изложенный фактический материал показывает, что при изучении ископаемых цикламмин следует весьма осторожно подходить к оценке их внутреннего строения, так как в ряде случаев мы можем встретиться с деформированными раковинками или раковинками, заполненными вторичным кремнеземом, и тогда может быть создано ложное представление о характере первичного альвеолярного рисунка того или иного вида.

Более того, в зависимости от условий захоронения, мы у минерализованных форм одного и того же вида, на разных стратиграфических горизонтах, можем получить разный вторичный альвеолярный рисунок, как уже не раз мы с этим сталкивались при изучении ископаемого материала. Поэтому при работе с фоссилизированными раковинами важно прежде всего установить первичную картину внутреннего строения и структуры стенки, т. е. найти экземпляры, заполненные инородным веществом — глинистым минералом, пиритом и т. д., точно так же, как для оценки внешних морфологических признаков мы должны отыскать в популяции менее деформированные особи.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ СТЕНКИ РАКОВИНЫ ЦИКЛАММИН

Переходя к оценке таксономического значения признака внутренней структуры стенки цикламмин, мы полностью присоединяемся к мнению Н. А. Волошиновой и А. И. Будашевой и считаем, что признак этот имеет, несомненно, важное значение при их диагностике. Однако таксономический ранг этого признака еще не вполне ясен. Возможно, что он окажется видовым, как считают Н. А. Волошинова и А. И. Будашева (1961). Если встать на эту точку зрения и считать признак внутреннего строения стенки цикламмин видовым, то по всей вероятности, следовало бы пересмотреть вопрос о тождественности нижнемиоценовых форм, описанных Бронниманном под названием *Cyclammina cancellata* Brady и современных представителей этого вида, так как последние, как мы видели ранее, характеризуются гораздо более просто устроенной альвеолярной стенкой. Более вероятно, на наш взгляд, ожидать, что при дальнейших исследованиях окажется, что однотипный рисунок внутреннего строения будет характеризовать не один вид, а целую группу видов.

Касаясь вопросов онтогенеза и филогенетического развития, Бронниманн (Bronnimann, 1951) на основании развития альвеолярной системы в онтогенезе цикламмин выделяет четыре стадии — a, в, c, и d, представленные ниже.

a) Мегасферическая генерация не представлена. У раковин микросферической генерации спираль около 2-х оборотов без альвеол.

b) Стадия с первичными альвеолами. Возможно, что у микросферической генерации проявляется более примитивная стадия с очень крупными альвеолами I порядка, которая отсутствует у мегасферических форм.

c) Стадия с альвеолами I и II порядков.

d) Стадия с альвеолами I, II и III порядков.

Н. А. Волошинова и А. И. Будашева (1961) у средне- и верхнемиоценовых видов дальневосточных цикламмин описывают альвеолы IV и даже VII порядков.

Основываясь на том, что более сложный альвеолярный рисунок у миоценовой *Cyclammina cancellata* появляются на более поздних стадиях онтогенетического развития, Бронниманн предположил, что более древние цикламмины должны будут иметь более примитивную альвеолярную систему с альвеолами только первого порядка «по сравнению с более высокоразвитой *Cyclammina* из верхнетретичных и современных отложений» (Bronnimann, 1951). Этой же точки зрения придерживается Н. А. Волошинова и А. И. Будашева (1961), которые отмечают наличие более простой альвеолярной системы у палеогеновых цикламмин и более сложную у неогеновых.

С этих позиций можно было бы предположить, что современные представители цикламмин должны иметь еще более сложную альвеолярную систему, чем их предки. Однако, как мы видели, всестороннее изучение современной *Cyclammina cancellata* показало, что она имеет весьма примитивную альвеолярную систему даже на самых последних оборотах спирали. Поэтому и этот вопрос о развитии альвеолярной системы во времени и значении этого признака при филогенетических построениях, так же как и вопрос о его таксономическом значении, несомненно, могут быть решены только при широком введении в практику микропалеонтологических исследований изучения внутреннего строения песчаных фораминифер в шлифах, пришлифовках и просвечивающих жидкостях.

Проведенное сравнительное изучение современных и ископаемых представителей рода *Cyclammina* с применением методики шлифования и биометрической статистики при оценке отдельных признаков позволяет сделать следующие выводы.

1. Для цикламмин как современных, так и ископаемых, сохранивших при захоронении прижизненную форму, важным диагностическим видовым признаком, который может быть отображен математически и графически, является степень выпуклости раковины, выраженная отношением диаметра раковины к ее толщине. Для цикламмин с деформированной раковинкой этот признак неприменим вследствие произвольного искажения данных параметров при деформации.

2. Важным диагностическим признаком, имеющим узкие пределы изменчивости, является число камер в последнем обороте спирали. При этом необходимо весьма четко для каждого вида выделять формы мега- и микросферической генераций.

3. Раковина цикламмин имеет сложную стенку, состоящую из двух слоев: наружного тонкого, неперфорированного, и внутреннего, массивного, имеющего сложную альвеолярную (не лабиринтовую) систему.

4. У форм микросферической генерации альвеолярная стенка развивается в конце второго или начале третьего оборотов спирали. Начальная же камера и камеры первых двух оборотов имеют простую стенку, аналогичную стенке представителей рода *Haplophragmoides*. У форм мегасферической генерации двуслойная стенка с внутренним альвеолярным слоем развивается сразу же на первой камере первого оборота спирали. Крупная начальная камера мегасферической генерации имеет

простую толстую стенку с многочисленными округлыми отверстиями, покрывающими треть поверхности.

5. У форм обеих генераций полости как основных, так и альвеолярных камер не заполняются в прижизненном состоянии никакими вторичными минеральными образованиями.

6. В процессе фоссилизации в зависимости от условий захоронения внутренняя структура раковины может быть изменена и усложнена за счет вторичного выполнения и последующей кристаллизации силикатных растворов или за счет деформации раковины.

7. Таксономический ранг признака альвеолярного рисунка внутренней стенки недостаточно ясен. По всей вероятности, он будет характеризовать группу родственных видов рода *Cyclammina*.

ЛИТЕРАТУРА

Волошинова Н. А. 1960. Успехи микропалеонтологии в деле изучения внутреннего строения фораминифер.— Труды первого семинара по микрофауне. Гостоптехиздат.

Волошинова Н. А. и Будашева А. И. 1961. Литуолиды и трохамминиды из третичных отложений о-ва Сахалина и п-ва Камчатки.— Труды ВНИГРИ, вып. 170. Микрофауна СССР, сб. XII.

Brady H. B. 1879. Notes on some of the reticularian Rhizopoda of the Challenger expedition. 1. On new or little knoum Arenaceous types.— Quart. Journ. Micr. Sci., n. s., v. 19, N 73.

Brady H. B. 1884. Report on Foraminifera dredged by H. M. S. «Challenger» during the years 1873—1876. Rep. Voy. Challenger, Zoology, v. IX.

Bronnimann P. 1951. Internal structure of Cyclammina cancellata. Journ. Paleont., v. 25, N 6.

Carpenter W. B. 1881. The Microscope and its Revelation. Ed. 6. London.

Hagn H., Ziegler J. H. 1957. Sekundärstructuren durch Pyritisierung.— Paleaont. Z., Bd. 31. Stuttgart.

Hofker I. 1957. Foraminiferen der Oberkreide von Nordwest deutchland und Holland.— Reih. Geol. Jahrb., H. 27.

Maync W. 1949. The foraminiferal genus Chofatella Schlumberger in the Lower Cretaceous (Urgonian) in the Carribean region (Venezuela, Cuba, Mexico and Florida).— Ecol. geol. Helvetiae, v. 42, no 2.

Maync W. 1952. Critical taxonomic study and nomenclatural revision of the Lituolidae, based upon the prototype of the family Lituola nautiloidea Lamarck, 1804. Contr. Cushm. Found. Foram. Res., v. 3, pt. 2.

Ziegler J. 1959. Litoula grandis (Reuss) aus dem untermaastricht der Bayerischen Alpen. Ein Beitrag zur Systematik und Stammesgeschichte der Lituolidae (Foram.).— Paleontographica, Bd. 112, Abt. A.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Таблица I

Фиг. *1—12*. *Cyclammina cancellata* Brady, современные, Тихий океан, гл. 5070 *м*, × 25.

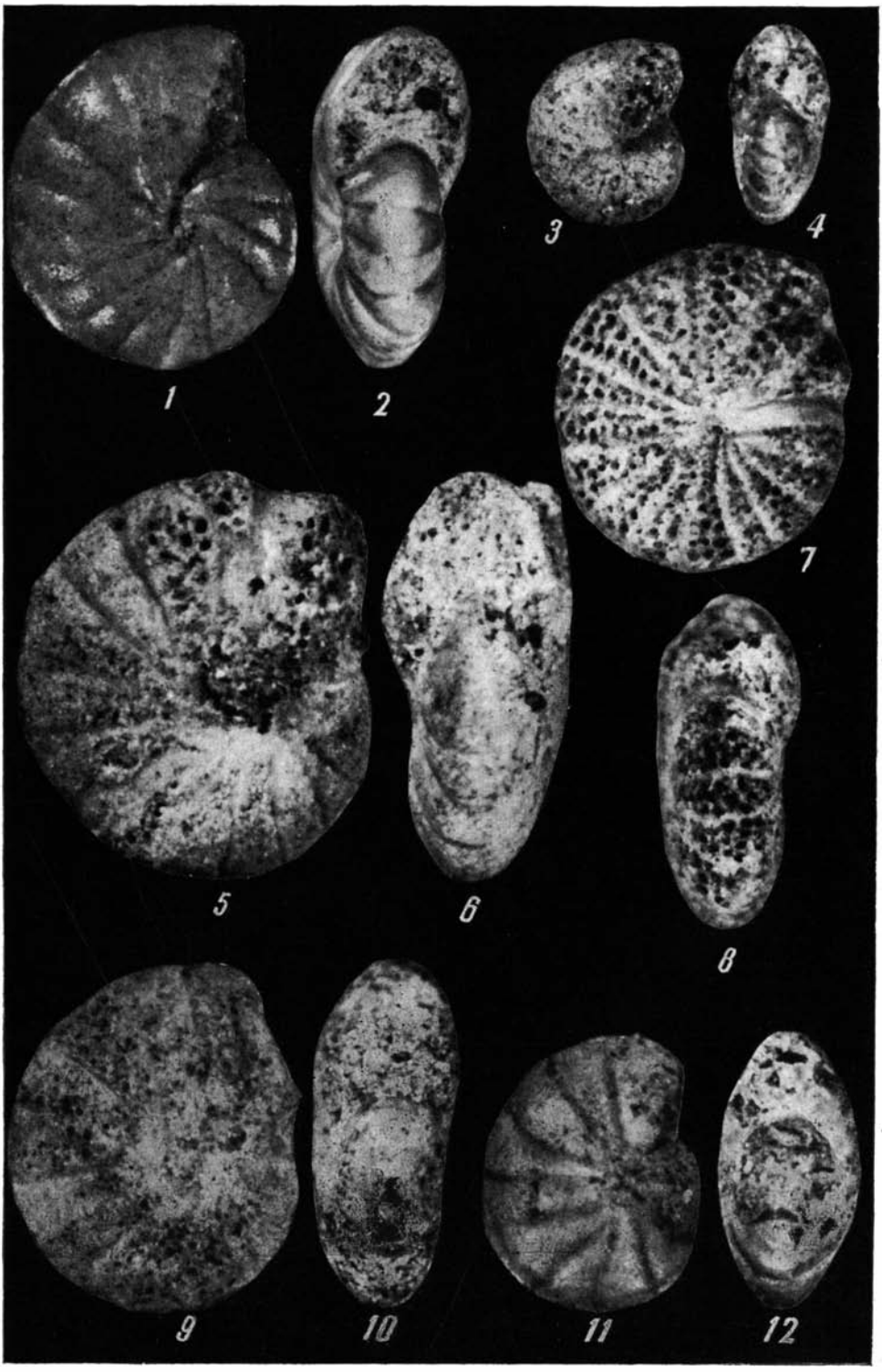
1, 3, 5, 7, 9, 11 — вид с боковой стороны; *2, 4, 6, 8, 10, 12*—вид со стороны устья. *1—8* — микросферическая генерация; *9—12* — мегасферическая генерация; *5—8* — особи с удаленным тонким внешним слоем стенки; видны выходы альвеолярных камерок.

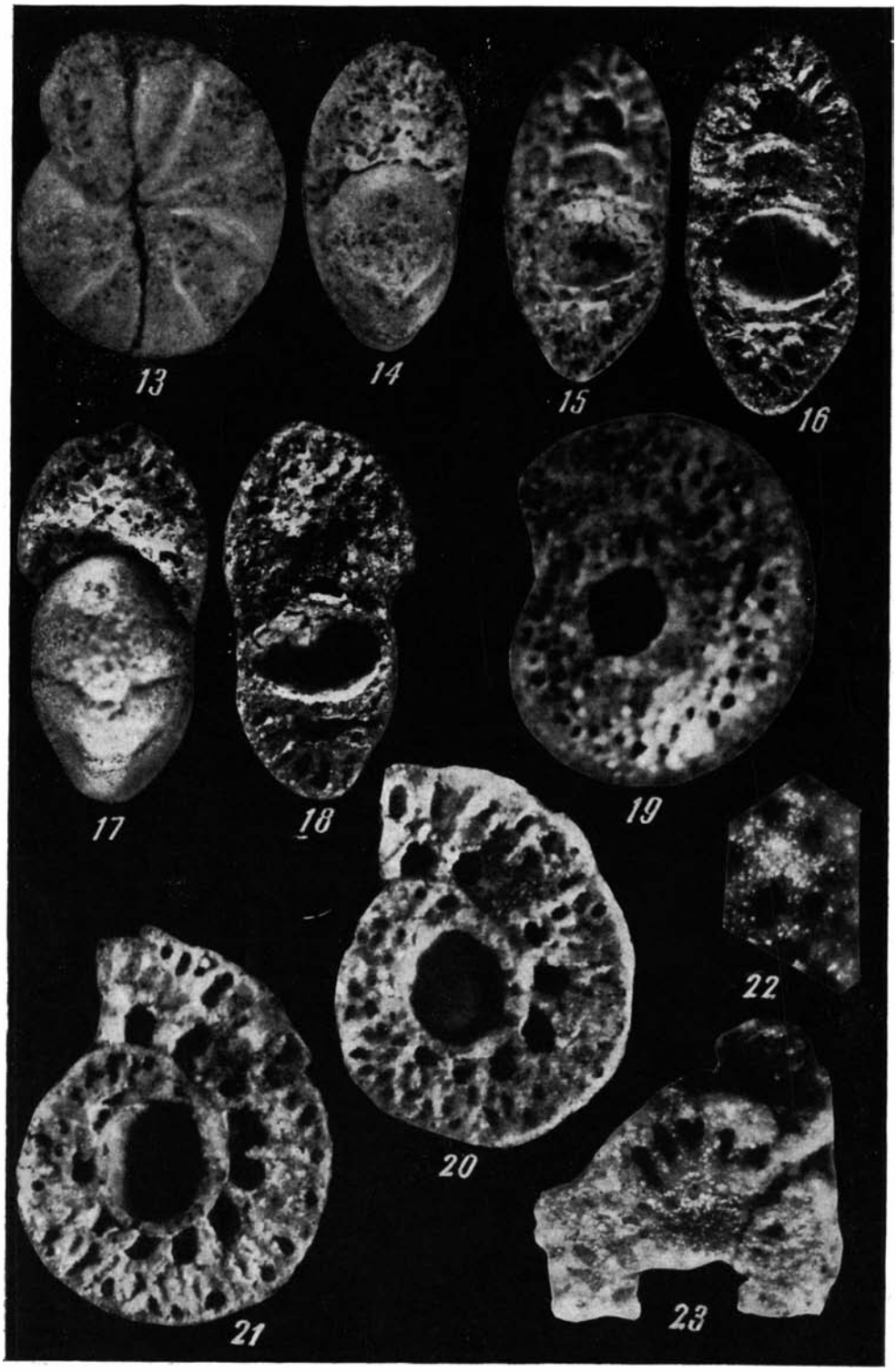
Таблица II

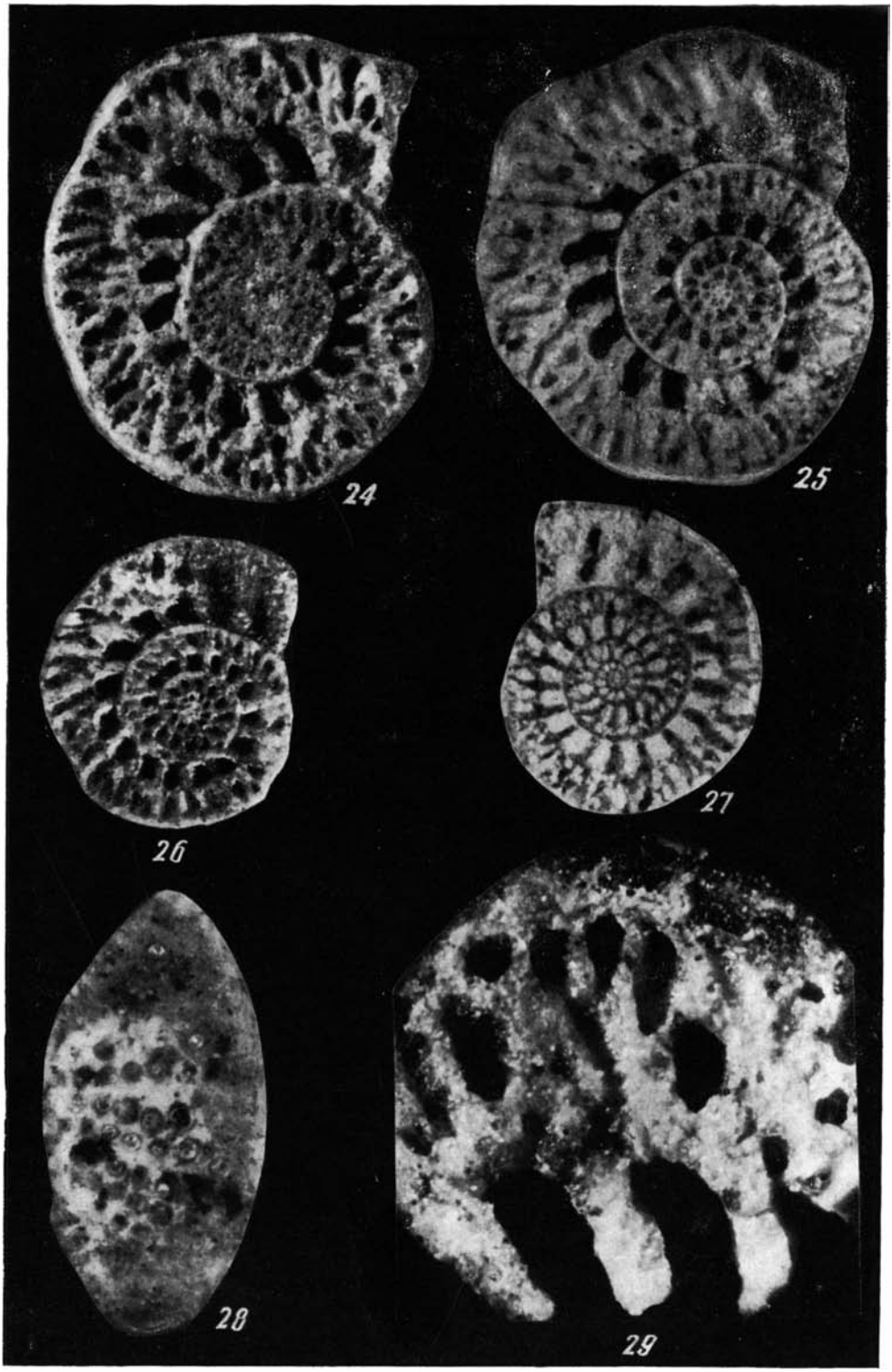
Фиг. *13—23*. *Cyclammina cancellata* Brady, современные, Тихий океан, глуб. 5070 *м*, мегасферическая генерация.

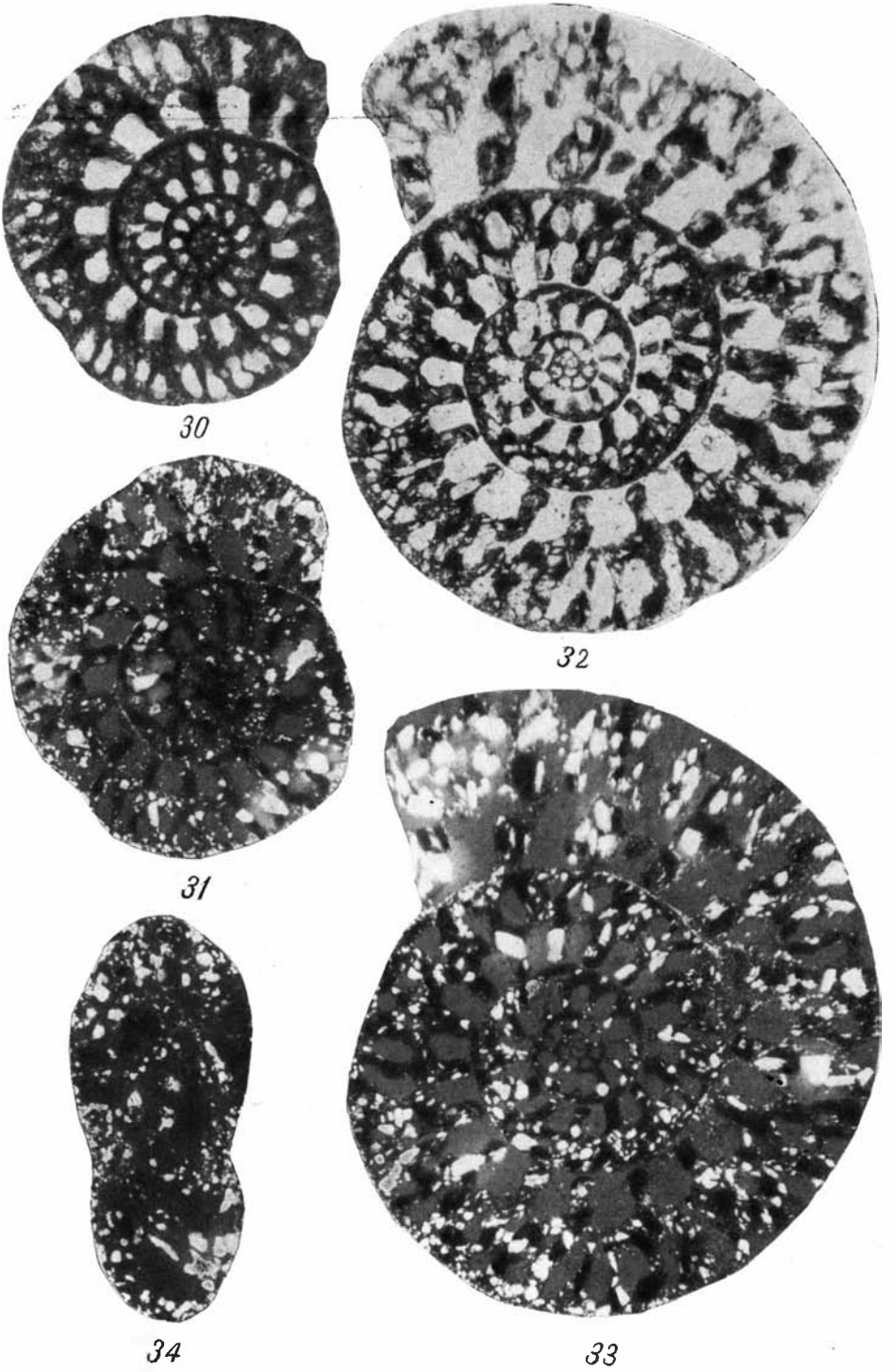
13 — вид с боковой стороны; *14, 17* — вид со стороны устья; *15, 16—18* — внутренняя полость раковин; видна крупная начальная камера, ×30; *19—21* — различные стадии пришлифовки; *19* — вскрыта только начальная камера (в центре) и полости альвеолярных камерок (черные округлые отверстия), × 30; *22* — округлые отверстия в стенке начальной камеры, × 100; *23* — основная и альвеолярная камеры (пришлифовка, осевое сечение), × 65.

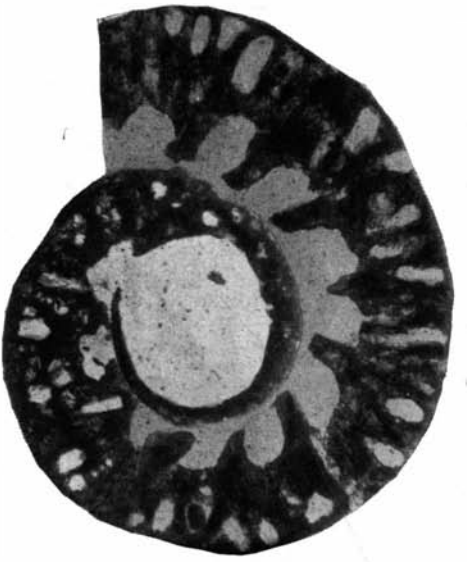
Таблица I




13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23


24
25
26
27
28
29


30
32
31
34
33

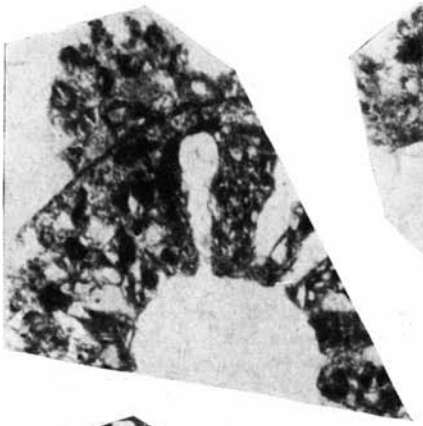


36

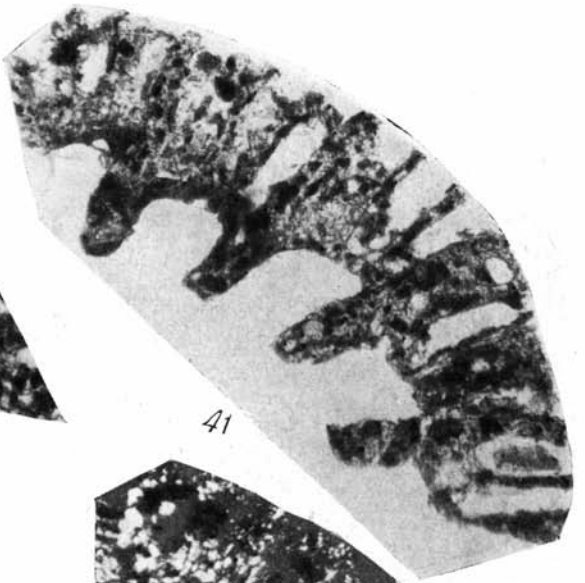
35

37

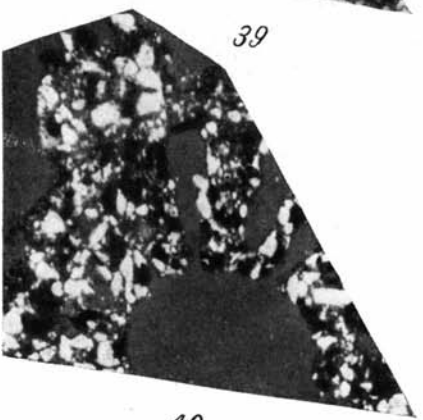
38



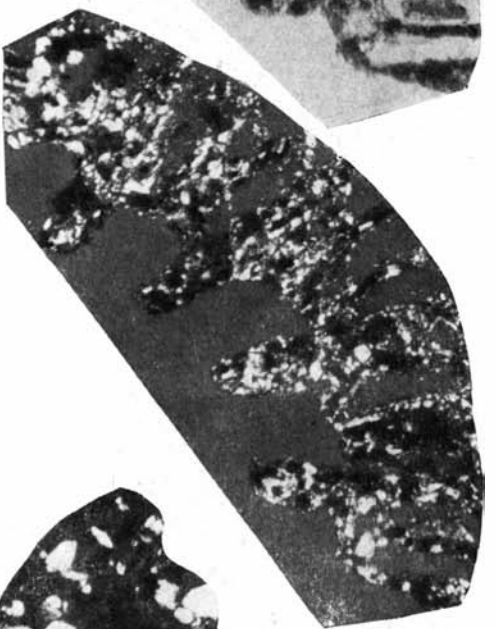
39



41



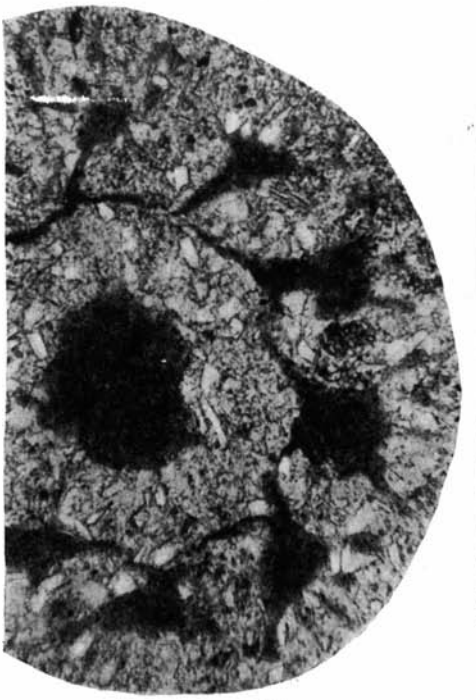
40



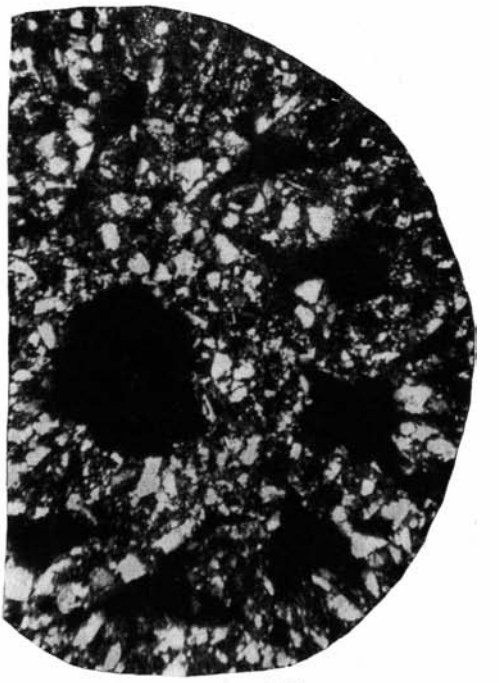
42

43

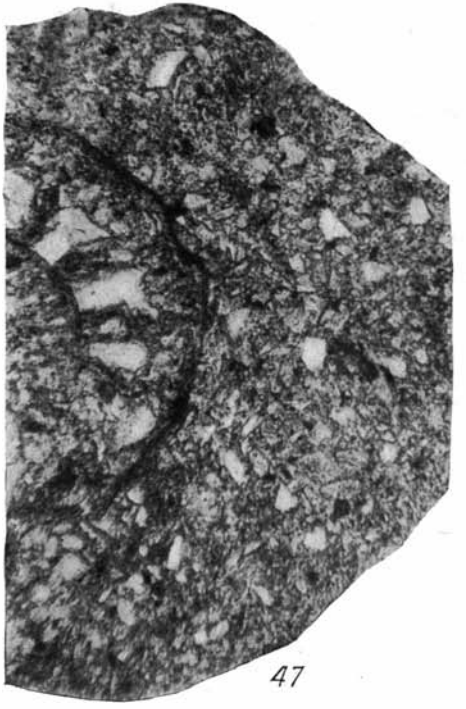
44



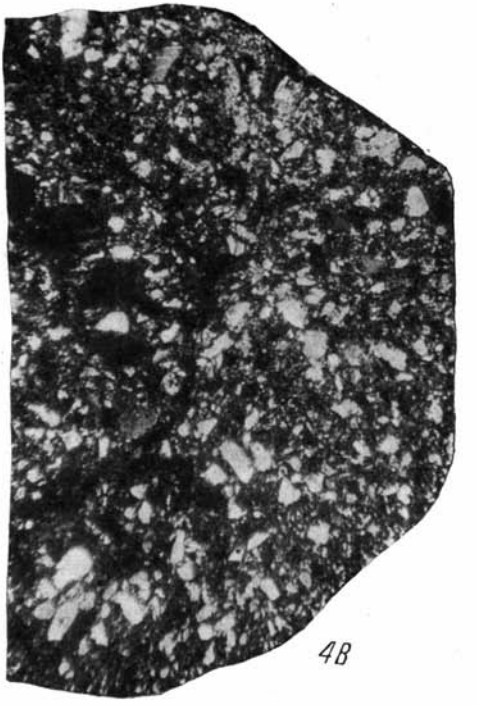
45



46



47



48

Таблица III

Фиг. *24—29*. *Cyclammina cancellata* Brady, современные, Тихий океан, глуб. 5070 *м*, микросферическая генерация.

24—27 — × 30, различная глубина среза при шлифовании; *25*, *27* — вскрыта начальная камера. *28* — ×50, деталь пришлифовки боковой стенки раковины, выходы альвеолярных камерок заполнены пузырьками воздуха; *29* — × 100, деталь строения; видны основные и альвеолярные камеры.

Таблица IV

Фиг. *30—34*. *Cyclammina cancellata* Brady, современные, Тихий океан, глуб. 5070 *м*, микросферическая генерация, шлифы, × 45.

30—33 — поперечное сечение; *34* — продольное сечение; *30*, *32* — параллельные николи; *31*, *33*, *34* — скрещенные николи.

Таблица V

Фиг. *35—38*. *Cyclammina cancellata* Brady, современные, Тихий океан, глуб. 5070 *м*, мегасферическая генерация.

35, *36* — поперечное сечение, × 45; *37—38* — продольное сечение, × 65; шлиф; *35—37*—параллельные николи; *36*, *38* — скрещенные николи.

Таблица VI

Фиг. *39—42*. *Cyclammina cancellata* Brady, современные, Тихий океан, глуб. 5070 *м*. Детали строения стенки, шлиф, × 65.

39, *41* — параллельные николи; *40*, *42* — скрещенные николи.

Фиг. *43—44*. *Cyclammina* aff. *incisa* Stache олигоцен. Зап. Камчатка, × 45, шлиф.

43 — параллельные николи; *44* — скрещенные николи.

Таблица VII

Фиг. *45—46*. *Cyclammina pacifica* Beck, олигоцен, Зап. Камчатка, шлиф, × 45.

45 — параллельные николи; *46* — скрещенные николи.

Фиг. *47—48*. *Cyclammina ezoensis* Asano, олигоцен, Зап. Камчатка; шлиф, ×45;

47 — параллельные николи; *48* — скрещенные николи.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

Е. А. РЕЙТЛИНГЕР
(Геологический институт АН СССР)

О СОСТОЯНИИ ИЗУЧЕННОСТИ ОТРЯДА ENDOTHYRIDA

Эндотироидные фораминиферы изучаются на протяжении более 100 лет, но в их таксономии и систематике остается все еще много неясных и спорных вопросов, а также отмечается некоторая номенклатурная путаница. Это объясняется, с одной стороны, биологическими особенностями фораминифер (сильно развитые среди них явления конвергенции, параллелизм изоморфизма и т. д.), с другой — ограниченностью методов исследования эндотираций, неравномерностью их изученности в пространстве и времени, слабой координацией между исследователями разных стран, и, наконец, не всегда четким и достаточно всесторонне обоснованным диагнозом вновь устанавливаемых категорий.

Работы, в которых рассматриваются эндотирации, носят преимущественно описательный характер. В настоящее время их насчитывается около 120. Специальные исследования, посвященные более углубленному анализу морфологических признаков эндотираций, критериям их систематики, а также палеогеографии и экологии, весьма малочисленны. Чаще всего эти вопросы разбираются в общих главах описательных работ, причем и таких исследований обычно немного (не более пяти — десяти по каждому вопросу).

На рис. 1 приведен график роста числа описательных работ по эндотиридам по определенным интервалам времени. Из графика следует, что увеличение числа работ происходит наиболее интенсивно за последние 10—12 лет и особенно за счет описаний нижнекаменноугольных фораминифер Советского Союза. Кроме того, число работ по нижнекаменноугольным эндотиридам Советского Союза возрастает равномерно быстро из года в год. Это обстоятельство связано с тем, что стратиграфическое значение эндотироидных фораминифер в России было установлено еще в конце прошлого столетия (Мёллер, 1878, 1880) и сразу была принята правильная методика их изучения как с внешней поверхности, так и по срезам. Последнее позволило уже с 30-х годов нашего столетия широко использовать эндотирид в целях дробной стратиграфии, что быстро повысило интерес к этой группе фораминифер.

За рубежом до 1950 г. эндотириды изучались преимущественно по внешнему виду, что привело к недооценке их стратиграфического значения и временному ослаблению к ним внимания у зарубежных ученых (период 40—50-х годов).

Большой фактический материал по эндотироидным фораминиферам, накопившийся за длительную историю их изучения, требует в настоящее время тщательной систематизации на базе всестороннего пересмот-

ра всего типового материала. Такая ревизия возможна только при объединенных усилиях многих специалистов.

В СССР за последнее время проведены два коллоквиума, посвященных систематике эндотироидных фораминифер, позволившие уточнить диагнозы ряда нижнекаменноугольных родов и наметить основные пути их развития. Первый коллоквиум состоялся в 1957 г., второй — в 1962 г.

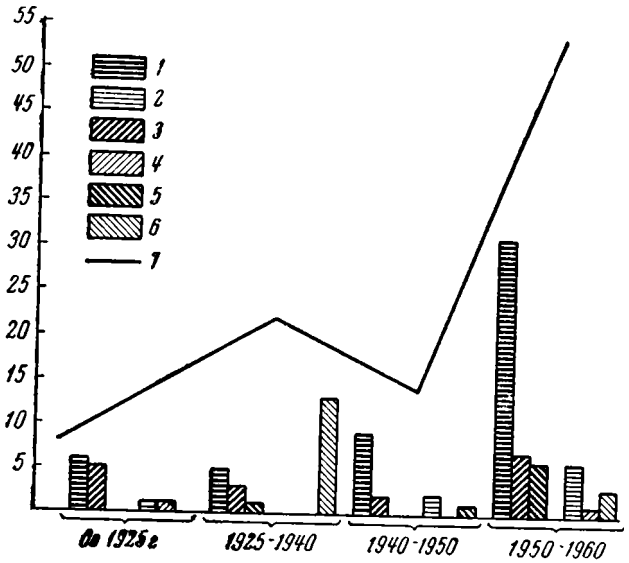


Рис. 1. Количество описательных работ по эндотирациям за определенные интервалы времени в СССР и зарубежных странах (в среднем)

1 — нижний карбон СССР, *2* — нижний карбон Западной Европы, *3* — средний карбон СССР, *4* — средний карбон Западной Европы, *5* — нижний карбон Северной Америки, *6* — средний карбон Северной Америки, *7* — кривая роста

Кроме того, одновременно с коллективным пересмотром материала, рядом специалистов была проведена ревизия как отдельных групп эндотиридей (подсемейство Quasiendothyrinae) — Е. А. Рейтлингер (1961) и Н. Е. Бражниковой (1962), так и основных родов и видов нижнекаменноугольной эпохи — С. Е. Розовской (1961, 1962, 1963).

КРИТЕРИИ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ В СИСТЕМАТИКЕ ЭНДОТИРАЦИЙ

А. В. Фурсенко в 1954 г. разобрал основные критерии систематики фораминифер в докладе, прочитанном в Обществе испытателей природы (Фурсенко, 1954, 1960). Для правильного разрешения вопросов систематики, согласно А. В. Фурсенко, необходимо учитывать совокупность всех возможных критериев, т. е. морфологического, геохронологического, географического и экологического, а также критерия дискретности.

В исследованиях, касающихся систематики эндотираций, используется преимущественно морфологический критерий (сравнительно морфологический анализ), реже геохронологический. Совсем слабо отражены вопросы географии и экологии эндотираций (Липина, 1961; Малахова, 1961), в редких случаях производится анализ популяций и применяется математический метод (Scott, Zeller, Zeller, 1947; Раузер-Черноусова 1948; Рейтлингер, 1961; Бражникова, 1962).

В России В. В. Мёллер еще в 1878 и 1880 гг. обратил внимание на важность внутреннего строения раковин эндотираций и стал их изучать в прозрачных сечениях. Методика Мёллера, в дальнейшем успешно примененная советскими исследователями, способствовала уже с 30-х годов нашего столетия выявлению основных деталей внутреннего строения раковин эндотираций (Михайлов, 1935, 1939; Раузер-Черноусова, Фурсенко, 1937; Раузер-Черноусова, Беляев, Рейтлингер, 1936, 1940; Раузер-Черноусова, Виссарионова и др., 1948, и т. д.). Так, в 1935 г. А. В. Михайлов отметил разнообразие внутреннего строения, структуры стенок и навивания раковин эндотираций. В 1937 г. Д. М. Раузер-Черноусова установила для эндотираций основные типы структуры стенки, навивания, септации, дополнительных отложений. Ею были выделены три основные группы эндотираций, отличающиеся различным соотношением этих признаков. Группа *Endothyra crassa* — спираль симметричная, стенка разнозернистая, частично агглютинированная, септы прямые и дополнительные отложения в виде псевдохомат, боковых уплотнений и утолщений концов септ. Группа *Endothyra globulus* — спираль асимметричная, стенка зернистая, сложного строения, септы косые, дополнительные отложения, выстилающие стенки. Группа *Endothyra bowmani* — спираль асимметричная, стенка тонкозернистая, септы выпуклые, дополнительные отложения в виде шиповатых выростов.

Д. М. Раузер-Черноусова также показала, что для систематики эндотираций наиболее существенное значение имеет внутреннее строение раковин, а не их внешняя форма и что классификация фораминифер должна разрабатываться на основе комплекса всех морфологических признаков.

В последующие годы советскими исследователями детально выявлялись особенности строения этренских, турнейских, визейских и среднекаменноугольных эндотираций (Рейтлингер, 1950, 1958, 1961; Шлыкова, 1951; Гроздилова, Лебедева, 1954; Лебедева, 1954, 1956; Липина, 1955; Малахова, 1956, 1957; Ганелина, 1956; Бражникова, 1956, 1962; Голубцов, 1957; Фомина, 1958; Дуркина, 1959, и др.). Результаты исследований этих авторов сведены в книге «Основы палеонтологии», т. 1, и явились основой современной систематики эндотираций.

Изучение эволюции морфологических признаков эндотираций во времени позволило советским микропалеонтологам сделать важный вывод. Было установлено, что таксономическое значение морфологических признаков в процессе филогенеза эндотираций меняется, обычно повышается и неравноценно для разных систематических групп.

За рубежом большое внимание сначала уделялось, главным образом, строению стенки эндотираций, в связи со спорным вопросом являются ли их стенки песчаными или секреционными (Henbest, 1931; Galloway, 1933; Plummer, 1945; Wood, 1949; Cushman, 1950 и др.).

В настоящее время у американских авторов принято рассматривать строение стенки эндотир и плектогир как сходное с фузулинидовым. Различаются тонкий темный наружный слой — тектум; более светлый и толстый средний слой — диафанотека и аналоги внутреннего текториума — тонкий темный слой не всегда ясно развитый (Scott, Zeller, Zeller, 1947; Zeller, 1950; Woodland, 1958).

В работе 1957 г. Целлер указывает на возможность эволюции строения стенки от агглютинированного у наиболее примитивных форм (род *Granuliferella*) до секреционного у более высокоорганизованных эндотир и плектогир.

В Англии внутреннее строение раковин эндотираций изучалось Каммингсом (Cummings, 1955). На основании строения стенки им были выделены два новых рода: род *Endothyranopsis*, у которого раковина известковая агглютинированная (группа Endothyra crassa; Раузер-Чер-

ноусова, 1937) и род *Loeblichia*, раковина которого имеет своеобразное строение, и быстро перекристаллизовывается.

В Северной Америке внутреннее строение раковин эндотираций в последние годы также стало детально изучаться по прозрачным сечениям. Однако таксономическое значение многих морфологических признаков еще недооценивается, что приводит к слишком «широкому» пониманию видов, к выделению сборных видов, объединяющих особи различного происхождения (Zeller, 1957); этот момент уже рассматривался Н. П. Малаховой (1959) и нами в 1960 г. Кроме строения стенки, о которой говорилось выше, большое таксономическое значение американские исследователи придают навиванию, размерам раковин, числу оборотов и камер и характеру дополнительных отложений.

В работах Целлера (Zeller, 1957) и Вудланда (Woodland, 1958) предлагается среди экранных дополнительных отложений различать следующие три типа (в поперечных сечениях): 1) тумулы (tumulus) — более или менее симметричные округлые бугорки; 2) хамулы (hamulus) — крючкообразные выросты, направленные вперед; 3) аканты (acanthus) — приостренные, прямые выросты — шипы. Все эти типы были установлены О. А. Липиной в 1955 г., но им не было дано специальных названий.

КРУПНЫЕ ТАКСОНЫ СИСТЕМАТИКИ ЭНДОТИРАЦИЙ (ОТ ПОДСЕМЕЙСТВА ДО ОТРЯДА)

В настоящее время пока еще нет единого взгляда на принципы выделения крупных таксонов эндотироидных фораминифер, хотя семейство Endothyridae, установленное Румблером в 1895 г. на основе подсемейства Endothyrinae Brady, 1884, получило почти всеобщее признание, правда, с бо́льшими или меньшими изменениями объема. В общем же в процессе изучения эндотироидных фораминифер их ранг все время повышался от подсемейства до отряда (Endothyrida Fursenko, 1959).

Деление эндотираций на крупные таксоны приведено нами на табл. 1. Как видно из таблицы, в процессе изучения эндотирид происходило, с одной стороны, укрупнение таксономических подразделений (надсемейства и отряды), с другой — большее раздробление — увеличение числа семейств и подсемейств.

Отряд Endothyrida в очень узком понимании в пределах трех семейств принят только у советских микропалеонтологов (табл. 1). Сигаль в 1956 г. относит эндотирид к подотряду Pluriloculinidea, а Лёблич и Таппан (Loeblich a. Tappan, 1961) к отряду Foraminiferida, понимая эти отряды очень широко и подходя к их выделению с общих биологических позиций, как то: строение плазмы, жизненные циклы, периодический рост и т. д.

Большинство исследователей в основу подразделения на надсемейства и семейства брали критерий состава и строения стенки. Различие взглядов на строение стенки эндотироидных фораминифер определило существование двух основных точек зрения на их классификацию в пределах указанных таксонов. Одни исследователи рассматривали раковины эндотироидных фораминифер как агглютинированные и песчаные, независимо от их состава и относили их к семейству Lituolidae или соответственно надсемейству Lituolidea (Cushman, 1928, 1950; Sigal, Pokorny, 1958). Другие исследователи придавали основное значение известковому составу стенки, считая ее особой, преимущественно секреционной и нередко многослойной, хотя и допускали наличие в ней агглютинированных, обычно карбонатных частиц. Эти специалисты выделяли эндотироидных фораминифер в особое семейство Endothyridae и соответственно в надсемейство Endothyridea (Galloway, 1933; Glaessner,

Таблица 1

Таксономические категории эндотираций

Автор	Отряд и подотряд	Надсемейство	Семейство	Подсемейство
Brady, 1884			Lituolidae	Endothyrinae
Rhumbler, 1895			Endothyridae	
Cushman, 1928, 1950			Lituolidae	Haplophragmiinae Endothyrinae
Galloway, 1933			Endothyridae	Endothyrinae Tetrataxinae
Glaessner, 1947		Endothyridea	Endothyridae Fusulinidae	
Рейтлингер, 1950			Lituolidae	Haplophragmellinae Endothyrinae Bradyininae
Cummings, 1955		Endothyridea	Earlandiidae Endothyridae	Endothyrinae Bradyininae Loeblichiinae
Sigal, 1956	Подотряд Pluriloculinidea	Lituolidea	Reophacidae Haplophragmiidae Textulariidae Silicotextulinidae Trochamminidae Placopsilinidae Ptychocladiidae Verneuilinidae Lituolidae Orbitolinidae Endothyridae	
Pokorný, 1958		Lituolidea	Lituolidae Loftusiidae Textulariidae Semitextulariidae Trochamminidae Tetraxidae Verneuilidae Orbitolinidae Endothyridae	Endothyrinae Bradyininae
Рейтлингер, 1958		Endothyridea	Endothyridae Bradyinidae	Endothyrinae Plectogyrinae Endothyranopsinae
Основы палеонтологии, Фурсенко и др., 1959	Отряд Endothyrida		Endothyridae Bradyinidae Mesoendothyridae	Chernyshinellinae Endothyrinae Plectogyrinae Endothyranopsinae
Розовская, 1961				1. Endothyrinae * 2. Quasiendothyrinae **

* Подсемейство Plectogyrinae Reitlinger, 1958 переименовано С. Е. Розовской в подсемейство Endothyrinae, так как р. Plectogyra считается синонимом р. Endothyra.

** Подсемейство Endothyrinae в понимании Рейтлингер, 1958, оставшееся без типового рода, переименовано в подсемейство Quasiendothyrinae.

Таблица 1 (продолжение)

Автор	Отряд и подотряд	Надсемейство	Семейство	Подсемейство
Loeblich and Tappan, 1961	Отряд Foraminiferida	Endothyracea	Nodosinellidae Colaniellidae Ptychocladiidae Palaeotextulariidae Semitextulariidae Tetrataxidae Biseriamminidae Tournayellidae Endothyridae Archaediscidae Lasiodiscidae	Loeblichiinae Endothyrinae Haplophragmellinae Endothyranopsinae Bradyininae
Розовская, 1963	Отряд Endothyrida		Endothyridae Bradyinidae Quasiendothyridae	
Рейтлингер (предлагаемая классификация)	Подотряд Endothyrina	Tournayellacea	Tournayellidae (обычно плоскоспиральные, иногда развернутые, септация от слабой до четкой)	Tournayellinae (слабая септация или четкая септация в конце роста) Forshiinae (ситовидное устье)
			Chernyshinellidae (клубкообразные, иногда развернутые, септация от слабой до четкой)	Glomospiranellinae (слабая септация) Chernyshinellinae (четкая септация) Lituotubellinae (слабая септация, ситовидное устье) Haplophragmellinae (четкая септация, ситовидное устье)
		Endothyracea	Endothyridae	Endothyrinae (=Plectogyrinae?) Globoendothyrinae Endothyranopsinae
			Loeblichiidae	Quasiendothyrinae Loeblichinae
			Bradyinidae	
	Подотряд Fusulinina	Fusulinacea Verbeekinacea		

1947; Cummings, 1955; Loeblich and Tappan, 1961). Особенности многих морфологических признаков эндотироидных фораминифер, кроме строения стенки — характер спирали, строение устья, наличие дополнительных отложений, а также обособленность эволюционного звена, позволило и нам присоединиться к последней классификации (Рейтлингер, 1958).

В основу подразделения на подсемейства обычно брались следующие морфологические признаки: тип спирали, детали структуры стенки, наличие и характер дополнительных отложений и тип устья. За период

изучения эндотираций по различному соотношению этих признаков, а в ряде случаев и с учетом их исторического развития, к эндотирациям относились подсемейства: Endothyrinae Brady, 1884; Loeblichinae Cummings, 1955; Plectogyrinae Reitlinger, 1958; Endothyranopsinae Reitlinger, 1958; Quasiendothyrinae Reitlinger, 1961. В издании «Основы палеонтологии», согласно мнению коллектива авторов, к эндотирациям так же отнесено подсемейство Chernyshinellinae, но мы всегда относили последнее к семейству Tournayellidae (Рейтлингер, 1958, 1960). В настоящее время подсемейство Chernyshinellinae отнесено к семейству Tournayellidae и Решением 2-го коллоквиума по эндотироидным фораминиферам (Решение, 1963). Следует отметить еще один момент, подсемейство Quasiendothyrinae было установлено почти одновременно двумя авторами Е. А. Рейтлингер (1961) и С. Е. Розовской (1961). Если это подсемейство принять в объеме, предложенном С. Е. Розовской, то его следует считать синонимом подсемейства Loeblichinae Cummings, 1955, как включающее род *Loeblichia*. Если объем этого подсемейства ограничивать только родом *Quasiendothyra*, как это предлагалось Е. А. Рейтлингер, то оно имеет право на существование, одновременно с подсемейством Loeblichinae в семействе Loeblichinidae Cummings, 1955.

В 1961 г. С. Е. Розовская в указанную схему подсемейств внесла ряд поправок, главным образом номенклатурного порядка. Так, род *Plectogyra* был взят ею в синонимику рода *Endothyra*, откуда подсемейство Plectogyrinae попадало в синонимику подсемейства Endothyrinae, а соответственно подсемейства Endothyrinae вслед за ушедшим родом *Endothyra* занималось новым наименованием подсемейства Quasiendothyrinae (в составе родов *Quasiendothyra, Planoendothyra, Loeblichia*).

Подводя итог всему выше сказанному, отметим, что взгляд на классификацию категорий семейств и подсемейств эндотироидных фораминифер в последние годы как у советских, так и зарубежных исследователей довольно близок (Cummings, 1955; Рейтлингер, 1958; Loeblich et Tappan, 1961; Розовская, 1963), а разница связана, главным образом, с причинами номенклатурного порядка. В то же время у советских и зарубежных ученых наблюдается резкое различие в понимании объема таксонов ранга отрядов и надсемейств.

В большинстве современных крупных сводок по классификации фораминифер объем отрядов и надсемейств понимается очень широко (табл. 1, Sigal, 1956; Pokorný, 1958; Loeblich et Tappan, 1961), будучи основан главным образом на биологических принципах, которые для ископаемых форм могут оказаться несколько формальными. Лёблич и Таппан (Loeblich and Tappan, 1961) в последней своей сводке пишут, что в основу выделения отрядов ими взято присутствие или отсутствие защитного покрова, оболочки или раковины, а подразделение на надсемейства у раковинных организмов произведено согласно различию состава и структуры стенки раковины. Таким образом, в этом случае выпадает принцип онтофилогенетического развития, который должен быть одним из основных при классификации любых таксонов и обычно учитывается советскими микропалеонтологами. Следует отметить также, что зарубежными учеными таксономическое значение морфологических признаков обычно рассматривается как статичное, тогда как согласно мнению советских исследователей оно изменяется в процессе филогенеза.

Однако и советским микропалеонтологам в ближайшем будущем, вероятно, следует пересмотреть принципы, взятые в основу выделения крупных таксонов эндотироидных фораминифер (Основы палеонтологии, 1959). Сходство морфологических признаков, хода онтогенезов, основных направлений развития в историческом аспекте (особенно на ранних, а также и конечных стадиях развития), тесная генетическая связь при наличии «переходных» родов и видов и, наконец, очень важный

момент — историческая преемственность этапов развития — позволяет высказать предположение об естественности объединения эндотирид, турнейеллид и фузулинид в один отряд. Косвенное указание на такое объединение имеется уже в автореферате докторской диссертации А. Д. Миклухо-Маклая (1961). К отряду Fusulinida им, по-видимому, отнесены надсемейство Endothyranaceae (семейство Tournayellidae, семейство Forshiidae, семейство Endothyridae, семейство Plectogyridae, семейство Bradyinidae), надсемейство Fusulinaceae и надсемейство Verbeekinaceae. Однако согласно правилам международной номенклатуры этому отряду должно быть дано наименование Endothyrida [1], так как впервые семейства Fusulinidae и Endothyridae были объединены Глесснером в 1947 г. (Glaessner, 1947) в надсемейство Endothyridea. Семейства Tournayellidae и Endothyridae объединялись Лёбличем и Таппан (Loeblich and Tappan, 1961) в одно надсемейство Endothyraceae, правда, совместно еще с рядом семейств (табл. 1).

В табл. 1 мы даем предлагаемую классификацию, в которой учтены последние данные по систематике эндотироидных фораминифер.

РОДОВЫЕ ТАКСОНЫ ЭНДОТИРАЦИЙ

Все роды эндотираций устанавливались преимущественно на основе морфологического критерия. Большинство исследователей принимали за основные родовые диагностические морфологические признаки: форму раковины, характер спирали, строение стенки, тип дополнительных отложений и устья; иногда учитывались общие размеры, число оборотов и камер.

Большая часть известных родов эндотираций ограничена в своем распространении нижнекаменноугольной эпохой. Один род *Rhenothyra*, отнесенный под вопросом к эндотирациям, известен из среднего девона, два рода *Bradyina* и *Plectogyra* имеют широкое распространение от нижнего карбона до перми. Роды *Endothyranella* и *Bradyina* (*Glyhostomella*) свойственны, по-видимому, среднему и верхнему карбону.

На рис. 2 показано распространение различных родов эндотираций по провинциям (согласно опубликованным данным). Из приведенного материала следует большое разнообразие родовых категорий в Европейской провинции и относительная их бедность в Североамериканской (4—5). Интересно, что родов развитых только в Североамериканской провинции мы пока не знаем, но есть свойственные последней и слабо представленные в Евразиатской. Это своеобразные плоскоспиральные эндотиры, близкие к *Endothyra transita* Lipina, *E. staffelliformis* N. tchernischeva, *E. rotayi* Lebedeva и распространенные на территории СССР преимущественно в верхнетурнейское — нижневизейское время и главным образом в Азиатской части (включая Урал). Род *Granuliferella* (синоним *Septaglomospiranella*?), характерный для нижней части миссисипских отложений, также наиболее широко развит в Азиатской части СССР.

По мере изучения эндотираций число родов их быстро растет, в настоящее время оно достигает двадцати пяти. На рис. 2 приводится диаграмма роста числа новых родов за определенные временные интервалы. Все указанные на рис. 2 роды на основании четкости их морфологических диагностических признаков, определенности положения в общей филогенетической схеме, а также широте распространения подразделены нами на следующие категории.

1. Роды с четкими диагностическими признаками, относительно широко распространенные, хотя бы в пределах одной зоогеографической

[1] В настоящее время в работе Лёблича и Таппан (1964) выделяется подотряд Fusulinina Wedekind, 1937.

провинции: *Bradyina, Cribrospira, Janyschewskina, Quasiendothyra, Loeblichia, Endothyranopsis, Globoendothyra, Endothyranella.*

2. Роды с четкими морфологическими признаками, но известные преимущественно в пределах Европейской части СССР: *Dainella, Mikhailovella.* Возможно, кажущаяся ограниченность их распространения связана с более слабой изученностью фораминифер других областей.

3. Роды, эндемичные с четкими диагностическими признаками, но пока известные только по первоначальным находкам: *Rhenothyra, Paraendothyra, Čepekia.* Следует отметить, что положение этих родов в общей филогенетической схеме эндотироидных фораминифер пока неясно, а отсюда и не определено их систематическое положение.

4. Роды с нечеткими диагностическими признаками, уточнить которые практически в настоящее время не представляется возможным: *Endothyra* (уточнение диагноза требует решения Интернациональной комиссии по зоологической номенклатуре), *Septammina* (по Sigal, 1956, род *Haplophragmella* синоним *Septammina*, если это так, то этот род должен быть отнесен к семейству Tournayellidae).

5. Роды нечеткого объема, часто с неясным генетическим соотношением с близкими родами, т. е. неопределенным эволюционным звеном в общей системе развития эндотироидных фораминифер: *Plectogyra, Pseudobradyina, Glyphostomella, Planoendothyra, Plectogyrina, Endostaffella, Paraplectogyra, Granuliferella, Eoendothyra* и *Klubovella.*

На рис. 2 показан быстрый рост новых родовых категорий за последние 10—12 лет, к сожалению, не всегда с достаточным качественным обоснованием. Около половины родов, указанных в разделе 5, вероятно, при дальнейшем исследовании перейдет в подродовые категории уже известных родов. Два последних рода *Eoendothyra* и *Klubovella* Решением 2-го коллоквиума (1963) уже переведены в ранг подродов рода *Quasiendothyra*, причем последний подрод рассматривается, как условно морфологический.

Два рода из показанных на диаграмме рис. 2 рассматриваются как синонимы: *Samarina* Raus. et Reitl., 1940 — синоним *Janischewskina* Mikhailov, 1935; *Cribroendothyra* Lebedeva, 1956 — синоним *Quasiendothyra* Raus., 1948.

Род *Granuliferella* Zeller, 1955, вероятно, является также синонимом рода *Septaglomospiranella* Lipina, 1955, однако этот вопрос окончательно может быть решен после сравнения оригиналов.

Остановимся на характеристике рода *Septaglomospiranella* поподробней, поскольку до сих пор этот род относился к турнейеллидам. Типовой вид рода *Septaglomospiranella* Lipina — *Endothyra? primaeva* Rauser, по Раузер-Черноусовой (1948) и дополненный нашими исследованиями (Рейтлингер, 1961), несомненно, очень близок к примитивным формам эндотираций. Об этом говорит характер спирали с очень небольшим углом отклонений, четкая септация, слабое развитие и быстрое выпадение псевдосептированной стадии, а также общее направление эволюции септагломоспиранелл (в узком понимании в пределах группы *S. primaeva*). Согласно первоначальному диагнозу О. А. Липиной (1955), к роду *Septaglomospiranella* следует относить всю группу гломоспиранелл *Glomospiranella primaeva*, по Л. Г. Даин (1953), однако входящие в эту группу другие виды гломоспиранелл отличаются от типичной септагломоспиранеллы *Endothyra? primaeva* Rauser клубкообразной спиралью, способом камерного подразделения, иным направлением развития и другим происхождением. По-видимому, три других вида, входивших в эту группу, как то: *Glomospiranella dainae* Lipina, *Gl. rauserae* Dain и *Gl. endothyroides* Dain, генетически связаны с чернышинеллами и должны быть исключены из объема рода *Septaglomospiranella.* В то же время среди примитивных *Septaglomospiranella primaeva* (Rauser) отмечаются

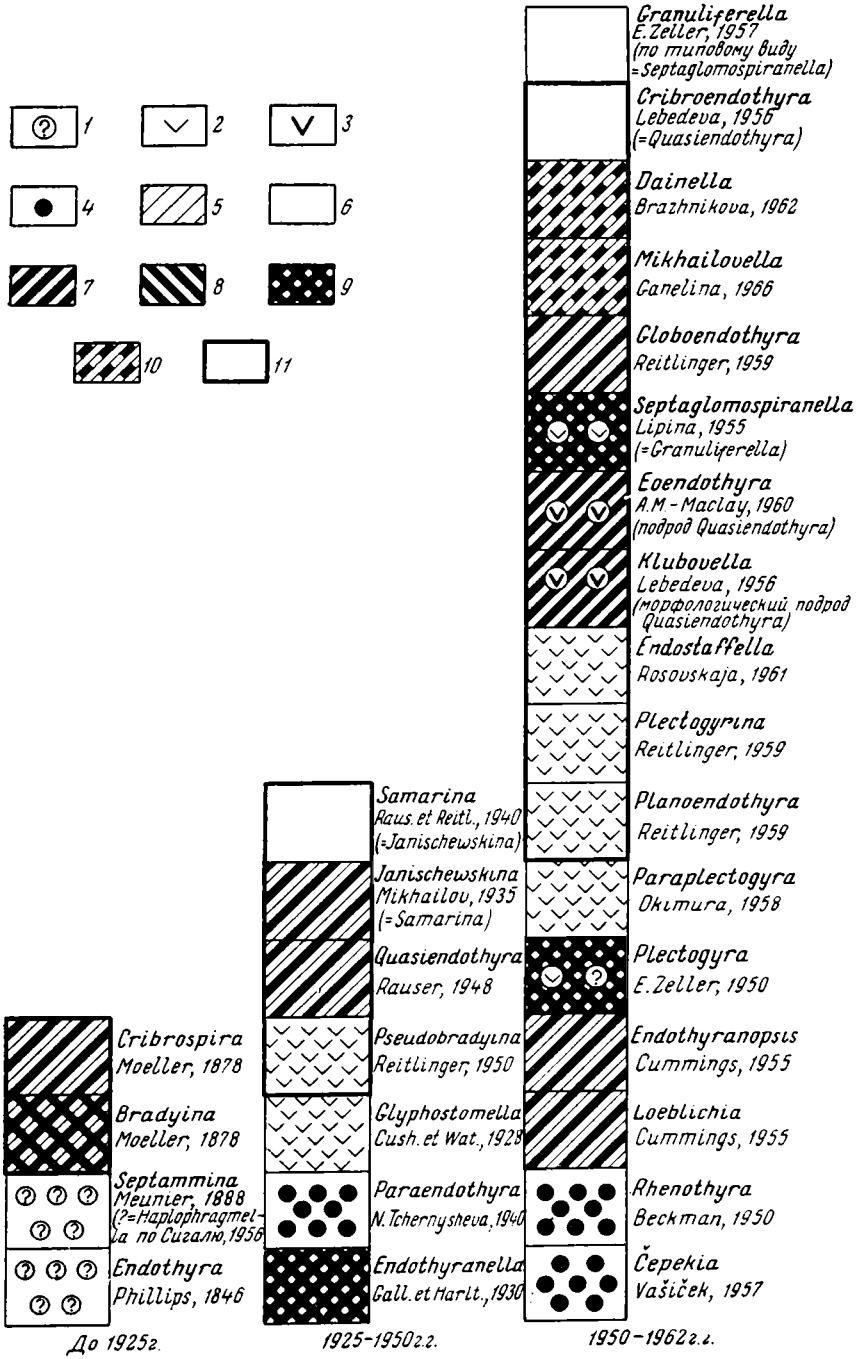


Рис. 2. Количество новых родов эндотираций за определенные интервалы времени и распространение родов по провинциям

1 — роды с нечетким диагнозом; *2* — роды с неясным объемом и генетическими связями; *3* — вероятно подродовые категории; *4* — эндемичные роды; *5* — роды с четким объемом; *6* — синонимы; *7* — роды, характерные для Евразиатской провинции; *8* — роды, свойственные североамериканской провинции; *9* — роды, распространенные и в той и другой провинциях (густая сетка — развиты одновременно, редкая сетка — появление разновременно); *10* — роды, свойственные Европейской части СССР; *11* — роды, установленные советскими исследователями

Примечание. Род *Septaglomospiranella* приведен условно, так как его соотношение сродом *Granuliferella* пока неясно.

близкие формы к примитивным *Quasiendothyra bella (Septaglomospiranella grozdilovae* Pojarkow — М. М. Пуркин, Б. В. Поярков, В. М. Рожанская, 1961, табл. II, фиг. 5).

Особого внимания заслуживают также роды *Endothyra* и *Plectogyra*. Как известно, род *Endothyra* имеет сложную историю и фактически «потерялся» в фауне эндотираций СССР с момента установления рода *Plectogyra* Zeller, 1950. Этот весьма запутанный вопрос детально рассматривается в работах Целлера (Zeller, 1950), Хэнбеста (Henbest, 1953), Жёна (Jean, 1957), Розовской (1961, 1962, 1963) и др. Мы отметим только некоторые моменты. В 1953 г. Хэнбест предложил обратиться в Интернациональную комиссию по зоологической номенклатуре с просьбой сохранить типовым видом рода *Endothyra* вид *E. bowmani* Phillips в толковании Брэди (Brady, 1876), т. е. несколько расширить диагноз рода *Endothyra*, включив в него и формы с более или менее асимметричным навиванием. В 1962 г. С. Е. Розовская тоже обратилась в Интернациональную комиссию, указав, что за типовой вид следует принять *Endothyra bradyi* Mikhailov. Сам А. В. Михайлов (1939) относил к *Endothyra bradyi* Mikhailov асимметричные формы с резко выступающими у устья дополнительными отложениями в виде валиков и гребней. За генотип рода *Endothyra* он принимал *Endothyra bowmani* Phillips, т. е. более или менее симметричные формы без четких дополнительных отложений. Таким образом, объем рода А. В. Михайлов рассматривал широко, считая, что между более или менее симметричными формами с дополнительными отложениями и без последних существуют переходные формы и рассматривать эти формы как самостоятельные роды нельзя. Советские микропалеонтологи, следуя Михайлову, выделяли *Endothyra bradyi* Mikhailov с характерным гребнем и *Endothyra bowmani* Phillips без гребней (Лебедева и Гроздилова, 1954). Таким образом, принимая за генотип *Endothyra bradyi* Mikhailov, мы слишком сузим объем рода *Endothyra* по сравнению с понятием объема этого рода по Филлипсу, Брэди, Михайлову и др. В вопросе об объеме рода *Endothyra* также остается неясным, куда относить симметричные *Endothyra* с одним шипом в последней камере, широко представленные в Североамериканской провинции.

Таким образом, нам кажется более правильным принять за типовой вид рода *Endothyra* вид *Endothyra bowmani* Phillips с дополнениями, по Брэди (1876), как это предлагалось Хэнбестом. Род *Plectogyra* Zeller сохранить пока, как подрод рода *Endothyra* Phillips с характерными чертами, указанными Целлером (Zeller, 1950), т. е. относить к этому подроду только формы: 1) дискоидальные, обычно инволютные, реже частично эволютные, 2) с выпуклыми камерами, 3) с отклонением спирали через каждые полоборота и 4) с тонкозернистой четкой двухслойной стенкой, иногда с неясным третьим слоем (наружный слой типа тектума фузулинд, внутренний тип текториума). В ближайшее время необходимо установить, какие виды эндотироидных фораминифер в СССР соответствуют характеристике подрода *Plectogyra* и отвечают ли они в своем развитии определенному эволюционному звену в общей филогенетической схеме.

В заключение раздела об родах эндотираций интересно добавить некоторые новые морфологические черты к характеристике хорошо известных родов. Так, у типичных эндотиранопсисов наблюдалась четко пористая стенка (табл. I, фиг. 1, 2). В подъяковском горизонте Кузбасса распространены своеобразные эндотиранопсисы из группы *Endothyranopsis compressus, E. pressus* (Leb.) [1], у которых, кроме характерных для

[1] Новый материал, полученный нами и Л. Ф. Ростовцевой по району Кузбасса, позволяет считать, что ряд видов, описанных Н. С. Лебедевой как параштаффеллы, являются эндотиранопсисами.

них дополнительных отложений в последней камере имеется еще тонкий крюкообразный вырост (табл. I, фиг. 3—5). В михайловском горизонте Куйбышевской области найдены ромбические (в продольном сечении) эндотирации группы *Endothyra omphalota*, которые можно рассматривать как новую разновидность (табл. I, фиг. 7—10). Раковина этой разновидности по внешней форме гомеоморфна раковине *Eostafella ikensis* Viss. и представляет резкое отклонение от типа раковин, свойственных эндотирациям. Своеобразные *Dainella chomatica* Brazhn. forma *symmetrica* приведена нами на табл. I, фиг. 6; эта даинелла очень напоминает примитивных представителей псевдоштаффел группы *Pseudostaffella antiqua*. Приведенные примеры пределов изменчивости эндотираций наглядно показывают на сходство путей их развития с примитивными фузулинидами.

В заключение следует пожелать, чтобы при дальнейших исследованиях родовых таксонов эндотираций в первую очередь обращалось внимание на роды, перечисленные в пункте 5, и, конечно, на скорейшее разрешение вопроса о типовом виде рода *Endothyra*.

ВИДОВЫЕ КАТЕГОРИИ ЭНДОТИРАЦИЙ

В настоящее время всего описано около 350 видов представителей эндотираций. Главный процент из описанных видов падает на Советский Союз, соответственно большему числу описательных работ.

С выделением видов до последнего времени, особенно в СССР, обстоит неблагополучно, что связано главным образом с ограниченностью методики изучения и использованием почти преимущественно только морфологического критерия. Все это привело к тому, что часто внутривидовые категории завышались. В настоящее время большая ревизия эндотироидных фораминифер проведена С. Е. Розовской (1963). Ей пересмотрено около 250 видов и выявлено около 20 синонимов. Ряд видов отряда Endothyrida переведен в отряд Fusulinida и наоборот.

В среднем распределение числа видов по четким и хорошо распространенным родам происходит приблизительно следующим образом:

Роды	Число видов	Роды	Число видов
Cribrospira	4	*Endothyranella*	7
Bradyina	44	*Globoendothyra*	25
Janyshewskina	7	*Endothyranopsis*	5
Endothyra (включая подрод *Plectogyra*)	190	*Loeblichia*	4
		Quasiendothyra (много разновидностей)	6

Роды сравнительно с коротким стратиграфическим интервалом существования и приуроченные главным образом к Евразиатской провинции представлены небольшим числом видов (от 4 до 25). Наибольшее число видов имеет долгоживущий космополитный широко распространенный род *Endothyra* (включая *Plectogyra*). Причем многие его виды имеют узкий ареал распространения и очень незначительно отличаются друг от друга (вероятно, часть из них при дальнейшей ревизии будет отнесена к подвидам).

В Северной Америке число новых видов миссисипских эндотираций значительно возросло за последнее десятилетие, правда, некоторые авторы пока воздерживаются от описания новых видов, предпочитая давать изображения новых форм со знаком «sp.» (Zeller, 1950; Wray, 1952; Armstrong, 1958; Skipp, 1961). Как нами отмечалось выше, американские

авторы часто недооценивают таксономическое значение ряда морфологических признаков, что приводит к выделению сборных видов. Сопоставление с такими «видами» очень затруднительно. Кроме того, игнорирование советской литературы создает дублирование видов, усложняющее разработку систематики и межконтинентальную корреляцию.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СХЕМЫ

Немногие исследователи эндотироидных фораминифер решаются строить филогенетические схемы. Слишком много еще неясных вопросов в истории развития этой группы фораминифер. Часто неопределенны генетические связи между отдельными родами и видами, своеобразны онтогенезы с выпадением промежуточных стадий, пока необъяснимо функциональное значение большинства морфологических признаков и т.д.

Первая формальная филогенетическая схема была предложена Галловеем (Galloway, 1933). Она встретила справедливую критику со стороны А. В. Михайлова (1935) и в настоящее время уже устарела.

В 1935 г. А. В. Михайлов дал первые предпосылки к построению филогенетической схемы эндотираций на основе изучения онтогенезов ряда родов (с дополнениями в 1939 г.). В онтогенезе рода *Janischewskina* он отметил сходные черты с эндотирами и криброспирами (образование устья путем причленения устьевого щита), тем самым подчеркнув их близкое родство. Детально рассмотрев характер развития устьев в онтогенезе брэдиин и янишевскин, А. В. Михайлов пришел к выводу, что способ их образования различен, несмотря на кажущееся внешнее сходство. Резко отличает эти два рода и микроструктура стенки — тонкозернистая у рода *Cribrospira* и грубозернистая альвеолярная у рода *Bradyina*. У криброспир, янишевскин и иногда брэдиин А. В. Михайлов отмечал наличие эндотироидной стадии, говорящей о происхождении этих родов от общего ствола. Основываясь на онтогенезе, А. В. Михайлов род *Janischewskina* производил от рода *Cribrospira*, относительно происхождения рода *Bradyina* он высказывал сомнения.

В 1937 г. Д. М. Раузер-Черноусова показала, что все известные к тому времени виды эндотираций развиваются в трех определенных направлениях (группа *Endothyra crassa*, группа *E. globulus* и группа *E. bowmani*). В этой работе Д. М. Раузер-Черноусова наметила первые три ветви филогенетической схемы эндотираций на основе исторической изменчивости видов.

Более детально развитие этих групп во времени и пространстве освещено Д. М. Раузер-Черноусовой в последующих работах (1948а, б). Особенно подробно этот автор останавливается на группе *Endothyra crassa* (по современной классификации представители рода *Endothyranopsis*), применяя математический анализ для выявления пределов видовой изменчивости. По данным Д. М. Раузер-Черноусовой, в процессе эволюции у представителей рода *Endothyranopsis* увеличиваются размеры раковины, возрастает длина оси навивания, укорачивается устье и возрастает роль псевдохомат, в то время как изменение строения стенки у эндотиранопсисов, только приспособительно, не закрепляется в процессе эволюции.

В работе Целлера (Zeller, 1950) очень схематично показаны два основных, независимых друг от друга, направления развития миссисипских эндотираций центральных штатов США (Zeller, 1950, табл. 6). Перва ветвь объединяет асимметричные «плектогироидные» формы с относительно высокими оборотами и небольшим числом камер; корни ее предполагаются в группе древних гломоспир. Вторая ветвь — симмет-

ричные эндотироидные формы с более низкими оборотами и большим числом камер происходят от девонских наницелл. Развитие плектогироидной группы идет в направлении увеличения общих размеров раковины, увеличений углов колебания оси навивания, прогрессивного развития дополнительных отложений (от слабых до четко выраженных валикообразных, сливающихся в своем основании в конце эволюционной ветви).

Вторая ветвь короткая и слабо обоснованная, причем мало вероятно ее происхождение от девонских наницелл (плоскоспиральные формы отсутствуют в отложениях киндерхук и осейдж). Скорее объединяющим звеном между этими двумя ветвями является плоскоспиральная форма, изображенная Целлером на табл. 6 под № 6а как *Endothyra* sp. и относящаяся (под вопросом) к ветви плектогирид. Производя эндотир от двух разных корней, Целлер таким образом должен был прийти или к полифилии, или допускать в ряду плектогир изменчивость спирали от асимметричной до симметричной.

В 1958 г. Е. А. Рейтлингер проследила основные направления развития ведущих морфологических признаков эндотироидных фораминифер, главным образом по материалам Русской платформы, дав впервые наиболее полную схему развития эндотираций. Каждое направление, представляющее обособленную ветвь в общем филогенезе эндотираций, рассматривается как отдельное подсемейство, а при более резком расхождении признаков и несовпадении периодов расцвета, как семейство. В основу построения филогенетической схемы в первую очередь был положен эволюционный принцип и результаты изучения этапности развития фораминифер. Так было обосновано выделение семейства Endothyridae с подсемействами Endothyrinae, Plectogyrinae, Endothyranopsinae и семейства Bradyinidae, а позже и подсемейства Quasiendothyrinae (Рейтлингер, 1961).

Направление развития представителей подсемейства Quasiendothyrinae очень детально, с рассмотрением видовой изменчивости, было пересмотрено Н. Е. Бражниковой (1962). Это подсемейство она, так же как С. Е. Розовская, понимает широко, включая в него еще свой новый род *Dainella*. За ведущий морфологический признак подсемейства Quasiendothyrinae Н. Е. Бражникова приняла форму хомат (учитывая их постепенную редукцию, а также изменения в строении стенки и т. д.).

В 1963 г. С. Е. Розовская опубликовала схему филогенетического развития эндотираций, дополненную последними новыми исследованиями. Эта схема принципиально не отличается от предложенной нами в 1958 г., главное ее отличие в вопросах номенклатурного порядка.

Подводя итог, можно сказать, что имеющиеся филогенетические схемы еще недостаточно приближаются к естественным, так как в основном они все же строятся на изменчивости родового порядка. Непосредственные корни ряда родов еще не совсем ясны, среди них в первую очередь следует назвать такие широко распространенные роды, как *Bradyina, Cribrospira, Endothyranopsis,* не говоря уже о менее распространенных, таких, как *Dainella, Paraendothyra, Cepekia* и других.

Однако выявленные основные направления эволюции эндотиранаций, установленные на материале Европейской части СССР, подтверждаются и для других регионов (Малахова, 1959, 1960; Богуш и Юферев, 1962; Поярков, 1957, 1960, и др.), что говорит о том, что эти основные пути были намечены правильно.

Следует отметить, что направление эволюции «плектогироидных» эндотираций в нижне- и среднекаменноугольные эпохи для территории Северной Америки имеет близкую последовательность, как и в аналогичное время для Евразиатской провинции.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЭНДОТИРАЦИЙ

Эндотирации известны, начиная с девонского периода и кончая пермским. Есть указания на присутствие их и в триасовом периоде. Однако руководящее значение эндотирации имеют преимущественно в раннекаменноугольную эпоху.

В Советском Союзе уже с 30-х годов нашего столетия эндотирации широко используются для построения и корреляции дробных стратиграфических схем нижнекаменноугольных отложений (Михайлов, 1935, 1939; Раузер-Черноусова, Беляев, Рейтлингер, 1936, 1940; Раузер-Черноусова, Фурсенко, 1937; Раузер-Черноусова и др., 1948; Шлыкова, 1951; Гроздилова, Лебедева, 1954; Липина, 1955, 1960; Малахова, 1956, 1959, 1960; Бражникова, 1956, 1962; Голубцов, 1957; Reitlinger, 1962; Богуш, Юферев, 1962, и многие др.).

Изучение возможностей использования эндотираций для стратиграфических целей идет двумя путями. Первый — изменение комплексов эндотираций во времени совместно с сопутствующими им другими фораминиферами. Второй — изучение филогенеза эндотираций как ведущей группы нижнекаменноугольной эпохи, выявление основных рубежей этапов их эволюционного развития.

В настоящее время в нижнекаменноугольных отложениях СССР выделяется до 17 последовательно сменяющих друг друга комплексов фораминифер, имеющих широкое стратиграфическое значение. В этих комплексах эндотирации являются одной из основных групп фораминифер.

В 1960 г. нами был подведен итог степени изученности и применения фораминифер в стратиграфических целях по разным странам до 1959 г., а также рассмотрена возможность использования фораминифер для межконтинентальной корреляции.

В результате этой работы были сделаны следующие выводы, касающиеся эндотираций.

1. Слабая изученность фораминифер Западной Европы; причем отсутствие монографических описаний фораминифер из стратотипических разрезов Западной Европы несомненно приводит к еще неполному использованию эндотираций в целях дробной стратиграфии.

2. Сильно возросший интерес к миссисипским фораминиферам, начиная с 1950 г. в Северной Америке; особенно после работ Целлера, показавших возможность построения зональных схем по эндотирациям (Zeller, 1950, 1957; Wray, 1952; Woodland, 1958; Armstrong, 1958; Skipp, 1961).

3. Наличие двух зоогеографических провинций по фауне фораминифер в нижнекаменноугольную эпоху — Евразиатской и Североамериканской. Для первой характерно весьма своеобразное сообщество эндотираций и других фораминифер, для второй — обедненный состав с преимущественным развитием «плектогироидных» эндотираций и своеобразных плоскоспиральных эндотир.

4. Сравнение евразиатских и североамериканских фаун фораминифер показало наибольшее сходство их в позднетурнейское время, несколько меньшее в этренское и самое ранневизейское, еще более слабое в поздневизейское и, наконец, наибольшее различие в средневизейское время.

5. Выявляется возможность межконтинентальной корреляции по фораминиферам (главным образом, по эндотирациям) в пределах ярусов и предполагается возможность и более дробной корреляции, после более детального и равномерного изучения фораминифер по всем странам.

6. Выделяются зоны широкого значения: зона *Quasiendothyra communis* и *Septaglomospiranella primaeva*, зона *Chernyshinella*, зона *Plectogyra tuberculata* и зона *Endothyranopsis* и *Eostaffella*.

Характерные комплексы и зоны фораминифер нижнекаменноугольной эпохи

Таблица 2

Возраст	О. А. Липина, 1955—1960	Н. П. Малахова, 1958	Е. А. Рейтлингер, 1960	Е. А. Рейтлингер, 1960—1963		Англия (Cummings, 1961)		Северная Америка, Кордильеры (Zeller, 1957)
						Зональные комплексы	Некоторые характерные виды, общие с СССР (по Рейтлингер)	
$C_{1^2}^{n} - C_2^1$			*Millerella* *Eostaffella*					
$C_1^{v_3} - C_1^{n_1}$			*Endothyranopsis* *Eostaffella*	*Endothyranopsis sphaericus*	*Eostaffella protvae*	N9 9—10	*Eostaffella* aff. *protvae* *Loeblichia ammonoides*	*Paramillerella*
					Plectogyra kirgisana *Eostaffella decurta*	E_1 ?	*Howchinia subconica*	
$C_1^{v_3}$				*Endothyranopsis crassus*	*Janischewskina* *Eostaffella ikensis*	N8 D_2	*Endothyranopsis crassus* * *Janischewskina*	Верхний мерамек *Endothyra spiroides*
					Eostaffella proikensis	N7 D_1	*Bradyina rotula* *Howchinia gibba*	
$C_1^{v_2}$				*ex. gr. compressus*	*Endothyranopsis compressus** *Lituotubella glomospiroides*	N6 S_2^2	*Endothyranopsis compressus** *Lituotubella glomiformis*	
					Urbanella miranda *Plectogyra similis*	N5 S_2^1	*Archaediscus* aff. *moelleri* *Plectogyra irregularis* (=ex. gr. *similis*)	

* Встречается часто.

Таблица 2 (продолжение)

Возраст	О. А. Липина, 1955—1960	Н. П. Малахова, 1958	Е. А. Рейтлингер 1960	Е. А. Рейтлинтер, 1960—1963	Англия (Cummings, 1961)		Северная Америка, Кордильеры (Zeller, 1957)
					Зональные комплексы	Некоторые характерные виды, общие с СССР (по Рейтлингер)	
$C_1^{V_1}$—$C_1^{V_2}$				*Endothyranopsis* *Urbanella vera* *Paraarchaediscus*	N4 S_1 C_2	*Plectogyra rugosa* (=aff. *solida*) *Propermodiscus ulmeri*	Нижний мерамек *Endothyra spiroides*
$C_1^{V_1}$		*Eostaffella nalivkini* *Endothyra transita*		*Dainella chomatica* *Eostaffella medioris*	N3 ?	*Paraarchaediscus**. *Plectogyra rugosa*	
$C_1^{t_2}$		*Plectogyra tuberculata*	*Plectogyra tuberculata*	*Spinoendothyra costifera*			Осейдж *Plectogyra tumula*
$C_1^{t_1}$		*Chernyshinella glomiformis*	*Chernyshinella*	*Spinoendothyra tuberculata* *Chernyshinella glomiformis*			*Plectogyra anteflexa*
$C_1^{Etr.}$	*Quasiendothyra communis* * *Q. kobeitusana*		*Quasiendothyra communis*	*Quasiendothyra kobeitusana* *Q. konensis*			Киндерхук *Granuliferella*
D_3^2—$C_1^{Etr.}$	*Septatournayella rauserae*		*Septaglomospiranella primaeva*	*Quasiendothyra communis* *Quasiendothyra bella* *Septaglomospiranella nana*			

* Мамэ (1961) указывает, что архедискусы в Европе и Америке появляются с основания визе.

За последние четыре года получен целый ряд новых интересных материалов, в той или иной степени касающихся стратиграфического значения эндотираций.

В Англии Каммингс (Cummings, 1961), на основе изменения динантских фораминиферовых комплексов во времени, выделил ряд последовательных зон. В опубликованной работе им выделяется 7 зон, две из них, нижняя и верхняя, с неполными характеристиками. Зоны фораминифер примерно совпадают с зонами по макрофауне (D_2, D_1; S_2, верхняя часть; S_2, средняя и нижняя части; S_1 и C_2, верхняя часть). На табл. 2 нами показано, как эти зоны приблизительно можно сопоставить с зонами фораминифер, установленными в стратиграфической схеме СССР.

Работы Кониля (Conil, 1959, 1960, 1961а, 1961б), Сирии и Лиса (Serre, Lys, 1960) по динантским отложениям Бельгии и Франции подтверждают широкое значение зоны *Quasiendothyra communis* для этренских отложений. Присутствие аналогов зоны *Quasiendothyra communis* отмечается и О. А. Липиной (1962) в Германии в слоях, сопоставляемых с зоной *Etroeungt* Бельгии.

Типичные визейские комплексы фораминифер Евразиатской провинции (в том числе и эндотираций) встречены на Индокитайском полуострове (Saurin, 1960), в восточной Сахаре (Durif, 1959) и Египте (Said, Andrawis, 1961). Для Евразии Мамэ (Mamet, 1962) намечает шесть специфических комплексов эндотираций, имеющих зональное значение (струниан, нижнее турне, верхнее турне, нижнее визе, среднее визе и верхнее визе). Согласно Мамэ, зоны, установленные по эндотирациям, дополняются данными по другим группам фораминифер. К сожалению, Мамэ не приводит систематического состава комплексов.

Работы Скиппа (Skipp, 1961) и Конкина (Konkin, 1961) еще раз говорят о большом значении миссисипских эндотираций для зональных схем Северной Америки, хотя из зон, установленных Целлером (Zeller, 1957), по-видимому, пока только зона крупных эндотир и плектогир (мерамек) имеет широкое значение. Зона *Granuliferella* отвечает не только времени киндерхук, но и осейдж (Woodland, 1958; Gutschik, 1960; Skipp, 1961).

Неувязка в зональных схемах американских авторов несомненно связана с еще недостаточно обоснованными стратиграфическими сопоставлениями, а также с выделением «сборных» видов и родов, со слабой разработкой систематики эндотираций, а также незнакомством с русской литературой.

Вопросы этапности развития фораминифер разрабатываются преимущественно советскими микропалеонтологами (Фурсенко, 1958; Малахова, 1956; Раузер-Черноусова, Рейтлингер, 1957; Рейтлингер, 1958; Липина, 1960, и др.).

Работа 1958 г. Е. А. Рейтлингер посвящена специальному вопросу этапности развития эндотираций. В филогенезе эндотираций устанавливается четыре крупных этапа (табл. 3): 1) этап появления и становления фауны эндотираций — этап развития квазиэндотир (время этрен); 2) этап широкого расселения — развитие преимущественно группы эндотираций с асимметричным навиванием (турнейский век); 3) этап расцвета и интенсивной дифференциации эндотираций (визейский век); 4) этап угасания и преимущественного развития брэдиинид (средне- и верхнекаменноугольные эпохи, пермский период).

Этапы отделяются друг от друга сменой основных направлений развития эндотираций, появлением новых качественно отличных признаков, обеспечивающих данной группе дальнейшее прогрессивное развитие.

Рубежи этапов, по-видимому, отвечают ароморфным стадиям в филогенезе эндотираций, тогда как в пределах этапов развитие идет главным образом путем адаптации. Так, для первого этапа, вероятно, аро-

Таблица 3

Основные рубежи развития эндотираций

	Рейтлингер (1958)		Родовые зоны	Mamet (1962)	Zeller (1950, 1957)
	Этап	Характерные морфологические признаки		Стадии развития	Основные рубежи развития
P C_3 C_2	IV	Отсутствие появления новых качественных признаков	*Glyphostomella*? (мелкие брэдииины с малым числом оборотов и камер, с тонкой стенкой)		
C_1^V	III Расцвет и дифференциация	Спираль симметричная и асимметричная; стенка дифференцированная (иногда четкие поры); дополнительные отложения: выстилающие, псевдохоматы, реже бугорки и шипы; сложные устья; септы прямые и косые; крупные размеры	*Endothyranopsis Globoendothyra* *Loeblichia* *Bradyina* *Janyshewskina* --- *Urbanella* *Dainella*	Фауна визейского типа IV (верхне- и средне-визейская) --- III (нижне-визейская)	Нижний честер --- Мерамек
C_1^+	II Широкое расселение	Спираль асимметричная; дополнительные отложения: бугорки, шипы, или отсутствуют; септы косые; мелкие размеры	*Spinoendothyra* *Latiendothyra*	II	Осейдж
Этрен D_3—$C_1^{Etr.}$	Становление	Спираль асимметричная; хоматы; или без дополнительных отложений	*Quasiendothyra* *Septaglomospiranella*	I	Киндерхук

морфным признаком является развитие дополнительных отложений типа хомат; для второго этапа — экранный тип дополнительных отложений; для третьего — дифференциация строения стенки, плоская спираль, появление сложных устьев. В четвертом этапе угасания появления качественно новых признаков не наблюдается.

Выявленные на материале Советского Союза рубежи этапов в развитии эндотираций, вероятно, имеют общие значения для эволюции фауны эндотираций в целом (табл. 3). Так, Целлер (Zeller, 1950, 1957), изучая последовательность развития миссисипских эндотираций во времени, указывает на резкое изменение их в начале времени мерамек, т. е. примерно на границе турнейского и визейского веков. Моменты изменения фауны эндотираций, главным образом связанные с изменением общих размеров раковины и отчасти с характером дополнительных отложений, указываются им также в начале времени отложения киндерхук, осейдж и честер.

Интересный материал к этому вопросу дает небольшая статья Мамэ (Mamet, 1962), касающаяся стратиграфического значения эндотираций динанта. Правда, эта статья носит слишком общий характер и автор ее, к сожалению, слабо использовал русскую литературу, что привело его к некоторым ошибочным стратиграфическим сопоставлениям (см.

ниже). Мамэ просмотрел большое количество шлифов из пород динантских отложений Западной Европы, Африки и Северной Америки. Полученные данные позволили ему прийти к выводу о наличии четырех крупных стадий в эволюционном развитии эндотираций, имеющих всесветное значение для области Тетиса и примерно совпадающих с зонами по макрофауне. Эти стадии: 1) стрюн (киндерхук — малевко-мураевнинские слои); 2) турнейская (осейдж — верхний лихвин, чернышевский надгоризонт); 3) нижневизейская (нижний мерамек — бобриковский горизонт); 4) средне- и верхневизейская (верхний мерамек и нижний честер-окский и нижнесерпуховский надгоризонты). Мамэ указывает на филогенетическое единство развития эндотираций в первых трех стадиях на изученных континентах и на нарушение этого единства в четвертую стадию (для Евразии и Северной Америки). Он также указывает на четкость границы между турнейским и визейским ярусами в Западной Европе — «немного больше, чем 5% фораминифер турнейского комплекса переходит эту границу, чтобы присоединиться к фауне полностью обновленной» (Mamet, 1962, стр. 169).

Изложенный выше материал ясно показывает большое значение эндотираций как для местной дробной стратиграфии и корреляции, так и для межрегиональной и межконтинентальной. По-видимому, можно уже определенно говорить о трех крупных этапах в развитии эндотираций, имеющих всесветное значение,— этренском, турнейском и визейском. Выделенная Мамэ нижневизейская стадия является лишь начальной фазой третьего этапа. Каждый из указанных этапов отвечает трем крупным зонам эндотираций родового порядка: первый — зоне *Quasiendothyra,* второй — зоне *Spinoendothyra* и *Latiendothyra* и третий — зоне *Endothyranopsis* и *Globoendothyra.* Следует отметить, что наиболее четкое выражение эти зоны имеют во вторую половину седиментационных циклов в связи с тем, что для эндотираций, как и для фузулинин, вторая половина циклов наиболее благоприятна для развития. Работы советских и зарубежных исследователей намечают и более дробную зональную межконтинентальную схему.

Различные сообщества и направления развития эндотираций в пределах этапов позволяют предполагать определенные изменения плана палеогеографических условий на рубеже этапов. Так, например, в этренское время в Евразиатской провинции развивались квазиэндотиры с массивными раковинами со стекловатым слоем, более свойственные жаркому климату, а в Североамериканской провинции — мелкие, частично агглютинированные гранулифереллы, сопутствуемые комплексом песчаных фораминифер холодолюбивого типа. В турнейское время произошло некоторое выравнивание условий в обеих провинциях, известковые формы, наблюдаемые здесь, однотипны.

В заключение следует сделать сам по себе напрашивающийся вывод, что эндотирации представляют биологически очень интересную группу, ведущую для нижнекаменноугольной эпохи и очень ценную для стратиграфии этих отложений. Изучение эндотираций заслуживает пристального внимания и разработка их систематики должна усиленно расширяться и углубляться.

ЛИТЕРАТУРА

Богуш О. И. и Юферев О. В. 1962. Фораминиферы и стратиграфия каменноугольных отложений Каратау и Таласского Алатау. Акад. наук СССР. Сибирское отделение.

Бражникова Н. Е. 1956. Фораминиферы нижнекаменноугольных отложений Галицийско-Волынской впадины.— Труды Ин-та геол. наук АН УССР, сер. статигр. и палеонтол. Вып. 10, сб.: «Фауна и флора каменноугольных отложений Галицийско-Волынской впадины».

Бражникова Н. Е. 1962. *Quasiendothyra* и близкие к ним формы из нижнего карбона Донецкого бассейна и других районов Украины.— Труды Ин-та геол. наук АН УССР, сер. стратигр. и палентол., вып. 44. Материалы к фауне верхнего палеозоя Донбасса.

Вдовенко М. В. Спроба зоогеографічного районування території СРСР в камъяновугільний період по фауні форамініфер.— Вісник Київського ун-ту, № 3, 1960. Сер. геол. та географ., вип. 2.

Ганелина Р. А. 1956. Фораминиферы визейских отложений северо-западных районов Подмосковной котловины.— Труды Всес. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та. Нов. сер., вып. 98. Микрофауна СССР, сб. VIII.

Голубцов В. К. 1957. Стратиграфия и фораминиферы визейского яруса Припятского прогиба. Акад. наук БССР.— Палеонтология и стратиграфия БССР. Сб. II.

Гроздилова Л. П. и Лебедева Н. С. 1954. Фораминиферы нижнего карбона и башкирского яруса среднего карбона Колво-Вишерского края.— Труды Всес. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та. Микрофауна СССР. Сб. VII.

Даин Л. Г. 1953. Турнейеллиды.— Труды Всес. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та Нов. сер., вып. 74.

Дуркина А. В. 1959. Фораминиферы нижнекаменноугольных отложений Тимано-Печорской провинции.— Труды Всес. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та. Микрофауна СССР, сб. X.

Лебедева Н. С. 1954. Фораминиферы нижнего карбона Кузнецкого бассейна.— Труды Всес. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та. Микрофауна СССР, сб. VII.

Лебедева Н. С. 1956. Фораминиферы этренских отложений Тенгизской впадины.— Труды Всес. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та. Микрофауна СССР, сб. VIII.

Липина О. А. 1955. Фораминиферы турнейского яруса и верхней части девона Волго-Уральской области Среднего Урала.— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 163, сер. геол.

Липина О. А. 1960. Стратиграфия турнейского яруса и пограничных слоев девонской и каменноугольной систем восточной части Русской платформы и западного склона Урала.— Труды Геол. ин-та АН СССР, вып. 14.

Липина О. А. 1961. Зависимость фораминифер от фаций в отложениях фаменского яруса верхнего девона и турнейского яруса карбона западного склона Урала.— Вопр. микропалеонтол., № 5.

Липина О. А. 1962. К вопросу о сравнении фораминифер турнейского яруса СССР и Западной Германии.— Докл. АН СССР, т. 145, № 1.

Малахова Н. П. 1956. Главнейшие этапы развития нижнекаменноугольных фораминифер Урала.— Докл. АН СССР, т. 106, № 6.

Малахова Н. П. 1956. Фораминиферы верхнего турне западного склона Северного и Среднего Урала.— Труды Горно-геол. ин-та. Уральский фил. АН СССР, вып. 24.

Малахова Н. П. 1956. Фораминиферы известняков р. Шартымки на Южном Урале.— Труды Горно-геол. ин-та. Уральский фил. АН СССР, вып. 24.

Малахова Н. П. 1957. Некоторые новые виды фораминифер из нижнекаменноугольных отложений Урала.— Труды Горно-геол. ин-та. Уральский фил. АН СССР, вып. 28.

Малахова Н. П. 1959а. О статье Е. Целлера «Миссисипские эндотироидные фораминиферы из Кордильерской геосинклинали» — Изв. АН СССР, сер. геол., № 9.

Малахова Н. П. 1959б. Турнейский ярус Северного и Среднего Урала.— Труды Горно-геол. ин-та. Уральский фил. АН СССР, вып. 38.

Малахова Н. П. 1960. Стратиграфия нижнекаменноугольных отложений Северного и Среднего Урала по фауне фораминифер.— Труды Горно-геол. ин-та. Уральский фил. АН СССР, вып. 52.

Малахова Н. П. 1961. Морфо-функциональный анализ внутреннего строения брэдиин.— Палеонтол. ж. АН СССР, № 3.

Мёллер В. 1878. Спирально-свернутые фораминиферы каменноугольного известняка России.— Материалы геол. России, т. VIII.

Мёллер В. 1880. Фораминиферы каменноугольного известняка России.— Материалы геол. России, т. IX.

Миклухо-Маклай А. Д. 1961. Верхний палеозой Средней Азии. Автореф. докт. дисс. Л.

Михайлов А. В. 1935. К вопросу филогении каменноугольных фораминифер.— Изв. Ленингр. геол. гидро-геол. треста, № 2—3 (7—8).

Михайлов А. В. 1939. К характеристике родов нижнекаменноугольных фораминифер территории СССР. В сб. Ленингр. геол. управления, № 3.

Основы палеонтологии. 1959. Т. 1. М. Изд-во АН СССР.

Поярков Б. В. 1957. О фораминиферах из фаменских и турнейских отложений западных отрогов Тянь-Шаня.— Вестн. Ленингр. ун-та, № 12.

Поярков Б. В. 1960. О стратиграфии турнейских отложений юго-западной Киргизии (западные отроги Тянь-Шаня).— Труды Упр. геол. и охраны недр КиргССР, сб. 1.

Пуркин М. М., Поярков Б. В., Рожанец В. М. 1961. Стратиграфия и новые виды фораминифер турнейских отложений хребта Борколдой (Тянь-Шань).— Изв. АН КиргССР. Т. III, вып. 4.

Раузер-Черноусова Д. М. 1948а. Нижнекаменноугольные эндотиры группы *En-*

dothyra crassa Brady и близкие к ним формы.— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 62, геол. сер. (№ 19).
Раузер-Черноусова Д. М. 1948б. О некоторых эндотирах группы *Endothyra bradyi* Mikhailov.— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 62, геол. сер. (№ 19).
Раузер-Черноусова Д. М., Беляев Г. М. и Рейтлингер Е. А. 1936. Верхне-палеозойские фораминиферы Печорского края.— Труды Полярной комиссии АН СССР, вып. 28.
Раузер-Черноусова Д. М., Беляев Г. М., Рейтлингер Е. А. 1940. О фораминиферах каменноугольных отложений Самарской Луки.— Труды Нефт. геол. развед. ин-та, нов. сер., вып. 7.
Раузер-Черноусова Д. М., Виссарионова А. Я. и др. 1948. Стратиграфия и фораминиферы нижнего карбона Русской платформы и Приуралья.— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 62, геол. сер. (№ 19).
Раузер-Черноусова Д. М. и Рейтлингер Е. А. 1957. Развитие фораминифер в палеозойское время и их стратиграфическое значение.— Изв. АН СССР, сер. геол., № 11.
Раузер-Черноусова Д. М. и Фурсенко А. В. 1937. Определитель фораминифер нефтеносных районов СССР. Часть 1. ОНТИ НКТП СССР, Л.— М.
Рейтлингер Е. А. 1958. К вопросу систематики и филогении надсемейства Endothyridea.— Вопр. микропалеонтол., № 2.
Рейтлингер Е. А. 1960. Фораминиферы среднекаменноугольных отложений центральной части Русской платформы.— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, геол. сер., вып. 126.
Рейтлингер Е. А. 1960. Значение фораминифер для стратиграфии нижнего карбона. Междунар. Геол. Конгресс. Докл. сов. геологов. Дочетвертичная микропалеонтология. Госгеолтехиздат.
Рейтлингер Е. А. 1961. Некоторые вопросы систематики квазиэндотир.— Вопр. микропалеонтол., № 5.
«Решение 2-го Коллоквиума по эндотироидным фораминиферам».— Вопр. микропалеонтол., № 7.
Розовская С. Е. 1961. К систематике семейства Endothyridae и Ozawainellidae.— Палеонтол. ж., № 3.
Розовская С. Е. Древнейшие представители фузулинид и их предки.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР (в печати).
Сигаль Ж. [Sigal]. 1956. Отряд фораминиферы. Перевод под ред. Н. Н. Субботиной. Гостоптехиздат.
Стратиграфия и микрофауна нижнего карбона западного крыла Подмосковной котловины. 1951.
Фомина Е. В. 1958. К вопросу о строении стенок раковин некоторых визейских фораминифер Подмосковного бассейна.— Вопр. микропалеонтол., № 2.
Фурсенко А. В. 1954. О критериях систематики фораминифер.— Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол., вып. 5.
Фурсенко А. В. 1958. Основные этапы развития фаун фораминифер в геологическом прошлом.— Труды Ин-та геол. наук АН БССР, вып. 1.
Фурсенко А. В. 1960. О критериях систематики фораминифер. Междунар. Геол. Конгресс. Докл. сов. геологов. Дочетвертичная микропалеонтология. Госгеолтехиздат.
Шлыкова Т. И. Фораминиферы визейского и намюрского ярусов нижнего карбона западного крыла Подмосковной котловины.— Труды Всес. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та, нов. сер., вып. 56.
Armstrong A. K. 1958. Meramecian (Mississippian) Endothyrid Fauna from the Arrago Penasko Formation, Northern and Central New Mexico.— J. Paleontol., v. 32, N 5.
Brady H. B. 1876. A Monograph of Carboniferous and Permian Foraminifera.— Paleontol. Soc., London, v. 36.
Brady H. 1884. Report on the Foraminifera dredged by H. M. S. «Challenger» during the years 1873—1879.— Rept. Challenger Exped., Zool., v. 9.
Conil R. 1959. Recherches Stratigraphiques sur les Terrains Dinantiens dans le Bord Nord du Bassin de Namur.— Mém. Acad. Roy. Belgique, Coll. in 4°, Deuxième ser., t. XIV, fasc. 5.
Conil R. 1960. Tournaisien de la gare d'Ivoir.— Bull. Soc. géol. Belgique, t. LXIX, fasc. 2.
Conil R. 1961a. Les gites a stromatopores du strunien de la Belgique.— Mém. Inst. geol. univ. Louvan, t. XXII.
Conkin J. 1961b. Mississippian smaller Foraminifera of Kentucky, Southern Indiana, Northern Tesnessee and Southcentral Ohio.— Bull. Amer. Paleontol., v. 43, N 196.
Cummings R. H. 1955. New genera of Foraminifera from the British Lower Carboniferous.— J. Wash. Acad. Sci., v. 45, N 1.
Cummings R. H. 1961. The foraminiferal zones of the Carboniferous sequence of the Archerbeck Borehole, Canonbie, Dumfriesshire.— Bull. Geol. Surv. Gr. Brit., N 18.
Cushman J. 1928. Foraminifera their Classification and Economic Use.— Spec. Publ, Cushm. Lab. Foram. Res., N 1.
Cushman J. A. 1950. Foraminifera their classification and economic use. Cambridge, Massachusetts.
Durif P. 1959. Observations micropaleontologiques (Foraminiféres) sur le Carboni-

fére marin du bassin de Fort-Poliguae (Sahara oriental).— Bull. Soc. geol. France, t. 1, N 2.
Galloway Y. 1933. Manual of Foraminifera. Blomington. Indiana.
Glaessner M. 1947. Principles of Micropaleontology. N. Y.
Gutschik R. 1960. Early Mississippian (Lower Carboniferous-Tournaisian) Micropaleontology in the United States, Rept. Twenty — First Session Norden, part. VI.
Henbest L. 1931. The species Endothyra bailyi (Hall).— Contr. Cushm. Lab. Foram. Res., v. 7.
Henbest L. G. 1953. The Name and Dimorphism of Endothyra bowmanii Phillips, 1846.— Contr. Cushm. Lab. Foram. Res., v. IV, pt. 2.
Jean J. St. 1957. A middle Pennsylvanian foraminiferal fauna from Dubois County, Indiana.— Conservat. geol. Surv. Indiana Bull., N 10.
Loeblich A. and Tappan H. 1961. Suprageneric classification of the Rhizopodea.— J. Paleontol., v. 35, N 2.
Mamet B. 1962. Remarques sur la microfaune de Foraminiférés du Dinantien.— Bull. Soc. geol. Belgique, t. LXX, fasc. 2.
Plummer H. J. 1945. Smaller Foraminifera in the Marble Falls, Smithwick, and lower Strawn Strata around the Llano uplift in Texas.— Publs. univ. Texas, 4401.
Pokorný V. 1958. Grundzüge der zoologischen micropaläotologie. Bd. 1. Berlin.
Reitlinger E. A. 1962. Limits of Lower Carboniferous in Stratigraphic Diagram of the USSR. Quatrième Congrès pour l'avancement des études de stratigraphie et de géologie du carbonifére.— Compt. rend., t. III.
Rhumbler L. 1895. Entwurf eines natürlichen Systems der Thalamophorem.— Nachr. Akad. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Kl.
Rosovskaya S. E. 1962. Endothyra bowmani Phillips (1846) v. Endothyra bowmani Brown, 1843 (Foraminifera): an alternative proposal.— Bull. zool. Nomencl., v. 19. part 4.
Said R. and Andrawis S. 1961. Lower carboniferous microfossils from the subsurface rocks of the western desert of Egypt.— Contr. Cushm. Lab. Foram. Res., v. XII, part 1.
Saurin E. 1960. Foraminiféres et position stratigraphique de quelques calcaires anthracolithiques Indochinois.— Compt. rend. Soc. geol. France, fasc. 7.
Scott H. W., Zeller E., Zeller D. N. 1947. The genus Endothyra.— J. Paleontol., v. 21, N 6.
Serre B. et Lys M. 1960. Repartition de quelques conodontes dans le devonien et le carbonifére inferieur de France et de Belgique.— Internat. geol. congr. Rept. Twenty-First Session Norden. Part VI.
Skipp D., Colo, Betty A. L. Stratigraphic distrioution of endothyroid Foraminifera in carboniferous rocks of the Makay Quadrangle, Idaho.— Geol. Surv. Profess. Paper, 1961 (USA), N 424 — C.
Wood A. 1949. The structure of the wall of the test in the Foraminifera, its value in classification.— Quart. J. geol. Soc. London. V. 104 (CIV), part 2.
Woodland R. B. 1958. Stratigraphic significance of Mississippian endothyroid Foraminifera central Utah.— J. Paleontol., v. 32, N 5.
Wray J. L. 1952. Endothyroid Foraminifera from the Greenbrier series of northern West Virginia.— J. Paleontol., v. 26, N 6.
Zeller E. J. 1950. Stratigraphic significance of Mississippian endothyroid Foraminifera.— Contribs. Paleontol. Univ. Kansas. Protozoa. Art. 4.
Zeller E. J. 1957. Mississippian endothyroid Foraminifera from the Cordilleran Geosyncline.— J. Paleontol., v. 31, N 4.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦЫ

Фиг. *1—2. Endothyranopsis crassus* (Brady). Визейский ярус, Волгоградская область.

1 — поперечное сечение, × 45; *2* — часть поперечного сечения, × 100; хорошо видно грубопористое строение стенки и сложное строение септ с дополнительным микрозернистым слоем на внутренней и наружной поверхности септ.

Фиг. *3—5. Eoendothyranopsis pressus* (Lebedeva). Подъяковский горизонт, Кузбасс, × 70;

3 — поперечное сечение, хорошо виден крючкообразный вырост в последней камере и боковые заполнения; *4* — продольное сечение, видны боковые заполнения и псевдохоматы; *5* — то же, в последнем обороте (вверху) видно продольное сечение верхней части крючка.

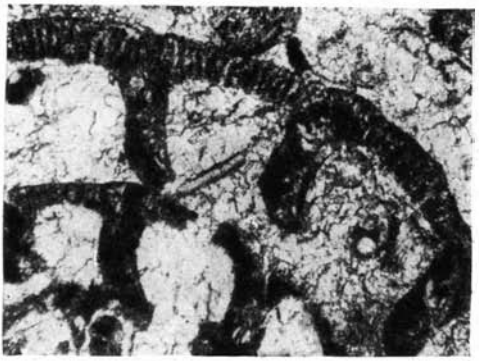
Фиг. *6. Dainella chomatica* Braznikova forma *symmetrica*. Алексинский горизонт, скв. Кикино, × 75.

Фиг. *7. Endothyra omphalota* Raus. et Reitl. var. *callosa* Rostovzeva. Михайловский горизонт, скв. Красная Поляна, × 45.

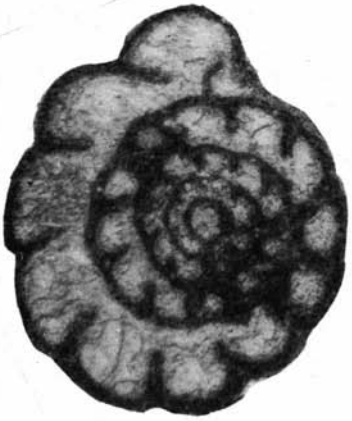
7—9 — продольное сечение, *10* — скошенное поперечное сечение. Диаметр раковин 0,74—0,93 *мм*, наибольшая ширина 0,51—0,59 *мм*. Отношение ширины к диаметру 0,58—0,68. Толщина стенки 40—50 *мк*. Печатается с разрешения Л. Ф. Ростовцевой.

Таблица

1



2



3

4

5

6

7

8

9

10

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

Г. Д. КИРЕЕВА

(Всесоюзный научно-исследовательский институт газа)

К ТАКСОНОМИЧЕСКОМУ АНАЛИЗУ СТРОЕНИЯ СТЕНКИ НЕКОТОРЫХ РОДОВ ФУЗУЛИНИДЕЙ НА РУБЕЖЕ СРЕДНЕГО И ПОЗДНЕГО КАРБОНА

Разбирая вопросы систематики и филогении фузулинидей, Д. М. Раузер-Черноусова, А. Д. Миклухо-Маклай и С. Е. Розовская отмечают изменение строения стенки в процессе их эволюции. У более древних ветвей, в частности у представителей семейства Fusulinidae, оно изменчиво и характеризует отдельные роды, группы последних и подсемейства. Для представителей семейства Schwagerinidae этот признак становится постоянным и стенка с кериотекой характерна для всех его родов (1958).

В настоящем сообщении излагаются результаты наблюдений над процессом перестройки стенки у родов *Fusulinella, Protriticites, Obsoletes* и *Triticites* на рубеже среднего и позднего карбона и приводятся данные о генетических взаимоотношениях между этими родами. Работы подобного рода, как показывает материал сообщения, делались и ранее, но имеющиеся в настоящее время материалы, по-видимому, позволяют сделать более определенные выводы, благодаря чему сводка их представляется имеющей определенный интерес.

Наблюдения над изменением стенки от четырехслойной (состоящей из тектума, диафанотеки, наружного и внутреннего текториумов) до двуслойной (тектум и кериотека) показывают, что этот процесс проходит через стадии укрупнения пор, редукции внутреннего текториума и появления альвеол в верхней части пористого слоя. Новые черты строения возникают сразу (скачкообразно), но проявляются спорадически и закрепляются постепенно, благодаря чему постепенно же совершается и весь процесс развития, вследствие чего разграничение близких родов очень трудно произвести.

Широко известны случаи, когда укрупнение пор в стенке отдельных оборотов у фузулинелл мячковского горизонта и позднего карбона достигает таких размеров, что они легко наблюдаются в шлифах. В некоторых случаях у фузулинелл этой же части разреза прослеживается сильное утолщение или, наоборот, редукция внутреннего текториума, сближающее их с представителями родов *Protriticites* или *Obsoletes*. Тем не менее, поскольку пористость наблюдается только на отдельных оборотах или даже на отдельных участках, при сохранении других признаков вида (и в частности строения стенки на остальном ее протяжении) такие особи всегда оставляются в пределах соответствующего вида рода *Fusulinella*.

Однако уже в мячковском (а в единичных случаях в подольском) горизонте появляются в большом количестве экземпляры, у которых

изменение стенки закрепляется, что позволило Ф. С. Путре (1948) выделить новый род *Protriticites* (рассматривавшийся автором как предковая форма тритицитов), в диагнозе которого указывается: «Строение стенки весьма сложное. Состоит из тектума, диафанотеки и двух текториумов, имеющих тонкоальвеолярное строение. Из них более грубой альвеолярной структурой обладает внутренний текториум. Последний в наружных оборотах своим развитием вытесняет диафанотеку» (стр. 91).

Впоследствии С. Е. Розовской (1949) и Д. М. Раузер-Черноусовой (1951) было установлено, что стенка протритицитов не имеет альвеолярного строения и состоит из тех же слоев, что и стенка рода *Fusulinella*, пронизанных тонкими сквозными порами.

Изменение стенки при переходе от *Fusulinella* к *Protriticites* заключается только в укрупнении элементов микроструктуры стенки при сохранении всех основных элементов ее строения. В стенке *Protriticites* сохраняются наружный и внутренний текториумы, тектум и диафанотека. Только в последнем обороте внутренний текториум иногда исчезает.

С основания верхнего карбона в большом количестве появляются представители рода *Obsoletes*.

Род *Obsoletes* выделен Киреевой (1950). От родов *Fusulinella* и *Protriticites* он отличается строением стенки, состоящей из тектума и диафанотеки, пронизанной простыми порами. Наружный текториум присутствует не всегда и имеет незначительную толщину. Внутренний текториум в наружных оборотах отсутствует, во внутренних можно проследить его постепенную редукцию. Таким образом, стенка обсолетов в наружных оборотах благодаря редукции внутреннего текториума и слабому развитию наружного приближается к двуслойной стенке позднекаменноугольных и раннепермских фузулинид.

О генетических взаимоотношениях между родами *Fusulinella, Protriticites, Obsoletes* и *Triticites* не существует до сих пор единого представления. При выделении рода *Obsoletes* было признано более вероятным, что он, как и *Protriticites*, происходит от рода *Fusulinella*, так как в онтогенетическом развитии экземпляров, относящихся к роду *Obsoletes*, стенка трех-четырех первых оборотов часто имеет почти неразличимую пористость и внутренний текториум, т. е. обнаруживает полное сходство со стенкой *Fusulinella*. Диаметр пор у представителей рода *Obsoletes* постепенно возрастает от внутренних оборотов к наружным. У вида *Obsoletes dagmarae* Kir. в последнем обороте наблюдалось альвеолярное строение стенки, что позволяет предположить генетическую связь между родами *Obsoletes* и *Triticites* и наметить эволюционный ряд: *Fusulinella — Obsoletes — Triticites*.

Род *Protriticites*, в котором не наблюдается возникновения какого-либо качественно нового признака, а лишь укрупнение имевшихся элементов стенки, может рассматриваться как слепая ветвь рода *Fusulinella*. Не подвергая сомнению целесообразность выделения такой новой систематической единицы, как *Protriticites*, отражающей определенный этап развития фузулинид, можно думать, что его следует выделить не в самостоятельный род, а в подрод.

Такой взгляд на эволюцию и генетические связи разбираемых родов подтверждался при выделении рода *Obsoletes* и их стратиграфическим распространением в пределах Западного Донбасса. Род *Protriticites* распространен здесь, в основном в верхней половине свиты C_3^1 (N), параллелизуемой нами с мячковским горизонтом. Род *Obsoletes* — в нижней половине свиты C_3^2 (O) (основание верхнего карбона), а тритициты в ее средней части (зона *Triticites montiparus*).

Впоследствии в ряде районов было установлено, что протритициты распространены от мячковского горизонта до зоны *Triticites montipa-*

rus, а обсолеты — с основания верхнего карбона до зоны *Triticites arcticus*.

Г. П. Никитина на материале по Волгоградскому Поволжью полностью подтвердила как прослеженную нами (1958) в Западном Донбассе схему генетических взаимоотношений родов *Fusulinella* — *Obsoletes* — *Triticites*, так и оценку систематического положения рода *Protriticites*, который она предлагает считать подродом. В основании верхнего карбона Г. П. Никитина наряду с типичными представителями рода *Fusulinella* обнаружила переходные формы между родами *Fusulinella* и *Obsoletes* с тонкой стенкой, сильно пористой тусклой диафанотекой и исчезающим или совершенно отсутствующим на поздних оборотах внутренним тектoриумом (1960).

К другому выводу пришел на материале из Восточного Донбасса Г. Ф. Рязанов (1958). Род *Protriticites* он считает промежуточным между родами *Fusulinella* и *Triticites* на основании появления в последнем полуобороте протритицитов двуслойной стенки со сквозными порами. Род *Obsoletes* он рассматривает как слепую ветвь рода *Protriticites*, и фузулинелловое строение стенки на ранних оборотах обсолетов объясняет тем, что «...обсолетами воспроизводятся ранние стадии протритицитов», что, как нам кажется, не вполне отвечает принципу рекапитуляции. Такой взгляд на происхождение обсолетов отличается и от принятого в «Основах палеонтологии» (1959), где род *Obsoletes* показан как слепая ветвь рода *Fusulinella*.

Нельзя не отметить, что наблюдения Г. Ф. Рязанова были очень затруднены почти полным отсутствием представителей рода *Obsoletes* в Восточном Донбассе.

Подробно разбирая строение стенки протритицитов, Г. Ф. Рязанов отмечает, что сильное утолщение ее, свойственное этому роду, требовало значительного количества известковистого материала, что неблагоприятно сказывалось на организме и явилось причиной короткого времени существования протритицитов. Что касается последнего вопроса, то время существования протритицитов вряд ли можно считать исключительно коротким (такова же длительность существования родов *Verella, Eofusulina, Aljutovella, Hemifusulina, Obsoletes* и ряда других). Утолщение же и усложнение строения стенки протритицитов, правильно отмеченное Г. Ф. Рязановым, подтверждается и нашими наблюдениями над материалом по Западному Донбассу, где в стенке отдельных экземпляров протритицитов прослеживается иногда второй слой диафанотеки. Такое усложнение строения стенки и увеличение ее толщины, с нашей точки зрения, является признаком крайней специализации, при которой организмы в значительной мере теряют способность к дальнейшей изменчивости.

Чэнь Цзинь-ши (1963) была произведена очень интересная работа по анализу популяций видов, относящихся к родам *Obsoletes* и *Protriticites* из пограничных отложений среднего и верхнего карбона Касимовского района, предоставленных ему Д. М. Раузер-Черноусовой и С. Ф. Щербович. Из прослоев небольшой мощности автором изучалось наибольшее возможное число особей определенных видов. Исследованию подвергались фузулинеллы, протритициты и обсолеты из 4 пачек разреза.

Из верхней части нижней пачки было изучено 25 экземпляров вида *Obsoletes obsoletus* (Schellw.). У 14 экземпляров из них наблюдалась стенка обсолетового типа на поздних оборотах и переходное строение стенки от фузулинеллового к обсолетовому на ранних оборотах (пористая со слабо развитым, местами исчезающим внутренним тектoриумом). У 11 особей на ранних оборотах наблюдалась фузулинелловая стенка, а с 3—4 и 5-го оборота — обсолетовая.

У видов *Obsoletes obsoletus* (Schellw.) и *O. biconicum* Kir. из средней части разреза большая часть раковин (11 экземпляров) имела стенку обсолетового типа по всем оборотам и только 6 экземпляров имели фузулинелловую стенку на ранних оборотах. В одной из верхних пачек у 9 экземпляров *Obsoletes obsoletus* (Schellw.) и 5 экземпляров *Obsoletes magnus* Kir. наблюдалась обсолетовая стенка по всем оборотам. Здесь же были встречены экземпляры, по всем признакам сходные с *Obsoletes magnus* Kir., но имеющие зачаточную альвеолярную структуру стенки в последнем обороте.

Приведенные данные, а также то обстоятельство, что ни на одной стадии онтогенеза обсолетов не прослежено повторения стенки протритицитов, привели автора к выводу о том, что предковыми формами рода *Obsoletes* являются фузулинеллы, а не протритициты. Появление зачаточной альвеолярной структуры в стенке некоторых обсолетов заставляет Чэнь Цзинь-ши считать, что род *Triticites* берет начало от рода *Obsoletes*.

Наряду с обсолетами из нижней части 9-й пачки Чэнь Цзинь-ши были изучены 18 особей *Protriticites pseudoschwagerinoides* Ros. и 5 экземпляров *Pr. globulus* Putr. Изучение их позволило автору установить, что протритициты отличаются от фузулинелл только более грубыми порами, утолщением диафанотеки и неравномерным развитием внутреннего тектория, т. е. чисто количественными признаками. Данные факты, по мнению автора, позволяют считать протритицитов подродом рода *Fusulinella*, причем его слепой ветвью.

Мы подробно остановились на этом вопросе, так как вывод Чэнь Цзинь-ши основывается на анализе популяций; высказанные нами ранее предположения о генетической связи родов *Fusulinella*, *Protriticites*, *Obsoletes*, *Triticites* и характере процесса эволюции стенки в их пределах подтверждаются этими данными.

Очевидно, род *Obsoletes* можно считать родоначальником рода *Triticites* и, таким образом, не считать его слепой ветвью, отходящей от рода *Fusulinella*. Поскольку род *Obsoletes* является первым, у которого наблюдается переход к кериотекальному строению стенки, выражающийся в редукции внутреннего тектория и спорадическом появлении альвеол в стенке последних оборотов, его, вероятно, целесообразно относить к семейству Schwagerinidae. Такое систематическое положение подтверждается и его стратиграфической приуроченностью, так как максимальное распространение он имеет в основании верхнего карбона.

ЛИТЕРАТУРА

Киреева Г. Д. 1950. Новые виды фузулинид из известняков свит C^1_3 и C^2_3 Донецкого бассейна. Геол.-исслед. работы по страт. и палеонт. Донецк. басс. Сборник. Изд-во Главуглеразведки.

Миклухо-Маклай А. Д., Раузер-Черноусова Д. М., Розовская С. Е. 1958. Систематика и филогения фузулинидей.— Вопр. микропалеонтол., сб. 2.

Никитина Г. П. 1960. Обоснование границы между средним и верхним карбоном с учетом развития родов *Fusulinella* и *Obsoletes*.— Уч. зап. Сарат. ун-та, т. 74.

Основы палеонтологии. 1959. Общая часть. Простейшие. Изд-во АН СССР.

Путря Ф. С. 1948. *Protriticites* — новый род фузулинид.— Труды Львовск. геол. об-ва, вып. 1, сер. палеонт.

Раузер-Черноусова Д. М. и др. 1951. Среднекаменноугольные фузулиниды Русской платформы и сопредельных областей. Справочник-определитель. Изд-во АН СССР.

Розовская С. Е. 1949. К вопросу об эволюции стенки раковинки семейства Fusulinidae.— Труды ПИН АН СССР, т. XX.

Рязанов Г. Ф. 1958. Морфология и систематика рода *Protriticites* Putrja. 1948.— Докл. АН СССР, т. 123, № 4.

Чэнь Цзинь-ши. 1963. К морфологии и систематике родов *Protriticites*, *Quasifusulinoides* и *Obsoletes* из пограничных отложений среднего и верхнего карбона.— Вопросы микропалеонтол., вып. 7.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

С. Ф. ЩЕРБОВИЧ
(Геологический институт АН СССР)

О РОДЕ *ORIENTOSCHWAGERINA* A. M.-MACLAY, 1955

Род *Orientoschwagerina* был выделен А. Д. Миклухо-Маклаем в 1955 г. (Миклухо-Маклай, 1955), со следующим диагнозом: «Раковины крупных и средних размеров, вздуто-веретенообразные, с несколько оттянутыми аксиальными концами. Первые 2—3 оборота навиты очень тесно, последующие свободно. Начальная камера, как правило, очень маленькая. Стенка трехслойная с кериотекой. В ранней части раковины перегородки прямые — нескладчатые, в последующей — интенсивно и неправильно складчатые. Спорадически присутствуют небольшие осевые уплотнения, устье единичное». Установленный род А. Д. Миклухо-Маклай сравнивает с двумя родами: *Paraschwagerina* Dunbar et Skinner и *Acervoschwagerina* Hanzawa. Он пишет: «От этих родов ориентошвагерины резко отличаются отсутствием складчатости перегородок в начальных оборотах и характером складчатости в более поздних витках спирали». Эти признаки, а также тесно навитые внутренние обороты и свободные последующие, в сочетании с вздуто-веретенообразной формой раковины А. Д. Миклухо-Маклай, по-видимому, положил в основу выделения нового рода *Orientoschwagerina*. За генотип рода им была взята *Orientoschwagerina abichi* A. M.-Maclay, 1955 (Докл. АН СССР, т. 105, № 3, стр. 574, рис. 1, а, б). Автор рода *Orientoschwagerina* относит его к семейству Schwagerinidae Dunbar et Henbest, 1930 и считает, что вероятнее всего предками ориентошвагерин были виды пока мало известного рода *Chusenella* Hsu, 1942 (А. М.-Маклай, 1959). Род распространен в перми.

Изучая материал из перми Армении, мы встретили форму, сходную с *Orientoschwagerina abichi* A. M.-Maclay (происходящей также из Армении). Эта вздуто-веретенообразная фузулинида характеризовалась вытянуто-веретенообразными (L : D = 4,2—4,7), тесно свернутыми нескладчатыми внутренними оборотами и сильно складчатыми свободно навитыми последующими, с отношением длины к диаметру, равным 1,6—1,9, а также присутствием узких осевых уплотнений в первых пяти — семи оборотах (табл. I, фиг. 5—7). Рассматривая наиболее вздутые экземпляры этой формы, мы пришли к выводу о полном тождестве ее с *Orientoschwagerina abichi* A. M.-Maclay (табл. I, фиг. 1—2) — генотипом рода *Orientoschwagerina* A. M.-Maclay, 1955. Но родовые признаки и нашей формы, а следовательно, и *O. abichi* совпадают с таковыми рода *Chusenella* Hsu, 1942, emend Chen, 1956. Поэтому исследуемая форма была нами отнесена к роду *Chusenella abichi* с наименованием *Chusenella abichi* (A. M.-Maclay).

История установления рода *Chusenella* была подробно разобрана Томпсоном (Thompson, 1948), и мы несколько повторим уже изло-

женное в литературе. Ли Сы-гуан привел описание диагноза нового рода *Chusenella* в 1942 г. (Lee, 1942), не указав ни генотипа этого рода, ни одного вида, принадлежащего ему. Согласно Международным правилам зоологической номенклатуры авторство на новый род теряется, если в описании диагноза рода не указан тип рода. На следующих страницах того же издания Сю (Hsu, 1942) описал вид *Chusenella ishanensis* sp. nov. Так как Сю первый описал вид, принадлежащий новому роду *Chusenella* и таким образом установил тип этого рода, то по тем же Международным правилам зоологической номенклатуры он является автором рода *Chusenella*. Основным морфологическим признаком нового рода *Chusenella* его авторы Ли и Сю считали присутствие дихотомирующих парахомат. Это послужило основанием для Ли Сы-гуана род *Chusenella* отнести к подсемейству Verbeekininae Staff et Wedekind, 1910. Он считал, что для установления филогенетического положения рода *Chusenella* в семействе Fusulinidae необходимы дальнейшие исследования. Томпсон в своей работе 1948 г. род *Chusenella* включил предположительно также в подсемейство Verbeekininae Staff et Wedekind, 1910.

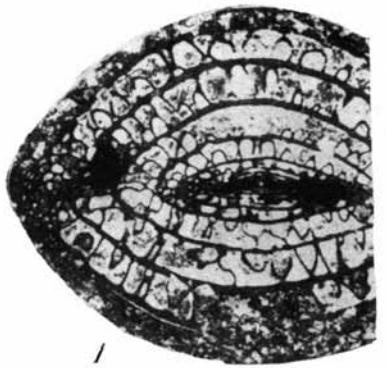
В 1956 г. Чен Шу (Chen, 1956), пересмотрев типовые экземпляры рода *Chusenella*, пришел к выводу, что Ли и Сю ошибочно принимали тесные септальные складки за парахоматы. Чен Шу дал исправленный диагноз рода *Chusenella*, который мы и приводим: «Раковина среднего размера, вздуто-веретенообразная, с вздутой медианной частью и заостренными концами, обороты многочисленны, число оборотов доходит у взрослых форм до 9 или 10; внутренние обороты очень тесные, наружные довольно свободно и равномерно расширены. Начальная камера маленькая и сферическая. Спиротека тонкая, медленно утолщающаяся, состоит из тектума и тонкой кериотеки. Септы не складчаты во внутренних тесных оборотах, но сильно и правильно складчаты почти по всей септальной поверхности. Складки тесные, иногда с почти параллельными боками и образуют тонкую сетку в полюсных частях оборотов. Хоматы развиты лишь в виде двух тонких спиралей в ранних оборотах, но совершенно отсутствуют в наружных оборотах. Осевые уплотнения развиты только вблизи начальной камеры. Апертура единичная». Чен Шу сравнивает род *Chusenella* с родом *Paraschwagerina*, но считает, что *Chusenella* «...может быть легко отличима от последней по почти гладким септам в ювенариуме». За тип рода *Chusenella* им принята *Chusenella ishanensis* Hsu, 1942 (Bull. Geol. Soc. China, vol. 22, p. 175—176, text-figs 1, 2). Чен Шу относит род *Chusenella* к подсемейству Schwagerininae Dunbar et Henbest, 1930 и считает его происшедшими от рода *Triticites*.

Микрофаунистическая лаборатория Геологического института Академии наук СССР получила от проф. Шэн Цзинь-чжана фотографию со шлифа генотипа рода *Chusenella ishanensis* Hsu (табл. I, фиг. 3—4). На этой фотографии отчетливо видны основные признаки рода *Chusenella*: тесно свернутый нескладчатый ювенариум, заметный скачок в навивании после ювенариума и сильная складчатость в оборотах взрослой стадии, присутствие осевых уплотнений во внутренних оборотах раковины.

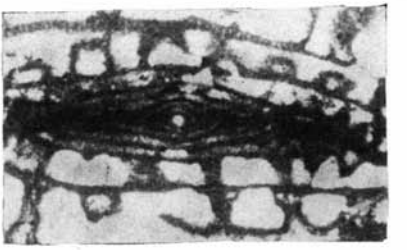
Эти наиболее характерные признаки рода *Chusenella* Hsu, 1942, emend Chen, 1956, указанные Чен Шу в диагнозе рода в 1956 г., полностью совпадают с признаками рода *Orientoschwagerina* A. M.-Maclay, 1955, приведенными А. Д. Миклухо-Маклаем в 1955 г. в диагнозе рода *Orientoschwagerina*. Поэтому с полным основанием можно *Orientoschwagerina abichi* A. M.-Maclay, генотип рода *Orientoschwagerina*, отнести к роду *Chusenella*, а род *Orientoschwagerina* A. M.-Maclay, 1955 считать синонимом рода *Chusenella* Hsu, 1942, emend Chen, 1956.

Вслед за Чен Шу мы считаем основным морфологическим признаком рода *Chusenella* строение ювенариума, а именно тесно свернутые не-

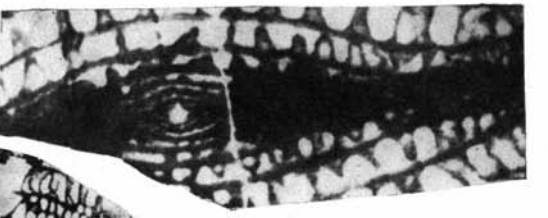
Таблица



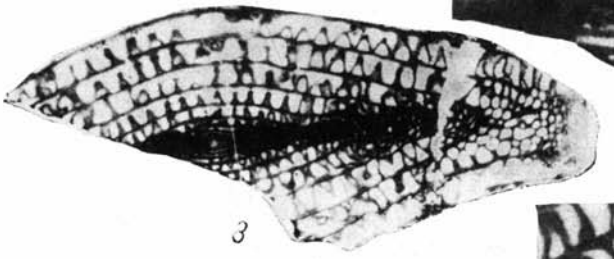
1



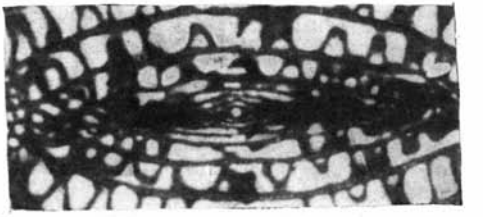
2



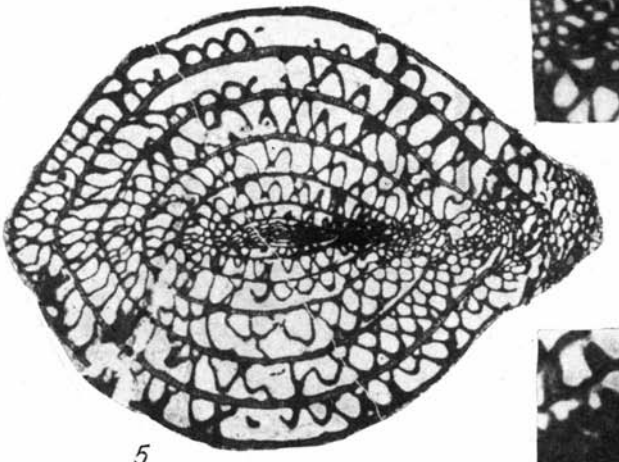
4



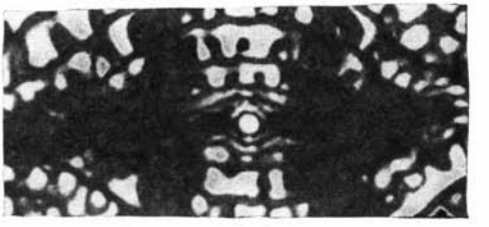
3



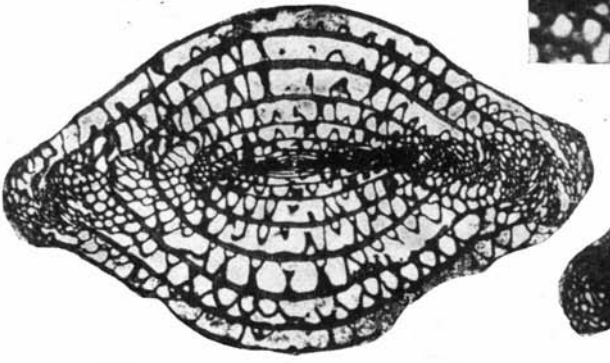
7



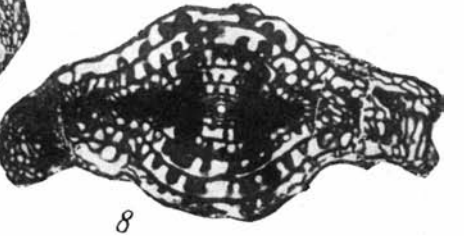
5



9



6



8

складчатые внутренние обороты с присутствием осевых уплотнений. Эта особенность рода в сочетании с другими характерными признаками делает его легко отличимым от других близких родов. Шэн Цзинь-чжан (Sheng, 1956) отнес к роду *Chusenella* *Pseudofusulina globularis* Gubler, а М. А. Калмыкова (1961) *Schwagerina globulariformis* Dutkevitch (табл. I, фиг. 8—9), с чем мы вполне согласны.

В род *Chusenella* следует включать следующие виды: *Chusenella ishanensis* Hsu, 1942, *C. globulariformis* (Dutkevitch) (Атлас руководящих форм, 1939), *C. globularis* (Gubler), 1935, *C. abichi* (A. M.-Maclay), 1955, *C. tingi* Chen, 1956, *C. douvillei* (Colani), 1924, *C. deprati* Chen non Ozawa, 1956, *C. cheni* Scherbovich, *C. otai* (Nogami), 1961, *C. conicocylindrica* Chen, 1956.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. 1939. Пермская система. ЦНИГРИ, т. VI, стр. 26—47.

Калмыкова М. А. 1961. Этапы исторического развития фузулинид как основа расчленения пермских отложений Дарваза. Автореф. канд. дисс. Гостоптехиздат.

Миклухо-Маклай А. Д. 1955. Новые данные о пермских фузулинидах южных районов СССР.— Докл. АН СССР, т. 105, № 3, стр. 573—576.

Миклухо-Маклай А. Д. 1959. Значение гомеоморфии для систематики фузулинид.— Уч. зап. ЛГУ, № 268, сер. геол. наук, вып. 10, стр. 155—172.

Chen S. 1956. The Fusulinidae of South China. Part II.— Pal. Sinica, v. 140, N. Ser. B, N 6, p. 17—71.

Colani M. 1924. Nouvelle contribution à l'étude des Fusulinidés de l'Extrême-Orient.— Mém. Serv. Géol. Indochine, v. XI, fasc. I, p. 5—191.

Gubler J. 1935. Les fusulinidés du Permien de l'Indochine.— Soc. Géol. France, Mém., n. s., t. 11, fasc. 4, N 26, p. 1—173.

Hsu J. C. 1942. On the type species of Chusenella.— Bull. Geol. Soc. China, v. 22, p. 175—176.

Lee J. S. 1942. Note on a New Fusulinid Genus, Chusenella.— Bull. Geol. Soc. China, v. 22, p. 171—173.

Nogami Y. 1961. Permische Fusuliniden aus dem Atetsu-Plateau Südwestjapans. Teil I. Fusulininae und Schwagerininae.— Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto, ser. B, v. XXVII, N 3, p. 159—225.

Sheng J.-C. 1956. Permian Fusulinids from Liangshan, Hanchung, Southern Shensi.— Acta Pal. Sinica, v. 4, N 2, p. 199—228.

Thompson M. L. 1948. Studies of American Fusulinids.— Univ. Kansas Pal. Contr., Protozoa, Art. 1, p. 1—184.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦЫ

Фиг. *1, 2. Chusenella abichi* (A. M.- Maclay).

1 — голотип — *Orientoschwagerina abichi* A. M.-Maclay. Армения, пермь, × 10; *2* — строение внутренних оборотов паратипа. Там же, × 40 (репродукция с таблицы А. Миклухо-Маклая, 1955).

Фиг. *3, 4. Chusenella ishanensis* Hsu.

3 — фотография с шлифа генотипа. Китай. Верхняя пермь, × 10; *4* — то же, × 25.

Фиг. *5—7. Chusenella abichi* (A. M.- Maclay).

5 — осевое скошенное сечение, наиболее вздутого экземпляра. Армения, Чанахчи, пермь, × 10; *6* — осевое сечение типичного экземпляра. Там же, × 10; *7* — строение внутренних оборотов То же, × 25 (колл. С. Ф. Щербович).

Фиг. *8, 9. Chusenella globulariformis* (Dutkevitch).

8 — осевое сечение типичного экземпляра. Дарваз, пермь, × 10; *9* — то же, × 25 (колл. Ф. Р. Бенш).

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

А. Н. АНОСОВА, Ф. Р. БЕНШ, Л. П. ГРОЗДИЛОВА,
С. В. ДОБРОХОТОВА, М. А. КАЛМЫКОВА, Г. Д. КИРЕЕВА,
Н. С. ЛЕБЕДЕВА, А. Д. МИКЛУХО-МАКЛАЙ,
Д. М. РАУЗЕР-ЧЕРНОУСОВА, С. Ф. ЩЕРБОВИЧ

РЕВИЗИЯ СИСТЕМАТИКИ РОДА *SCHWAGERINA* И БЛИЗКИХ К НЕМУ РОДОВ

С 24 по 27 октября 1962 г. состоялся коллоквиум по систематике родов швагериновой группы, организованный Координационной комиссией по микропалеонтологии при Отделении геолого-географических наук АН СССР и Геологическим институтом АН СССР.

На коллоквиуме были заслушаны сообщения С. Ф. Щербович по группам *Schwagerina sphaerica* и *Sch. moelleri*, Г. Д. Киреевой по группам *Sch. constans* и *Sch. sphaerica*, Д. М. Раузер-Черноусовой по остальным группам швагерин, Ф. Р. Бенш о диморфизме рода *Pseudoschwagerina*, Д. М. Раузер-Черноусовой о группах рода *Pseudoschwagerina*, М. А. Калмыковой о роде *Robustoschwagerina*, Д. М. Раузер-Черноусовой о родах *Zellia* и *Parazellia*, Ф. Р. Бенш о роде *Rugososchwagerina* и С. Ф. Щербович о роде *Orientoschwagerina*.

Кроме того, были заслушаны сообщения Н. А. Аносовой и С. В. Доброхотовой о некоторых представителях вида *Triticites schwageriniformis* Raus. со швагериноидной спиралью как возможных предковых форм рода *Schwagerina*.

При обсуждении сообщений просматривались оригиналы и коллекции участников коллоквиума и полностью учитывались литературные данные и картотека родов и видов фузулинид, составляемая микрофаунистической лабораторией Геологического института АН СССР.

К швагериновой группе родов были отнесены роды, характеризующиеся раковиной вздуто-веретенообразной или шарообразной с веретенообразным ювенариумом, а также спиралью с неравномерным навиванием и складчатостью перегородок слабой или умеренной и неправильной на взрослой стадии.

На коллоквиуме рассмотрены из родов швагериновой группы роды *Schwagerina, Pseudoschwagerina, Robustoschwagerina, Occidentoschwagerina, Zellia, Parazellia* и *Rugososchwagerina*, а также роды *Orientoschwagerina* и *Chusenella* из родов парашвагериновой группы.

Род *Schwagerina Moeller*, 1877

Синонимы: *Pseudoschwagerina*, Dunbar et Skinner, 1936; разные авторы (частично); *Sphaeroschwagerina*, A. M.-Maclay, 1956.

Тип рода: *Schwagerina princeps* Moeller, 1878 (non Ehrenberg, 1854) = *Schwagerina moelleri* Rauser, 1936.

Замечание. По мнению участников коллоквиума, доводы Д. М. Раузер-Черноусовой (1960) о несамостоятельности рода *Sphaeroschwagerina* достаточно убедительны. По мнению А. Д. Миклухо-Маклая, Л. П. Гроздиловой и Н. С. Лебедевой, этот род требует дальнейшего изучения, поскольку виды, объединяемые в род *Sphaeroschwagerina*, обладают рядом особенностей (сферической формой раковины, несколько сжатой по оси навивания, очень слабой складчатостью септ) и всегда занимают определенное стратиграфическое положение в разрезах ассельского яруса. До получения новых материалов по этому роду указанные авторы считают, что эту группировку следует сохранить в ранге подрода рода *Schwagerina*. К этому подроду они относят виды: *Sphaeroschwagerina carnica* (Scherb.), *Sph. sphaeroidea* (Scherb.), *Sph. sphaerica* (Scherb.) (part).

Диагноз. Раковина на взрослой стадии от вздуто-веретенообразной до шарообразной и даже сжатой по оси навивания, в первых оборотах — шубертеллообразная, иногда с колебанием осей навивания; в конце юношеской стадии отношение длины к диаметру всегда больше, чем у взрослой раковины. Навивание неравномерное — в ювенариуме тесное, в дальнейшем довольно постепенно или скачкообразно расширяющееся. Стенка в ювенариуме очень тонкая без ясно различимой кериотеки, на взрослой стадии толщина стенки постепенно или резко возрастает по оборотам. Складчатость в ювенариуме отсутствует, во взрослой стадии преобладает волнистость и складчатость, выраженная округлыми и низкими арочками по основанию оборота; высота складчатости у более примитивных видов может доходить до половины высоты оборота. Хоматы четкие во всех оборотах ювенариума, слабые и непостоянные во взрослых оборотах.

Диморфизм не обнаружен, обычные размеры начальных камер колеблются от 30 до 100, единично до 200 *мк* (табл. 2).

Общее направление эволюции швагерин наблюдается в изменении формы раковин от веретенообразных к более сферическим, в уменьшении складчатости и снижении ее высоты, что в осевых областях выражается в ослаблении пузырчатой ячеистости и в почти полном исчезновении скрученности септ.

Ареал. Евразия.

Возраст. Швагериновый горизонт (ассельский ярус) и его аналоги.

Группа *Schwagerina fusiformis*

Для представителей этой группы характерными признаками являются: а) веретенообразная постепенно изменяющаяся по оборотам форма раковины, б) довольно постепенное расширение спирали со сравнительно небольшой высотой оборотов и в) складчатость от слабой до довольно сильной.

К этой группе относятся следующие виды:

Schwagerina fusiformis Krotov, 1888

Синонимы: *Schwagerina fusiformis*, Раузер-Черноусова и Щербович, 1949, 1958; *Schwagerina fusiformis*, Beede and Kniker, 1924.

Выделяются разновидности: *Schwagerina fusiformis crassa* Scherbovich, 1949, *Schwagerina fusiformis elongata* Bensh, 1962, *Schwagerina fusiformis plicata* Scherbovich, 1949; *Schwagerina fusiformis fusiformis* Krotov, 1888.

Замечание. Среди изображений предпоследней разновидности экземпляр, показанный на табл. VII, фиг. 1, не относится к роду *Schwagerina*.

Schwagerina kumajica **Scherbovich, 1949**
Schwagerina kargalensis **Scherbovich, 1949**
Schwagerina aequalis **(F. et G. Kahler), 1937**

Группа *Schwagerina vulgaris*

Для представителей этой группы характерны: а) вздуто-веретенообразная, постепенно изменяющаяся по оборотам форма раковины, б) расширение спирали от постепенного до довольно быстрого со сравнительно небольшой высотой оборота.

К этой группе относятся следующие виды:

Schwagerina vulgaris **Scherbovich, 1949**

Синонимы: *Fusulina robusta*, Н. Барбот-де-Марни, 1868; *Schwagerina robusta*, Кротов, 1888; *Schwagerina robusta*, Раузер-Черноусова, 1938.

Примечание. Экземпляр, изображенный Д. М. Раузер-Черноусовой на табл. VII, фиг. 1, сходен с *Schwagerina vulgaris timanica* Scherbovich.

Выделяются разновидности: *Schwagerina vulgaris timanica* Scherbovich, 1949; *Schwagerina vulgaris ashensis* Scherbovich, 1949; *Schwagerina vulgaris* var. N 1 Scherbovich, 1949; *Schwagerina vulgaris renzhitica* Bensh, 1962.

Schwagerina mukhamediarovi **Scherbovich, 1949**

Schwagerina citriformis **(F. et G. Kahler), 1941**

Schwagerina kolvica **Scherbovich, 1949**

Schwagerina plicatula **(Kochansky-Devidé), 1959**

Предположительно к этой группе отнесены японские виды:

Schwagerina morikawai **(Igo), 1957**

Примечание. Экземпляр, изображенный автором на табл. XIV, фиг. 15, вероятно, относится к роду *Pseudoschwagerina*.

Schwagerina saigusai (Nogami), 1961

Кроме того, возможно, что экземпляр, изображенный Ториямой на табл. XVIII, фиг. 18 как *Schwagerina mungthensis* (Torijama, 1958), также относится к группе *Sch. vulgaris*.

Группа *Schwagerina constans*

Характерными признаками группы являются: а) шарообразная форма раковины по всем оборотам взрослой стадии, б) вздуто-веретенообразный многооборотный ювенариум с четкими или массивными хоматами (последнее характерно для экологических морф, распространенных в Бахмутской котловине Донбасса), в) развертывание спирали довольно быстрое, с отчетливо выраженным скачком, г) септы прямые или волнистые.

К этой группе относится вид

Schwagerina constans **Scherbovich, 1949**

Синоним: *Schwagerina* ex gr. *princeps*, Бражникова, 1936.

В пределах вида выделены: *Schwagerina constans sphaeroidea* Scherbovich, 1949; *Schwagerina constans fixa* Scherbovich, 1949; *Schwagerina constans* Scherbovich morpha *callosa* Kireeva, 1956; *Schwagerina constans* Scherbovich morpha *callosa* forma *ronda* Kireeva, 1956; *Schwagerina constans* Scherbovich morpha *crassa* Kireeva, 1956; *Schwagerina constans* Scherbovich morpha *bachmutica* Kireeva, 1956.

Группа *Schwagerina moelleri*

Для этой группы характерны: а) шарообразная с чуть выступающими осевыми концами форма взрослой раковины, б) довольно постепенное изменение формы раковины при переходе от веретенообразного ювенариума к взрослой раковине, в) скачкообразно расширяющаяся спираль, с большой высотой начиная с первых оборотов взрослой стадии, г) волнистость и складчатость септ, образующих в осевых концах раковины зону пузырчатых ячеистых сплетений, заметно расширяющуюся к наружным оборотам, высота арочек иногда довольно значительная.

К этой группе относятся следующие виды:

Schwagerina moelleri **Rauser, 1936**

Синонимы: *Schwagerina princeps*, Меллер, 1878; *Schwagerina moelleri*, Раузер-Черноусова, Щербович, 1958; *Schwagerina moelleri*, Семина, 1961.

Schwagerina borealis **Scherbovich, 1949**

Синонимы: *Schwagerina borealis*, Раузер-Черноусова и Щербович, 1958.

Schwagerina shamovi **Scherbovich, 1949**

Синоним: *Schwagerina shamovi*, Семина, 1961.

В пределах вида выделены: *Schwagerina shamovi meridiana* Bensh, 1962; *Schwagerina shamovi* forma *gerontica* Scherbovich, 1949.

Группа *Schwagerina pavlovi*

Для представителей этой группы характерными признаками являются: а) вздуто-веретенообразная с выступающими осевыми концами и прямыми боковыми склонами форма раковины, сравнительно быстро устанавливающаяся после более удлиненного ювенариума, б) довольно резкий скачок в расширении спирали при переходе от юношеской стадии развития к взрослой, с медленно возрастающей высотой оборотов в последующих витках, в) слабая волнистость и складчатость септ, образующих в осевых концах довольно широкую зону пузырчатых ячеистых сплетений.

К этой группе относятся следующие виды:

Schwagerina pavlovi **Rauser, 1938**

Синонимы: *Schwagerina pavlovi*, Раузер-Черноусова и Щербович, 1949; *Schwagerina pavlovi*, Bensh, 1962.

Schwagerina fragilis **Ciry, 1942—1943**

Schwagerina parafragilis **Bensh, 1962**

Группа *Schwagerina sphaerica*

Характерными признаками этой группы являются: а) шарообразная или сжатая по оси форма раковины, быстро устанавливающаяся после ювенариума, имеющего веретенообразную или удлиненно-веретенообразную форму, б) скачкообразное расширение спирали при переходе от юношеской стадии развития к взрослой и большая высота оборотов в последней, в) отсутствие или очень слабое проявление складчатости септ по всем оборотам и ограничение сплетений септ только узкой областью по оси («косички»).

К этой группе относятся следующие виды:

Schwagerina sphaerica **Scherbovich, 1949**

Синонимы: ? *Schwagerina princeps*, Schellwien, 1898 (табл. 21, фиг. 9); *Schwagerina princeps*, Chen, 1934; *Schwagerina princeps*, Раузер-Черноусова, 1938; *Schwagerina sphaerica*, А. Д. Миклухо-Маклай, 1949; *Schwagerina sphaerica*, Раузер-Черноусова и Щербович, 1958; *Schwagerina sphaerica*, Bensh, 1962. Условно синонимами приняты: *Schwagerina ciceroidea*, Rauser et Beljaev, 1936; *Schwagerina* cf. *moelleri*, Kochansky-Devidé, 1959.

В пределах вида выделены два подвида и две формы: *Schwagerina sphaerica sphaerica* Scherbovich, 1949; *Schwagerina sphaerica sokensis* Scherbovich, 1958.

Синонимы: *Pseudoschwagerina moelleri*, Гроздилова, 1937; *Schwagerina sphaerica gigas*, Гроздилова и Лебедева, 1961.

Schwagerina sphaerica forma *gigas* Scherbovich, 1949[1]; *Schwagerina sphaerica* forma *compressa*, Scherbovich, 1958.

Schwagerina carniolica **(F. et G. Kahler), 1937**

Синонимы: *Schwagerina princeps*, Deprat, 1912; *Pseudoschwagerina carniolica* Kochansky-Devidé, 1956.

Замечание. Возможно, самостоятельными и близкими видами к *Sch. carniolica* или его разновидностями, подлежащими пересмотру и переименованию, являются *Schwagerina moelleri*, изображенная в «Атласе руководящих форм ископаемых фаун СССР» (1939), *Pseudoschwagerina carniolica* (Kochansky-Devidé), 1959 и ? *Schwagerina constans* morpha *callosa* forma *ronda* Grozdilova, Lebedeva, 1961.

Schwagerina volongica **Scherbovich, 1949;**

Schwagerina sophiae **Grozdilova et Lebedeva, 1961;**

Schwagerina pulchra **(F. et G. Kahler), 1937**

Синоним: *Schwagerina sphaerica karnica*, Scherbovich, 1949.

Schwagerina asiatica **A. M.-Maclay, 1949**

Schwagerina globulosa **Schwager, 1883**

Замечание. Возможно, что *Schwagerina sphaerica* Scherb. является синонимом *Sch. globulosa* Schwager. Вопрос о тождестве этих видов может быть решен только после обработки топотипического материала вида Швагера.

Schwagerina subrotunda **(Ciry), 1942—1943.**

Синоним: *Pseudoschwagerina subrotunda*, Kochansky-Devidé, 1956.

Замечание. Возможно, что *Schwagerina subrotunda* (Ciry) является синонимом *Sch. globulosa* Schwager, 1883. Вопрос о тождестве этих видов может быть решен только после обработки топотипического материала турецкого вида.

Группа *Schwagerina ellipsoidalis*

Характерными признаками группы являются: а) овоидная форма по всем оборотам взрослой стадии после веретенообразного ювенариума, б) обычно медленное нарастание высоты оборотов, в) складчатость отсутствует или очень слабая.

К этой группе относятся следующие виды:

Schwagerina ellipsoidalis **Rauser, 1938.**

Синоним: *Schwagerina ellipsoidalis*, Раузер-Черноусова и Щербович, 1958.

---

[1] Таксономическое положение формы понимается различно и подлежит уточнению.

Schwagerina orientale **Huzimoto, 1937**

Синонимы: ? *Pseudoschwagerina* cf. *orientale*, Sakagami and Omata, 1957; ? *Pseudoschwagerina orientale*, Kanuma, 1959.

Schwagerina ovoides **Scherbovich, 1949**
Schwagerina merangenensis **Thompson, 1936**

Группа *Schwagerina nitida* (складчатых швагерин Карнийских Альп)

Для этой группы, выделенной условно, характерно небольшое число оборотов ($5^1/_2$—6), довольно сильная и высокая складчатость септ.

К этой группе отнесены следующие виды:

Schwagerina nitida **(F. et G. Kahler), 1937**

Синонимы: *Pseudoschwagerina nitida*, F. und G. Kahler, 1940.

Schwagerina elegans **(F. et G. Kahler), 1941**
Schwagerina lata **(F. et G. Kahler), 1941**

Род *Pseudoschwagerina* Dunbar et Skinner, 1936

Синонимы: *Pseudoschwagerina* разных авторов (частично).

Тип рода: *Schwagerina uddeni* Beede et Khiker, 1924.

Диагноз. Раковина во взрослом состоянии от веретенообразной до шарообразной, на юношеской стадии отношение L : D раковины больше, чем у взрослых особей; первые обороты имеют тритицитовый облик. Навивание неравномерное, в ювенариуме тесное, в дальнейшем от довольно постепенно до скачкообразно расширяющегося. Стенка в ювенариуме довольно толстая с ясной кериотекой; в начале взрослой стадии стенка обычно утончается или остается той же толщины, редко очень слабо утолщается. Складчатость в ювенариуме обычно сильнее, чем во взрослой стадии, где наблюдается неправильная волнистость и складчатость с пузырчатым ячеистым сплетением в осевых концах; форма и высота арок различные. Хоматы в юношеских стадиях четкие, иногда массивные, во взрослых оборотах более слабые и непостоянные.

Диморфизм у псевдошвагерин отмечался некоторыми авторами (Калером, Коханской-Девиде), но это явление еще мало изучено. Так, у североамериканских псевдошвагерин диморфизм не выражен, неизвестен он был и по данным русских исследователей. Просмотр на коллоквиуме коллекций Ф. Р. Бенш и Н. А. Аносовой по Средней Азии, а также Д. Ф. Шамова по Южному Уралу (табл. I и II) подтвердил наличие диморфизма (или полиморфизма) у псевдошвагерин [1].

Эволюция псевдошвагерин происходит в направлении от веретенообразных к шарообразным раковинам, от более складчатых к менее складчатым формам и в ряде случаев проявляется в сокращении числа оборотов в ювенариуме.

Ареал. Америка и Евразия.

Возраст. Аналоги швагеринового горизонта Америки, в Европе — чаще в среднем, редко в верхней части горизонта, в Азии — в средней и верхней частях горизонта.

Группа *Pseudoschwagerina texana*

Для группы характерны следующие признаки: а) веретенообразная, сильно удлиненная форма раковины на всех стадиях развития с

[1] По мнению А. Д. Миклухо-Маклая, Л. П. Гроздиловой и Н. С. Лебедевой, соображения, касающиеся диморфизма псевдошвагерин, ввиду малой изученности этого вопроса, не следует вводить в диагноз рода.

постепенным удлинением по оборотам, б) довольно резко выраженный скачок в развертывании спирали при переходе от ювенариума к оборотам взрослой стадии и постепенное развертывание спирали во взрослых оборотах, в) довольно сильная складчатость септ.

К группе отнесены следующие виды:

Pseudoschwagerina texana **Dunbar et Skinner, 1937**

Синонимы: *Schwagerina fusulinoides*, Beede and Kniker, 1924; *Schwagerina fusulinoides*, Dunbar and Condra, 1927; *Schwagerina fusulinoides*, White, 1932; *Pseudoschwagerina fusulinoides*, Needham, 1937; *Pseudoschwagerina texana*, Thompson, 1954.

Примечание. Экземпляры, изображенные Томпсоном на фиг. 1 и 5, табл. 49, с очень свободной спиралью и резким скачком, по-видимому, к данному виду не относятся.

Выделена одна разновидность: *Pseudoschwagerina texana ultima* Dunbar et Skinner, 1937.

Pseudoschwagerina needhami **Thompson, 1954;**

Pseudoschwagerina **ex gr.** ***texana (=Schwagerina*** **sp. ex gr.** ***fusulinoides)*** **Dunbar, 1933.**

По-видимому, является самостоятельным видом.

Группа *Pseudoschwagerina convexa*

К этой группе отнесены формы веретенообразные и овоидные с удлиненным ювенариумом, с очень постепенным развертыванием спирали и с довольно сильной складчатостью, ослабляющейся к наружным оборотам.

В группу отнесены следующие виды:

Pseudoschwagerina convexa **Thompson, 1954;**

Pseudoschwagerina montanensis **Frenzel et Mundorff, 1942;**

Pseudoschwagerina uber **Thompson et Hazzard, 1946;**

Pseudoschwagerina **? sp. Thompson et Hazzard, 1946**

Примечание: Вид недостаточно ясный.

Pseudoschwagerina multispira **(Thompson et Hazzard), 1946**

Группа *Pseudoschwagerina beedei*

Для группы характерны следующие признаки: а) сохранение веретенообразной формы по всем оборотам, б) умеренно быстрое развертывание спирали, в) остановка в утолщении стенки в первых оборотах взрослой стадии, г) довольно сильная складчатость септ.

К группе относятся следующие виды:

Pseudoschwagerina beedei **Dunbar et Skinner, 1937**

Условно подвидами рассматриваются: *Pseudoschwagerina beedei uralensis* Rauser, 1949.

Замечание. Таксономический ранг этой формы определится только после выяснения путей миграции.

Pseudoschwagerina broggii Roberts, 1949 и *Pseudoschwagerina vilcanotensis* Roberts, 1949.

Pseudoschwagerina truncata **Rauser, 1949**

Pseudoschwagerina morsei **Needham, 1937**

Замечание. По всей вероятности, *Pseudoschwagerina rhodesi* Thompson, 1954 тождественна *Pseudoschwagerina morsei*.

Pseudoschwagerina ayacuchensis **Roberts, 1949**

Pseudoschwagerina tumidosensis **Ross, 1959**

Примечание. Близкий вид к *P. ayacuchensis*.

Pseudoschwagerina kozlowskyi **Dunbar et Newell, 1946**

Pseudoschwagerina d'orbignyi **Dunbar et Newell, 1946**

Замечание. У последних двух видов из Южной Америки наблюдаются значительные колебания в размерах начальных камер и тонкостенные ювенариумы. У этих форм можно предполагать диморфизм.

Pseudoschwagerina velebitica **Kochansky-Devidé, 1959**

Примечание. Возможна микросферическая генерация.

Pseudoschwagerina extensa **Kahler et Kahler, 1937**

Синонимы: *Pseudoschwagerina extensa*, Kochansky-Devidé, 1956; *Pseudoschwagerina extensa*, Kochansky-Devidé, 1959.

? ***Pse ud oschwagerina nakazawai*** **Nogami, 1961**

Замечание. Возможно, проявление диморфизма у югославских и карнийских представителей группы *P. beedei* подтверждается и у представителей той же группы в материале Н. А. Аносовой. У этих форм при малых начальных камерах и тонкостенных ювенариумах наблюдается ясная кериотека в последнем обороте ювенариума. Отмечено сходство форм в материале Н. А. Аносовой с японскими видами типа «*Pseudoschwagerina*» nakazawai.

Группа *Pseudoschwagerina uddeni*

Для группы характерно: а) шарообразная или вздуто-овоидная форма раковины с выступающими аксиальными концами, б) резкое обособление толстостенного ювенариума от быстро, иногда скачкообразно расширяющихся тонкостенных оборотов взрослой стадии, в) септы с неправильной и широкой волнистостью и складчатостью.

К этой группе относятся виды:

Pseudoschwagerina uddeni **(Beede et Kniker), 1924**

Синонимы: *Schwagerina uddeni*, Dunbar and Condra, 1927; *Pseudoschwagerina uddeni*, Dunbar and Skinner, 1937; *Pseudoschwagerina uddeni* Dunbar and Newell, 1946 (частично); *Pseudoschwagerina uddeni*, Раузер-Черноусова, 1949; *Pseudoschwagerina uddeni*, Бенш, 1962.

У вида выделяются разновидности: *Pseudoschwagerina uddeni russiensis* Rauser, 1949; *Pseudoschwagerina uddeni arta* Thompson et Hazzard, 1946; *Pseudoschwagerina uddeni roessleri* Thompson et Hazzard, 1946.

Pseudoschwagerina intermedia **Rauser, 1949**

Синонимы: *Pseudoschwagerina uddeni*, Dunbar and Newell, 1946, табл. 7, фиг. 1, 5; *Pseudoschwagerina uddeni*, Needham, 1937, табл. 9, фиг. 5; *Pseudoschwagerina uddeni*, Roberts, 1949; *Pseudoschwagerina gerontica*, Thompson, 1954, табл. 52, фиг. 7 и 8.

Pseudoschwagerina aktjubensis **Rauser, 1949**
Pseudoschwagerina gerontica **Dunbar et Skinner, 1937**

Синонимы: *Pseudoschwagerina gerontica*, Раузер-Черноусова, 1949; *Pseudoschwagerina gerontica*, Thompson, 1954 (частично);

Pseudoschwagerina volgensis **Scherbovich, 1958**

Синоним: *Pseudoschwagerina* aff. *muongtensis*, Раузер-Черноусова, 1938.

Pseudoschwagerina prisca **Kochansky-Devidé, 1959**

Pseudoschwagerina pseudoaequalis **Anosova nom. nov.=*Pseudoschwagerina aequalis* F. et G. Kahler, 1940**

Синонимы: *Pseudoschwagerina aequalis*, Kochansky-Devidé, 1959; *Pseudoschwagerina morikawai*, Kanmera, 1958 (non Igo); *Pseudoschwagerina minatoi*, Kanmera, 1958.

Замечание. Последние два вида отнесены к группе *P. uddeni* условно как микросферические формы.

Schwagerina uddeni **White, 1932**

Примечание. Признаки вида и отношение вида к группе неясно.

Группа *Pseudoschwagerina robusta*

Для видов группы характерны: а) субсферическая или вздуто-овоидная форма раковины, иногда с выступающими аксиальными концами лишь в одном-двух последних оборотах, б) резко выраженный скачок в навивании спирали при переходе от толстостенного ювенариума к тонкостенным оборотам взрослой стадии.

К группе относятся следующие виды:

Pseudoschwagerina robusta **(Meek), 1864**

Синонимы: *Schwagerina robusta*, Beede and Kniker, 1924; *Pseudoschwagerina robusta*, Thompson and Wheller, 1946.

Примечание. Томпсоном и Уилером выделен неоголотип (т. III, фиг. 1).

Pseudoschwagerina uddeni, изображенная в «Атласе руководящих форм ископаемых фаун СССР», 1939.

Pseudoschwagerina monstrata **Bensh, 1962**

Pseudoschwagerina rhomboides **A. M.-Maclay, 1949**

Принадлежность следующих форм к группе *Ps. robusta* условна:

Pseudoschwagerina turbida **F. et G. Kahler, 1937**

Примечание. Возможно, форма «В» группы *Ps. robusta* (Meek).

Pseudoschwagerina confinii **F. et G. Kahler, 1937**

Примечание. Возможно, форма «В» группы *Ps. robusta* (Meek). Синоним: *Pseudoschwagerina* cf. *confinii*, Kochansky-Devidé, 1959.

Pseudoschwagerina subsphaerica **Nogami, 1961**

Примечание. Возможно, представитель рода *Robustoschwagerina* A. M.-Maclay.

Schwagerina princeps **Chen, 1934**

Примечание. Складчатый ювенариум заставляет отнести данный вид к группе *Pseudoschwagerina robusta* и вид подлежит переименованию.

Род *Robustoschwagerina* A. M.-Maclay, 1956

Синонимы: *Pseudoschwagerina*, Liharev, 1939; Ciry, 1942—1943, F. et G. Kahler, 1937, 1938, 1941, A. M.-Maclay, 1949, Hanzawa, 1939, Dunbar, 1953.

Тип рода: *Pseudoschwagerina tumida* Liharev, 1939.

Диагноз. Очень крупная сферическая или сжатая по оси навивания раковина, форма которой быстро устанавливается после веретенообразного ювенариума. Число оборотов небольшое как в ювенариуме, так

и во взрослой стадии [1]. Навивание очень широкое, начиная с первых оборотов взрослой стадии. Стенка и септы в ювенариуме очень толстые, во взрослой стадии стенка относительно тонкая (кроме последних одного-двух оборотов). Складчатость только в ювенариуме, в дальнейшем или отсутствует или крайне незначительна и только в осевых концах. Хоматы только в ювенариуме, хорошо развиты.

Робустошвагерина является конечной стадией в эволюции псевдошвагерин. Это выразилось у робустошвагерин в сокращении числа оборотов и в приобретении признаков взрослой формы на более ранних стадиях онтогенеза [2]. На этом основании, а также в силу иного стратиграфического распространения и широкого ареала выделяется в особый род.

Ареал. Япония, юг Евразии и Техас.

Возраст. В основном самая нижняя часть надшвагериновых отложений.

К роду отнесены следующие виды:

Robustoschwagerina tumida **(Licharev), 1939**

Синонимы: *Pseudoschwagerina tumida*, F. und G. Kahler, 1940; *Pseudoschwagerina stanislavi*, Dunbar, 1953.

Robustoschwagerina kainsuensis **(A. M.-Maclay), 1949**
Robustoschwagerina tumidiformis **(A. M.-Maclay), 1949**
Robustoschwagerina kahleri **(A. M.-Maclay), 1949**
Robustoschwagerina nucleolata **(Ciry), 1942—1943**

Синоним: *Pseudoschwagerina regularis*, Ciry, 1942—1943.

Robustoschwagerina geyeri **(F. et G. Kahler), 1938**

Синоним: *Pseudoschwagerina geyeri*, F. und G. Kahler, 1941.

Robustoschwagerina schellwieni **(Hanzawa), 1939**

Замечание. Условно к этому роду отнесена *Pseudoschwagerina schellwieni* F. et G. Kahler, 1941 (non Hanzawa, 1939), отличающаяся от остальных видов робустошвагерин более складчатыми септами. Возможно, эта форма является новым видом группы *Pseudoschwagerina robusta*.

Род *Zellia* F. Kahler et G. Kahler, 1937

Синонимы: *Schwagerina*, Deprat, 1915, Colani, 1924 (частично); *Pseudoschwagerina* разных авторов (частично).

Тип рода: *Pseudoschwagerina* (*Zellia*) *heritschi* F. et G. Kahler, 1937. Голотип генотипа — табл. II, фиг. 2.

Диагноз. Раковина во взрослом состоянии от эллипсоидальной до шарообразной или почти шарообразной сжатой по оси навивания, слабо изменяющаяся по оборотам, с ювенариумом несколько более удлиненным, чем взрослая раковина. Ювенариум обычно менее обособленный, чем у других представителей швагериновой группы. Навивание сравнительно постепенное, у некоторых видов скачкообразно расширяющееся. Стенка довольно толстая, с небольшой разницей толщины между смежными оборотами. Септы нескладчатые, иногда в осевой области редкие арочки. Хоматы в ювенариуме четкие, в дальнейшем непостоянные.

Эволюция целий наблюдается в направлении более шарообразных и сжатых по оси раковин с полным отсутствием складчатости и в усилении неравномерности развертывания спирали.

---

[1] По мнению А. Д. Миклухо-Маклая, Л. П. Гроздиловой и Н. С. Лебедевой, небольшое число оборотов во взрослой стадии не является характерным для рода.

[2] Те же исследователи не согласны с тем, что черты крайней специализации в эволюции псевдошвагерин и робустошвагерин выражаются в указанных направлениях.

Ареал. Юг Евразии, Китай, Япония.

Возраст. Средняя и верхняя часть швагеринового горизонта.

К роду отнесены следующие виды:

Zellia heritschi **F. et G. Kahler, 1937**

Выделены подвиды: *Zellia heritschi heritschi* F. et G. Kahler.

Синоним: *Pseudoschwagerina (Zellia) heritschi heritschi*, Sheng, 1949.

Zellia heritschi media F. et G. Kahler, 1937.

Замечание. В самостоятельный подвид должна быть выделена форма, названная *Pseudoschwagerina (Zellia) heritschi magnae-sphaerae* (Colani) супругами Калерами (F. et G. Kahler, 1937) и Шеном (Sheng, 1949), так как она отличается более уплощенной коротко-овоидной формой раковины от *Zellia magnae-sphaerae* (Colani) со сферической раковиной.

Zellia magnae-sphaerae **(Colani), 1924**

Замечание. Голотипом вида принято Ф. и Г. Калерами изображение на табл. 18, фиг. 4.

Синоним: *Pseudoschwagerina (Zellia) heritschi chengkungensis*, Sheng, 1949.

Zellia colani **F. et G. Kahler, 1937**

Синонимы: *Pseudoschwagerina (Zellia) heritschi colani*, Sheng, 1949; ? *Pseudoschwagerina (Zellia) nunosei*, Hanzawa, 1939; ? *Pseudoschwagerina (Zellia) nunosei*, Morikawa et Isomi, 1961.

Zellia galatea **Ciry, 1943**

Синоним: *Pseudoschwagerina (Zellia) heritschi*, Kochansky-Devide, 1959.

Zellia hsui **Sheng, 1949**

Zellia amedaei **(Deprat), 1915**

Синоним: *Schwagerina amedaei*, Beede und Kniker, 1924.

Zellia mira **F. et G. Kahler, 1927**

Замечание. Возможно, близка к *Z. mira* форма, описанная В. Коханской-Девиде в 1959 г. под наименованием *Pseudoschwagerina tumida*, отличающаяся более толстыми, постепенно утолщающимися стенками от видов рода *Robustoschwagerina*.

Условно к роду отнесена

? *Zellia kussjapkulovi* Scherbovich, 1949

Род *Parazellia* Rauser, 1960

Синонимы: *Pseudoschwagerina* разных авторов (частично); *Zellia*, Kahler et Kahler (частично), Saurin, 1954 (частично).

Тип рода: *Fusulina muogthensis* Deprat, 1915.

Диагноз. Раковина вздуто-веретенообразная, довольно постоянной формы по оборотам, с ювенариумом, не всегда четко выделяющимся и только немного более удлиненным, чем взрослая раковина. Навивание с постепенным расширением, умеренно широкое. Стенка уже в ювенариуме довольно толстая, постепенно утолщается во взрослых оборотах. Складчатость в ювенариуме слабая, в дальнейшем усиливается, иногда до последних оборотов. Складчатость неправильная, охватывающая обычно и срединную область раковины, форма и высота арок различны, хоматы четкие в ювенариуме, в дальнейшем непостоянные.

Замечание. 1. Генотип рода выбран неудачно, так как у *Parazel-*

lia moungthensis признаки рода выражены менее ярко, чем у других видов. Род выделяется условно и подлежит доработке. Однако виды, объединяемые в род *Parazellia,* представляют самостоятельную группу, обособленную морфологически и географически.

2. По мнению А. Д. Миклухо-Маклая, Л. П. Гроздиловой и Н. С. Лебедевой, неясна необходимость выделения рода *Parazellia.* В решениях отмечается неудачность выбора типа рода и вместе с тем не указан вид, характеризующий этот род в наибольшей степени. Включены в род *Parazellia* виды *Pseudoschwagerina primigena* Rauser, *Ps. falx* Rauser, *Ps. ischimbajica* Rauser, весьма близкие к роду *Pseudoschwagerina* и неотличающиеся от него, если принять диагноз этого рода, сформулированный в решениях коллоквиума. Неясной остается также генетическая связь парацеллий и целлий. Безусловно, что вопрос о родовой самостоятельности *Parazellia* нуждается в дальнейшем изучении.

Эволюция в пределах этой примитивной группы не наблюдается, по-видимому, этот род был довольно консервативен. Возможно, его дальнейшую эволюцию можно усмотреть, с одной стороны, в представителях рода *Zellia,* с другой — в группе японских видов из зоны *Pseudofusulina vulgaris (Pseudoschwagerina miharanoensis* Akagi). У последнего вида резко сокращается число оборотов в ювенариуме и уже с первых оборотов широкое навивание медленно нарастает.

Ареал. Юг Евразии и Японии.

Возраст. Швагериновый горизонт, кроме группы *Ps. miharanoensis,* распространенной в зоне *Pseudofusulina vulgaris.*

К роду относятся следующие виды:

Parazellia muongthensis (Deprat), 1915

Синонимы: *Schwagerina moungthensis,* Beede and Kniker, 1924; *Schwagerina muongthensis,* Ozawa, 1925; *Pseudoschwagerina muongthensis,* Torijama, 1958.

Замечание. Автором изображены, кроме *P. muongthensis,* иные формы, часть которых (табл. 18, фиг. 18) относятся скорей к группе *Schwagerina vulgaris* Scherb.

Выделена разновидность *Parazellia moungthensis rossica* (Rauser), 1949.

Parazellia primigena Rauser, 1949

Parazellia ischimbajica Rauser, 1949

Parazellia falx Rauser, 1949

Замечание. Экземпляр, изображенный на фиг. 6, табл. I, является *P. ischimbajica* Raus.

Parazellia elatior F. et G. Kahler, 1937

Замечание. К роду *Parazellia* должны быть отнесены целии со значительной складчатостью, описанные Сореном в 1953 г. Из них *Pseudoschwagerina (Zellia) heritschi* Saurin, 1954, может быть тождественна *Parazellia elatior* (фиг. 6) или *P. falx* (фиг. 3). *Pseudoschwagerina (Zellia) heritschi* var. inter. *heritschi* K. et *magnae-sphaerae* Col. (*Saurin,* 1954) по веретенообразной форме близка к *Parazellia muongthensis* Deprat; по-видимому, особое наименование должны получить, как виды рода *Parazellia, Pseudoschwagerina (Zellia) heritschi* var. *elongata* Saurin, 1954 и *Pseudoschwagerina (Zellia) heritschi* aff. *elongata,* Saurin, 1954.

Условно к роду *Parazellia* отнесена

Parazellia miharanoensis Akagi, 1958

Замечание. Близка к этому виду и *Pseudoschwagerina* sp., описанная Ториямой (Toriyama, 1958).

Род *Occidentoschwagerina* A. M.-Maclay, 1949

Синонимы: *Schwagerina*, Schellwien, 1898, Lee, 1927, Chen, 1934 (частично); *Pseudoschwagerina*, F. und G. Kahler, 1941 (частично); Kochansky-Devidé, 1959 (частично).

Тип рода: *Schwagerina fusulinoides* Schellwien, 1898.

Диагноз. «Раковины веретенообразные. Внутренние обороты навиты довольно тесно, внешние — свободно; возрастание высоты оборотов более или менее постепенное. Септы внутренних оборотов нескладчатые или слабоскладчатые, во внешних — образуют относительно высокие и довольно правильные складки. Френотеки присутствуют непостоянно. Хоматы имеются только на первых оборотах — небольшие, но четкие» (Миклухо-Маклай, 1959, стр. 166).

Замечание. Родовая самостоятельность группы *Schwagerina fusulinoides* признается достаточно обоснованной. Однако отнесение к этому роду группы *Pseudoschwagerina texana* вызвало возражение. При обработке группы *Occidentoschwagerina fusulinoides* необходимо учесть возможную принадлежность к этому роду примитивных парашвагерин из нижней и средней части швагеринового горизонта.

Ареал. Евразия.

Возраст. От нижней части швагеринового горизонта до нижней части надшвагериновых отложений.

Род *Rugososchwagerina* A. M.-Maclay, 1956

Синонимы: *Schwagerina* разных авторов (частично); *Paraschwagerina* разных авторов (частично).

Тип рода: *Schwagerina yabei* Staff, 1909.

Диагноз. Раковина вздуто-веретенообразная, отношение длины к диаметру всегда несколько больше единицы. Начальные обороты навиты тесно, последующие широко (как у большинства псевдошвагерин). Септы интенсивно складчатые на ранних стадиях роста, относительно слабо складчатые на поздних. Хоматы отсутствуют.

К роду относятся следующие виды:

Rugososchwagerina yabei (Staff), 1909

Синонимы: *Schwagerina yabei*, Silvestri, 1934; *Paraschwagerina yabei*, Thompson, 1948.

Rugosofusulina ferganica A. M.-Maclay, 1956

Rugosofusulina kansasensis (Beede et Kniker)

Примечание: Диагноз рода *Rugososchwagerina* и его видовой состав даны А. Д. Миклухо-Маклаем, Л. П. Гроздиловой и Н. С. Лебедевой в результате просмотра материалов по видам *Rugososchwagerina ferganica* A. M.-Maclay и *R. yabei* (Staff) (табл. III). На коллоквиуме в Москве не вынесено решения по этому роду, так как в материалах Ф. Р. Бенш из Кара-Четыра по топотипическим слоям для *Rugososchwagerina ferganica* A. M.-Maclay не встречено форм, соответствующих диагнозу рода *Rugososchwagerina*.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, т. VI. 1939. Пермская система.— ЦНИГРИ, стр. 26—47.

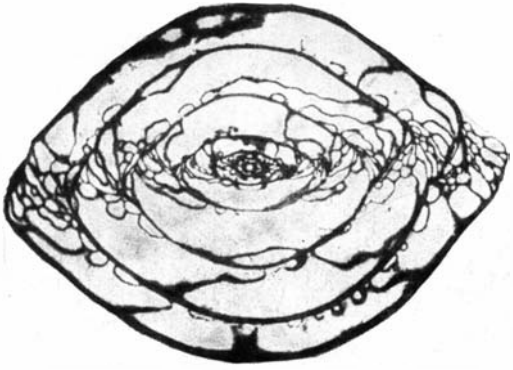
Барбот-Марни Н. 1868. Геогностическое путешествие в северные губернии Европейской России.— Зап. имп. СПб. Минер. об-ва, сер. 2, ч. III, стр. 239.

Бенш Ф. Р. 1962. Позднекаменноугольные и раннепермские фузулиниды Северной Ферганы.— Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопредельных районов. кн. I. Изд-во АН УзбССР, стр. 186—252.

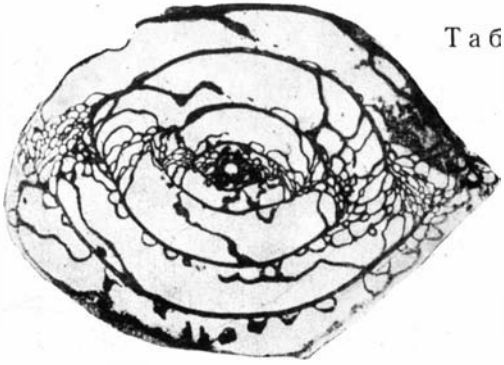
Бражникова Н. А. 1936. Про *Schwagerina* ex gr. *princeps* Ehrenberg в доломітах Артемівщини.— Геол. журн. АН УРСР, т. III, вып. 2, стр. 45—62.
Гроздилова Л. П. 1937. Фузулиниды окрестностей Симского завода на Южном Урале.— Труды Нефт. геол.-разв. ин-та, сер. А, вып. 106, стр. 28—40.
Гроздилова Л. П. и Лебедева Н. С. 1961. Нижнепермские фораминиферы Северного Тимана.— Труды ВНИГРИ, вып. 179, «Микрофауна СССР», сб. XIII, стр. 167—254.
Киреева Г. Д. 1956. Некоторые экологические морфы швагерин Бахмутской котловины Донецкого бассейна.— Вопросы микропалеонтологии. Изд-во АН СССР, № 2, стр. 91—104.
Кротов П. 1888. Геологические исследования на западном склоне Соликамского и Чердынского Урала.— Труды Геол. ком., т. VI, № 1, стр. 234—442.
Мёллер В. 1878. Спирально-свернутые фораминиферы каменноугольного известняка России.— Мат. геол. России, т. VIII, стр. 60—183.
Миклухо-Маклай А. Д. 1949. Верхнепалеозойские фузулиниды Средней Азии. Дарваз, Фергана, Памир.— Ленингр. гос. унив. Инст. земн. коры, стр. 46—111.
Миклухо-Маклай А. Д. 1959. Значение гомеоморфии для систематики фузулинид.— Уч. зап. ЛГУ, сер. геол. наук, вып. 10, № 268, стр. 155—172.
Семина С. А. 1961. Стратиграфия и фораминиферы (фузулиниды) швагеринового горизонта Окско-Цнинского поднятия.— Труды ГИН АН СССР, вып. 57, стр. 3—72.
Раузер-Черноусова Д. М. 1936. О переименовании родов *Schwagerina* и *Pseudofusulina,* предложенном Денбаром и Скиннером.— Изв. АН СССР, стр. 580—584.
Раузер-Черноусова Д. М. 1938. Верхнепалеозойские фораминиферы Самарской Луки и Заволжья.— Труды Геол. ин-та АН СССР, т. VII, стр. 93—147.
Раузер-Черноусова Д. М. 1960. Ревизия швагерин с близкими родами и граница карбона и перми.— Вопр. микропалеонтолог., ГИН АН СССР, вып. 4, стр. 3—32.
Раузер-Черноусова Д. М., Беляев Г. и Рейтлингер Е. 1936. Верхнепалеозойские фораминиферы Печорского края.— Труды полярной комиссии АН СССР, вып. 28, стр. 173—219.
Раузер-Черноусова Д. М. и Щербович С. Ф. 1949. Швагерины Европейской части СССР.— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 105, геол. сер. (№ 35), стр. 61—117.
Раузер-Черноусова Д. М. и Щербович С. Ф. 1958. О швагериновом горизонте центральной части Русской платформы.— Труды Геол. ин-та АН СССР, вып. 13, стр. 3—56.
Akagi S. 1958. Pseudoschwagerina miharanoensis, a New Permian Fusulinid, and its Growth and Form.— Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku. sect.— C. Geol., Min., Geogr., v. 6, N 54, p. 31—40.
Beed J. W. and Kniker H. 1924. Species of the genus Schwagerina and their stratigraphic significance.— Univ. Texas, Bull. No 2433, p. 1—98.
Chen S. 1934. Fusulinidae of South China. Part I — Palaeont. Sinica, ser. B, v. IV, fasc. 2, p. 7—185.
Chen S. 1934. Fusulinidae of the Nuanglung and Maping Limestones, Kwangsi — Acad. Sin. Mem. Nat. Res. Inst. Geol., No XIV, p. 33—54.
Ciry R. 1942—1943. Les Fusulinides de Turquie.— Ann. Paleont., t. XXX, p. 17—43.
Colani M. 1924. Nouvelle Contribution a l'Etude des Fusulinidés de l'Extréme-Orient.— Mem. Serv. Geol., l'Indochine, v. XI, fasc, p. 5—191.
Deprat J. 1912. Etude des Fusulinides de Chine et d'Indochine et Classification des Calcaires a Fusulines.— Mem. Serv. Geolog. l'Indochine, v. I, fasc. III, IIIe Partie, p. 16—63.
Deprat J. 1915. Les Fusulinidés des Calcaires Carboniferiens et Permiens du Tonkin, du Laos et du Nord Annam.— Mem. Serv. Geol. l'Indochine, v. IV, fasc. I, p. 1—30.
Dunbar C. O. 1933. Fusulinidés of the Big Lake Oil Field, Reaga Country, Texas.— Univ. Texas, Bull., No 3201, p. 69—74.
Dunbar C. O. 1953. Zone of Pseudoschwagerina gow in the Leonard Series in the Sierra Diablo, Trans-Pecos Texas.— Am. Journ. Sci., v. 251, No 11, p. 798—813.
Dunbar C. O. and Condra G. E. 1927. The Fusulinidae of the Pennsylvanian System in Nebrasca.— Nebrasca Geol. Surv., Bull. II, ser. 2, p. 1—135.
Dunbar C. O. and Skinner J. W. 1936. Schwagerina versus Pseudoschwagerina and Paraschwagerina.— J. Paleont., v. 10, No 2, p. 83—92.
Dunbar C. O. and Skinner J. W. 1937. Permian Fusulinidae of Texas. The Geology of Texas.— Univ. Texas, Bull. No 3701, v. III, pt. 2, p. 517—825.
Dunbar C. O. and Newell N. D. 1946. Marine early Permian of the Central Andes and its Fusuline Faunas. Pt. II.— Am. Journ. Sci., v. 244, No 7, p. 457—489.
Frenzel H. and Mundorf M. 1942. Fusulinidae from the Phosphoria formation of Montana.— J. Pal., v. 16, No 16, p. 675—684.
Fujimoto (Huzimoto) H. 1937. Some Fusulinids from Kawanobori-mura, Kyusyu, Japan.— Japanese Journ. Geol. Geogr., v. XIV, No 3—4, p. 117—125.
Hanzawa S. 1939. Stratigraphical Distributions of the Genera Pseudoschwagerina and Paraschwagerina in Japan, with Descriptions of Two New Species of Pseudoschwage-

rina from the Kitakami Mountainland, Northeastern Japan.— Japan Journ. Geol. Geogr.. v. XVI, No 1—2, p. 65—74.
Igo H. 1957. Fusulinids of Fukuji, Southeastern Part of Hida Massif, Central Japan.— Sci. Rep. Tokyo Univ. Education. Sect. C, No 47, vol. 5, p. 153—246.
Kahler F. und G. 1937. Beiträge zur Kenntnis der Fusuliniden der Ostalpen: Die Pseudoschwagerinen der Grenzlandbänke und des Oberen Schwagerinenkalkes.— Palaeontogr., Bd. LXXXVII, Abt. A, S. 1—44.
Kahler F. und G. 1938. Beobachtungen an Fusuliniden der Karnischen Alpen.— Zentralblatt Min.. Paläont., Abt. B. Nr. 4, S. 101—115.
Kahler F. und G. 1940. Fusuliniden aus dem Tienschan.— N. Jahrbuch Min., Geol., Paläont. Abt. Bd. 83, H. 2, S. 348—362.
Kahler F. und G.. 1941. Beiträge zur Kenntnis der Fusuliniden der Ostalpen: Die Gattung Pseudoschwagerina und ihre Vertreter im unteren Schwagerinenkalk und im Trogkofelkalk.— Palaeontographica, Bd. XCII, Abt. A, S. 59—98.
Kanmera K. 1958. Fusulinids from the Yayamadake Limestone of the Hikawa Valley, Kumamoto Prefecture, Kyushu Japan. Part III — Fusulinids of the Lower Permian.— Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., ser. D, Geol., v. VI, No 3, p. 153—215.
Kanuma M. 1959. Stratigraphical and Paleontological Studies of the Southern Part of the Hida Plateau and the North-eastern Part of the Mino Mountainland, Central Japan. Part II— Paleontology, N 3 — Pseudoschwagerina, Pseudofusulina, Parafusulina — Bull. Tokyo Gakugei Univ., v. 10, p. 59—107.
Kochansky-Devidé V. 1954—1955. Donjopermske Fusulinide Sustasa kod Bara u Crnoj Gori. «Geoloski Vjesnik», 1956, Sv. VIII—IX, Zagreb, p. 7—21.
Kochansky-Devidé V. 1959. Karbonske i Permske Fuzulidne Foraminifere Velebita i Like. Donji Perm.— Palaeont. Jugoslavica, v. 3, Zagreb.
Lee S. J. 1927. Fusulinidae of North China.— Palaeont. Sinica, Ser. B., v. IV, fasc. I, p. 1—172.
Meek F. B. 1864. Description of the Carboniferous Fossils (Carboniferous and Jurassic Fossils). Geological Survey of Californie. Paleontology of California — Paleontol., v. 11, p. 3—4.
Morikawa R. and Isomi H. 1961. Studies of Permian Fusulinids in the East of Lake Biwa, Central Japan.— Geol. Surv. Japan, Rep. No 191, p. 1—29.
Needham C. E. 1937. Some New Mexico Fusulinidae.— Mexico School Min., Bull. No 14, p. 20—59.
Newell N. D., Chronic J. and Roberts T. G. 1849. Upper Paleozoic of Peru.— Columbia Univers., N. Y., p. 241.
Nogami Y. 1961. Permische Fusuliniden aus dem Atetsu — Plateau Südwestjapans. Teil I. Fusulinidae und Schwagerinae.— Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto, ser. B, v. XXVII, No 3, p. 159—225.
Ozawa Y. 1925. Paleontological and Stratigraphical Studies on the Permo — Carboniferous Limestone of Nagato. Pt. II. Paleontology.— J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, vol. 45, art. 6, pp. 1—90.
Ross C. A. 1959. The Wolfcamp Series (Permian) and new species of Fusulinids, Glass Mountains, Texas.— J. Washington Acad. Sci., v. 49, No 9, p. 299—316.
Sakagami S. and Omata T. 1957. Lower Permian Fusulinids from Shiraiwa, Northwestern Part of Ome, Nishitama-gun, Tokyo-to, Japan.— Japanese Journ. Geol. Geogr., v. XXVIII, N 4, p. 247—264.
Saurin E. 1954. Notes paleontologiques sur quelques calcaires à fusulinides du nord Viet — Nam.— Etat du Vietnam Centre National des Recherches Scientifiequs et Techniques, N 1, (1953), p. 3—30.
Schellwien E. 1898. Die Fauna des Karnischen Fusulinenkalks. Teil II. Foraminifera.— Palaeont., Bd. XLIV, S. 237—282.
Schwager C. 1883. Carbonische Foraminiferen aus China und Japan — In Richthofen's China, Bd. IV, Abh, 7, Berlin, S. 106—159.
Sheng J. C. 1949. On the Occurence of Zellia from the Maping Limestone of Chengkung, Central Yunnan.— Bull. Geol. Soc. China, v. XXXIX, No 1—4, p. 105—109.
Silvestri A. 1934. Fusulinidi dell'Antracolitico della valle del Sosio (Palermo).— Mem. Ist. Geol. Univ. Padova, v. X, 1932—1934, Padova, p. 1—45.
Staff H. 1909. Beiträge zur Kenntnis der Fusuliniden.— N. Jahrbuch., Min. Geol. Paleont., Beil., Bd. XXVII, S. 461—508.
Thompson M. L. 1936. Lower Permian fusulinids from Sumatra.— Journ. Pal., v. 10, No 7, p. 587—592.
Thompson M. L. 1948. Studies of American Fusulinids.— Univ. Kansas Paleont. Contr., Protozoa, Art. 1, p. 1—184.
Thompson N. L. 1954. American Wolfcampian Fusulinids.— Univ. Kansas Paleont. Contr. Protozoa, Art. 5, p. 1—226.
Thompson M. L., Wheeler H. E., Hazzard J. C. 1946. Permian fusulinids of California.— Geol. Soc. Am., Mem. 17, p. 1—77.
Toriyama R. 1958. Geology of Akiyoshi. Pt. III. Fusulinids of Akiyoshi. Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. D, Geology. V. VII, p. 1—264.
White M. P. 1932. Some Texas Fusulinidae.— Univ. Texas. Bull.— No 3211, p. 22—85.

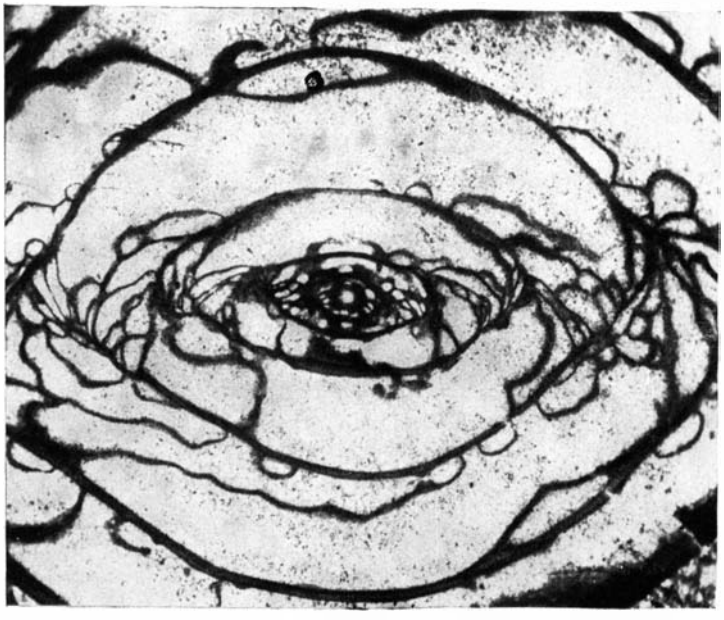
Таблица I



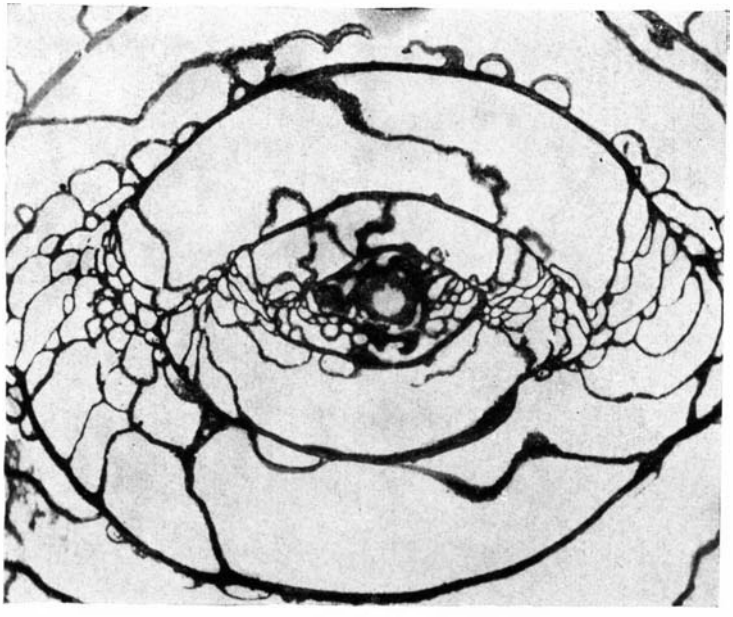
1



3

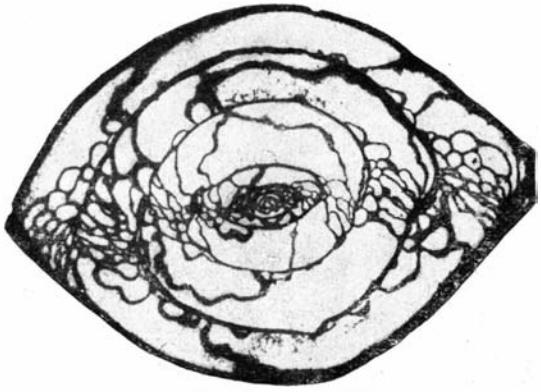


2

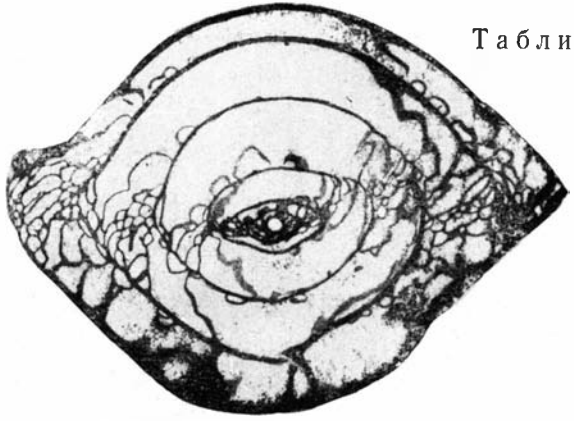


4

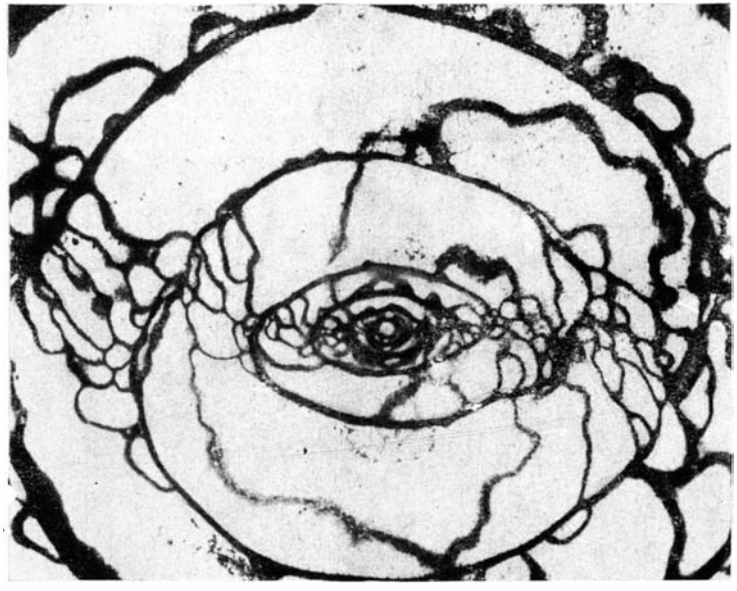
Таблица II



1



3



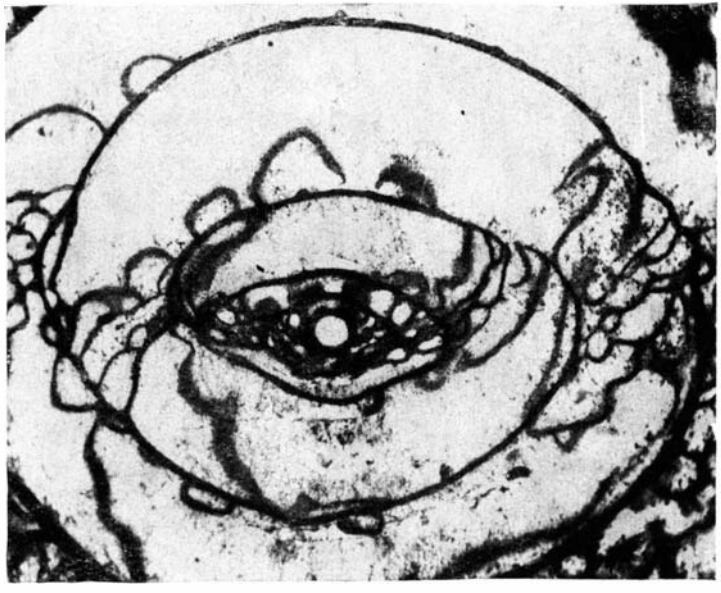
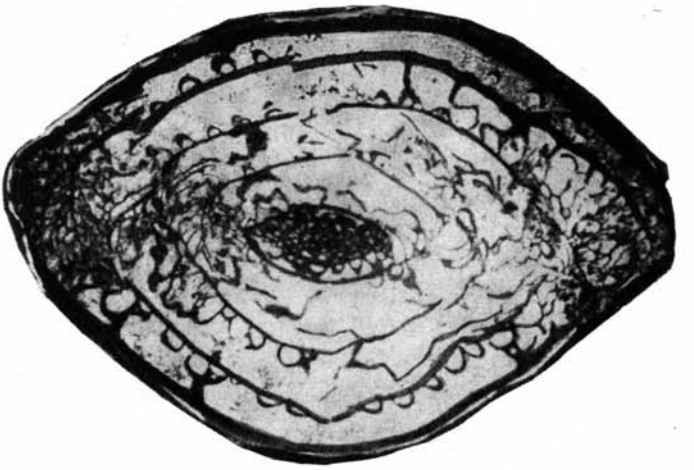
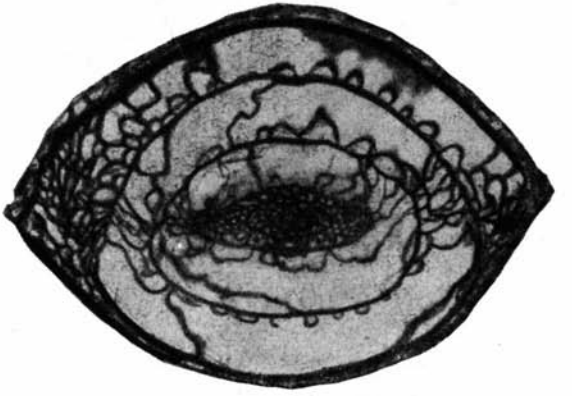


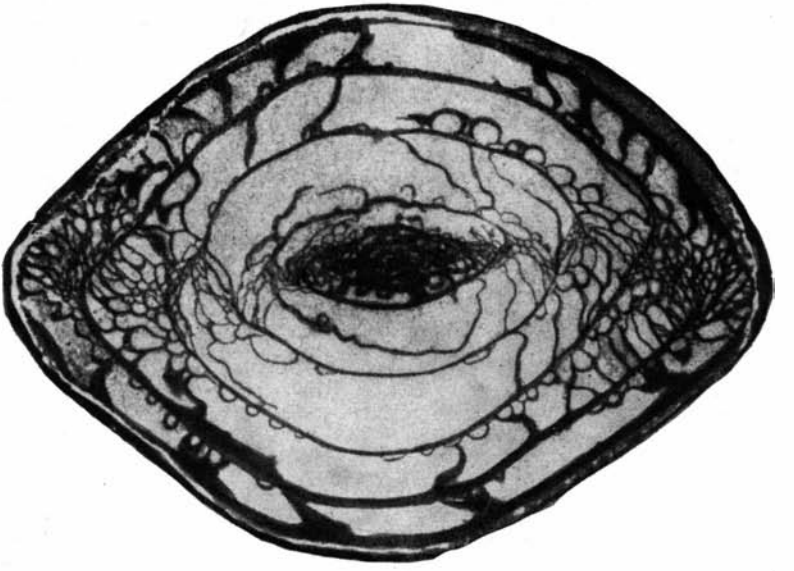
Таблица III



1



2



3

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Таблица I

Фиг. *1*. *Pseudoschwagerina* sp. 1, микросферическая форма, × 10, Кара-Чатыр (Ю. Фергана); средняя зона швагеринового горизонта.

Фиг. *2*. То же, × 25

Фиг. *3*. *Pseudoschwagerina* sp. 1, мегасферическая форма, × 10. Кара-Чатыр (Ю. Фергана); средняя зона швагеринового горизонта.

Фиг. *4*. То же, × 25

Таблица II

Фиг. *1*. *Pseudoschwagerina* sp. 2, микросферическая форма, × 10. Кара-Чатыр (Ю. Фергана); средняя зона швагеринового горизонта.

Фиг. *2*. То же, × 25

Фиг. *3*. *Pseudoschwagerina* sp. 2, мегасферическая форма, × 10. Кара-Чатыр (Ю. Фергана); средняя зона швагеринового горизонта.

Фиг. *4*. То же, × 25

Таблица III

Фиг. *1*. *3*. *Rugososchwagerina ferganica* A. M.- Maclay, sp. nov. ?

1 — × 10, *3* — × 10

Фиг. *2*. *Rugososchwagerina jabei* Staff, 1909, × 10

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

В. А. БАСОВ
(Научно-исследовательский институт геологии Арктики)

О СИСТЕМАТИКЕ И ПРИНЦИПАХ РАЗГРАНИЧЕНИЯ МАРГИНУЛИН И МАРГИНУЛИНОПСИСОВ

Трудности, с которыми сталкиваются систематики при изучении лагенид, отчасти связаны с простотой строения их раковин, недостаточностью морфологических признаков, которые могут быть признаны важными в систематическом отношении, их высокой изменчивостью, а также со слабой изученностью филогенетических рядов. При этом следует указать, что известное замечание В. А. Догеля (Догель, 1951) о том, что «самой важной в систематическом отношении особенностью Foraminifera является наличие у них чередования двух или более поколений, различающихся по характеру размножения, а также по строению раковины», в систематике лагенид учитывается недостаточно. Ниже мы попытаемся рассмотреть особенности, связанные с чередованием поколений у фораминифер применительно к внутривидовой и видовой характеристике некоторых маргинулин, а также выяснить филогению и разграничение близких в морфологическом отношении маргинулин и лентикулин из подрода маргинулинопсисов.

Маргинулины принадлежат к числу тех немногих родов фораминифер, у которых чередование поколений находит четкое морфологическое выражение в триморфизме раковины. Это было замечено еще Кушманом (Cushman, 1948), который избрал вид *Marginulina aculeata* Orb. в качестве примера, демонстрирующего явление триморфизма в своей работе по систематике фораминифер.

В популяции *Marginulina formosa* Mjatl. из верхневолжских отложений Хатангской впадины — слои с *Craspedites* (? *Kaschpurites)* sp.— различаются три типа строения раковин (см. табл. I):

1) раковины с маленькой начальной камерой (0,04—0,07 *мм*), с полным или почти полным оборотом спирали, состоящим из 5—7 камер и с прямым или слегка изогнутым на дорзальную сторону поздним отделом, образованным 3—4 округлыми выпуклыми камерами. Общее число камер у взрослой раковины 8—10, высота 0,56—0,93 *мм*;

2) раковины с несколько большей начальной камерой (0,06—0,09 *мм*) и с 3—4 камерами в неполном обороте спирали. Поздний отдел взрослых раковин состоит из 2—4 камер, по очертаниям сходных с аналогичными камерами предыдущего типа. Общее число камер 6—8, высота раковин 0,48—0,73 *мм*;

3) раковины с крупной начальной камерой (0,08—0,12 *мм*), не образующие спирального отдела, прямые, денталиновидные или слабо изогнутые на вентральную сторону. Общее число камер 6—7, высота раковины 0,68—0,78 *мм*.

Первый тип строения по представлениям Гофкера и Сигаля (Sigal, 1959) соответствует микросферическому поколению В, второй — мегасферическому поколению A_1, а третий характерен для мегасферического поколения A_2. В рассматриваемой популяции преобладают первые два поколения.

Сходное строение имеют раковины *Marginulina zaspelovae* Roman, встреченные в верхневолжских и нижневаланжинских отложениях Хатангской впадины (см. табл. I). У раковин микросферического поколения В хорошо развита спиральная часть, состоящая из 4—6 камер, размеры пролокулума 0,04—0,06 *мм*, общее число камер 8—10, высота 0,65—0,90 *мм*. У раковин мегасферического поколения A_1 начальная часть образует неполную спираль, состоящую из 2—3 камер, диаметр начальной камеры 0,06—0,09 *мм*, общее число камер 7—8, высота раковины 0,65—1,00 *мм*. Наконец, раковины мегасферического поколения A_2 имеют прямую денталиновидную, обычно слабо изогнутую в начальной части форму, число камер 4—7, диаметр начальной камеры 0,10—0,16 *мм*, высота самой раковины 0,60—0,83 *мм*. Преобладают второй и третий тип строения. *Marginulina formosa* Mjatl. отличается от *Marginulina zaspelovae* Roman. широкими двуконтурными швами, заполненными натечным стекловатым веществом, и менее расширяющейся по мере роста раковиной. Впрочем, при плохой сохранности материала эти признаки не всегда являются достаточно четкими, в таком случае для установления отличий между этими видами мы обращаемся к обычным числовым характеристикам, в частности, к размерам раковин. Однако, если брать размеры каждого вида в целом, безотносительно к той или иной генерации (кстати, такого рода данные обычно только и приводятся при описаниях видов), то они, как это легко заметить, почти полностью перекрываются и не дают определенного представления о виде. Сравнение же видов по генерациям позволяет выявить различия и в некоторых числовых величинах. Так, можно отметить, что раковины микросферического поколения обоих видов почти не различаются по числу камер и размерам, зато у раковин магасферического поколения A_1 разное число камер в свернутом и распрямленном отделах и большая разница в высоте, а раковины мегасферического поколения A_2 у *Marginulina zaspelovae* Roman. всегда имеют более крупную начальную камеру.

Таким образом, для выявления различий у близких видов важно тщательное сравнение числа камер, размеров, а также других числовых характеристик у каждой генерации в отдельности, а не у вида в целом. То же самое и даже в большей степени следует признать необходимым при выделении внутривидовых категорий — экологических и географических рас, где морфологические признаки еще более затушеваны.

Рассмотрим теперь значение этих же признаков для родовой систематики. При установлении родовой принадлежности часто виды *Marginulina* ошибочно относят к лентикулинам из подрода *Marginulinopsis* и наоборот. Нечеткое представление о родовых признаках и филогении породило мнение о чрезвычайной близости этих двух систематических категорий и даже привело к изъятию подрода *Marginulinopsis* из рода *Lenticulina* и отнесению его к роду *Marginulina* (Сигаль, 1956). С этим, однако, вряд ли можно согласиться. *Margunulinopsis* как самостоятельный род был выделен Сильвестри (Silvestri, 1904) по характерному для этого рода строению ранней части в форме «*Cristellaria*» и поздней в форме «*Marginulina*». К сожалению, сколько-нибудь подробного описания сделано не было, но принцип, положенный Сильвестри в основу нового рода, достаточно ясен, так как он указал, что начальная часть раковин этого рода должна быть подобной раковинам подрода *Lenticulina* в современном их понимании, т. е. образовывать плотно свернутую спираль. Этим подчеркивалась тесная генетическая связь маргинулинопсисов с

лентикулинами, что и явилось в дальнейшем основанием для включения маргинулинопсисов в род *Linticulina*. Выбранный Сильвестри типичный вид рода (*Marginulina costata* Brady, 1884, non batch = *Marginulinopsis densicostata* Thalmann, 1937, nom. nov.) имеет довольно крупную ребристую раковину с развитой спиралью, образующей полный оборот, и заостряющейся к периферическому краю, по которому проходит одно из ребер, несущее, вероятно, функцию киля. Все это делает строение ранней части маргинулинопсисов очень похожей на строение раковин типичных лентикулин. С другой стороны, типичный вид рода *Marginulina* (*Marginulina raphanus* Orbigny, 1826, non Linne), как можно наблюдать на продольных разрезах раковин, также имеет спиральную часть, хотя и очень маленькую, образованную тремя камерами. По всей вероятности, это микросферическая генерация вида. Некоторые черты, свойственные ранним частям микросферических генераций маргинулин и отличающие их от соответствующих частей раковин маргинулинопсисов, проявляются здесь довольно наглядно. Это — выпуклые, слабо объемлющие камеры, лопастной периферический край, отсутствие киля. Однако разница в строении ранней части микросферической генерации маргинулин и спирали у маргинулинопсисов бывает очень незначительной и при отсутствии мегасферических генераций, столь характерных у *Marginulina*, возможны и ошибки в определении рода. Но никак нельзя согласиться с теми авторами, которые относят к *Marginulinopsis* виды, имеющие спираль в начальной части лишь у одной генерации, или даже формы, вообще не образующие спирали (Crespin, 1953). В связи с этим встает вопрос, существуют ли вообще виды, у которых все генерации имеют спирально-свернутую начальную часть, подобную раковинам *Lenticulina*, т. е. реален ли таксон *Marginulinopsis*. Опыт микропалеонтологов-систематиков и многочисленный материал по мезозою арктических районов позволяют ответить на этот вопрос положительно. К сожалению, за отсутствием материалов мы не можем, как и в случае с *Marginulina*, исследовать строение всех генераций у типичного вида *Marginulinopsis*. Наши представления основываются, как и для маргинулин, на других видах, известных по литературным данным и по материалам из Хатангской впадины. А. Норванг (Nørvang, 1957) описывает ряд видов маргинулинопсисов из лейаса Дании, указывая при этом, что мегасферические формы образуют обычно неполный оборот спирали, состоящий из 4—8 (разное число у разных видов) треугольных камер. Микросферические генерации у этих же видов образуют в начальной части более одного оборота спирали, содержащего всегда большее число камер — *Marginulinopsis quadricostata* (Terq.) и др. Маргинулинопсисы из верхнего волжского яруса Хатангской впадины — *Lenticulina* (*Marginulinopsis*) *chetae* sp. nov., см. табл. I — имеют плотно свернутую спиральную часть, сжатую с боков, обычно с килеватым периферическим краем. Выявить существенные различия в строении спирали у разных генераций не удалось — все раковины вида имеют приблизительно одинаковое число камер в начальной части (5—6). Возможно, что лентикулины и маргинулинопсисы обладают одинаковым жизненным циклом, проявляющимся в простом чередовании полового и бесполого поколений, во всяком случае, триморфизм у них никем не был описан. Впрочем, и установление триморфизма у этих двух таксонов ни в коей мере не противоречило бы предлагаемому принципу их разделения с маргинулинами, у которых каждая генерация обладает только ей свойственным, существенно иным типом строения раковины, чего мы до сих пор никогда не видели у лентикулин и маргинулинопсисов. Это, возможно, указывает на значительную генетическую отдаленность маргинулинопсисов от маргинулин, которые могут происходить (как это отмечал А. А. Герке) от одноосных денталинообразных предков.

Таким образом, морфологическое сходство микросферической генерации некоторых маргинулин со строением лентикулин из подрода *Marginulinopsis* явилось причиной многочисленных ошибок в систематике. В свете сказанного становится ясным, почему неправильно относить *Marginulinopsis* к роду *Marginulina*, как это делает Сигаль (1956); точно так же ошибочным представляется принцип разграничения *Marginulina* и *Marginulinopsis*, предложенный Бартенштейном (Bartenstein, 1948). Этот автор в сомнительных случаях рекомендует считать, что вид относится к «...*Marginulina* тогда, когда 4-я камера больше не участвует в захвате эмбриональной камеры», т. е. спираль образована не более чем тремя камерами. Мы видели, однако, что у микросферической генерации *Marginulina* спираль может состоять из 5—7 камер и образовывать один полный оборот (*Marginulina formosa*, например). Строение раковин мегасферической генерации A_1 этих маргинулин как будто бы больше «подчиняется» правилу Бартенштейна: спираль этих раковин чаще образована 2—3 камерами. Раковины же мегасферической генерации A_2, по-видимому, вообще никогда не образуют спирали в ранней части.

Касаясь вопросов филогении рассматриваемых групп, следует в первую очередь проследить их развитие на палеонтологическом материале, а уже потом попытаться использовать принцип рекапитуляции, подходить к которому надо с большой осторожностью, ибо он допускает различные толкования в зависимости от способа филогенетического развития. Как известно, имеющиеся на сегодняшний день палеонтологические данные свидетельствуют, что в пермское время из спирально свернутых лагенид интересующего нас подсемейства Lenticulininae существовали только редкие астаколюсообразные формы и принадлежащие, возможно, к этому же подсемейству, морфологически близкие к маргинулинам, но достаточно своеобразные и специализированные *Marginulinella*. В триасе появляются уже настоящие маргинулины, представленные в карнийское время большим числом видов и вполне отвечающие тому типу строения, о котором говорилось выше: *Marginulina glabra* Orb. (определение Kirchner), *M. prisca* Tappan, *M. nordvikensis* Mjatl., *M. subnordvikensis* Gerke и др. Значительное развитие получили астаколюсы и некоторые другие спирально свернутые формы. Однако достоверные находки лентикулин и маргинулинопсисов с четкими родовыми признаками в триасе очень редки или сомнительны, хотя поздний триас — наиболее вероятное время их возникновения, так как в лейасе эти группы существуют уже в большом количестве. Заметим, что из верхнего триаса А. А. Герке (1961) описаны своеобразные *Lenticulina (Marginulinopsis)* ex gr. *prima* Orb. Это очень изменчивый, по-видимому, еще не сформировавшийся вид, который наряду с формами, несущими черты маргинулинопсисов, содержит формы, очень близкие к астаколюсам. Эти факты, во всяком случае, свидетельствуют о более раннем возникновении маргинулин, нежели лентикулины и маргинулинопсисы, а также дают определенные указания на некоторые филетические связи.

Как же в свете изложенного можно рассматривать рекапитуляцию признаков у этих групп? Если предположение А. А. Герке о происхождении маргинулин от прямых одноосных предков верно, а как мы видели выше, из спирально свернутых форм подсемейства Lenticulininae ранее маргинулин существовали только астаколюсы, которые вряд ли могут считаться их предками, то развитие новых признаков у маргинулин происходило на ранних стадиях онтогенеза (путем закручивания оси в начальной части раковины). Ясно, что в этом случае мы напрасно стали бы искать признаки ближайших предков в спирали раковин, так как филогенетическое развитие их осуществлялось по способу архаллаксиса (или девиации, если образование первых камер считать уже за среднюю стадию онтогенеза) (Северцов, 1939). При этом не исключено,

что мегасферическое поколение A_2, у которого выпадает ранняя, спирально свернутая часть, являющаяся новоприобретенной у рода *Marginulina,* будет наиболее близким по своему строению к формам предков. Тогда денталиновидная или нодозариевидная форма раковин поколения A_2 определенно будет указывать на происхождение рода. В таком случае некоторое сходство строения ранней стадии раковин микросферической генерации маргинулин с раковинами лентикулин является вторичным признаком, приобретенным независимо от лентикулин и не может рассматриваться как свидетельство их генетической близости. В противоположность этому сходство строения ранней части раковин маргинулинопсисов с лентикулинами и астаколюсами, при отсутствии развернутой стадии у раковин мегасферических форм, позволяет предполагать, что филогенетическое развитие маргинулинопсисов осуществлялось иным путем, скорее всего по способу анаболии, т. е. надставки новых признаков, в данном случае однорядной выпрямленной части раковины, на конечных стадиях онтогенеза спирально свернутых форм. Сейчас еще трудно окончательно решить, рекапитулируются ли признаки астаколюсов или лентикулин. Во всяком случае, несомненна тесная генетическая связь с теми и другими. Если верным окажется первое предположение, то этим будет доказано самостоятельное происхождение маргинулинопсисов. В этом случае их лучше было бы рассматривать как самостоятельный род. На возможность второго направления развития указывает нам строение некоторых лентикулин, имеющих слегка развертывающиеся раковины, с отступающими от центра спирали поздними камерами. Не исключено и полифелитическое происхождение маргинулинопсисов, среди которых могут оказаться формы, имеющие независимое от лентикулин происхождение и формы, возникающие из лентикулин и непосредственно генетически не связанные с первыми.

Lenticulina (Marginulinopsis) chetae sp. nov.

Табл. I, фиг. 1—7

Голотип хранится в коллекции Института геологии Арктики за № 800/501. Происходит из слоев с *Taimyroceras* верхнего волжского яруса р. Хеты (обн. 18, сборы В. А. Басова, 1961 г.).

Материал. В коллекции насчитывается 8 раковин удовлетворительной и хорошей сохранности, а также ряд обломков, относящихся к этому виду. Встречается редко и всегда представлен единичными экземплярами.

Описание. Раковины очень крупные, сильно вытянутые в длину; в ранней части с боков уплощенные, в поздней — почти округлые; слабо расширяющиеся, но заметно утолщающиеся по мере роста. Поверхность раковин покрыта скошенными, сравнительно широкими низкими ребрами, число которых достигает 18.

Спиральный отдел хорошо развит, состоит из 5—6 плотно свернутых, треугольных при рассматривании сбоку, низких, объемлющих камер, образующих несколько менее одного оборота. По сильно сжатому периферическому краю спирали проходит ясно выраженный острый киль. Начальная камера шаровидная или несколько овальная с диаметром 0,14—0,18 *мм.*

Поздняя часть совершенно прямая, слегка сжата к спинному краю и вздута в брюшной области. Спинной край прямой или слабо вогнутый, сильно сжатый вначале и сжато-округленный у последних 2—3 камер, брюшной край у взрослых раковин волнистый.

Число камер в прямом отделе 3—7.

По соотношению камер спирали и выпрямленной части выделяются две формы: первая с 6-ю камерами в спирали и 3—6-ю камерами в раз-

вернутой части, вторая с 5-ю камерами в спирали и 7-ю камерами в поздней части. При этом значительной разницы в диаметре начальной камеры у этих двух форм не обнаружено (в среднем она не превышает 0,01 *мм*), хотя наиболее вероятно, что это микро- и мегасферические генерации с очень слабо выраженной разницей в строении.

Швы у раковин узкие, в спиральной части почти радиальные дуговидно изогнутые, поверхностные, в выпрямленной слегка скошенные, вначале несколько изогнутые, позже прямые и углубленные.

Устье лучистое, состоит из 8—10 радиальных щелевидных лучей, расположенных на сосочковидном возвышении у периферического края раковины.

Изменчивость. Все видовые признаки довольно устойчивы, колебания числовых характеристик сравнительно невелики. На изменчивость, связанную с различиями в строении генераций, указывалось в описании. К сказанному можно лишь добавить, что мегасферические (?) раковины более крупные и широкие (см. таблицу). Возрастная изменчивость довольно отчетлива: молодые раковины уплощены, имеют сильно скошенные швы и слегка выпуклые камеры прямого отдела, приближаясь по форме к раковинам *Astacolus*. У взрослых раковин образуются сильно выпуклые, почти округлые в поперечном сечении поздние камеры.

Размеры раковин, *мм*

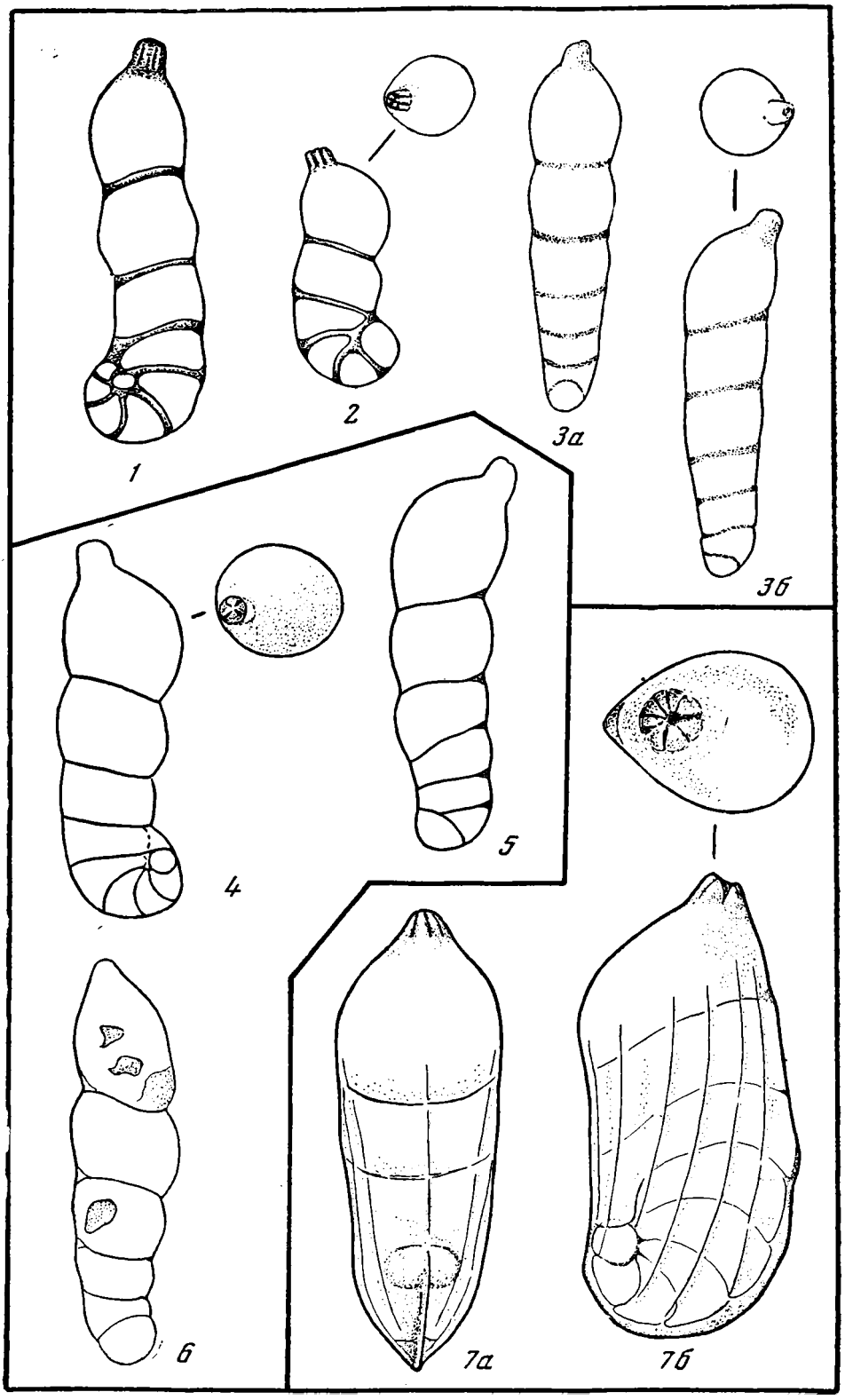
Экземпляры	Длина (H)	Ширина (S)	Толщина (Z)	S/H	Диаметр пролокулума	Число камер		Толщина спиральной части	Диаметр спиральной части
						в спиральной части	в развернутой части		
Микросферические (?)									
Голотип	1,32	0,49	0,46	1,1	0,16	6	4	0,30	0,33
Изображенный оригинал	0,91	0,40	0,39	1	0,15	6	3	0,27	0,40
Наибольшие	1,65	0,49	0,47	1,1	0,16	7	6	0,30	0,41
Наименьшие	0,91	0,40	0,39	1	0,14	6	3	0,27	0,33
Наиболее часто встречающиеся	1,46—1,50	0,46—0,47	0,45—0,46	1	0,14—0,15	6	5—6	0,27	0,39
Мегасферические (?)									
Паратип	2,27	0,52	0,51	1	0,16	5	7	0,31	0,43
Наибольшие	2,27	0,52	0,51	1,1	0,17	5	7	0,31	0,43
Наименьшие	1,75	0,49	0,45	1	0,15	5	7	0,27	0,39
Наиболее часто встречающиеся	1,98—2,00	0,50	0,45—0,47	1,1	0,16	5	7	0,27	0,43

Сравнение. В просмотренной литературе близких видов не обнаружено.

Распространение и возраст. Хатангская впадина, среднее течение р. Хеты. Раковины этого вида встречены в верхнем волжском ярусе (слои с *Virgatosphinctidae*, слои с *Craspedites* и с *Taimyroceras*). Одна раковина найдена в нижней зоне нижнего валанжина (берриаса). Глинисто-алевритовые осадки прибрежной, сравнительно мелководной области моря. В сообществе фораминифер преобладают секреционные раковины из семейства Lagenidae.

ЛИТЕРАТУРА

Герке А. А. 1961. Фораминиферы пермских, триасовых и лейасовых отложений нефтеносных районов севера центральной Сибири.— Труды НИИГА, т. 120. Гостоптехиздат.


1
2
3а
3б
4
5
6
7а
7б

Догель В. А. 1951. Общая протистология. Изд-во «Советская наука».
Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. Изд-во АН СССР
Сигаль Ж. 1956. Фораминиферы. Гостоптехиздат.
Bartenstein H. 1948. Entwicklung der Gattung Lenticulina (Lenticulina) Lamarck 1804 mit ihren Unter-Gattungen (For). Senckenbergiana, Bd. 29, 1/6.
Cushman J. 1948. Foraminifera their classification and economic use. Harvard Univ. Press. Cambridge, Mass.
Crespin I. 1953. Lower Cretaceous Foraminifera from the Great Artesian Basin, Australia.— Cush. Found. For. Res. Contr., v. 4.
Hofker J. 1962. Anderung des Generationswechsels des Foraminiferen-Arten während der Periode ihres Dasiens.— Neues Jahrb. Geol. Paläont. Mh., H. 6.
Nørvang A. 1957. The Foraminifera of the Lias Series in Jutland, Denmark. Copenhagen.
Sigal J. 1959. Trimorphisme morphologique et trimorphisme structural. Un exemple: Choffatella decipiens Schlumberger (1905) (Foraminifères).— Bull. Soc. Géol. France. 7 sèr., t. I, N 7.
Silvestri A. 1904. Ricerche strutturali su alcune forme dei Trubi di Bonfornello (Palermo).— Accad. Pont. Nuovi Lincei, Mem., v. 22.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦЫ

Все фигуры даны с увеличением 80

Фиг. *1. Marginulina formosa* Mjatl. Хатангская впадина, р. Левая Боярка, верхний волжский ярус, слои с *Craspedites* (?*Kashpurites*), микросферическая генерация В

Фиг. *2.* То же, мегасферическая генерация A_1.

Фиг. *3а, б.* То же, мегасферическая генерация A_2.

Фиг. *4. Marginulina zaspelovae* Roman. Хатангская впадина, р. Хета, верхний волжский ярус, слои с *Kashpurites* микросферическая генерация В

Фиг. *5.* То же, слои с *Crasped ites*, мегасферическая генерация A_1.

Фиг. *6.* То же, мегасферическая генерация A_2

Фиг. *7а, б. Lenticulina* (*Marginulinopsis*) *chetae* sp. nov. Хатангская впадина, р. Хета, верхний волжский ярус, слои с *Craspedites*.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

К. И. КУЗНЕЦОВА
(Геологический институт АН СССР)

ОБ ЭВОЛЮЦИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МАРГИНУЛИН И МЕТОДАХ ИХ ИССЛЕДОВАНИЯ

Детальное изучение изменчивости во времени юрских лагенид Русской платформы позволило установить пределы их вертикального распространения, т. е. времени существования отдельных видов. Было выяснено, что основной предел вертикального распространения видов соответствует ярусу, т. е. жизнь большинства видов была ограничена геологическим веком. Число видов, распространение которых ограничено подъярусом, частью яруса или зоной, значительно меньше. Еще меньше видов выходит за пределы одного яруса. И, наконец, имеется еще одна категория видов — виды долгоживущие, распространение которых выходит за пределы двух и более ярусов и даже в ряде случаев двух систем Эта категория, хотя она самая малочисленная и включает среди лагенид лишь единичные виды, представляет несомненный интерес для понимания объема видов и темпов их эволюции. К тому же в понимании таких долгоживущих видов точки зрения разных исследователей существенно расходятся: одни исследователи считают их сборными группами, объединяемыми в один вид лишь по недостатку наших знаний, другие — естественными видовыми группировками, в силу различных специфических условий сумевшими адаптироваться и сохранить свою видовую структуру даже при изменении условий существования, обусловленных влиянием общегеологических факторов. Автор придерживается последней точки зрения и хочет несколько подробнее ее обосновать.

Мы знаем, что в процессе существования вид как особая и специфическая форма организации с определенным типом обмена веществ, составом белков, ареалом распространения, численностью популяций и т. д. находится под непрерывным воздействием сложного комплекса факторов: с одной стороны, внутренней устойчивой структуры, с другой стороны — воздействия внешних условий, под влиянием которых происходит непрерывный мутационный процесс, адаптация, преобразования и, наконец, вымирание вида.

Известно также, что продолжительность существования видов различных групп организмов также различна, как и причины их вымирания. Как подчеркивает К. М. Завадский (1961), «образования, достигшие видового уровня, обладают внутренней возможностью к неопределенному сроку существования», что, по мнению этого автора, является одной из основных особенностей вида, качественно отличного этим от индивида, который имеет молодость, зрелость, старость и неизбежный конец своей жизни.

Теоретически вид может существовать неограниченно долго. Однако бесконечно он не существует. Пока существует вид, непрерывно происходит естественный отбор, причем вид, как указывает Завадский, является единственной формой, способной быть полем деятельности естественного отбора. Но еще Дарвин подчеркивал, что продолжительность существования вида сама по себе не влияет на естественный отбор, не ускоряя и не замедляя его. В то же время естественный отбор не только влияет, но фактически и определяет сроки существования вида. При этом влияние его может быть различно. Естественный отбор может быть направлен на стабилизацию сложившейся адаптивной нормы и тогда все необратимые, непрерывно возникающие мутационные изменения не получат широкого развития и будут отсеиваться в процессе существования вида путем элиминации, а сам вид будет существовать долгое время, постепенно расширяя и устойчиво закрепляя ареалы своего распространения. Если же естественный отбор будет направлен на повышение мутабильности и нарушение адаптивной нормы, то накопление и постепенное закрепление новых признаков, возникающих в процессе существования вида, будет создавать предпосылки для ускорения его эволюции.

В ряде случаев различная продолжительность существования видов одной группы (семейства, рода) обусловлена тем, что одни виды обитали в условиях стабильных, мало изменяющихся, в то время как условия обитания других видов той же группы подверглись значительным преобразованиям, отразившимся на их развитии и существовании. Более сложным случаем представляется тот, когда виды одной группы, обитая в одинаковых или близких условиях и будучи генетически связаны и морфологически сходны между собой, имеют весьма различную продолжительность существования. В этом случае причину, обеспечивающую длительное существование вида, следует, очевидно, искать в его более совершенной внутренней организации и эволюционной перспективности. Именно такой случай пришлось наблюдать нам, изучая изменчивость юрских лагенид, среди которых, как было отмечено, наряду с быстро изменяющимися и вымирающими видами, встречены и виды долгоживущие. Эти виды обладают широким и устойчивым ареалом распространения, достаточно высокой численностью популяций и устойчивостью морфологических признаков. Их биометрическая характеристика выражается четкими одновершинными кривыми распределения с небольшим числом аберрантов. Именно такими видами представляются широко распространенные *Marginulina robusta* Reuss и *M. striatocostata* Reuss, получившие развитие в верхней юре и в нижнем мелу.

Эти виды существовали длительное время, что особенно заметно при быстрой смене других видов в лагенидовых сообществах. При стратиграфических исследованиях они на первый взгляд не представляют ценности, поскольку интервал их вертикального распространения слишком велик. Сравнение внешних морфологических признаков указанных видов из отложений кимериджского, нижнего волжского, верхнего волжского ярусов юры и из низов нижнего мела (валанжин, готерив) не дало возможности выявить заметные отличия. Возникает естественный вопрос: неужели существование этих видов на протяжении многих миллионов лет, изменение условий их обитания, вымирание других родственных видов — все это не наложило никакого отпечатка на облик рассматриваемых видов, их строение и развитие. Такое явление, как нам представляется, противоречит естественному развитию видовой организации. Да и так ли это на самом деле? Для того, чтобы ответить на этот вопрос, была сделана попытка с возможной детальностью изучить морфологические признаки этих видов, постараться проследить малейшие их изменения во времени и пространстве. С этой целью были использованы различные способы биометрической обработки морфологических призна-

ков, причем как дискретных, т. е. тех, численное значение которых выражается целыми числами (число ребер, число камер), так и признаков с непрерывным распределением (степень выпуклости раковин или соотношение ее толщины и ширины и степень удлиненности раковин или соотношение ее длины и ширины). Именно эти последние признаки, как было нами отмечено ранее и для других родов лагенид (Кузнецова, 1961), оказались наиболее перспективными для изучения эволюции видов маргинулин, в то время как дискретные признаки эволюционировали очень слабо или вообще не изменялись.

Руководствуясь указаниями ряда исследователей: Д. М. Раузер-Черноусовой (1960), Д. М. Раузер-Черноусовой и Е. А. Рейтлингер (1962), Б. Граберт (Grabert, 1959), В. А. Крашенинникова (1958, 1960, 1961) и других о близости областей обитания и захоронения форминифер и соответственном сходстве прижизненного и ископаемого состава популяций, мы считаем возможным использовать в своей работе методы и критерии, применяемые к прижизненным популяциям, т. е. популяциям в зоологическом понимании. Опыт работы с образцами небольшой мощности (1—3 *см*) показал возможность получения сообщества с гомогенным составом особей, изменчивость признаков которых не выходит за пределы индивидуальной и выражается одновершинными кривыми распределения.

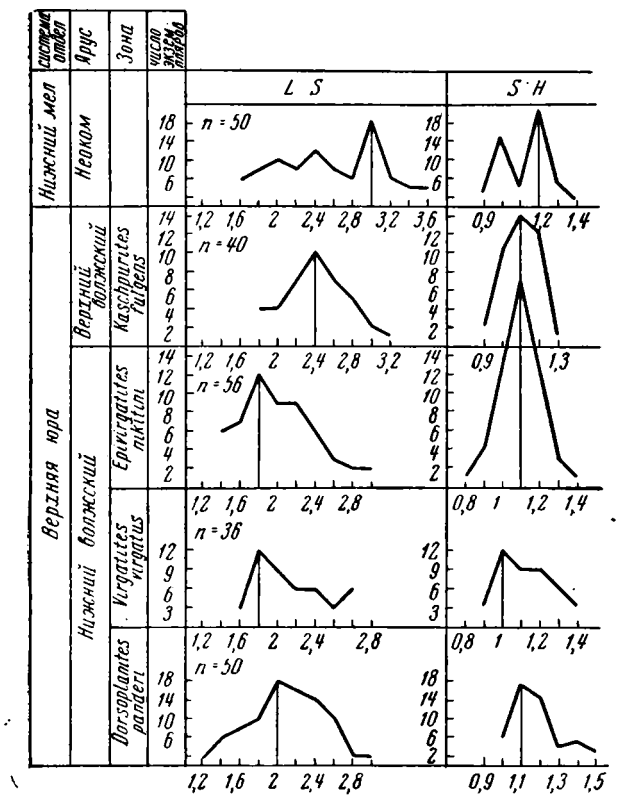


Рис. 1. Степень удлиненности (*L* : S) и выпуклости (S : H) раковин *Marginulina robusta* Reuss в верхнеюрских и нижнемеловых отложениях Русской платформы

Для обработки бралась определенная и всегда одинаковая навеска сухой породы (100 *г*), независимо от ее литологического состава. Толщина образца, как указывалось, не превышала 1—3 *см*. Из отложений, соответствующих одной зоне, отбирались образцы через 0,5—1 *м* (из отложений небольшой мощности — через 20—25 *см*) и учитывался средний результат. Из отмытого осадка извлекались все раковины (включая и молодые особи) исследуемого вида.

Сравнивались популяции из смежных зон, затем из двух смежных ярусов и, наконец, из разных систем (юры и мела). Для уточнения результатов такой анализ был проведен в различных разрезах Русской платформы — в Печорском бассейне, Поволжье, Подмосковном бассейне, Южной Эмбе, Украине. Следует подчеркнуть, что результаты, полу-

ченные для Подмосковного разреза (основного), полностью совпали с тем, что удалось видеть в других разрезах.

Наблюдая изменчивость признаков маргинулин во времени, удалось выявить определенную закономерность. Морфологические признаки, как и надо было полагать, изменялись, причем изменения эти были отнюдь не беспорядочными. Чем крупнее был ранг стратиграфического подразделения, тем существеннее было изменение численного значения признаков.

На рис. 1 приведены кривые распределения степени удлиненности и степени выпуклости раковин *Marginulina robusta* Reuss из верхов верхней юры и из нижнего мела.

Разница модальных величин указанных признаков, как это видно на рис. 1, почти не проявляется на границе смежных зон (зоны *Virgatites virgatus* и *Epivirgatites nikitini*), значительно резче на границе ярусов (нижний и верхний волжский ярусы) и еще более отчетлива на границе систем (юра — мел). При этом для обоих признаков наблюдается закономерное развитие. С одной стороны, происходит увеличение степени удлиненности раковины (значение модальных величин в низах нижнего волжского яруса равно 2, а в неокоме — 3, т. е. длина раковины втрое превышает ее толщину), с другой стороны, наблюдается некоторое, хотя и более слабое изменение степени выпуклости раковины,— модальная величина этого признака изменяется от 1—1,1 в нижнем волжском ярусе до 1,2 в неокоме, т. е. форма поперечного сечения вместо почти округлой (S : H = 1) становится несколько более уплощенной или овальной (S : H = 1,2). Изменяется и характер кривых распределения на протяжении позднеюрского и раннемелового времени. Если для отложений нижнего и частично верхнего волжского ярусов кривые распределения являются одновершинными и компактными с малым числом аберрантов, то в нижнем мелу, в последних стадиях существования вида кривые изменения его признаков становятся многовершинными и растянутыми, что свидетельствует о расшатывании наследственности и об увеличении амплитуды изменчивости.

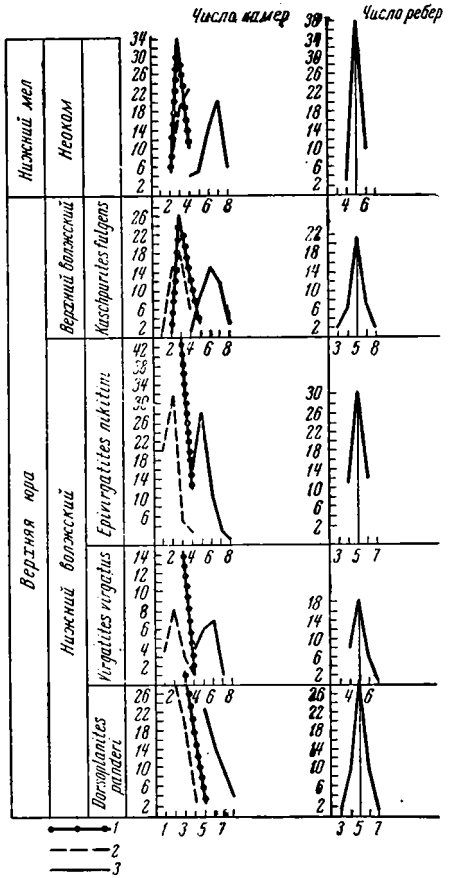


Рис. 2. Число камер и ребер у раковин *Marginulina robusta* Reuss в верхнеюрских и нижнемеловых отложений Русской платформы

1 — число камер в спиральной части раковины, *2* — число камер в развернутой части раковины, *3* — общее число камер

Следует подчеркнуть, что наблюдения над изменением дискретных признаков (число камер и число ребер на поверхности раковины) у *Marginulina robusta* и *M. striatocostata* позволили выявить настолько большую их устойчивость на протяжении позднеюрского и раннемелового

времени (рис. 2), что можно считать эти признаки практически не эволюционирующими у изученных видов. Таким образом, детальное изучение раковин *Marginulina robusta* Reuss и *M. striaticostata* Reuss позволило выявить значительную стабильность и устойчивость одних морфологических признаков и эволюционные изменения других.

Естественный интерес вызвал таксономический ранг этих изменений — носили ли они характер индивидуальной, внутривидовой изменчивости, или выходили за эти пределы и давали качественно новую форму, т. е. другой вид.

Применение биометрических методов при обработке материала позволило использовать для ответа на этот вопрос формулу сравнительной дифференциации рядов, которая показала, что непрерывные изменения морфологических признаков этих видов во времени имели характер индивидуальной или внутривидовой изменчивости и видовая их структура устойчиво сохранялась во времени от кимериджа до неокома включительно [1]. Таким образом, у нас нет оснований для подразделения этих видов на качественно новые формы видового ранга. Возможно, что отмеченные изменения признаков характеризуют формы подвидовой категории.

С целью получения более полного представления о развитии этих видов не только во времени, но и в пространстве, нами был проведен подсчет численности их популяций для различных районов Русской платформы, а также прослежена географическая и фациальная изменчивость этих форм. Удалось выяснить, что наибольшая численность популяций видов *Marginulina robusta* и *M. striatocostata* для времени, соответствовавшему накоплению осадков зоны *Dorsoplanites panderi* нижнего волжского яруса, отмечается в разрезах Южной Эмбы (в среднем 27 и 21 экз. на 100 *г* сухой породы).

В одновозрастных отложениях Поволжья численность популяций этих видов значительно меньше (соответственно 7 и 4 экз. на 100 *г* породы). В этих же осадках на Украине (разрез скважины близ г. Нежин) в среднем встречается не более 3—4 экз. *M. robusta* и 1—2 экз. *M. striatocostata*. Значительно возрастает численность популяций указанных видов к северу Русской платформы. Так, в Печорском бассейне отложения зоны *Dorsoplanites panderi* содержат в среднем 15 экз. *M. robusta* (максимальное число встреченных в образце особей этого вида достигает 38) и 5 экз. *M. striatocostata* (наибольшее число встреченных в образце особей — 10). Таким образом, распределение численности популяций указанных видов на территории Русской платформы неравномерно — наибольшая численность популяций отмечается в южных и северных районах с заметным понижением их численности к центральной части платформы. Подобное явление вряд ли следует связывать с развитием бореальной трансгрессии (напомним, что сравнивались отложения заведомо одновозрастные, причем только по каждой зоне нижнего волжского яруса в отдельности), т. е. нет необходимости вносить поправку на время миграции фауны. Более существенным представляется влияние местных условий в отдельных частях бассейна. Оно сказывалось не только на изменении численности, но и на всем облике популяции — размерах раковины, характере орнаментации и, наконец, числе молодых особей, т. е. экземпляров, не достигших полного развития и по каким-то причинам погибших на ранних стадиях своего существования. Интересно отметить, что наибольшее число молодых особей маргинулин встречено в южных районах (Эмба и Украина) и очень немного в Печорском бассейне. Отметим попутно, что применительно к другим видам этого

---

[1] Более подробно эти вопросы рассмотрены в работе К. И. Кузнецовой (1963), где приведены описание изображения и данные об изменчивости *Marginulina robusta* Reuss

рода, а именно, в группе гладких маргинулин — *M. formosa Mjatl.*, *M. glabra* Orb. и др.— эта закономерность также выдерживается. Измерение массового количества особей маргинулин показало, что наиболее крупными размерами раковины отличаются нижневолжские маргинулины из разрезов Печорского бассейна, в то время как маргинулины из Поволжья и Подмосковья в среднем имеют более мелкие раковины. Однородность литологического состава пород зоны *Dorsoplanites panderi* нижнего волжского яруса в изученных разрезах Русской платформы с незначительными лишь колебаниями степени карбонатности (от мергелей до карбонатных глин и глинистых мергелей) не дает возможности связывать указанные изменения видовых популяций маргинулин с фациальными условиями, бывшими, по-видимому, достаточно однородными. Возможно, эти особенности в большей степени обусловлены неодинаковой скоростью осадконакопления и разницей температур в различных частях нижневолжского бассейна на территории Русской платформы. На последнее указывают также значительные различия в составе сопутствующего комплекса видов фораминифер нижневолжского возраста, выражающиеся в резком увеличении количества, разнообразия и размеров агглютинированных форм в северных разрезах и значительному их уменьшению и обеднению в южных.

Прослеженные изменения популяций изученных нами видов маргинулин на территории Русской платформы не дают возможности выделить в составе этих видов географические подвиды или другие формы внутривидового ранга, поскольку изменения касаются лишь второстепенных признаков (размеров и т. д.), в то время как основные морфологические признаки раковины проявляют большую устойчивость, что подтверждается сходством их биометрических характеристик.

Таким образом, проведенное изучение позднеюрских и раннемеловых ребристых маргинулин — *Marginulina robusta* Reuss и *M. striatocostata* Reuss показало значительную устойчивость их морфологических признаков в пространстве, но в то же время определенную и закономерную, хотя и не резко выраженную, изменчивость этих признаков во времени.

Наблюдавшееся явление представляет несомненный интерес, так как свидетельствует о следующих моментах:

1. Срок существования вида, поскольку он не предопределен никакими заранее данными условиями, может быть очень различен по протяженности даже у генетически близких родов или видов одного рода. При этом наиболее длительным временем существования будут охарактеризованы виды, имеющие широкий ареал распространения, высокую эволюционную перспективность, т. е. наиболее совершенную внутреннюю организацию и наибольшую способность к адаптации, однако не достигающие уровня слишком узкой специализации, обрекающую их на вымирание при резком изменении условий. Существенной является также устойчивость адаптивной нормы при естественном отборе и пониженная мутабильность.

2. Вид, как бы долго или коротко он ни существовал, не может находиться в стабильном состоянии — тогда эволюционный процесс полностью прекратился бы,— а претерпевает непрерывные изменения, то более резкие, то менее отчетливые. Однако незначительный количественный характер изменений дает нам подчас основание считать такие виды неизменными в течение длительного времени.

3. Эти изменения обусловливаются как внутренней структурой вида, так и воздействием на него среды обитания посредством естественного отбора. Это воздействие, поскольку оно связано с изменением общегеологических условий и влиянием их на биономический режим бассейна, будет тем значительнее, чем более крупным этапам геологической истории оно соответствует.

4. Из всего сказанного вытекает, что надо более осторожно подходить к пониманию объема вида и времени его существования, не становясь на путь искусственного дробления видов, различающихся только стратиграфическим положением. В то же время, в каждом отдельном случае следует всеми доступными нам методами стараться определить и выявить те признаки, которые обеспечивали устойчивую видовую структуру, сохранив ее длительное время, и наряду с ними признаки, быстро эволюционирующие, изменение которых позволяет нам прослеживать эволюцию вида.

ЛИТЕРАТУРА

Завадский К. М. 1961. Учение о виде. Изд-во Ленингр. гос. ун-та.

Кузнецова. К. И. 1962. О генетических связях видов группы *Lenticulina polonica* из юрских отложений Русской платформы.— Вопр. микропалеонтол., вып. 5.

Кузнецова К. И. 1963. Биометрическое изучение раковин *Marginulina rolusta* Reuss основного элемента в сообществе фораминифер зоны *Epivirgatites nikitini* Подмосковного бассейна.— Вопр. микропалеонтол., вып. 7.

Крашенинников В. А. 1958. Стенофациальные и эврифациальные виды фораминифер.— Труды ВНИГНИ, вып. IX, палеонт. сб.

Крашенинников В. А. 1960. Изменение комплексов фораминифер в ритмах седиментации миоценовых отложений юго-запада Русской платформы.— Междунар. геол. конгр., XXI сессия, пробл. 6. М., Изд-во АН СССР.

Крашенинников В. А. 1961. Изменение комплексов фораминифер в ритмах осадконакопления миоценовых отложений юго-запада Русской платформы.— Вопр. микропалеонтол., вып. 4.

Раузер-Черноусова Д. М. 1960. Критерии географического ареала в систематике фораминифер.— Междунар. геол. конгр., XXI сессия, сб. «Дочетвертичная микропалеонтология». М., Изд-во АН СССР.

Раузер-Черноусова Д. М., Рейтлингер Е. А. 1962. О формообразовании у фораминифер.— Вопр. микропал., вып. 6.

Grabert B. 1959. Phylogenetische Untersuchungen an Gaudryina und Spiroplectinata (Foram), besonders aus dem nordwestdeutschen Apt und Alb.— Abhandl. Senckenberg. Naturforsch, bes.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

З. Г. ЩЕДРИНА
(Зоологический институт АН СССР)

О НЕКОТОРЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ В СИСТЕМЕ ОТРЯДА ROTALIIDA (FORAMINIFERA)

Решение многочисленных задач, связанных со стратиграфией различных отложений или с определением ареалов и зоогеографической характеристикой современных видов фораминифер, требует от исследователей предельно четкого и правильного определения встреченных форм. Положение особенно сильно осложняется, когда нам приходится иметь дело с формами, описанными на заре изучения этой группы животных и исследованными с помощью далеко не совершенной оптики. Описание подобных форм отличается обычно предельной лаконичностью и не всегда правильно и точно отображает основные морфологические особенности их строния, а изображение, чаще всего в большей или меньшей степени схематизированное, также зачастую не вносит ясности в наше понимание этих форм. Отсюда прежде всего и возникают различные истолкования объема этих форм и не только в отношении морфологического облика раковинок, но также и в установлении границ горизонтального и вертикального их распространения. Первое приводит к возникновению так называемых «сборных» видов, когда к одному и тому же виду относят несколько различных форм, более или менее сходных с типичной, хотя бы по одной из присущих ей особенностей строения. а второе — к представлению о более или менее широком распространении во времени или почти беспредельно широком географическом («ложный» космополитизм) и батиметрическом их распространении (эврибионтность, Щедрина, 1952). В таких случаях исследователю приходится просматривать всю имеющуюся литературу и производить весьма трудоемкую и кропотливую работу по сравнению всех опубликованных описаний и изображений как между собой, так и с оригинальными.

Подобная задача возникла и перед нами при обработке фораминифер из различных районов Мирового океана, когда среди ряда вопросов, касающихся точного систематического положения или видового наименования тех или иных форм, нам пришлось столкнуться с вопросом, что собою представляет такая широко известная в литературе форма как *Eponides repandus* (Fichtel et Moll). Этот вопрос представлял тем бо́льший интерес, что данный вид является общепризнанным генотипом рода *Eponides* Montfort, 1808 в любой системе классификации фораминифер, и, следовательно, по комплексу его отличительных признаков определяется родовая принадлежность других видов. В начале работы над фауной фораминифер Мирового океана, в особенности атлантического его сектора, определение этого вида представлялось нам так хорошо и ясно, со всеми характерными деталями изображений в классическом атласе

Брэди (Brady, 1884; *Pulvinulina repanda* Fichtel et Moll, табл. CIV, рис. 18*a* — *c*), что, казалось, не вызывало никаких особых затруднений. Однако, когда в нашем распоряжении оказались материалы из других частей Мирового океана и здесь было обнаружено еще несколько форм, каждую из которых можно было бы с большей или меньшей степенью уверенности отнести по Брэди к *Pulvinulina* (или *Eponides* у более поздних авторов) *repanda*, стало ясно, что с определением этой формы не все обстоит просто. Особенно большие затруднения возникли при обработке материалов из Желтого моря. В них была встречена форма с таким набором основных признаков, по которому она попадала как бы в промежуток между вышеуказанной *Pulvinulina repanda* и ее вариететом *P. repanda* var. *concamerata* (Montagu), также изображенной в атласе Брэди (Brady, 1884, табл. CIV, рис. 19 *a* — *c*). По общему типу строения раковинки, а главное по весьма специфическому характеру стенки, украшенной своеобразной, хорошо развитой скульптурой, желтоморскую форму можно было бы отнести к *P. repanda* var. *concamerata,* тогда как по строению устья и характеру устьевой поверхности, прободенной многочисленными довольно крупными отверстиями, ее следовало бы называть *Pulvinulina* или *Eponides repanda.* Подобное противоречие и заставило нас обратиться к литературным данным для того, чтобы в первую очередь точно определить истинное систематическое положение желтоморской и других встреченных нами форм. Отсюда возник ряд новых вопросов, решение которых и предлагается в настоящей статье.

Как известно, *Eponides repandus* впервые был описан и изображен из Средиземного моря как моллюск (*Nautilus repandus* Fichtel et Moll, 1798) с двояковыпуклой восьмикамерной раковиной, с выпуклыми швами и неправильно треугольным устьевым полем. Устье описывается как искривленное копьевидное отверстие, окруженное ободком и расположенное на внутренней стороне (вероятно, в основании,— *З. Щ.*) устьевого поля (Redmond, 1949). Ни о каких других отверстиях, кроме очень маленького, видимого только при самых больших увеличениях (и, возможно, по мнению самих авторов, случайного), расположенного у наружного угла устьевой поверхности, в описании не упоминается.

Несколько позже в работе Монфора (Montfort, 1808) *Nautilus repandus* предыдущих авторов получил новое наименование, а именно *Eponides repandus*. Описание его не оставляет сомнения в том, что этот автор имел в виду ту же самую форму, что и Фихтель и Молль. Устье описывается как арковидное отверстие, протянувшееся от центра «основания» (пупка, очевидно) до периферического края; другие отверстия не указываются. Очевидно, работа Монфора осталась неизвестной другим последующим исследователям, так как *N. repandus* в дальнейшем именуется либо как *Rotalia repanda* (Parker and Jones, 1860), либо как *Pulvinulina repanda* (Carpenter, Parker and Jones, 1862; Terrigi, 1880; Jones, Parker and Brady, 1866; Brady, 1884 и др.). И только после того, как Кушманом (Cushman, 1927, 1946) был восстановлен приоритет Монфора в отношении родового наименования этой формы, она стала снова именоваться *Eponides repandus* (Fichtel et Moll). Утверждать, однако, что во всех перечисленных выше работах указывается один и тот же вид, очень трудно, так как даже в работах Брэди (Jones, Parker and Brady, 1866; Brady, 1884) под названием *P. repanda* приводятся два совершенно различных вида. Один из них, из района о-вов Зеленого мыса (в экваториальной части Атлантического океана) и стал указываться в последующей литературе как своего рода общепринятый эталон или тип рода *Eponides*, существующий и до настоящего времени (Cushman, 1950; Glaessner, 1948). При этом следует отметить, что наличие отверстий на устьевой поверхности камер, составляющих в своей совокупности типичное ситовидное устье, никем до настоящего времени в числе диагности-

ческих признаков рода *Eponides* не указывается и у других представителей его не обнаружено. Почему эта особенность ускользнула от внимания Кушмана (1927, 1950) сказать трудно. Обычно, как это известно по его работам, строению устья Кушман придавал большое значение, выделяя ряд родов лишь по наличию дополнительного ситовидного устья (Cushman, 1950: *Cribropyrgo, Cribrobulimina, Cribroelphidium, Cribrohantkenina* и т. д.). Очевидно, в своем диагнозе рода *Eponides* этот автор исходил лишь из оригинального описания, хотя в качестве типичной формы он приводит изображение, данное Брэди. Во всяком случае именно *Eponides repandus,* изображенный Брэди, и приводится в качестве генотипа данного рода в любой системе классификации фораминифер и до настоящего времени (Cushman, 1950; Claessner, 1948). Судя по литературным данным, этот вид является широко распространенным не только в современных, но и в фоссильных осадках. Однако уточнить объем его или установить истинное географическое распространение — задача весьма трудная. Так, например, в монографии Кушмана по фораминиферам Атлантического океана (Cushman, 1931) в синонимике к *E. repandus* приводится в общей сложности 54 названия работ, в которых этот вид упоминается. Но в тех случаях, когда в них имеется изображение *Eponides repandus*, оно часто является лишь перепечаткой изображения из атласа Брэди, а диагноз обычно отсутствует или обходится молчанием наличие ситовидного устья, имеющегося на приведенном здесь же рисунке. Сравнивать между собой данные различных авторов поэтому безусловно не представляется возможным, так как в каждом отдельном случае мы не знаем, действительно ли они имели дело с формой, идентичной форме Брэди, или указывают ее, полагаясь лишь на общепризнанный авторитет этого ученого.

Список работ с изображением *E. repandus* (обычно без описания) значительно пополняется за счет новых работ, вышедших уже после опубликования монографии Кушмана (1931), но последнее время в них все чаще и чаще появляется тенденция относить эту форму, благодаря наличию крупных отверстий на устьевой поверхности, к другому роду, а именно к роду *Poroeponides* Cushman, 1944 (Asano, 1952; Bhatio, 1956; Boltovskoy, 1957, 1959; Lehman, 1957; Uchio, 1952). Таким образом, в процессе изучения этой формы перед нами возникли два разных вопроса:

1. Соответствует или нет форма *Eponides repandus* с дополнительным ситовидным устьем (по Брэди, 1884) типу рода *Eponides,* установленному в работах Фихтеля, Молля и Монфора?

2. Если не соответствует, то следует ли относить ее к роду *Poroeponides* или это новый самостоятельный род?

Нужно сказать, что данным вопросом занимаются последние 13—14 лет и некоторые зарубежные исследователи, причем некоторые их работы имеют такие названия: «Что же такое род *Eponides*?» (Remond, 1949; Hofker, 1950). Этому же вопросу посвящены и более поздняя статья Гофкера (Hofker, 1959), работа Рейсса (Reiss, 1960), Лёблича и Таппан (Loeblich and Tappan, 1962).

Не имея возможности подробно освещать эту дискуссию, скажем только, что все участники ее, также как и мы, сопоставляя общеизвестную форму *Poroeponides repanda* по Брэди (1884) с типичным описанием и изображением *Nautilus-Eponides* старых авторов, пришли к единому мнению, что форма Брэди безусловно не идентична типичной. При этом Гофкер в своей первой статье (Hofker, 1950) считал возможным отнести эту форму к роду *Alabamina* Toulmin, 1941, а Рейсс (Reiss, 1960), подобно японским исследователям Асано и Усио (Asano, 1952; Uchio. 1952) — к новому виду рода *Poroeponides*, а именно к *Poroeponides cribrorepandus* Asano et Uchio.

Однако в более поздних работах Гофкер (1959, 1960), изучив раковины из Неаполитанского залива, снова как бы восстанавливает род *Eponides*, характеризующийся, по его описанию, двояковыпуклой спирально свернутой раковиной с гладкой полированной стенкой на обеих сторонах, косыми, слегка изогнутыми поверхностными швами на спиральной стороне и слегка углубленными, синусовидными на пупочной. Устье

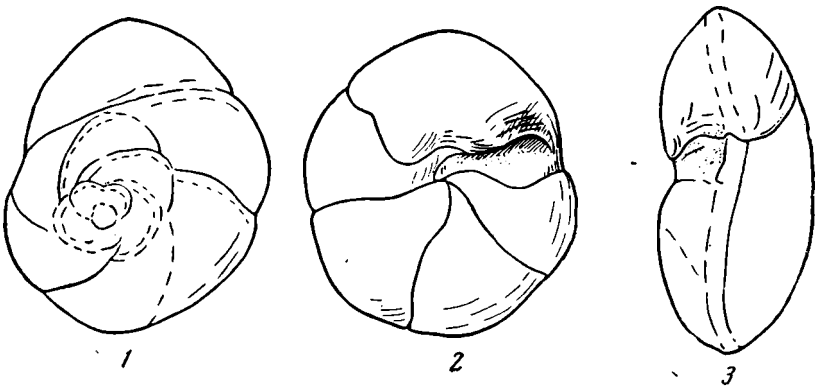


Рис. 1. *Eponides repandus* (Fichtel et Moll). Из современных отложений Неаполитанского залива (по Гофкеру, 1959), × 27

1 — спиральная сторона, *2* — пупочная сторона, *3* — вид со стороны устья

описывается как удлиненная щель с изогнутым к периферии концом, устьевое поле изгибается кверху, лишено каких бы то ни было пор и имеет более или менее ясно выраженное углубление, у которого и кончается устье (рис. 1, *1—3*). Стенки раковинки (за исключением устьевой поверхности) с тонкими частыми порами, никаких дополнительных отверстий на устьевой поверхности камер не имеется.

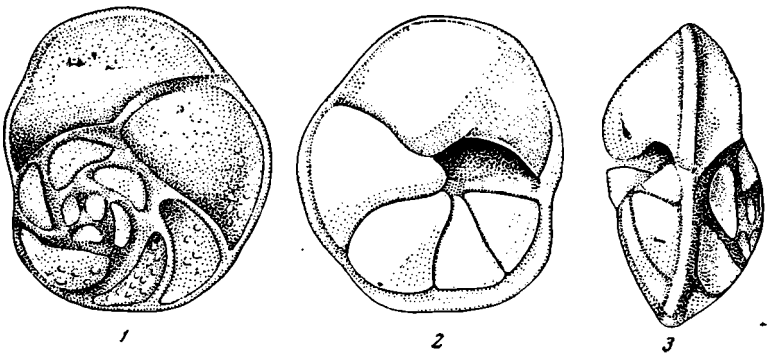


Рис. 2. *Eponides repandus* (Fichtel et Moll). Из современных отложений Неаполитанского залива (по Лёбличу и Таппан, 1962), × 50

1 — спиральная сторона, *2* — пупочная сторона, *3* — вид со стороны устья

В дополнение к этому можно сказать, что Лёблич и Таппан (Loeblich and Tappan, 1962) также переисследовали форму *Eponides repandus* по экземплярам (неотипам) из Неаполитанского залива, хранящимся в Национальном музее в Вашингтоне. Их описание этой формы очень близко к приведенному выше описанию Гофкера; единственно, что в нем отсутствует — это указание на углубление, в котором заканчивается устье у раковинок, исследованных Гофкером.

Никаких пор на устьевой поверхности, подобных тем, что имеются у формы Брэди, у экземпляров из Неаполитанского залива этими авторами не обнаружено (рис. 2, *1—3*), что специально подчеркивается в описании. По мнению авторов, исследованные ими раковинки по своим морфологическим особенностям полностью соответствуют типичной форме Фихтеля, Молля и Монфора.

В настоящее время мы не располагаем ни материалами из типичных местообитаний, ни сколько-нибудь достаточным числом форм, которых можно было бы отнести к истинным представителям рода *Eponides*. Единственно, что для нас стало совершенно очевидным, что *Pulvinulina repanda* в изображении Брэди не может быть отнесена к роду *Eponides*. Вместе с тем мы не сочли возможным отнести ее, а также и другие формы с ситовидным устьем, встреченные в наших материалах, к роду *Poroeponides*, как что сделано зарубежными исследователями, а выделили их в новый род *Cribroeponides* Stschedrina gen. nov. с нижеследующим диагнозом.

Род *Cribroeponides* Stschedrina gen. nov.

184. *Pulvinulina repanda:* Brady, Repts. Sci. Res. Voy. [Challenger», v. 9, p. 684, pl. CIV, figs. 18 a-c.
1952. *Poroeponides cribrorepandus:* Asano, Illustr. Catalog. Japan. Tert. Small. Foram., pt. 14, p. 18, figs. 134, 135.

Тип рода — *Cribroeponides cribrorepandus* (Asano et Uchio), 1952, p. 18, figs, 134, 135.

Диагноз. Раковина трохоидная, целиком спирально-свернутая на всех стадиях роста, двояковыпуклая, по периферическому краю окаймлена толстым, хорошо выраженным валиком. Наружное устье двоякого рода: щелевидное сложного строения, расположенное в основании септы последней камеры, и ситовидное, состоящее из многочисленных крупных отверстий на устьевой поверхности каждой из камер. Отверстия могут быть окаймлены ободками.

Описание. Раковина с равно выпуклыми обеими сторонами, или же одна из сторон более выпуклая, чем другая; у взрослых особей состоит из 2—2$^1/_2$ оборотов. Число камер в последнем обороте 5—8. Септальные швы на спиральной стороне раковины ясные, выпуклые, широкие, стекловидно-прозрачные, более или менее изогнутые; у периферического края переходят в круговой выпуклый валик, окружающий раковину. Характер швов на пупочной стороне варьирует от поверхностных или слабо выпуклых в начальной части последнего оборота до более или менее углубленных между последними камерами. Стенка раковины толстая, блестящая, непрозрачная; гладкая или украшена своеобразным узором из относительно крупных выпуклых круглых или удлиненных бугорков. Можно различить два типа устьев. Одно расположено в основании высокой, неправильно треугольной септы последней камеры, резко ограниченной переломом от остальной части пупочной стороны камеры; представляет собою длинную щель, протянувшуюся от периферического края раковины до $^1/_2$ или $^2/_3$ основания септы. Остальная часть основания септы загибается внутрь и прирастает к септе предыдущей камеры, обычно на уровне внутреннего устья (рис. 6). Щелевидное устье разделено на две неравные части: первая, прилежащая к периферическому краю раковинки меньшей длины, дугообразной формы, окружена отвернутым кверху ободком; вторая (бо́льшая) имеет вид полузакрытой щели, постепенно уходящей в глубь раковинки. Эта щель окаймлена тонкой плоской губой, заканчивающейся пластинкой различной формы. Второе устье ситовидное, оно состоит из довольно крупных отверстий, разбросанных по срединной части септы. Отверстия часто окружены ободками.

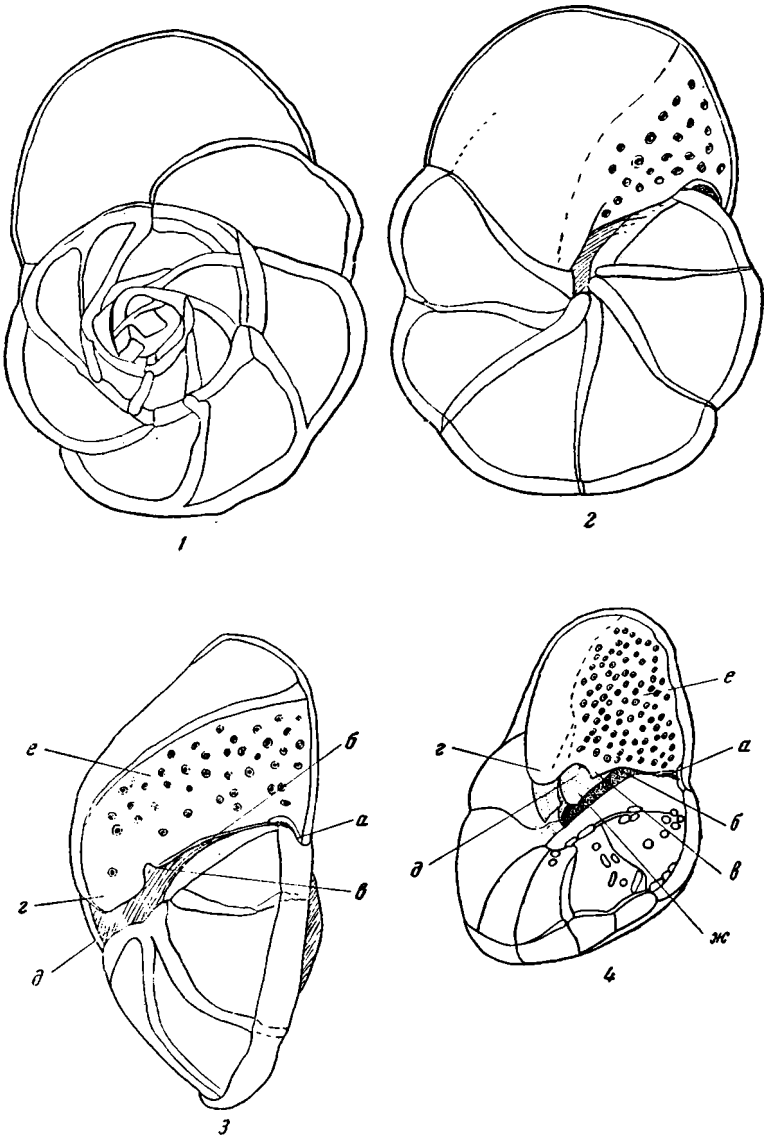


Рис. 3. *Cribroeponides cribrorepandus* (Asano et Uchio) (1, 2, 3). Из современных отложений Аденского залива (ориг.), ×20. *Cribroeponides concameratus* (Asano et Uchio) (4, ориг.). Из современных отложений Желтого моря (ориг.), × 20

1 — спиральная сторона; *2* — пупочная сторона; *3*, *4* — вид со стороны устьев; *а* — дугообразное устье; *б* — щелевидное устье; *в* — конечная пластинка; *г* — загибающийся назад участок основания септы; *д* — выводное отверстие пупочного канала; *е* — ситовидное устье; *ж* — септа предыдущей камеры

Последовательное сочленение загибающихся внутрь частей основания каждой из септ приводит к образованию широкой пупочной полости (аналога пупочного канала других роталиид), свободно сообщающейся с наружной средой широко открытым отверстием рядом с устьем. Пупок на ранних стадиях роста обычно закрытый, на поздних — более или менее приоткрыт и окружен выпуклым полукольцом, образованным срастающимися между собой пупочными концами камер.

Внутренние септы простые или у некоторых видов двойные.

Внутренние устья — небольшие овальные отверстия в основании септы; сверху и с боков окаймлены утолщенным ободком.

Сравнение. Наиболее близкими родами являются *Cribroparrella* ten Dam, 1948 и *Poroeponides* Cushman, 1944. С раковинами *Cribroparrella* помимо одинакового (спирально свернутого на всех стадиях роста) типа строения сближает также наличие устьев двух типов: щелевидного и ситовидного. Различия же между *Crobroeponides и Cribroparrella* заключается в форме и расположении щелевидного устья. У *Cribroparrella*

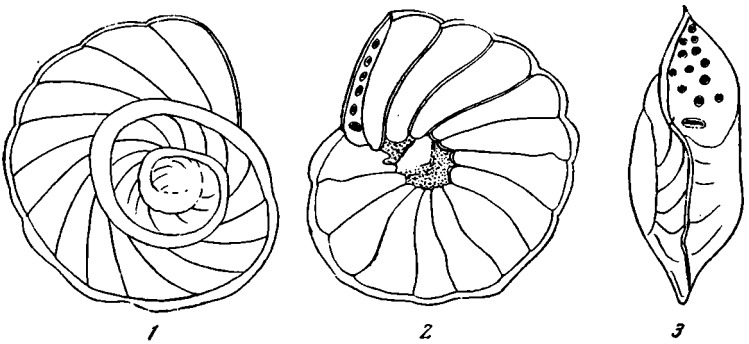


Рис. 4. [*Cribroparrella regadana* ten Dam (1948). Верхний миоцен западного Алжира, × 30

1 — спиральная сторона; *2* — пупочная сторона, *3* — вид со стороны устьев

это устье в противоположность широко открытому карманообразному устью у *Cribroeponides* имеет вид небольшого овального отверстия (рис. 4, *3*), расположенного на пупочной стороне раковинки вблизи ее периферического края и несколько выше основания септы; со всех сторон устье окружено утолщенным стекловидным ободком. Пупочный канал так же, как и выходное отверстие, судя по изображению раковинки, по-видимому, отсутствует.

Основное бросающееся в глаза сходство между раковинками *Poroeponides* и *Cribroeponides* заключается в наличии обширного ситовидного устья у того и другого рода.

Весьма же серьезные различия между ними заключаются прежде всего в общем типе строения раковинок взрослых особей. Раковинки *Cribroeponides*, как уже говорилось в диагнозе рода, являются плотно свернутыми на всех стадиях роста, тогда как раковинки взрослых экземпляров *Poroeponides* состоят из двух частей: ранней, спирально свернутой и более поздней — раскручивающейся и в различной степени выпрямляющейся, с тенденцией к прямолинейному, однорядному расположению камер (рис. 5, *1—2*). Кроме того, у закончивших рост раковинок *Poroeponides* устье только ситовидное, а щелевидное устье, имеющееся на ранних стадиях роста, зарастает полностью. В характере и расположении ситовидного устья у обоих родов также наблюдаются значительные различия. У *Cribroeponides* это устье расположено на септе последней камеры, а у *Poroeponides* по всей пупочной поверхности нескольких последних камер почти от одного периферического края раковинки до другого. Сходство в строении раковинок на ранних стадиях роста указывает на близкое родство между рассматриваемыми родами.

Возраст и распространение. В ископаемом состоянии указывается для Японии (Asano, 1952; Uchio, 1952) и Марианских о-вов (Todd, 1957).

В современных осадках по неполным сведениям они встречаются в Атлантическом океане (район о-вов Зеленого Мыса, Brady, 1844 г.), Аденском заливе (материалы экспедиции д/э «Обь», 1956 г.), Тихом океане (район Новой Зеландии, по тем же материалам), Желтом море (1957 г., данные Польского — Polsky, 1959), Японском море (Uchio,

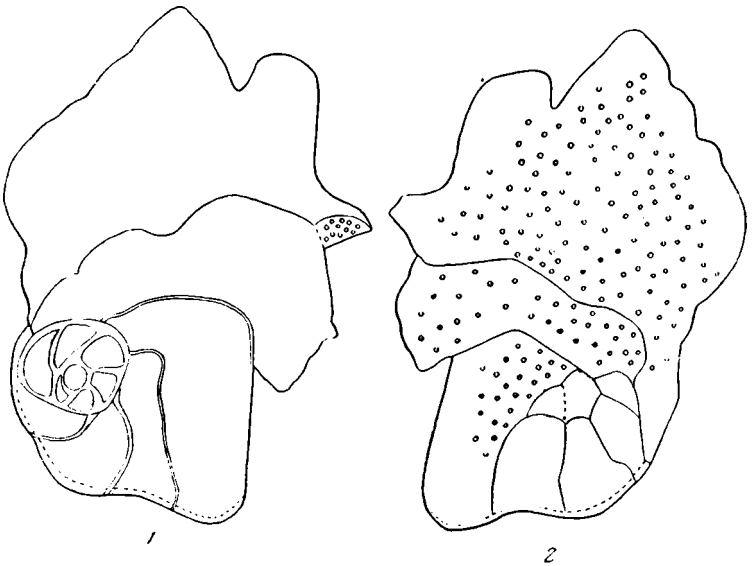


Рис. 5. *Poroeponides lateralis* (Terquem.) Из современных отложений Аденского залива (ориг.), × 20

1 — спиральная сторона, *2* — пупочная сторона с ситовидным устьем на нескольких последних камерах

1962), Тонкинском заливе (Waller, 1960) и в обработанных нами материалах II Советско-Вьетнамской экспедиции ТИНРО. Представители этого рода встречены только на материковой отмели (глубины не свыше 150 *м*).

Возраст. Третичные — современные.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА *EPONIDES* И БЛИЗКИХ К НЕМУ ФОРМ

Род *Eponides* в системе классификации советских микропалеонтологов (Основы палеонтологии, 1959) относится к семейству Discorbidae подсемейства Eponidinae. В это семейство включены роды с целиком спирально свернутой или развернутой на поздней стадии раковинкой (у *Poroeponides*) с устьем на пупочной стороне. Устье обычно щелевидное, располагающееся вдоль краевого шва, почти всегда без губы. Формы, раковинки которых имеют открытый пупок, относятся к подсемейству Discorbinae, имеющие закрытый с дополнительными скелетными образованиями (пупочный диск и пр.) — к Eponidinae. Характерными признаками этого семейства являются, по-видимому, общая простота строения, отсутствие сложных устьев, внутренней системы каналов, ординарные септы. Как мы видим из вышесказанного, раковинки нового рода *Cribroeponides* характеризуются значительно более сложным строением, чем известные до сих пор представители семейства Discorbidae

вообще и подсемейства Eponidinae, в частности. Возможно, что все это окажется справедливым и в отношении рода *Eponides*, нуждающемся, по-видимому, в более детальном исследовании типичных особей из типичного же местообитания. Во всяком случае ни *Cribroeponides*, ни *Poroeponides* и другие роды с подобным характером строения не укладываются в существующую ныне систему классификации. На этом основании мы предполагаем вывести подобные формы из состава семейства Discorbidae и восстановить, с несколько расширенным диагнозом, семейство Eponidae Hofker, 1951.

СЕМЕЙСТВО EPONIDAE HOFKER, 1951

Диагноз. Раковина целиком спирально свернутая или на поздних стадиях развернутая, трохоидного типа строения. Пупок закрыт специальным образованием (пупочным диском) или в различной степени приоткрыт и окружен выпуклым полукольцом из срастающихся между собой утолщенных концов камер. У более высоко организованных родов имеется пупочный канал, сообщающийся с наружной средой отверстием, расположенным рядом с устьем или открывающийся в пупочную полость. Септы ординарные или двойные. Наружное устье двоякого рода (щелевидное и ситовидное), расположено на пупочной стороне. Щелевидное устье находится в основании септы между периферическим краем и пупком, ситовидное — либо только на септальной, либо на всей поверхности одной или нескольких последних камер.

Это семейство мы предполагаем разделить на два подсемейства: Eponidinae Subbotina, 1959 и Cribroeponidinae Stschedrina subfam. nov.

К подсемейству Eponidinae мы считаем возможным отнести роды с более примитивным строением целиком спирально свернутой раковинки, закрытым обычно пупком и единственным щелевидным устьем различной длины, расположенным в основании септы последней камеры между периферическим краем раковинки и пупком. К этому подсемейству мы относим в первую очередь: *Eponides* Montfort, *Buccellina* Andersen, возможно, *Gyroidina* d'Orbigny и другие роды с шовным щелевидным устьем. Этот вопрос требует дальнейшего изучения.

К подсемейству Criboeponidinae мы предполагаем относить роды, характеризующиеся спирально свернутой раковинкой, хотя бы на ранних стадиях развития, устьями одного или двоякого типа строения, причем одно из них обязательно сложное ситовидное, с обособленной внутренней пупочной полостью — аналогом пупочного канала других, более высоко организованных роталиид и, возможно, хотя бы у некоторых представителей — двойными септами. В состав этого подсемейства мы выделяем следующие роды: *Cribroeponides* Stschedrina gen. nov.; *Poroeponides* Cushman, 1944; *Cribroparrella* ten Dam, 1948; *Sestronophora* Loeblich et Tappan, 1957.

Что же касается семейства Discorbidae, вернее, подсемейства Discorbinae в том объеме, в котором оно выделено в системе классификации советскими микропалеонтологами, то вопрос об его самостоятельном положении требует специального изучения. Но, как мы знаем, детальное исследование рода *Discorbis* — типичного рода этого подсемейства, показало настолько широкую его гетерогенность, что из его состава уже выделен ряд других родов (*Conorbina* Brotzen, 1936; *Discopulvinulina* Hofker, 1951; *Neoconorbina* Hofker, 1951 и др.). Весьма возможно, что только дальнейшее исследование других представителей этого рода позволит заново конкретизировать его объем и уточнить положение в общей системе классификации.

Изучение литературных данных и материалов из современных отложений Мирового океана позволило установить, что *Pulvinulina repanda* (Fichtel et Moll), изображенная в классическом руководстве Брэди (Brady, 1884) и приводящаяся в качестве изображения генотипа рода *Eponides* в различных работах по классификации фораминифер (Cushman, 1950; Glaessner, 1948), не идентична типичной форме данного рода, выделенной в оригинальных описаниях (Fichtel et Moll, 1798; Montfort, 1808). Сравнение формы, изображенной Брэди, с близкими по характеру строения родами (*Cribroparrella*, *Poroeponides*) показало, что эта форма с полным основанием может быть выделена в новый особый род — *Cribroeponides* Stschedrina gen. nov. В качестве дополнительного аргумента в пользу выделения этого рода служит то обстоятельство, что в различных частях Мирового океана встречена не одна, а несколько форм одинакового типа строения, относящихся по сумме отличительных признаков к данному новому роду.

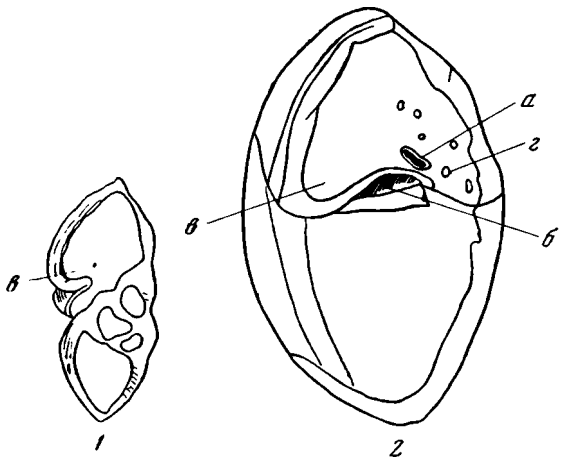


Рис. 6. Внутреннее строение *Eponides repandus* (Fichtel et Moll) и *Cribroeponides cribrorepandes* (Asano et Uchio)
1 — *E. repandus*, шлиф (по Гофкеру, 1959), × 27; *2* — *C. cribrorepandus* с обломанной последней камерой (ориг.), × 30. *а* — внутреннее щелевидное устье; *б* — отверстие пупочного канала; *в* — участок основания септы последней камеры, загибающийся назад и прирастающий к септе предыдущей камеры; *г* — ситовидное устье

Что же касается рода *Eponides*, то исследование экземпляров из типичного местообитания (Hofker, 1960; Loeblich and Tappan, 1962) позволило заново установить характерные особенности его строения, безусловно отличные от строения раковинок *Gribroeponides* и других близких родов.

Исследование внутреннего строения раковинок *Cribroeponides* и *Poroeponides* показало более высокую степень организации, чем это свойственно другим представителям выделяемого в системе классификации советских микропалеонтологов подсемейства Eponidinae. Наличие загибающегося назад участка основания или «murus reflectus» (Reiss, 1960), также и у раковинок рода *Eponides* (Hofker, 1959, «зубная пластинка» рис. 6, *1-2*), показывает известное сходство в характере строения раковинки рассматривающихся выше родов, а возможно и на более сложное, чем до сих пор предполагалось, строение раковинок рода *Eponides*, не укладывающееся в рамки подсемейства Eponidinae Subbotina, 1959 (Основы палеонтологии, 1959). На этом основании считаем возможным восстановить семейство Eponidae Hofker, 1951 с несколько расширенным и переработанным нами диагнозом, разделив его, в связи со специфическими особенностями строения, входящих в него родов на два подсемейства: Eponidinae Subbotina, 1959 и Cribroeponidinae Stschedrina subfam. nov.

В первое подсемейство войдут роды, характеризующиеся единственным щелевидным устьем на пупочной стороне раковины (в основании септы), во второе — роды либо с двумя устьями (сложным щелевидным и ситовидным), либо только с одним ситовидным.

ЛИТЕРАТУРА

Основы палеонтологии. 1959. Общая часть. Простейшие. Изд-во АН СССР.

Щедрина З. Г. 1952. О различных формах у фораминифер (*Rhabdammina abyssorum* Carpenter).— Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. XII.

Asano K. 1952. Illustrated catalogue of Japanese Tertiary smaller Foraminifera. pt. 14.

Bhatia S. B. 1956. Recent Foraminifera from the shore sands of Western India.— Contrib. Cushman Found. Foram. Res., v. VII, pt. I.

Boltovskoy E. 1957. Los Foraminiferos del Estuario Del Rio de La Plata y su zona de influencia.— Rev. Inst .Nacion Investig. Sci. Natur. Mus. Argent. Ciene. Natur. «B. Rivadavia», t. VI, N 1.

Boltovskoy E. 1959. Foraminiferos recientes del sur de Brasil y sus relaciones con los de Argentina e India del Oeste.— Serv. Hidrogr. Naval, H. 1005.

Brady H. B. 1884. Report on the Foraminifera dredged by H. M. S. «Challenger», during the years 1873—1876.— Repts. Sci. Res. Voy. H. M. S. «Challenger», v. 9.

Carpenter W. B., Parker W. K. and Jones T. R. 1862. Introduction to the study of the Foraminifera.— Ray Soc.

Cushman J. A. 1927. An outline of a re-classification of the foraminifera.— Contrib. Cushman Lab. Foram. Res., v. 3, pt. I.

Cushman J. A. 1931. The Foraminifera of the Atlantic ocean.— Bull. 104, U. S. Nat. Mus., pt. 8.

Cushman J. A. 1946. The species of Foraminifera named and figured by Fichtel and Moll in 1798 and 1803.— Cushman Lab. Foram Res., Spec. Publ. 17.

Cushman J. A. 1950. Foraminifera, their classification and economic use.— Harward Univ. Press, 4-th. ed.

Damten A. 1948. *Cribroparrella,* a new genus of Foraminifera from the upper miocene of Algeria.— J. Paleontol., v. 22, № 4.

Fichtel L. et Moll J. P. C. 1798. Testacea microscopica alliaque minuta ex generibus *Argonauta* et *Nautilus.*

Glaessner M. F. 1948. Principles of Micropaleontology.— Melburn Univ. Press.

Hofker J. 1950. What is the genus *Eponides*?— Micropaleontol., v. 4, N 1.

Hofker J. 1951. The Foraminifera of the Siboga Expedition.— Siboga Exped., pt. III.

Hofker J. 1959. The genera *Eponides, Lacosteina, Nuttalides, Planorbulina* and *Halkyardia.*— Contrib. Cushman Found. Foram. Res., v. X, pt. 4.

Hofker J. 1960. Foraminifera aus dem Golf von Neapel.— Paleontol. Zeitschr., v. 34, N 3—4, Beil. A-F.

Jones T. R., Parker W. K. and Brady H. B. 1866. A monograph of the Foraminifera of the Crag.— Paleontograph. Soc. Monogr., pt. I.

Lehman E. P. 1957. Statistical study of Texas Gulf Coast Recent foraminiferal facies.— Micropaleontol., v. 3, N 4.

Loeblich A. R. and Tappan H. 1957. Eleven New Genera of Foraminifera.— U. S. Nat. Mus., Bull. 215.

Loeblich A. R. and Tappan H. 1962. The status and type species of *Calcarina, Tynoporus* and *Eponides* (*Foraminiferida*).— Contrib. Cushman Found. Foram. Res., v. XIII, pt. 2.

Montfort D. 1808. Conchyliologie systematique et classification methodique des coquilles.— F. Shoell (Paris), v. I.

Parker W. K .and Jones T. R. 1860. On the Nomenclature of the Foraminifera. III. The species enumerated by von Fichtel and von Moll.— Ann. Mag. Nat. Hist., v. V. ser. 3.

Polsky W. 1959. Foraminiferal biofacies off the north Asiatic coast.— J. Paleontol., v. 33, N 4.

Redmond C. D. 1949. What is the genus *Eponides*?— Micropaleontol., v. 3, N 4.

Reiss Z. 1960. Structure of so-called *Eponides* and some other rotaliform foraminifera.— Israel Geol. Survey, Bull. 29.

Terrigi G. 1880. Fauna Vaticana a Foraminiferi delle Sabbie Gialle nel Plioceno subapennino superiore.— Atti dell' Accad. Pontof. de'Nuovi Lincei, ann. XXXIII.

Todd R. 1957. Smaller Foraminifera.— Geol. Surv. Prof. Pap., H. 250, pt. 3.

Uchio T. 1952. New general and species of Foraminifera from Hachyo Island, Tokyo Prefecture.— Japan. J. Geol. a. Geograph., v. XXII.

Waller H. O. 1960. Foraminiferal biofacies off the South China coast.— J. Paleontol., v. 34, N 6.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

Н. И. МАСЛАКОВА
(Московский государственный университет)

К СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ ГЛОБОТРУНКАНИД

Глоботрунканиды — одна из наиболее важных в стратиграфическом отношении групп фораминифер, развитие которой происходило в меловое (в основном позднемеловое) время. Имеющаяся в настоящее время литература по этой группе чрезвычайно обширна. Достаточно сказать, что общий список работ, касающихся в той или иной мере глоботрунканид, насчитывает более двухсот названий.

Первые представители глоботрунканид были описаны Орбиньи более 100 лет назад (Orbigny, 1839). Однако в качестве самостоятельного таксона (подсемейства Globotruncaninae) они были выделены лишь в 1942 г. Бротценом (Brotzen, 1942) и позднее Бронниманом и Брауном (Bronnimann and Brown, 1955) переведены в ранг семейства. В дальнейшем глоботрунканиды различными исследователями рассматривались в качестве подсемейства или семейства, по-разному понимая их объем, о чем будет подробно сказано ниже. Наиболее резко усилилось изучение глоботрунканид за последние 8 лет, когда в ряде стран, в том числе и в СССР, появились работы, касающиеся систематики и отчасти филогении этой широко распространенной и быстро эволюционировавшей группы меловых фораминифер. Именно на этот последний период и падает наиболее интенсивный рост числа родов (рис. 1). В настоящее время опубликованы 22 родовых названия, из которых, как видно из рисунка, общепризнанными являются лишь шесть: *Globotruncana* Cushman; 1927; *Rotalipora* Brotzen, 1942; *Ticinella* Reichel, 1949; *Praeglobotruncana* Bermudez, 1952; *Rugoglobigerina* Bronnimann, 1952 и *Hedbergella* Bronnimann et Brown, 1958. Большинство родов (двенадцать) вызывают среди исследователей разногласия относительно самостоятельности их. К ним относятся *Thalmanninella* Sigal, 1948; *Trinitella* Bronnimann, 1952; *Plummerita* Bronnimann, 1952; *Rugotruncana* Bronnimann et Brown, 1955; *Kuglerina* Bronnimann et Brown, 1955; *Bucherina* Bronnimann et Brown, 1955; *Biticinella* Sigal, 1956; *Helvetoglobotruncana* Reiss, 1957; *Globotruncanita* Reiss, 1957; *Globotruncanella* Reiss, 1957; *Abathomphalus* Bolli, Loeblich, Tappan, 1957; *Clavihedbergella* Banner et Blow, 1959. Остальные роды (*Rosalinella* Marie, 1941; *Rotundina* Subbotina, 1953 и *Marginotruncana* Hofker, 1956) общепризнаны синонимами, к которым, по нашему мнению, принадлежит также и род *Planogyrina* Zacharova, 1961. Таким образом, несмотря на многочисленные литературные материалы по глоботрунканидам, систематика их в настоящее время разработана недостаточно. Имеются значительные расхождения в понимании объема как семейства в целом, так и объемов входящих в него родов, что вносит путаницу в номенклатуру этой группы и тем самым снижает

ее стратиграфическую ценность. Такое неудовлетворительное состояние систематики объясняется прежде всего различной оценкой таксономического значения отдельных признаков, а также наличием сходных морфологических особенностей строения раковины в различных филогенетических ветвях, не говоря уже о неточных изображениях и описаниях.

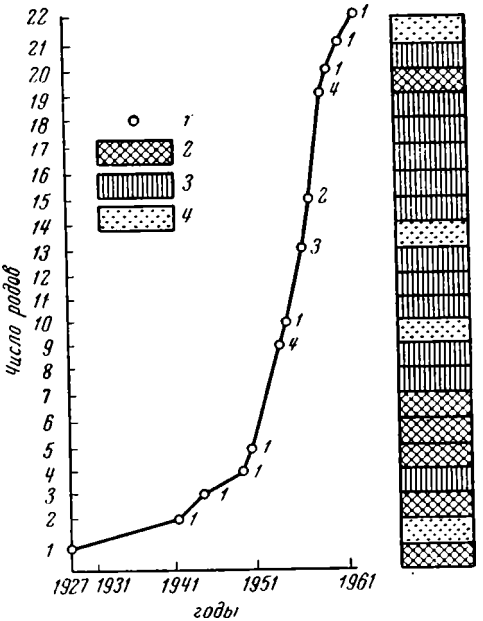


Рис. 1. Рост числа родов глоботрунканид

1 — прирост числа родов; *2* — общепризнанные роды: *Globotruncana Cushman*, 1927, *Rotalipora* Brotzen, 1942, *Ticinella* Reichel, 1949, *Praeglobotruncana* Bermudez, 1952, *Rugoglobigerina* Bronnimann, 1952, *Hedgella* Bronnimann et Brown, 1958; *3* — роды, диагноз которых вызывает разногласия: *Thalmanniella* Sigal, 1948, *Trinitella* Bronnimann, 1952, *Plumerita* Bronnimann, 1952, *Rugotruncana* Bronnimann et Brown, 1955, *Kuglerina* Bronnimann et Brown, 1955, *Bucherina* Bronnimann et Brown, 1955, *Biticinella* Sigal, 1956, *Helvetoglobotruncana* Reiss, 1957, *Globotruncanella* Reiss, 1957, *Abathomphalus* Bolli, Loeblich et Tappan, 1957, *Clavihedbergella* Banner et Blow, 1959; 4 — синонимы: *Rosalinella* Marie, 1941, *Rotundina* Subbotina, 1953, *Marginotruncana* Hofker, 1956, *Planogyrina* Zacharova, 1961

КРАТКИЙ ОБЗОР ВЗГЛЯДОВ НА КЛАССИФИКАЦИЮ ГЛОБОТРУНКАНИД

Первая классификация глоботрунканид была предложена Бротценом (Brotzen, 1942). Выделенное им подсемейство Globotruncaninae включало восемь родов: *Globotruncana, Rotalipora, Globorotalia, Globorotalites, Cymbalopora, Cymbaloporella, Cymbaloporetta, Tretomphalus.* В основу этой классификации автором были положены три признака: тип строения раковины, форма раковины и характер устья. На основании этих признаков Бротцен выделил две группы форм, имеющие различное распространение во времени. Геологически более ранние формы (*Globotruncana, Globorotalia, Globorotalites, Rotalipora*) имеют целиком спирально-коническую раковину с уплощенной или слабо выпуклой спиральной стороной и выпуклой пупочной, внутрикраевое септальное и частично пупочное устье; у рода *Rotalipora* появляются дополнительные шовные устья. Более молодые формы (*Cymbaloporetta, Cymbalopora, Cymbaloporella* и *Tretomphalus*), произошедшие по представлению автора от первых, на ранней стадии имеют спирально-коническую раковину, на поздней — циклическую с множественным устьем в виде мелких отверстий, расположенных в шовных углублениях на пупочном крае камер. Род *Rotalipora*, обладающий шовными дополнительными устьями, рассматривался Бротценом как переходный между этими двумя группами.

Современные представления о строении раковины, образе жизни и стратиграфическом распространении перечисленных выше родов показывают, что подсемейство представляло собой гетерогенную группу, объединявшую в себе планктонные и бентосные формы, не связанные между собой генетически и по существу совершенно несходные морфологически.

В 1952 г. Бермудец (Bermudez, 1952), рассматривая глоботрунканид вслед за Бротценом в качестве подсемейства, сильно изменил его объем. Автор включил сюда только четыре рода: *Globotruncana, Thalmanninella, Truncorotalia и Praeglobotruncana.* Наиболее характерными признаками, общими для этих родов, Бермудец считал наличие одного или двух килей на периферическом крае раковины и открытый пупок. Особенности строения устья у рассматриваемых форм не учитывались. Род *Rotalipora,* благодаря наличию дополнительных шовных устьев, был помещен в семейство Cymbaloporidae, следуя неверному предположению Бротцена о связи его с *Cymbalopora.*

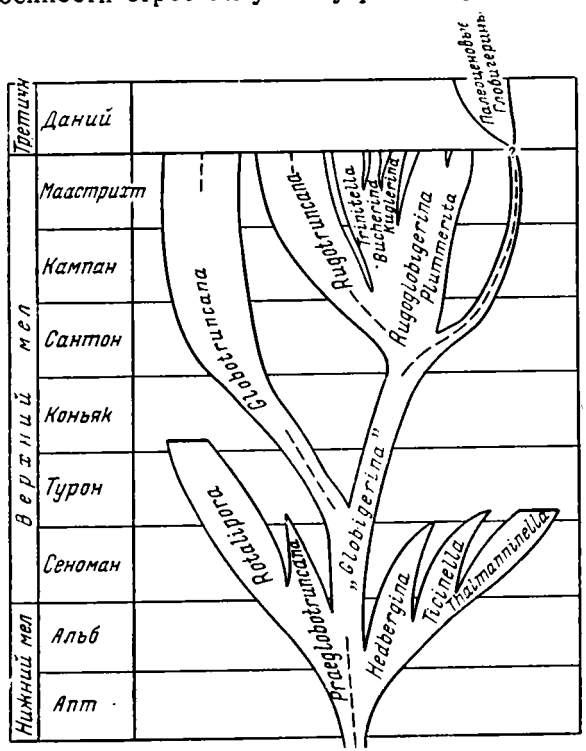


Рис. 2. Филогенетическая схема семейства Globotruncanidae (по Бронниману и Брауну, 1955)

Большой интерес представляет работа Бронниманa и Брауна (Bronnimann and Brown, 1955), в которой авторы возвысили глоботрунканид в ранг семейства и дали исправленное описание его. Они включили в это семейство группу генетически связанных между собой родов планктонных фораминифер, ограниченных в своем распространении меловым (главным образом позднемеловым) временем. Сюда вошли двенадцать родов: *Globotruncana, Rotalipora, Thalmanninella, Ticinella, Praeglobotruncana, Rugoglobigerina, Trinitella, Plummerita, Hedbergina*[1], *Rugotruncana, Kuglerina, Bucherina.* В основу классификации глоботрунканид авторами были положены не только морфологические признаки (строение устья, характер периферического края, скульптура и форма камер), но также и генетические взаимоотношения между родами. Ими была предложена впервые для глоботрунканид филогенетическая схема, воспроизведенная нами ниже (рис. 2). Наиболее слабым местом в этой схеме является вопрос о родовой принадлежности глобигериноподобных форм, именуемых авторами как «*Globigerina*», которые по их представлению являются предками как для меловых глоботрунканид, так и третичных глобигеринид. Необоснованно, на наш взгляд, рисуется авторами происхождение рода *Globotruncana*, а также распространение родов *Rotalipora, Ticinella* и *Thalmanninella.*

В 1956 г. Гофкер (Hofker, 1956) вопреки существующим правилам международной палеозоологической номенклатуры выделил «новое» подсемейство Globotruncaninae, автором которого считается Бротцен. К глоботрунканидам он отнес четыре рода: *Thalmanninella, Rotalipora*

[1] Род *Hedbergina* был переименован в 1958 г. в *Hedbergella* в связи с тем, что типовой вид этого рода оказался не отвечающим его диагнозу.

Globotruncana и *Marginotruncana*. Наиболее характерными признаками, свойственными всем перечисленным родам, автор считал наличие непористого наружного края с одним или двумя килями и особенно присутствие двух типов устьевых отверстий: «первичного» и «вторичного». Характер этих отверстий и был положен им в основу классификации глоботрунканид. Представление Гофкера о строении устья у рассматриваемых форм (1956, фиг. 1, стр. 314) не соответствует действительности, и поэтому предложенная им терминология не может быть принята.

Столь же несовершенной была попытка выделить «новое» семейство Globotruncanidae В. Г. Морозовой (1957). Глоботрунканиды рассматривались автором в объеме трех родов, обладающих одним или двумя килями: *Globotruncana, Rotalipora* и *Rotundina* (синоним *Praeglobotruncana*). Многие известные к тому времени в литературе роды глоботрунканид, упоминавшиеся выше при разборе работы Броннимана и Брауна, выпали из рассмотрения автора. Генетически связанный с глоботрунканидами род *Ticinella* был помещен В. Г. Морозовой в семейство Globigerinidae, благодаря лишь его глобигериноподобной раковине, без учета других признаков и в первую очередь особенностей строения устья, резко отличного от устья глобигеринид.

Иная классификация глоботрунканид была предложена в том же году Болли, Лёбличем и Таппан (Bolli, Loeblich and Tappan, 1957). Глоботрунканиды они рассматривали в ранге семейства, включив в него три рода: *Globotruncana* (с синонимами *Rosalinella, Bucherina, Rugotruncana* и *Marginotruncana*), *Rugoglobigerina* (с синонимами *Plummerita, Trinitella* и *Kuglerina*) и *Abathomphalus*. Авторы ограничили это семейство формами, имеющими, по их данным, пупочное (*Globotruncana, Rugoglobigerina*) или внепупочное (*Abathomphalus*) положение главного устья и обладающими системой устьевых пластинок в пупочной области с добавочными отверстиями. В основу классификации глоботрунканид ими были положены по существу два признака: строение устья и характер периферического края раковины. Недоучет других особенностей строения раковины (формы камер, строения килевого пояса), а также игнорирование онтофилогенетического критерия привели авторов к широкому пониманию объемов родов *Globotruncana* и *Rugoglobigerina*, благодаря искусственному объединению морфологически обособленных родовых групп, иногда непосредственно не связанных генетически (*Globotruncana, Bucherina, Rugotruncana*).

По-иному выглядит классификация глоботрунканид, опубликованная в 1957 г. Рейссом (Reiss, 1957). Автор рассматривает их в объеме подсемейства. В состав этого таксона вошли *Ticinella, Thalmanninella, Rotalipora, Praeglobotruncana, Globotruncana, Glogotruncanella, Globotruncanita, Helvetoglobotruncana* (предположительно), а также *Planomalina*, характеризующаяся в отличие от перечисленных выше родов спирально-плоскостной раковиной с одним периферическим килем, сходным, по мнению Рейсса, с килем роталипор и тальманнинелл.

Предложенная автором классификация глоботрунканид основывалась на особенностях строения устья и периферического края раковины. В качестве признаков родового ранга он рассматривал положение «камерного» устья, форму «губных» устьев, а также форму и число килей. Под камерным устьем Рейсс понимал отверстие в стенке камеры в отличие от губного устья, образованного свободными частями устьевых губ. Кили он подразделял на следующие типы: 1) зарождающийся киль, 2) дихотомический киль, 3) широкий или недифференцированный киль (имеющий или не имеющий тенденцию к образованию двух килей), 4) двойной (частично или полностью) хорошо развитый киль, 5) двойной слабо развитый киль (у глобигериноподобных форм).

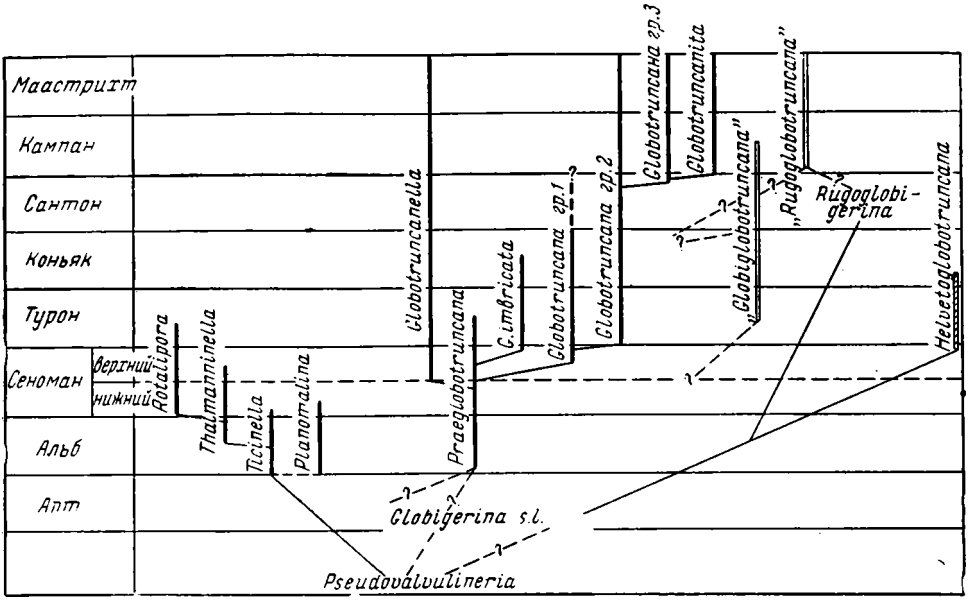


Рис. 3. Предполагаемые филогенетические взаимоотношения между родами подсемейства Globotruncaninae (по Рейссу, 1957)

В приведенной работе Рейсса на филогенетической схеме (рис. 3) недостаточно ясны систематическое положение и генетические связи форм с глобигериноподобными камерами и слабо развитыми килями («*Globiglobotruncana*» и «*Rugoglobotruncana*»). Кроме того, искусственно дается соотношение в группе, объединяющей роды *Ticinella, Thalmanninella, Rotalipora* и *Planomalina*. Интересно в этой схеме выделение самостоятельной ветви с родом *Globotruncanella*. Однако происхождение этого рода трактуется Рейссом неверно, что явилось одной из причин непризнания его другими исследователями.

Совершенно в ином объеме рассматривал глоботрунканид Сигаль (Sigal, 1958). В семейство Globotruncanidae он включил роды *Globotruncana, Rugoglobigerina* и *Hedbergina*, характеризующиеся, по представлению автора, спирально-конической раковиной с пупочным устьем. Придавая большое систематическое значение характеру устья, Сигаль выделил формы, обладающие дополнительными устьями (*Ticinella, Rotalipora, Thalmanninella* и *Biticinella*) в новое семейство Rotaliporidae. Род *Praeglobotruncana*, являющийся родоначальным для глоботрункан и генетически связанный с хедбергеллами, автор ошибочно поместил, правда условно, в семейство Globorotaliidae на основании лишь некоторого сходства в строении устья.

В опубликованном в 1959 г. первом томе «Основ палеонтологии» глоботрунканиды рассматриваются Н. Н. Субботиной (1959) в ранге подсемейства в семействе Globorotaliidae и приводятся в объеме четырех родов: *Globotruncana, Rotalipora, Ticinella* и *Thalmanninella*. Поскольку эта работа была закончена и сдана в печать до опубликования перечисленных выше классификаций глоботрунканид зарубежных исследователей, в ней не были учтены некоторые их данные. Последнее относится главным образом к оценке объема и систематического положения опубликованных к тому времени многих родов (*Hedbergeila, Rugotruncana, Kuglerina, Bucherina, Globotruncanella, Globotruncanita, Helvetoglobotruncana, Abathomphalus*).

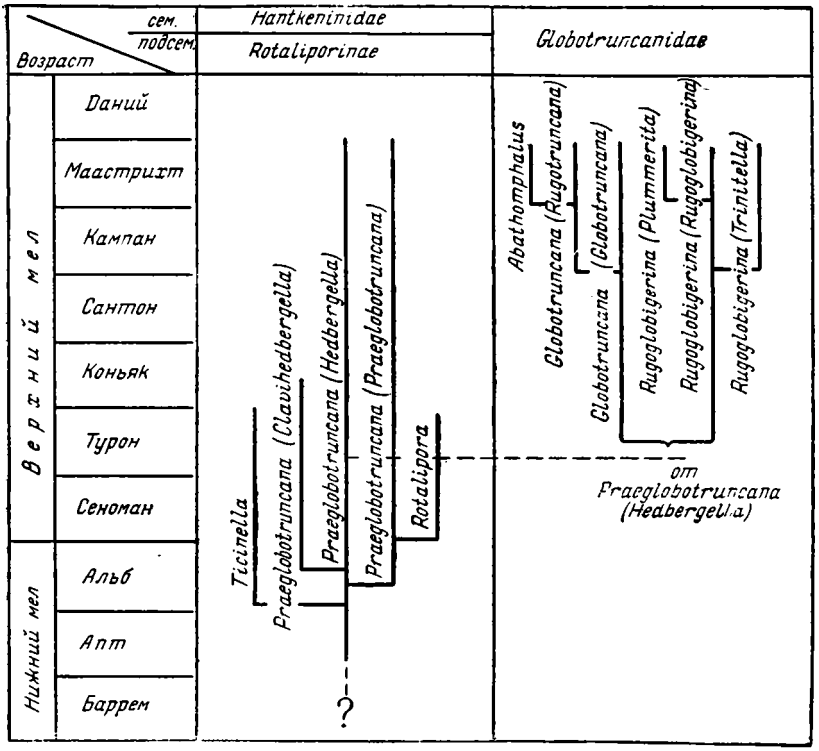


Рис. 4. Филогенетическая схема семейства Globotruncanidae и подсемейства Rotaliporinae (по Баннеру и Блоу, 1959)

Род *Praeglobotruncana* в этой работеобъединяется с генетически несвязанными, а лишь внешне морфологически сходными третичными и современными формами (*Globorotalia, Truncorotalia*) и помещается в подсемейство Globorotaliinae. Несомненный представитель глоботрунканид, род *Rugoglobigerina*, также искусственно объединяется вместе с неродственными родами *Acarinina, Turborotalia, Cribrogloborotalia, Cycloloculina* и *Sherbornina*. Он принимается за типовой род для нового подсемейства Rugoglobigerininae (в семействе Globorotaliidae), являющегося сборной группой, не отражающей естественные филогенетические связи между всеми входящими в нее родами.

Баннер и Блоу (Banner and Blow, 1959) рассматривали семейство Globotruncanidae, вслед за Болли, Лёбличем и Таппан (1957), в составе трех родов *Globotruncana, Rugoglobigerina* и *Abathomphalus*. Эти роды, по мнению авторов, различаются между собой строением устья и периферического края раковины. Форма камер, характер килей и скульптура на поверхности камер рассматриваются этими исследователями как подродовые признаки. Так, род *Globotruncana* подразделяется ими на два подрода: *Globotruncana* и *Rugotruncana* на основании наличия или отсутствия ребрышек на камерах, расположенных радиально. Род *Rugoglobigerina,* по мнению Баннера и Блоу, состоит из трех подродов, различающихся между собой формой камер и наличием или отсутствием псевдокиля (*Rugoglobigerina, Trinitella* и *Plummerita*). Роды *Praeglobotruncana, Ticinella* и *Rotalipora* объединяются авторами в подсемейство Rotaliporinae и помещаются в совершенно неродственное с глоботрунканидами семейство Hantkeninidae, исходя из представлений о морфологическом сходстве строения устья у перечисленных форм с ханткенини-

дами. Род *Praeglobotruncana* понимается ими в широком объеме и подразделяется на основании наличия или отсутствия непористого периферического киля и формы камер на три подрода: *Praeglobotruncana* (с синонимом *Globotruncanella*), *Hedbergella* и *Clavihedbergella*. В предложенной авторами филогенетической схеме глоботрунканид и ханткенинид, которую мы воспроизводим не полностью, а лишь в части рассматриваемых форм (рис. 4), четко обособлены три группы форм. Одна из них соответствует подсемейству Rotaliporinae, другие две выделяются в семействе Globotruncanidae. При этом родоначальной формой для всех групп считается род *Praeglobotruncana* (подрод *Hedbergella*).

Позднее Лёблич и Таппан (Loeblich and Tappan, 1961) пришли к выводу, вслед за Сигалем (Sigal, 1958), о необходимости выделения роталипорин в качестве семейства Rotaliporidae. Они предложили разделить это семейство на два подсемейства: Rotaliporinae Sigal и Hedbergellinae subfam. nov. К первому подсемейству эти авторы отнесли формы, обладающие, кроме главного устья, дополнительными шовными отверстиями (роды *Ticinella* и *Rotalipora*), ко второму — роды *Hedbergella* и *Clavihedbergella*, имеющие только одно главное устье. В качестве родовых признаков они рассматривали характер периферического края раковины (наличие или отсутствие киля) и форму камер.

Приведенный краткий обзор литературы показывает, что рассматриваемая группа фораминифер нуждается в дальнейшем изучении.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Основными эволюирующими признаками, имеющими значение для систематики глоботрунканид, являются тип строения раковины и характер спирали, форма раковины, строение стенки, устья, величина пупка, характер периферического края, септальных швов, наличие или отсутствие околопупочных валиков, форма и число камер. Таксономическое значение большинства из этих признаков у глоботрунканид в течение их развития было не одинаково и изменялось от видового ранга до признака подсемейства.

Тип строения раковины и характер спирали

Признак строения раковины у фораминифер, как известно, имеет большое значение для выделения семейств и реже родов. Для глоботрунканид характерна спирально-коническая раковина. Однако среди мелких уплощенных спирально-конических форм наиболее древних представителей глоботрунканид встречаются раковины, имеющие спирально-плоскостной тип строения на поздней стадии их развития. Эти формы Сигалем (Sigal, 1956, 1958) выделяются в качестве рода *Biticinella* и помещаются на основании наличия у них дополнительных реликтовых устьев в семейство Rotaliporidae. Болли, Лёблич и Таппан (Bolli, Loeblich and Tappan, 1957, 1961) относят их к роду *Globigerinelloides* Cushman and ten Dam, 1948 и объединяют все меловые формы со спирально-плоскостным типом строения раковины в семейство Planomalinidae. Род *Biticinella* они считают синонимом рода *Globigerinelloides*. Имеющийся у нас в настоящее время материал не позволяет сделать окончательный вывод о систематической принадлежности этих форм и, следовательно, о таксономическом значении рассматриваемого признака. До получения новых данных мы ограничиваем семейство Globotruncanidae формами, имеющими спирально-конический тип строения раковины.

Среди спирально-конических форм наблюдаются два типа спирали: 1) без изменения оси завивания в процессе роста раковины и 2) с изменением оси завивания на поздней стадии развития раковины. Этот

признак имеет родовое значение и наблюдается только у двух родов (*Kuglerina* и *Bucherina*), получивших развитие в маастрихтское время.

Характер раскручивания спирали имеет видовое значение. Так, различают раковины с медленным и быстрым возрастанием высоты оборота спирали.

Форма раковины у глоботрунканид весьма разнообразна: от уплощенной двояковыпуклой или плоской с обеих сторон до сильно выпуклой с пупочной или спиральной стороны. Этот признак имеет важное значение при выделении видов и подвидов.

Строение стенки раковины. Стенка раковины глоботрунканид известковая, пористая, с тонкой радиально-лучистой микроструктурой. Стенка каждой камеры первично двуслойная. В процессе роста раковины происходит вторичное утолщение наружной стенки. Нами выделены три типа утолщения наружной стенки раковины (Маслакова, 1963): многослойный, дифференцированный и однослойный. В первом случае при нарастании каждой новой камеры все предыдущие покрываются дополнительным слоем кристаллического кальцита, т. е. утолщение наружных стенок всех камер происходит в течение всего процесса роста раковины. Второму типу свойствен различный характер утолщения наружной стенки раковины на разных стадиях ее развития. На ранней стадии утолщение стенки идет по первому типу, т. е. образуется многослойная стенка, на поздней — при образовании каждой новой камеры покрываются дополнительным слоем кальцита не все, а только две предшествующие камеры. В этом случае каждая камера будет иметь в своей наружной стенке по два дополнительных слоя. Третий тип характеризуется утолщением стенки камеры на один слой, т. е. при образовании каждой новой камеры покрывается дополнительным слоем кальцита только одна предшествующая камера. Характер утолщения стенки является одним из важных признаков для систематики глоботрунканид. Он имеет значение для выделения подсемейств.

Строение устья. У глоботрунканид различают простое (единичное) устье и сложное, состоящее из нескольких отверстий. В сложном устье выделяют главное устье и дополнительные устья. Главное устье — отверстие в стенке последней камеры. По положению простое и главное устья могут быть внутрикраевыми и пупочно-внутрикраевыми. Главное устье может быть также пупочным. Термины «внутрикраевое устье» и «пупочное устье» были предложены Бротценом (Brotzen, 1942). Под внутрикраевым устьем он понимал отверстие, расположенное у внутреннего края (в основании) септальной поверхности [1], под пупочным — отверстие в стенке пупочной части камер. У глоботрунканид с пупочным главным устьем всегда имеется очень маленькая, не всегда хорошо различимая внутрикраевая часть устья, которая служит для сообщения соседних камер. Но она настолько мала по величине по сравнению с пупочной частью устья, что нам представляется возможным не упоминать ее в названии главного устья, а указывать лишь при его описании. Положение простого или главного устья является признаком высокого таксономического ранга. Однако значение его менялось от родового и даже видового признака на раннем этапе развития глоботрунканид до признака подсемейства на поздних этапах. Значение видового признака оно имеет у наиболее древнего представителя глоботрунканид, у рода *Hedbergella*. Аптские и альбские виды этого рода (*H. aptica* Agal., *H. trocoidea* Gand.) характеризуются внутрикраевым устьем. Тогда как сеноманские представители хедбергелл (*H. portsdownensis* W. Mitchel и др.) имеют пупочно-внутрикраевое устье. Родовое значение этот признак

[1] Часто такое устье неправильно описывают как отверстие в основании последней камеры.

имеет, например, у роталипор и тальманнинелл, а признаком подсемейства является у глоботрунканин и ругоглобигеринин. Устье обычно окружено губой, представляющей пластинчатый вырост стенки. Губы могут быть короткими или длинными, плоскими или изогнутыми. Величина и форма устьевых губ обычно имеют родовое значение (*Praeglobotruncana, Globotruncanella, Abathomphalus, Globotruncana, Globotruncanita*), но иногда являются признаком подсемейства (подсемейство Rugoglobigerininae). Дополнительные устья подразделяются на вновь образующиеся в процессе роста раковины и реликтовые. Вновь образующиеся устья по положению могут быть шовными, внутрипупочными и надпупочными. Характер дополнительных устьев является обычно признаком родового ранга, хотя в отдельных случаях имеет видовое значение (*Thalmanninella apenninica* Renz) или рассматривается в качестве одного из признаков подсемейства (подсемейство Rugoglobigerininae).

Пупок — углубление в центре спирали раковины, образованное внутренними краями камер последнего оборота. Он может быть узким или широким. Широкий пупок типичен обычно для высокоспециализированных форм. Почти во всех филогенетических ветвях расширение пупка являлось одним из процессов, ведущих к дальнейшему развитию раковины. Таксономическое значение этого признака менялось от видового до признака подсемейства. Строение пупка как видовой признак рассматривается при изучении хедбергелл, преглоботрункан и тальманнинелл. Так, наиболее ранние представители родов *Hedbergella* (*H. aptica* Agal, *H. trocoidea* Gand.) и *Praeglobotruncana* (*P. delrioensis* Plummer) имеют узкий пупок, тогда как более поздние виды этих родов (*Hedbergella portsdownensis* W. Mitchel, *Praeglobotruncana imbricata* Mornod) характеризуются более широким пупком. Заметные различия в величине пупка наблюдаются также у различных видов тальманнинелл, составляющих генетический ряд *Thalmanninella apenninica* (Renz) — *T. brotzeni* Sigal — *T. deeckei* (Franke). Родовое значение рассматриваемый признак имеет у ругоглобигерин, руготрункан, тринителл и плуммерит, а также у кюглерин и бюхерин. Первые четыре рода обладают широким пупком, последние два — узким. Все представители подсемейства Globotruncaninae характеризуется широким пупком.

Периферический край раковины. У глоботрунканид различают округлый и килеватый периферический край. Признак наличия или отсутствия килей имеет значение для выделения родов и подсемейств. Примером первого случая является образование киля на периферическом крае раковины у тальманнинелл, преглоботрункан и хельветоглоботрункан, а также у руготрункан и бюхерин. Все представители подсемейства Globotruncaninae имеют раковину с килеватым периферическим краем. Число килей является признаком видового и родового ранга. Так, например, раковины различных видов преглоботрункан и глоботрункан характеризуются одним или двумя килями. Родовое значение этот признак имеет, например, у тальманнинелл, глоботрунканит, глоботрунканелл.

Септальные швы могут быть углубленные одноконтурные и выпуклые двуконтурные, радиальные, изогнутые и косые. Характер швов (одноконтурные, двуконтурные) является признаком обычно родового, реже более высокого ранга. Так, подсемейство Globotruncaninae характеризуется двуконтурными септальными швами на обеих сторонах раковины. Форма швов (радиальные, изогнутые, косые) имеет видовое значение.

Околопупочные валики — продолжения периферического киля вдоль пупочной части камер. Они особенно характерны для подсемейства Globotruncaninae, но встречаются также у одного рода в подсемействе Rotaliporinae (род *Thalmanninella*).

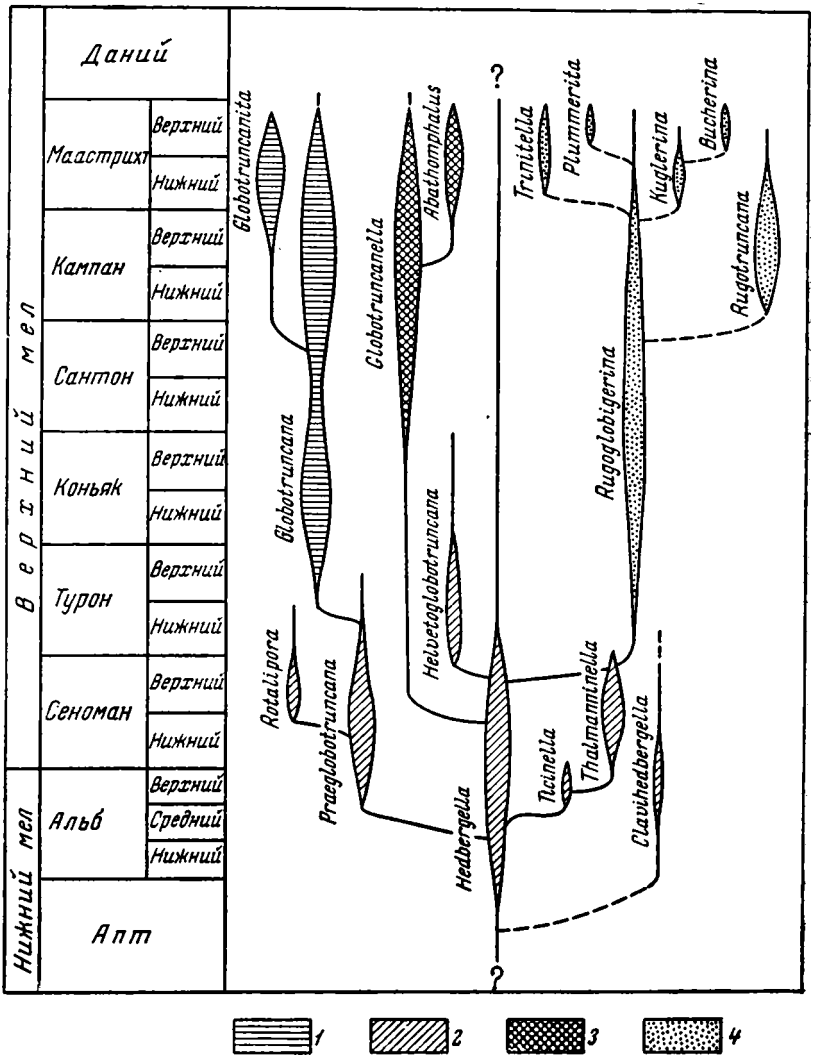


Рис. 5. Схема филогенетического развития семейства Globotruncanidae

1 — подсемейство Globotruncaninae Brotzen, 1942; *2* — подсемейство Rotaliporinae Sigal, 1958; *3* — подсемейство Globotruncanellinae subfam. nov.; *4* — подсемейство Rugoglobigerininae Subbotina, 1959

Форма камер различна: уплощенная, овальная, сферическая, полусферическая, радиально-вытянутая. Очертание их с боковых сторон бывает округлым, лепестковидным, треугольным, трапециевидным, крыловидным и др. Обычно этот признак имеет видовое значение, хотя иногда он приобретает родовой ранг (роды *Clavihedbergella* и *Plummerita*).

Также обычно видовое значение имеют число камер, характер увеличения их размеров в процессе роста раковины, размер раковины, а также соотношения диаметра и высоты раковины, ширины и высоты камер.

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ

Из краткого обзора изученности глоботрунканид видно, что в настоящее время отсутствует единое представление о системе и филогенетическом развитии этой группы. Основываясь на данных исследования

глоботрунканид из верхнемеловых отложений Крыма, Кавказа и Восточных Карпат с использованием литературных материалов, мы пришли к выводу о том, что глоботрунканиды представляют единую в генетическом отношении морфологически обособленнную группу планктонных форм, характеризующую определенный этап в развитии меловых фораминифер и заслуживающую выделения их в ранге семейства Globotruncanidae Brotzen, 1942, nom. transl. Bronnimann et Brown, 1955.

История глоботрунканид характеризуется быстрой эволюцией. Они появились в аптское, возможно позднебарремское время и исчезли в конце маастрихта. Развитие их шло в направлении облегчения раковины за счет уменьшения дополнительных слоев в наружной стенке камер, увеличения поверхности раковины путем образования килей, ребрышек, гранул и шипиков на поверхности камер, повышавших ее плавучесть, а также в направлении расширения пупка и усложнения устья, обеспечивавших более широкую связь с внешней средой. Имеющиеся данные по онтофилогенетическому развитию семейства Globotruncanidae показывают, что оно состоит из четырех групп, каждая из которых обладает своими особенностями строения и развития. Эти группы мы рассматриваем в качестве подсемейств: Rotaliporinae Sigal, 1958; Globotruncaninae Brotzen, 1942; Rugoglobigerininae Subbotina, 1959 и Globotruncanellinae subfam. nov. (рис. 5).

На предлагаемой филогенетической схеме глоботрунканид обоснованные, на наш взгляд, родственные взаимоотношения между родами и подсемействами показаны сплошной линией, предположительные — пунктирной. Изучение онтогенезов родов проводилось нами в шлифах (в продольных сечениях). Результаты исследований по тальманнинеллам и роталипорам изложены в статье, касающейся систематики и филогении этих родов (Маслакова, 1961). Данные по онтогенетическому развитию преглоботрункан, ругоглобигерин, глоботрунканелл и абатомфалюсов имеются в виде фотографий шлифов в работе, посвященной строению стенки раковины глоботрунканид (Маслакова, 1963). Наше мнение о происхождении тицинелл и хельветоглоботрункан от хедбергелл, а также глоботрункан от преглоботрункан основывается на наличии между этими родами переходных форм.

Подсемейство Rotaliporinae является наиболее древним и весьма разнообразным по своим морфологическим особенностям строения раковины. Объем этого подсемейства мы принимаем в следующем составе:

1) *Rotalipora Brotzen*, 1942 (тип рода *Rotalipora turonica* Brotzen, 1942).

2) *Hedbergella* Bronnimann et Brown, 1958 (тип рода *Anomalina lorneina* d'Orbigny var. *trocoidea* Gandolfi, 1942).

Синоним: *Planogyrina* Zacharova, 1961 (тип рода *Globigerina gaultina* Morozova, 1948).

3) *Praeglobotruncana* Bermudez, 1952 (тип рода *Globorotalia delrioensis* Plummer, 1931).

Синоним: *Rotundina* Subbotina, 1953 (тип рода *Clobotruncana stephani* Gandolfi, 1942).

4) *Ticinella* Reichel, 1949 (тип рода *Anomalina roberti* Gandolfi, 1942).

5) *Thalmanninella* Sigal, 1948 (тип рода *Thalmanninella brotzeni* Sigal, 1948).

6) *Helvetoglobotruncana* Reiss, 1957 (тип рода *Globotruncana helvetica* Bolli, 1945).

7) *Clavihedbergella* Banner et Blow, 1959 (тип рода *Hastigerinella suboretacea* Tappan, 1943). Этот род изучен слабо.

К подсемейству Globotruncaninae относятся два рода:

1) *Globotruncana* Cushman, 1927 (тип рода *Pulvinulina arca* Cushman, 1926).

Синонимы: *Rosalinella* Marie, 1941 (тип рода *Rosalina linneiana* d'Orbigny, 1839; *Marginotruncana* Hofker, 1956 (тип рода *Rosalina marginata* Reuss, 1845).

2) *Globotruncanita* Reiss, 1957 (тип рода *Rosalina stuarti* Lapparent, 1918).

Объем рода *Globotruncana* в настоящее время недостаточно ясен. В современной литературе к глоботрунканам относятся многочисленные виды, различающиеся между собой формой раковины (уплощенные с обеих сторон, выпуклые со спиральной или пупочной стороны), характером периферического края (однокилевые, двукилевые, с шипами на концах камер) и, по всей вероятности, особенностями строения устья, изучение которого представляет значительные трудности. Можно предполагать, что дальнейшее детальное исследование рассматриваемой группы фораминифер позволит уточнить объем, скорее всего, сборного рода.

Подсемейство Rugoglobigerinininae принимается нами в следующем составе:

1) *Rugoglobigerina* Bronnimann, 1952 (тип рода *Clobigerina rugosa* Plummer, 1926).

2) *Kuglerina* Bronnimann et Brown, 1955 (тип рода *Rugoglobigerina rugosa* Plummer *rotundata* Bronnimann, 1952).

3) *Bucherina* Bronnimann et Brown, 1955 (тип рода *Bucherina sandidgei* Bronnimann et Brown, 1955).

4) *Rugotruncana* Bronnimann et Brown (тип рода *Rugotruncana tilevi* Bronnimann et Brown, 1955).

5) *Trinitella* Bronnimann, 1952 (тип рода *Trinitella scotti* Bronnimann, 1952).

6) *Plummerita* Bronnimann, 1952 (тип рода *Rugoglobigerina* (*Plummerella*) *hantkeninoides* Bronnimann, 1952).

Каждый из перечисленных родов этого подсемейства нуждается в дальнейшем изучении, поскольку в настоящее время существуют разные точки зрения относительно их объема.

Подсемейство Globotruncanellinae subfam. nov. представляет особую филогенетическую ветвь в развитии глоботрунканид. Составляющая ее группа форм характеризуется рядом признаков, свойственных только этой группе. Все это позволило нам выделить ее в качестве нового подсемейства, название которому дается по роду *Globotruncanella* Reiss, 1957. Ниже приводится описание этого подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО GLOBOTRUNCANELLINAE SUBFAM. NOV.

Раковина спирально-коническая, уплощенная с обеих сторон. Главное устье пупочно-внутрикраевое с длинной слабо или сильно изогнутой губой. Дополнительные устья отсутствуют или имеются реликтовые устья. Пупок узкий. Периферический край с одним или двумя килями. Септальные швы на спиральной стороне двуконтурные, на пупочной — вдавленные радиальные. Околопупочные валики отсутствуют. Стенка раковины известковая пористая с тонкой радиально-лучистой микроструктурой. Первичная стенка двуслойная, с однослойным типом вторичного утолщения наружной стенки камер. Поверхность раковины мелкошиповатая или шероховатая с ребрышками на поверхности камер.

Состав подсемейства: 1) *Globotruncannella* Reiss, 1957 (тип рода *Globotruncana citae* Bolli, 1951).

2) *Globotruncanita* Reiss, 1957 (тип рода *Rosalina stuarti* Lapparent, 1918).

Сравнение. От подсемейства Globotruncaninae отличается однослойным утолщением наружной стенки камер, положением главного устья, узким пупком и отсутствием околопупочных валиков; от подсемейства Rugoglobigerininae — типом утолщения наружной стенки, пупочно-внутрикраевым главным устьем и узким пупком.

Распространение. Верхний мел: верхний сеноман — маастрихт.

В истории развития глоботрунканид можно выделить четыре этапа. Первый из них соответствует апту (возможно, и позднему баррему), нижнему и среднему альбу. Для него характерно первое появление глоботрунканид и преимущественное развитие хедбергелл. Второй этап охватывает позднеальбское и сеноманское время, характеризующееся расцветом представителей подсемейства Rotaliporinae. Начиная с позднего альба роталипорины быстро развиваются: появляются преглоботрунканы, тицинеллы и затем тальманнинеллы. В позднесеноманское время возникли и получили наиболее пышное развитие роталипоры. К этому же времени приурочено и появление первых представителей глоботрунканелл. Третий этап развития глоботрунканид отвечает турон-сантонскому времени. С начала этого этапа обособляются две крупные ветви глоботрунканид, соответствующие подсемействам Globotruncaninae и Rugoglobigerininae. Главную роль на этом этапе играли глоботрунканы и ругоглобигерины. Четвертый этап охватывает кампанский и маастрихтский века. В это время интенсивно развивались представители подсемейств Globotruncaninae, Globotruncanellinae и Rugoglobigerininae: происходила наибольшая специализация признаков, появился ряд новых родов, которые не выходят за пределы рассматриваемого этапа. Глоботрунканиды в это время достигли наиболее крупных размеров.

Семейство Globotruncanidae в ходе эволюции распалось на четыре подсемейства: Rotaliporinae, Globotruncaninae, Rugoglobigerininae и Globotruncanellinae. Подсемейство Rotaliporinae существовало с аптского (возможно, позднебарремского) времени по маастрихт включительно. Развитие его шло в нескольких направлениях. Основной филогенетический ряд составляют роды *Hedbergella* — *Praeglobotruncana* — *Rotalipora*. Внутри этого ряда изменения шли по пути уплощения раковины с обеих сторон с образованием периферического киля и возникновения дополнительных шовных устьев. Довольно крупной боковой ветвью является ряд *Hedbergella* — *Ticinella* — *Thalmanninella*, который развивался в направлении расширения пупка и возникновения в нем дополнительных устьев, а также уплощения раковины и образования киля. Второй боковой ветвью является ряд *Hedbergella* — *Clavihedbergella*, для которого характерно изменение формы камер за счет вытягивания их в радиальном направлении.

Подсемейство Globotruncaninae развивалось на протяжении от турона по маастрихтский век. Предковым родом его является *Praeglobotruncana*. Эволюция глоботрунканин шла по пути усложнения строения устья, изменения периферического края (уменьшения числа килей) и изменения формы раковины. Филогенетический ряд составляют роды *Globotruncana* — *Globotruncanita*. Можно предполагать, что дальнейшее детальное изучение рассматриваемого подсемейства приведет к установлению новых форм, которые расширят наши представления об особенностях развития этой весьма разнообразной в морфологическом отношении группы фораминифер.

Подсемейство Rugoglobigerininae существовало с турона по маастрихтский век. Предком его является род *Hedbergella*, от которого произошли ругоглобигерины. Степень изученности этого подсемейства еще недостаточна. Существующие у нас представления о взаимоотношениях входящих в него родов позволяют считать, что эволюция этой группы шла в нескольких направлениях. Основной филогенетический ряд

Таблица

Классификация глоботрунканид по данным различных авторов

BROTZEN, 1942		BERMUDEZ, 1952		BRONNIMANN, BROWN, 1955		HOFKER, 1956		МОРОЗОВА, 1957		BOLLI, LOEBLICH, TAPPAN, 1957		
											Род	Синоним
Globotruncaninae subfam. nov.	*Globotruncana* Cushman, 1927	Globotruncaninae Brotzen	*Globotruncana* Cushman, 1927	Globotruncanidae Brotzen	*Globotruncana* Cushman, 1927	Globotruncaninae subfam. nov.	*Globotruncana* Cushman, 1927	Globotruncanidae fam. nov.	*Globotruncana* Cushman, 1927	Globotruncanidae Brotzen	*Globotruncana* Cushman, 1927	*Rosalinella* Marie, 1941
					Praeglobotruncana Bermudez, 1952							*Bucherina* Bronn. et Brown, 1955
	Globorotalia Cushman, 1927				*Rotalipora* Brotzen, 1942							*Rugotruncana* Bronn. et Brown, 1955
												Marginotruncana Hofker, 1956
	Rotalipora gen. nov.		*Thalmanninella* Sigal, 1948		*Ticinella* Reichel, 1949		*Rotalipora* Brotzen, 1942		*Rotalipora* Brotzen, 1942		*Rugoglobigerina* Bronn., 1952	*Plummerita* Bronn., 1955
					Thalmanninella Sigal, 1948							*Trinitella* Bronn., 1955
	Globorotalites gen. nov.				*Rugoglobigerina* Bronn., 1952							? *Kulerina* Bronn., 1955
					Trinitella Bronn., 1952						*Abathomphalus* gen. nov.	
	Cymbaloporetta Cushman, 1928		*Truncorotalia* Cushman et Bermudez, 1949		*Plummerita* Bronn., 1952		*Thalmanninella* Sigal, 1948			Globorotaliidae Cushman	*Praeglobotruncana* Berm., 1952	*Rotundina* Subb., 1953
	Cymbalopora Hagenow, 1842				*Hedbergina* gen., nov.							? *Hedbergina* Bronn. et Brown, 1955
					Kuglerina gen. nov.				*Rotundina* Subbotina, 1953		*Rotalipora* Brotzen, 1942	*Thalmanninella* Sigal, 1948
	Cymbaloporella Cushman, 1927		*Praeglobotruncana* gen. nov.		*Bucherina* gen. nov.		*Marginotruncana* gen. nov.					*Ticinella* Reichel, 1949
											Truncorotaloides Bronn. et Berm., 1953	
	? *Tretomphalus* Moebius, 1880				*Rugotruncana* gen. nov.						*Globorotalia* Cushman, 1927	

Продолжение таблицы

REISS, 1957	SIGAL, 1958			СУББОТИНА, 1959		BANNER, BLOW, 1959				LOEBLICH, TAPPAN, 1961		
		Род	Синоним				Род	Подрод	Синоним		Род	Синоним
Globotruncaninae Brotzen	Globotruncanidae Brotzen	Globotruncana Cushman, 1927		Globotruncaninae Brotzen	Globotruncana Cushman, 1927	Globotruncanidae Brotzen	Globotruncana Cushman, 1927	Globotruncana Cushman, 1927	Globotruncanita Reiss, 1957	Globotruncanidae Brotzen	Не рассматривались	
					Rotalipora Brotzen, 1942			Rugotruncana Bronn. et Brown., 1955	Bucherina Bronn. et Brown, 1956			
					Ticinella Reichel, 1949		Rugoglobigerina Bronn., 1952	Rugoglobigerina Bronn., 1952	Kuglerina Bornn., 1955			
		Rugoglobigerina Bronn., 1952			Thalmanninella Sigal, 1948			Trinitella Bronn., 1955				
					Rugoglobigerina Bronn., 1952			Plummerita Bronn., 1955				
		Hedbergina Bronn. et Brown., 1955			Acarinina Subb., 1953							
					Turborotalia Cushm. et Berm., 1949							
					Cribrogloborotalia Cushm. et Berm., 1936	Hantkeninidae Cushman	Abathomphalus Bolli, Loeblich, Tapp., 1957			Rotaliporidae Sigal	Rotaliporinae Sigal	Rotalipora Brotzen, 1942
					Cycloloculina Heron-Allen et Earland, 1908							Thalmanninella Sigal, 1948
					Sherbornina Chapman, 1922		Rotalipora Brotzen, 1942		Thalmanninella Sigal, 1948			Ticinella Reichel, 1949
					Praeglobotruncana Berm., 1952		Ticinella Reichel, 1949		Helvetoglobotruncana Reiss, 1957		Hedbergellinae subfam. nov.	Praeglobotruncana Berm., 1952
					Globorotalia Cushman, 1927		Praeglobotruncana Berm., 1952	Praeglobotruncana Berm., 1952	Globotruncanella Reiss, 1957			Hedbergella Bronn. et Brown, 1958
					Truncorotalia Cushm. et Berm., 1949			Hedbergella Bronn. et Brown, 1958				
								Clavihedbergella subgen. nov.				Clavihedbergella Banner et Blow, 1959
Globotruncana Cushman, 1927												
Praeglobotruncana Berm., 1952												
Rotalipora Brotzen, 1942												
Thalmanninella Sigal, 1948												
Ticinella Reichel, 1949												
Planomalina Loeblich et Tappan, 1946	Rotaliporidae fam. nov.	Rotalipora Brotzen, 1942	Thalmanninella Sigal, 1948									
Globotruncanella gen. nov.		Ticinella Reichel, 1949										
Helvetoglobotruncana gen. nov.												
Globotruncanita gen. nov.		Bilicinella Sigal, 1956										

составляли роды *Rugoglobigerina — Kuglerina — Bucherina.* Развитие этого ряда шло по пути резкого увеличения высоты раковины и изменения оси ее завивания с дальнейшим уплощением спиральной стороны раковины. Кроме основного ряда существовали три боковые ветви, представленные родами *Rugotruncana, Trinitella* и *Plummerita.* Для ветви *Rugoglobigerina — Rugotruncana* характерно образование двух периферических килей без изменения сферической формы камер. Развитие ряда *Rugoglobigerina — Trinitella* шло в направлении изменения формы нескольких последних камер за счет уплощения их со спиральной стороны раковины. Третья ветвь *Rugoglobigerina — Plummerita* также развивалась в сторону изменения формы камер, но за счет вытягивания их в радиальном направлении.

Подсемейство Globotruncanellinae развивалось в течение почти всей позднемеловой эпохи (от позднего сеномана по маастрихтский век). Предковым родом его является *Hedbergella.* Развитие этого подсемейства шло в направлении уплощения раковины и увеличения поверхности ее за счет увеличения числа килей на периферическом крае раковины, а также усложнения строения устья. Филогенетический ряд его составляют роды *Globotruncanella — Abathomphalus.*

ЛИТЕРАТУРА

Захарова-Атабекян Л. В. 1961. К ревизии систематики глоботрунканид и предложение нового рода *Planogyrina* gen. nov.— Докл. АН Арм. ССР, т. 32, № 1.

Маслакова Н. И. 1961. К систематике и филогении родов *Thalmanninella* и *Rotalipora* (*Foraminifera*).— Палеонт. ж. АН СССР, № 1.

Маслакова Н. И. 1962. Об объеме и систематическом положении рода *Hedbergella* (фораминиферы).— Бюлл. МОИП, отд. геол., № 6.

Маслакова Н. И. 1963. Строение стенки раковины глоботрунканид.— Вопр. микропалеонтол., № 7.

Морозова В. Г. 1957. Надсемейство форамминифер Globibgerinidea superfam. nova и некоторые его представители.— Докл. АН СССР, т. 114, № 5.

Субботина Н. Н. и др. 1959. Отряд Rotaliida. Основы палеонтологии. Простейшие.

Banner F. and Blow W. 1959. The classification and stratigraphical distribution of the Globigerinaceae.— Paleontology, v. 2.

Bermudez P. 1952. Estudio sistematico de los Foraminiferos Rotaliformes. Venezuela Minist. Minas e Hidrocarb.— Bol. Geol., v. 2. N 4.

Bolli H., Leoblich A. and Tappan H. 1957. Planktonic Foraminiferal families Hantkeninidae, Orbulinidae, Gioborotaliidae and Globotruncanidae.— Bull. U. S. Nat. Mus., N 215.

Bronnimann P. and Brown N. 1955. Taxonomy of the Globotruncanidae.— Eclogae geol. helv., v. 48.

Bronnimann P. and Brown N. 1958. Taxonomy of the Globotruncanidae. Remarks.— Micropaleontol., v. 4, N 2.

Brotzen F. 1942. Die Foraminiferen Gattung Gavellinella nov. gen. und die Systematik der Rotaliformes.— Sver. geol. undersökn., Arsbok 36. N. 8, ser. C, N. 451.

Harlton B. 1927. Some Pennsylvanian Foraminifera from the Glenn formation of Southern Oklahoma.— J. Paleont., v. I.

Hofker J. 1956. Die Globotruncanen von Nordwest Deutschland und Holland.— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl., Bd. 103, N 3.

Loeblich A. and Tappan H. 1961. Cretaceous planktonic Foraminifera. Part I — Cenomanian. Micropaleontol., t. 7, N. 3.

Orbigny A. 1839. Foraminiferes. In: Ramon de la Sagra. Histoire physique, politique et naturelle de L'île de Cuba. Paris.

Reiss Z. 1957. The Bilamellidea nov. superfam., and rémarks on Cretaceous Globorotaliids.— Contr. Cushm. Found. Foram. Res., v. 8, pt. 4.

Sigal J. 1958. La classification actuelle des familles de Foraminiferes planctoniques du Crétace.— Compt. rend. Soc. géol. France, N. 12.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

Е. К. ШУЦКАЯ

(Всесоюзный научно-исследовательский геологоразведочный нефтяной институт)

ВИДОВЫЕ КРИТЕРИИ НИЖНЕПАЛЕОГЕНОВЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *GLOBIGERINA*

Как известно из многих работ, в том числе и специально посвященных планктонным фораминиферам (Субботина, 1953; Loeblich and Tappan, 1957), род *Globigerina* характеризуется следующими признаками: 1) трохоидной раковиной с различной высотой спирали от низко- до высокотрохоидной, образованной двумя с половиной — тремя оборотами; 2) выпуклыми камерами от шаровидных до уплощенно-выпуклых, но не плоских (их число изменяется от трех до шести — восьми); 3) углубленными, тонкими или более плоскими швами; 4) плотно сомкнутыми или разомкнутыми с образованием пупка пупочными концами камер; 5) округлым наружным краем без перегиба между спинной и брюшной сторонами; 6) устьем щелевидной или полулунной формы, расположенным на брюшной стороне, либо непосредственно над пупком, либо вдоль внутреннего края последней камеры; 7) ячеистой стенкой с различным диаметром, частотой и формой ячеек.

При описании видов обычно отмечается форма раковины в плане, степень трохоидности, число оборотов спирали, высота и размеры начальных оборотов, число камер в начальных и особенно в последнем обороте, форма камер, характер их возрастания и расположения, форма швов, величина и форма пупка, очертание наружного края, форма и положение устья (пупочное или краевое) величина пор, толщина стенки. Сведения о размерах раковины сводятся к указанию величины диаметра и толщины (высоты) раковины.

Несмотря на казалось бы достаточно исчерпывающий набор признаков, видовая диагностика глобигерин крайне затруднительна, особенно для палеонтолога, не имеющего возможности производить углубленные исследования. Только наиболее характерные виды определяются однозначно, в то время как значительная часть встречающихся глобигерин (а в нижнем палеогене, особенно в фациях открытого моря, род *Globigerina* чрезвычайно обилен) либо совершенно не учитывается, либо относится к тому или иному виду без должного обоснования.

Путаница в понимании объема вида возникает не только в процессе определительской работы. Она отчетливо видна и в исследованиях, целиком посвященных планктонным фораминиферам, в которых можно видеть, что к одному и тому же виду отнесены совершенно различные, ничего общего между собой не имеющие особи. Поясним сказанное примерами.

Болли (Bolli, 1957a, стр. 72, табл. 15, рис. 24—26) выделил новый вид *Globigerina prolata* в нижнеэоценовых отложениях верхней части формации лизард спрингс (Lizard springs) о-ва Тринидад. Вид характеризуется быстрым возрастанием камер последнего оборота, их сводным расположением и, главное, краевым устьем, начинающимся на брюшной стороне и продолжающимся в виде полулунного зияющего отверстия почти до середины наружного края. Надустьевая поверхность последней камеры при этом уплощена, а ее боковая сторона имеет вытянутую в ширину форму. В одновременно изданной другой работе того же автора (Bolli, 1957b, стр. 162, табл. 35, рис. 7a, в) под видом *G. prolata* в более молодых отложениях понимается компактная раковина с постепенно возрастающими камерами между разомкнутыми пупочными концами которых имеется небольшое пупочное углубление, а непосредственно под ним полулунное центральное устье (рис. 1). Остается непонятным в данном случае принцип видовой диагностики автора.

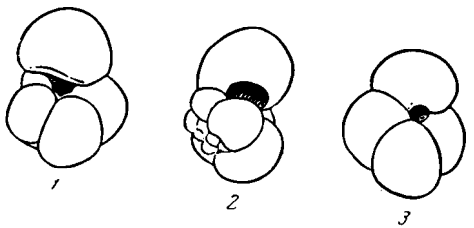


Рис. 1. Вид *Globigerina prolata* Bolli в понимании автора вида

1,2 — голотип, зона *Globorotalia formosa formosa* формации лизард спрингс (Lizard Springs); *3* — экземпляр из зоны Globorotalia palmerae, отнесенный автором к тому же виду

В работе Берггрина (Berggren, 1959—1960) изменчивость вида *G. ueguaensis* понимается крайне широко. Помимо типичных четырехкамерных раковин с центральным устьем в него включаются и трехкамерные особи с краевым устьем (рис. 2). Яркой иллюстрацией отсутствия четких критериев при видовом определении глобигерин является широкая трактовка вида *G. triloculinoides*, что хорошо видно хотя бы из работы Лёблич и Таппан (1957). К этому виду отнесены (рис. 3) почти все трех- и трех с половиной камерные глобигерины независимо от формы раковины, относительных размеров расположения и формы камер, размеров последней камеры, строения устья и пр. Подобных примеров широкого понимания вида у глобигерин можно привести громадное количество.

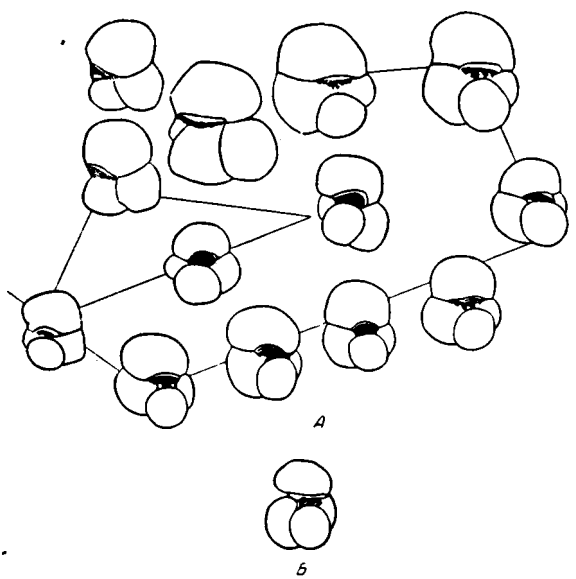


Рис. 2. Изменчивость *Globigerina yeguaensis* Weinzierl et Applin (по Берггрину)

A — изменчивость *G. yeguaensis* из типичного разреза формации лодо (Lodo) в Калифорнии, *B* — голотип *G. yeguaensis*

Совершенно очевидно, что существующие видовые критерии настолько расплывчаты, что однозначное определение вида у глобигерин в большинстве случаев практически невозможно. Широко распространенное

мнение о чрезвычайной изменчивости представителей этого рода также во многом объясняется нечеткостью видовых диагнозов.

При изучении датских и нижнепалеогеновых глобигерин и мы неизбежно столкнулись с достаточно сложными вопросами видовой диагностики. Обширный материал, на базе которого сделана данная работа,

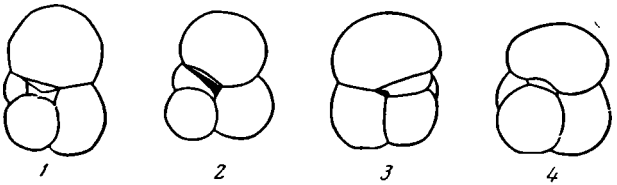


Рис. 3. *Globigerina triloculinoides* Plummer в понимании Лёблич и Таппан

1 — голотип; *2* — экземпляр (табл. 41, фиг. 2*b*) из формации мак брайд (Mc Bryde) — слои с *Globoconusa daubjergensis* (датский ярус); *3* — экземпляр (табл. 52, фиг. 3) из формации винсентаун (Vincentawn) — слои с *Acarinina subsphaerica* верхнего палеоцена; *4* — экземпляр (табл. 47, фиг. 2*в*) из формации солт маунтен (Salt Mountain) — вероятно низы нижнего эоцена

и примененный метод массового микрофотографирования позволили изучить морфологическое строение большого числа видов и громадное количество особей каждого вида. Наличие фотографий значительно облегчило восприятие и освоение всего материала. Его анализ показал, что

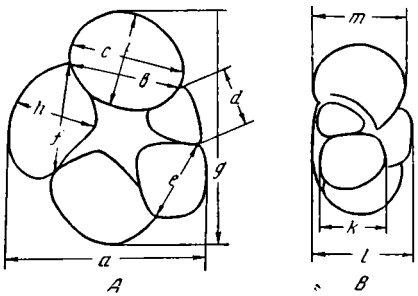


Рис. 4. Схема элементов спирали раковины рода *Globigerina*

A — вид с брюшной стороны; *B* — вид с наружного края. *a* — ширина первых камер последнего оборота или ширина раковины, *b*—длина основания последней камеры, *c*—длина середины последней камеры, *d* — длина половинной камеры, *e* — длина первой полной камеры последнего оборота, *f*— длина предпоследней камеры, *g* — длина раковины, *h* — ширина предпоследней камеры, *i*—ширина предпоследней камеры, *k* — высота раковины в области первых камер последнего оборота, *l*—высота раковины в области предпоследней камеры последнего оборота; *m* — высота последней камеры

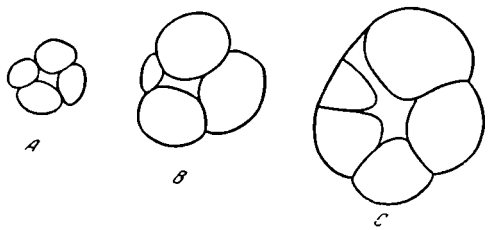


Рис. 5. Метрическая изменчивость раковины рода *Globigerina*

A — мелкая раковина длиной менее 0,3 *мм*; *B* — средняя раковина длиной 0,3—0,4 *мм*; *C* — крупная раковина длиной более 0,4 *мм*

для каждого вида характерны свои определенные закономерности развития спирали и внутривидовая изменчивость далеко не столь широка, как это обычно считается.

Рассмотрим последовательно все морфологические признаки представителей рода *Globigerina*. Схема развития спирали раковины глобигерин нами принята по работе Н. Н. Субботиной (1953) с некоторыми необходимыми добавлениями (рис. 4).

Размеры раковины. У взрослых особей прежде всего обращают на себя внимание размеры раковины. Обычно в описательных работах встречаются такие определения, как мелкая раковина, крупная

раковина, причем цифровых критериев в эти понятия не вкладывается. Представляется целесообразным для них принять какие-то цифровые величины (рис. 5). Так, мелкая раковина не должна превышать 0,3 *мм*, крупная может быть свыше 0,4 *мм*. Промежуточные значения (0,3—0,4 *мм*) принадлежат раковинам средней величины, характерным для наибольшего числа видов.

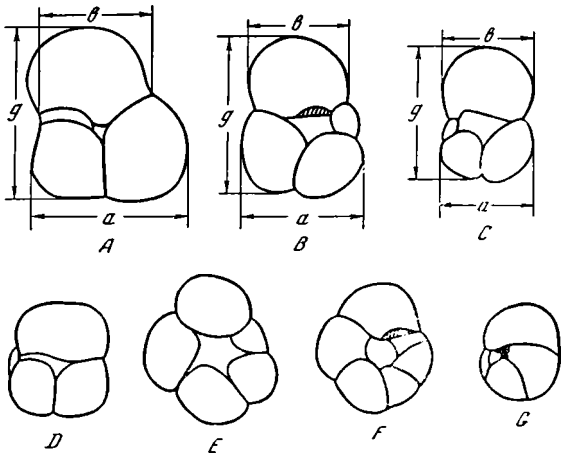


Рис. 6. Форма раковины рода *Globigerina*, отражающая закономерности развития спирали

A — субтреугольная раковина с отношением длины раковины (*д*) к ширине первых камер последнего оборота (*а*) — коэффициентом удлиненности — меньше 1,2, а ширины этих камер (*а*) к длине основания последней камеры (*в*) — коэффициентом расширенности — больше 1,2; *B* — овальная раковина с коэффициентом удлиненности и коэффициентом расширенности больше 1,2 *C* — продолговатая раковина с коэффициентом удлиненности больше 1,2, а коэффициентом расширенности равным 1; *D* — субквадратная трехкамерная раковина с параллельными сторонами; *E* — субквадратная пятикамерная раковина с почти параллельными сторонами; *F* — округлая раковина; *G* — субсферическая раковина.

Наблюдения над размерами взрослых особей одного и того же вида показывают, что этот признак является одним из наиболее изменчивых; как это и отмечается Н. Н. Субботиной, например, для *Globigerina trivialis*. Однако в ряде случаев размеры раковины входят наряду с другими признаками в диагноз вида (мелкие размеры *G. nana* Chalilov, *G. angipora* Stache, крупные размеры *G. eocaena* Gümb., *G. corpulenta* Subbotina).

Существенное значение имеет наблюдение над изменением величины раковины у представителей какой-либо группы видов или подвидов, взятых из различных слоев даже сравнительно небольшого стратиграфического диапазона. Примером может служить группа *G. quadrata* White (табл. I) из верхнедатских (зона *Acarinina inconstans*) и нижнепалеоценовых (зона *Globorotalia angulata*) отложений Северного Кавказа. В нижней части зоны *Acarinina inconstans* встречаются раковины, размеры которых в среднем не превышают 0,4 *мм*, т. е. здесь обычно присутствуют раковины средней величины (*G. quadrata* White morpha — табл. I, фиг. 3*а* — *в*). Мелкие формы не встречаются. Выше по разрезу в отложениях той же зоны, в ее средней части выделяется слой, в котором весьма близкие по строению раковины обладают очень крупными размерами — в среднем около 0,5 *мм* (*G. quadrata subquadrata* Morosova — табл. I, фиг. 2*а* — *в*). Наконец, в самой верхней части зоны и в нижнем палеоцене появляются типичные представители *G. quadrata quadrata* White, которые по размерам раковины можно отнести к категории мелких (в среднем около 0,3 *мм* — табл. I, фиг. 1*а* — *в*). Возможно, что различие в размерах двух первых из указанных особей объясняется принадлежностью к разным генерациям, так как у *G. quadrata* White morpha наблюдается очень небольшая начальная камера. Но отличие в размерах типичного вида, имеющего крупную начальную камеру, и подвида *G. quadrata subquadrata* также с крупной начальной камерой приобретает значение систематической категории.

Форма раковины — один из ведущих признаков, зависящий от закономерностей развития спирали и специфический для вида. Форма раковины прежде всего определяется отношением ее длины к ширине — коэффициентом удлиненности и отношением ширины раковины к длине основания последней камеры, или к длине середины этой камеры — коэффициентом расширенности. Среди глобигерин различаются:

1) Субтреугольные раковины (рис. 6, *A*) с коэффициентом расширенности больше 1,2 при относительно небольшом (1—1,2) коэффициенте удлиненности; очертание раковины в плане близко к треугольному. Такая форма возможна у 3—3$^1/_3$-камерных раковин и встречается редко. Она отчетливо выражена у *Globigerina triangularis* White.

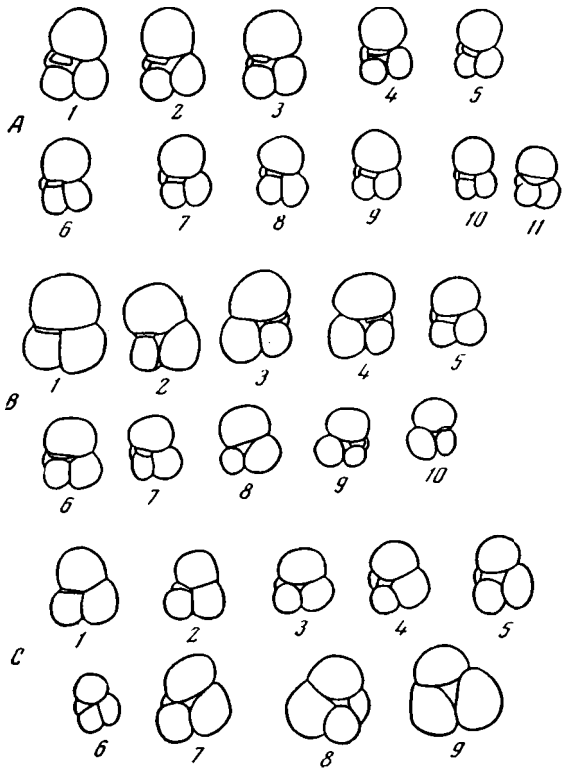


Рис. 7. Изменчивость *Globigerina triloculinoides* Plummer, *G. pseudotriloba* White и G. triagularis White

A — *G. triloculinoides* (11 — голотип); *B* — *G. pseudotriloba* (10 — голотип); *C* — *G. triangularis* (9 — голотип)

2) Овальные раковины (рис. 6, *B*) с коэффициентом расширенности больше 1,2 при коэффициенте удлиненности тоже больше 1,2. Очертание раковины в плане близко к овалу. Широко распространенная форма, наблюдающаяся у большинства глобигерин от трехкамерных, например *G. triloculinoides* Plum. до пятикамерных *G. pseudobulloides* Plum.

3) Продолговатые раковины (рис. 6, *C*) с коэффициентом удлиненности больше 1,2 и с практически параллельными боковыми сторонами. Эта форма свойственна только 3—3$^1/_2$-камерным раковинам.

Наблюдение над большим числом особей, извлеченных из образцов, послойно отобранных в многочисленных разрезах датского яруса и нижнего палеоцена Центрального и Восточного Предкавказья и Западной Туркмении, показывает, что начиная с верхнедатских отложений (зоны *Acarinina inconstans*) к типичным *Globigerina triloculinoides* Plummer, имеющим овальную форму раковины, присоединяются особи с продолговатой (табл. II, фиг. 1 *а — в*) раковиной (*G. triloculinoides prolonga* Schutzkaja subsp. nov.). В более древних слоях датского яруса глобигерин с продолговатой формой раковины вообще не отмечается. Особенное значение они приобретают в верхней части верхнего палеоцена (зона *Acarinina acarinata*) и в нижнем эоцене.

Значение коэффициентов удлиненности и расширенности для характеристики формы раковины и для видовой диагностики особей однотипных по форме отчетливо видно при статистической обработке. Сравнение производится на видах с одинаковым числом камер в последнем обороте. Для примера взяты три вида с 3—3$^1/_2$-камерными раковинами:

овальные *Globigerina triloculinoides* Plummer и *G. pseudotriloba* White и субтреугольная *G. triangularis* White. Измерения производились на контурных зарисовках, частично приведенных на рис. 7, сделанных при помощи рисовального аппарата.

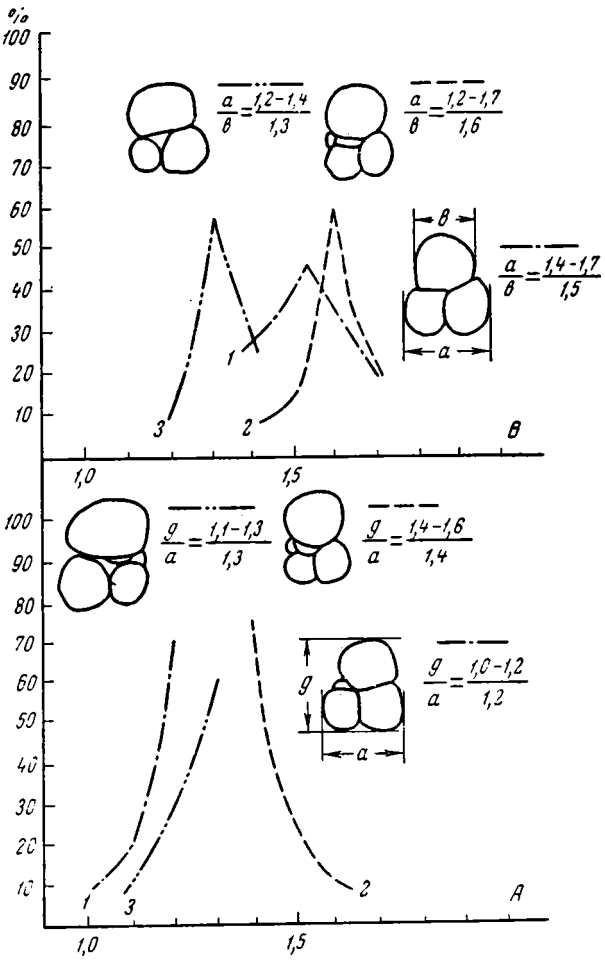


Рис. 8. Графики коэффициентов удлиненности—отношение длины раковины (*g*) к ее ширине (*a*) и расширенности—отношение ширины (*a*) к длине основания последней камеры (*b*) у глобигерин с овальной и субтреугольной формой раковины

А. 1 — *G. triangularis* White, субтреугольная раковина с коэффициентом удлиненности до 1,2; 2 — *G. triloculinoides* Plummer, овальная раковина с коэффициентом удлиненности 1,4; 3 — *G. pseudotriloba* White, овальная раковина с коэффициентом удлиненности 1,3. *В*. 1 — *G. triangularis*, субтреугольная раковина с коэффициентом расширенности 1,5; 2—*G. triloculinoides*, овальная раковина с коэффициентом расширенности 1,6; 3 — G. pseudotriloba, овальная раковина с коэффициентом расширенности 1,3

Результаты обработки, изображенные графически (рис. 8), показывают, что субтреугольная форма раковины характеризуется большим коэффициентом рисширенности (1,5) при сравнительно малом коэффициенте удлиненности (до 1,2), в то время как овальные раковины являются более вытянутыми (коэффициент удлиненности больше 1,2). Вместе с тем и виды с овальной раковиной различаются между собой относительно небольшим (1,3) и более значительным (1,6) коэффициентом расширенности.

Понятие о форме раковины включает понятие и об очертании ее контура. Виды с показателями, типичными для субтреугольной формы, но имеющие овальное очертание контура, должны относиться к овальным.

4) Субквадратные раковины так же, как и продолговатые характеризуются параллельными сторонами. Однако коэффициент удлиненности у трехкамерных субквадратных раковин (только они и могут сравниваться с продолговатыми) близок к 1 (рис. 6, *D*) — длина раковины почти равна ширине начальных камер последнего оборота. Одной из характерных малокамерных (3—3$^1/_2$ камеры) глобигерин с субквадратной

раковиной является *Globigerina veliscoensis* Cushm. Субквадратная форма встречается и у более многокамерных глобигерин (*G. quadrata* White — 4—4$^1/_2$ камеры в последнем обороте, *G. eocaena* Cümb.— 4—4$^1/_2$ камеры в последнем обороте и др.). Коэффициент удлиненности у них несколько выше единицы, но параллельность сторон отчетливо выражена (рис. 6, *E*).

5) Округлые раковины (рис. 6, *F*) характеризуются ровным или фестончатым контуром, приближающимся по очертанию к кругу. В той или иной степени они уплощены. Наряду с вполне округлыми раковинами встречаются и несколько более овальные с коэффициентом удлиненности менее 1,2, но больше 1. К числу округлых раковин относятся такие виды, как *Globigerina collactea* Loeblich et Tappan, *G. trivialis* Subbotina, *G. bulloides* Orb. и др.

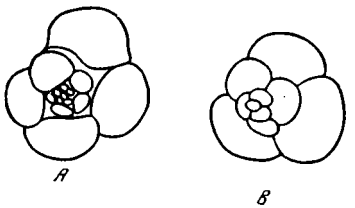


Рис. 9. Строение начальной части раковины у глобигерин

А — роталиевидное навивание начальных камер, *В* — глобигериновидное навивание начальных камер

6) Субсферические раковины (рис. 6, *G*) отличаются от округлых тем, что у них все три измерения—длина, ширина и высота раковины почти одинаковы. Представление о форме таких компактных раковин дает *G. angipora* Stache. Встречаются они очень редко.

Строение начальной части. Особо важным генетическим признаком у глобигерин, как и у всех прочих групп беспозвоночных, является строение начальной части раковины. У глобигерин различаются роталиевидное и глобигериновидное строение начальной части (рис. 9). Определение «роталиевидное навивание начальных камер» заимствовано из работы Н. Н. Субботиной (1953), где оно применено для глобороталий.

При роталиевидном навивании (рис. 9, *А*) камеры первого оборота очень мелкие, имеют равную величину, плотно прикасаются друг к другу, образуя завиток вокруг начальной камеры. Камеры второго оборота более крупные, но постепенно увеличиваются по мере роста спирали. Их высота почти одинакова. Если начальная часть образована одним оборотом, то он также характеризуется постепенным и равномерным возрастанием камер. Роталиевидное навивание наблюдается у *Globigerina pseudobulloides* Plum., *G. quadrata* White и др.

Глобигериновидное строение начальной части (рис. 9, *В*) отличается неправильным, клубкообразным навиванием начальных камер, размеры которых неравномерно и быстро возрастают. Высота камер при этом различная (*Globigerina trivialis* Subbotina, *G. bulloides* Orb. и др.).

Одноплоскостное и разноплоскостное развитие спирали. У одних видов поздняя часть спирали (последний оборот) завивается в одной плоскости с начальными оборотами, у других — в разных плоскостях. Это наблюдается как среди видов с роталиевидным строением начальной части, так и с глобигериновидным. Одноплоскостное навивание всех оборотов при роталиевидном строении начальной части (рис. 10, *А*) наблюдается у *Globigerina pseudobulloides* Plummer., *G. quadrata* White, *G. balchanensis* Schutzkaja, sp. nov. и др. Разноплоскостное навивание ранних и последнего оборотов (рис. 10, *В*) отчетливо выражено у датского вида *G. edita* Subbotina. У раковин с глобигериновидным строением начальной части обычно наблюдается разноплоскостное навивание оборотов (рис. 10, *D*) — *Globigerina trivialis Subbotina, G. officinalis* Subbotina, *G. bulloides* Orb., *G. pseudoeocaena* Subbotina, *G. turcmenica* Chalilov и др. Однако встречаются и виды, обычно это трехкамерные формы, у которых начальная часть

(рис. 10, *C*) практически не выступает над поздним оборотом (*G. triangularis* White и др.).

Число камер в последнем обороте. Д. М. Халилов (1956) большое значение придает числу камер в начальной части — признак, который пока нами не учитывался. Для диагностики глобигерин важно также и число камер в поздней части раковины. Вслед за Н. Н. Субботиной мы считаем его одним из ведущих признаков.

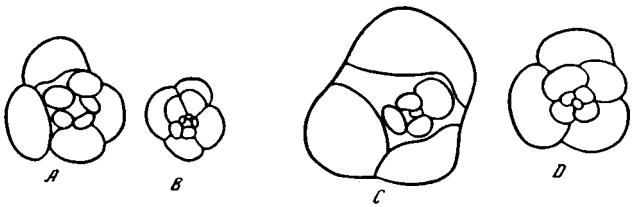


Рис. 10. Различные типы навивания у глобигерин

A — одноплоскостное навивание всех оборотов при роталиевидном строении начальной части, *B* — разноплоскостное навивание ранних и позднего оборотов спирали при роталиевидном строении начальной части, *C* — одноплоскостное навивание всех оборотов спирали при глобигериновидном строении начальной части раковины, *D* — разноплоскостное навивание ранних и позднего оборотов в спирали при глобигериновидном строении начальной части раковины

Наблюдение над изменчивостью большого числа видов показывает, что колебание числа камер в последнем обороте у вида имеет более узкий диапазон, чем это принято считать. Колебание числа камер обычно происходит не в пределах целых чисел (3—4 или 4—5 камер), а за счет появления половинной камеры (3—$3^1/_2$, $4^1/_2$) или возрастания половинной камеры до размера полной ($3^1/_2$—4, $4^1/_2$—5). Многокамерные глобигерины (свыше пяти камер) в изученном материале редки и здесь не рассматриваются.

У датских и палеогеновых глобигерин по числу камер в последнем обороте выделяются:

1. 3—$3^1/_2$-камерные особи (рис. 11, *A*). Наряду с вполне трехкамерными особями наблюдаются формы, у которых в результате внутривидовой изменчивости появляется небольшая половинная камера — последняя камера предыдущего оборота, заметная с брюшной стороны, но не принимающая участия в строении последнего оборота. Длина этой камеры меньше половины длины первой целой камеры. Примеры таких видов многочисленны: *Globigerina triangularis* White, *G. pseudotrilobu* White, *G. nana* Chalilov, *G. eocaenica* Terquem, *G. linaperta* Finlay и др. Некоторые виды характеризуются постоянным присутствием половинной камеры, которая, однако, не формирует последний оборот (например, *Globigerina triloculinoides* Plummer).

У других видов длина половинной камеры равна или превышает половину длины первой полной камеры, поэтому половинная камера участвует в образовании спирали последнего оборота. В верхнем палеоцене встречается вид из группы *G. triangularis,* у которого раковина постоянно образована $3^1/_2$ камерами в последнем обороте, причем половинная камера хотя и не достигает размера целой камеры, но вместе с последующими образует последний оборот спирали. К числу видов, имеющих $3^1/_2$ камеры в последнем обороте, относятся и *Globigerina pseudoeocaena trilobata* Subbotina, *G. ellipsocamera* Chalilov и др. Такие виды также относим к категории 3—$3^1/_2$-камерных.

2. Виды, у которых последний оборот образован $3^1/_2$—4 камерами (рис. 11, *B*). Это особи, имеющие $3^1/_2$ камеры, у которых половинная камера, формирующая вместе с последующими последний оборот, в результате внутривидовой изменчивости достигает размеров полной камеры, благодаря чему с брюшной стороны насчитывается четыре целых камеры (*Globigerina varianta* Subbotina, *G. trivialis* Subbotina, *G. angipora* Stache, *G. inaequispira* Subbotina и др.).

3. Виды, у которых последний оборот образован 4—$4^1/_2$ камерами (рис. 11, *C*). К четырем полным камерам в результате внутривидовой изменчивости прибавляется половинная камера или образуется пространство между первой камерой последнего оборота и краевым швом последней камеры (*Globigerina balchanensis* Schutzkaja sp. nov., *G. quadrata* White, *G. varianta moskvini* Schutzkaja и др.).

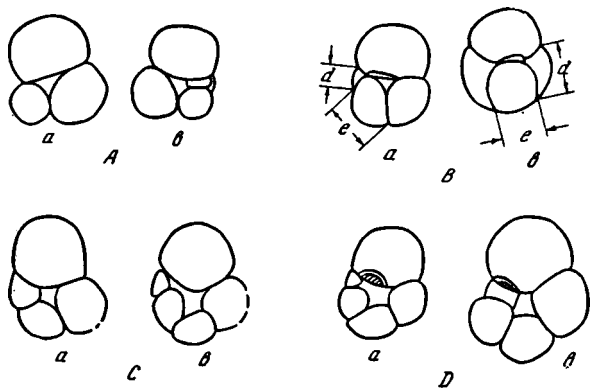


Рис. 11. Изменение числа камер в последнем обороте раковины рода *Globigerina*

A — 3—$3^1/_2$ камеры в последнем обороте раковины (*a* — — 3 камеры, *b* — $3^1/_2$ камеры), *B* — $3^1/_2$ — 4 камеры в последнем обороте раковины (*a* — $3^1/_2$ камеры — длина половинной камеры (d) больше половины длины первой полной камеры (e), b — 4 камеры); *C* — 4—$4^1/_2$ камеры в последнем обороте (a—4 камеры, b — $4^1/_2$ камеры), *D* — $4^1/_2$ — 5 камер в последнем обороте (a — $4^1/_2$ камеры, в — 5 камер)

4. Виды, у которых последний оборот образован $4^1/_2$—5 камерами (рис. 11, *D*). Изменчивость видов этой категории происходит за счет возрастания половинной камеры до размеров целой — число камер достигает пяти (*G. pseudobulloides* Plum. и др.).

5. Многокамерные виды, у которых число камер в последнем обороте достигает пяти и более. В нашем материале такие виды малочисленны (*G. spiralis* Bolli, *G. collactea* Loebl. et Tappan).

Характер возрастания камер в последнем обороте. Различаются виды с быстрым возрастанием камер, при котором размеры первой, а иногда и второй камер значительно мельче, чем последних камер (рис. 12, *A*). К числу таких видов относятся *Globigerina inaequispira* Subbotina, *G. varianta* Subbotina и др. Многие виды, наоборот, характеризуются медленным возрастанием камер (рис. 12, *B*), при котором размеры камер во всех стадиях роста последнего оборота спирали мало изменяются (*G. bulloides* Orb., *G. officinalis* Subbotina, *G. corpulenta* Subbotina, *G. turcmenica* Chalilov и др.).

Соотношение размеров отдельных элементов последнего оборота. Закономерности развития спирали последнего оборота обусловливают определенные, характерные для вида, соотношения отдельных элементов последнего оборота. Наблюдения показывают,

что для видовой диагностики глобигерин очень важны соотношения следующих элементов последнего оборота:

1) Соотношение ширины последнего оборота в начале и в конце, т. е. ширины предпоследней и последней камер (рис. 13). У одних видов широкий в начале последний оборот к концу сужается (рис. 13, *А*) и поэтому предпоследняя камера является более широкой, чем последняя (*Globigerina pseudoeocaena trilobata* Subbotina, *G. compressaeformis* Chalilov, *G. frontosa* Subbotina). Это соотношение в результате внутривидовой изменчивости безусловно претерпевает некоторые изменения. Ширина последнего оборота во всех стадиях его развития может быть примерно одинаковой — ширина предпоследней камеры равна ширине последней (рис. 13, *А*-2), но шире ее обычно не становится. В связи с этим представляется целесообразным пересмотреть объем некоторых видов глобигерин, в том числе и *G. frontosa* Subbotina. У голотипа этого вида (Субботина, 1953, табл. XII, рис. 3) предпоследняя камера значительно шире последней, в то время как особи, изображенные на рис. 6 и 7, характеризуются обратными соотношениями, что наряду с иной формой раковины, устья, устьевой поверхности последней камеры заставляет относить их к другому виду, возможно, к *G. subtriloculinoides* Chalilov (Халилов, 1956, стр. 240, табл. I, рис. 6*а* — *с*).

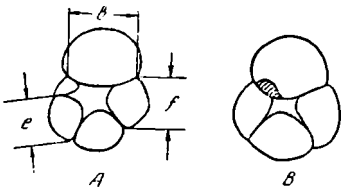


Рис. 12. Характер возрастания камер последнего оборота раковины рода *Globigerina*

А — быстрое возрастание — длина первой полной камеры последнего оборота (*е*) меньше длины предпоследней (*f*) и последней (*b*) камер; *В* — медленное возрастание — длина всех камер последнего оборота раковины почти одинакова

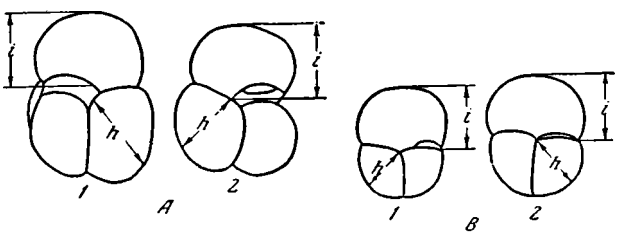


Рис. 13. Характер изменения ширины предпоследней и последней камер

А — ширина предпоследней камеры (*h*) больше (фиг. 1) или равна (фиг. 2) ширине последней камеры; *В* — ширина предпоследней камеры (*h*) меньше (фиг. 1) или равна (фиг. 2) ширине последней камеры (*i*)

В датских и палеогеновых отложениях Крыма, Северного Кавказа и Западной Туркмении довольно обильны и глобигерины с последним оборотом, расширяющимся к концу, что выражается в более широкой последней камере по отношению к предпоследней (рис. 13, *В*-2). Такие соотношения наблюдаются у видов *Globigerina triloculinoides* Plummer, *G. pseudotriloba* White, *G. triangularis* White, *G. inaequispira* Subbotina, *G. pileata* Chalilov, *G. bacuana* Chalilov, *G. varianta* Subbotina и др. У некоторых видов в результате внутривидовой изменчивости ширина оборота может становиться почти одинаковой или даже одинаковой на всех стадиях роста (рис. 13, *В*-1).

2) Соотношение длины основания последней камеры и ее ширины — признак, имеющий значение для видов с обособленной последней камерой. Различаются виды, у которых длина основания последней камеры

превышает ее ширину (рис. 14, *А*) и виды с очень широкой последней камерой, по ширине приближающейся к длине ее основания (рис. 14, *В*).

Оба рассмотренных признака составляют, наряду с прочими, характеристику вида, что отчетливо видно на приводимых графиках (рис. 15). Статистически обработаны те же виды, которые были взяты для выяснения значимости коэффициентов удлиненности и расширенности. Отношение ширины предпоследней и последней камер (рис. 15, *А*) у *Globigerina triangularis* близко к 1, чем он резко отличается от *G. triloculinoides* и ближе стоит к *G. pseudotriloba*, с которым его также сближает и другой признак — отношение длины основания и ширины последней камеры.

3) Соотношение высот раковины на различных стадиях ее роста. Обычно при описании глобигерин приводится максимальное значение высоты раковины без указания того, какая часть раковины самая высокая. Вместе с тем наблюдения показывают, что у некоторых видов наибольшая высота приходится на последнюю камеру, возвышающуюся при боковом положении как над начальной частью раковины, так и над началом последнего оборота (рис. 16, *А*), у других видов высота последней камеры соответствует высоте всей более ранней части спирали (рис. 16, *В*) и, наконец, высота последней камеры бывает меньше высоты всей остальной части раковины (рис. 16, *С*). Иногда очень большое значение для характеристики вида имеет соотношение высот первой и предпоследней камер последнего оборота, которое резко отличается у видов с быстро возрастающими камерами (*Globigerina inaequispira*).

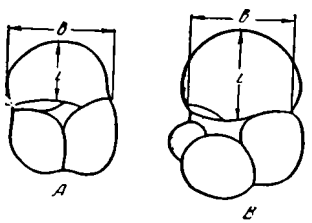


Рис. 14. Характер изменения длины основания и ширины последней камеры

А — длина основания последней камеры (*b*) больше ее ширины (*i*), *В* — длина основания последней камеры (*b*) равна ее ширине (*i*)

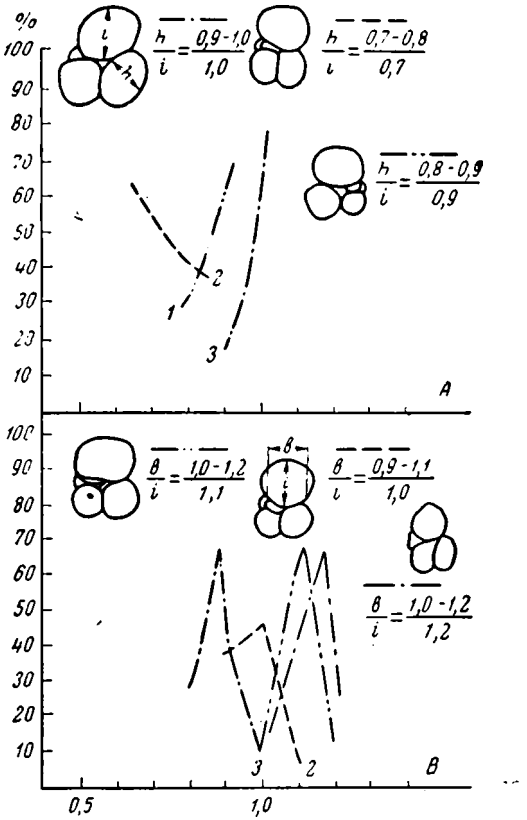


Рис. 15. Соотношение ширины начала и конца последнего оборота — ширины предпоследней (*h*) и последней (*i*) камер и соотношение длины основания последней камеры (*b*) и ее ширины (i)

А. *1* — соотношение ширины предпоследней и последней камер у *Globigerina pseudotriloba* White равно 0,9; *2* — то же у *G. triloculinoides* Plummer — 0,7; *3* — то же у *G. triangularis* White — 1,0; *В*. *1* — соотношение длины основания последней камеры и ее ширины у G. pseudotriloba составляет 1,1; *2* — то же у вида *G. triloculinoides* — 1,0; *3* — то же у *G. triangularis* — 1,2

Дальнейшее представление о виде дает ряд признаков, генетически тесно между собой связанных. Так для характеристики вида очень важно указать форму камер последнего оборота и их расположение, от которых зависят такие признаки как форма межкамерных швов, очертание наружного края и в какой-то мере форма пупочного углубления. Перейдем к их рассмотрению.

Форма камер последнего оборота. Признак, который часто бывает трудно выразить точными, объективными определениями. В целом у глобигерин различаются:

1) Субквадратная или субтреугольная форма камер, причем степень их вздутости бывает разная. Встречаются виды с уплощенными субквадратными или субтреугольными камерами (рис. 17, *A*-1) к числу которых относятся *Globigerina varianta* Subb., *G. triangularis* White, *G. quadritriloculinoides* Chalil. и др. При этой же форме камер возможна

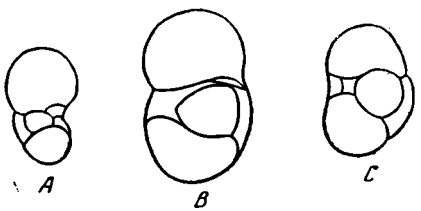


Рис. 16. Характер соотношения раковины на различных стадиях роста

A — высота последней камеры максимальная; *B* — высота последней камеры соответствует высоте более ранней части спирали; *C* — высота последней камеры минимальная

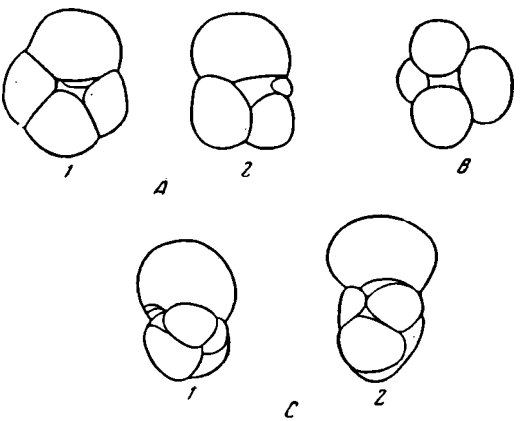


Рис. 17. Форма камер брюшной стороны последнего оборота раковины и боковой поверхности последней камеры

A — субквадратная или субтреугольная уплощенная (*1*) и вздутая (*2*); *B* — сферическая; *C* — форма боковой поверхности последней камеры сферическая (*1*) и субквадратная (*2*)

несколько большая их вздутость (рис. 17, *A*-2), например у *G. pseudoeocaena trilobata* Subbotina, *G. subintermedia* (Chalilov), *G. compressaeformis* Chalilov и др.

2) Сферическая форма камер (рис. 17, *B*) характерна для таких видов как *G. bulloides* Orb., *G. trivialis* Subbotina, *G. pseudoeocaena compacta* Subbotina, *G. corpulenta* Subbotina и др.

Наиболее затруднена характеристика глобигерин по форме камер в тех случаях, когда наблюдается достаточная их вздутость при субтреугольном или субквадратном очертании. Такая форма камер в какой-то мере близка к сферической.

Для некоторых видов приобретает значение форма боковой поверхности последней камеры, хотя этот признак у глобигерин не столь важен, как у аномалинид (Василенко, 1954). Раковины большинства видов характеризуются сферической боковой поверхностью последней камеры (рис. 17, *C*-1), но встречаются и субквадратные формы (рис. 17, *C*-2). К числу таких видов относятся *G. eocaena* Gümb.

Характер расположения камер последнего оборота. В литературе существуют два термина, выражающие характер соприкосновения камер — компактное, когда камеры вплотную примыкают друг к другу (рис. 18, *B*), и свободное — когда камеры прикасаются одна к другой несколькими точками (рис. 18, *A*). Однако только вполне

компактное или вполне свободное расположение камер удается определить объективно, для большинства видов этот признак четкой характеристике не поддается.

Форма межкамерных швов. У глобигерин с субтреугольной или субквадратной уплощенной формой камер межкамерные (септальные) швы обычно бывают широкими и плоскими (рис. 19, *А*), в то время как сферические камеры разделены швами тонкими и глубокими (рис. 19, *В*). Между этими крайними формами существуют и промежуточные, когда швы бывают тонкими, но не резко углубленными или

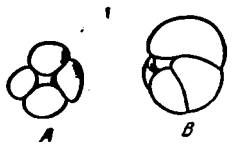


Рис. 18. Расположение камер последнего оборота

А — свободное, *В* — компактное

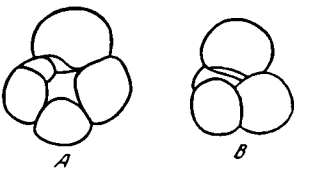


Рис. 19. Характер межкамерных (септальных) швов

А — швы широкие плоские, *В* — швы тонкие глубокие

довольно плоскими, но не широкими. Для одних видов представление о форме швов, так же как и камер, является типичным и дополняет характеристику вида, для других ничего существенного в видовую диагностику не вносит.

Очертание наружного края. Вполне компактные раковины характеризуются ровным наружным краем, почти не изрезанным межкамерными швами (рис. 20, *А*). Сферические камеры в плане имеют фестончатое очертание (рис. 20, *В*). Уплощенные субтреугольные или субквадратные камеры часто в плане приобретают угловатое, лопастное очертание (рис. 20, *С*), но могут быть и фестончатыми.

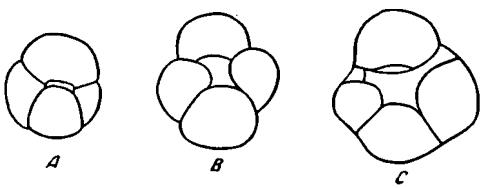


Рис. 20. Очертания наружного края

А — ровный, *В* — фестончатый, *С* — лопастной

Форма пупочного (умбонального) углубления отчасти зависит от того, сколь компактно расположены камеры по отношению друг к другу. У вполне компактных раковин широкого плоского пупка, вероятно, быть не может. Различаются виды, у которых:

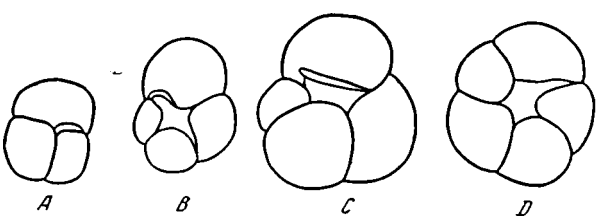


Рис. 21. Форма пупочного (умбонального) углубления

А — пупок отсутствует; *В* — пупок, переходящий в швы; *С* — пупок, обособленный от швов; *D* — пупок зияющий

1) пупок отсутствует (рис. 21, *А*) и пупочные концы камер вплотную прикасаются друг к другу. Обычно это трехкамерные виды;

2) пупок переходит в швы (рис. 21, *В*). Встречается главным образом у видов с широкими плоскими швами, разделяющими уплощенные

субквадратные или субтреугольные камеры (например *Globigerina varianta moskvini* Schutzkaja);

3) пупок обособлен от швов (рис. 21, *C*). Характерно для видов со сферическими камерами (*Globigerina trivialis* Subbotina, *G. bulloides* Orb. и др.).

По величине и углубленности пупочные отверстия бывают узкими или широкими, плоскими или глубокими, даже зияющими (рис. 21, *D*).

Форма и расположение устьевого отверстия (апертуры) принадлежит к числу важных видовых признаков, обусловленных функциональной деятельностью организма. По расположению устьевого отверстия среди глобигерин различаются виды:

1) С краевым устьем, смещенным от центра раковины в бок. Оно может иметь различную форму и протяженность: быть щелевидным глухим (рис. 22, *A*-1), щелевидным открытым (рис. 22, *A*-2), щелевидным длинным, переходящим на боковую сторону (рис. 22, *A*-3) и более коротким, заканчивающимся на брюшной стороне; арковидным, сравнительно небольшим (рис. 22, *B*-1), арковидным очень глубоким, расположенным под нависающим внутренним краем последней камеры (рис. 22, *B*-2). Как щелевидное, так и арковидное устье может быть горизонтальным, расположенным параллельно оси симметрии раковины (рис. 22, *A*-1; *B*-1), но может быть и косым, образующим с осями симметрии более или менее острый угол (рис. 22, *A*-3; *B*-3).

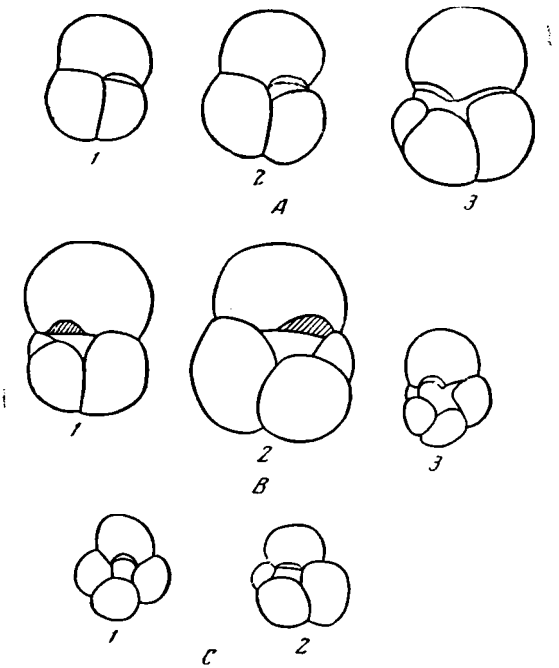


Рис. 22. Форма и расположение устьевого отверстия (апертуры)

A. *1* — устье краевое, щелевидное, глухое; *2* — устье краевое, щелевидное открытое; *3* — устье краевое, щелевидное косое. Длинное, переходящее на боковую сторону. *B*. *1* — устье краевое арковидное, сравнительно небольшое; *2* — устье краевое, арковидное, глубокое, под нависающим краем камеры; *3*—устье краевое, арковидное косое. *C*. *1* — устье пупочное или центральное; *2* — пупочное, несколько смещенное вбок

2) С пупочным или центральным устьем, полностью открывающимся в пупочное углубление (рис. 22, *C*). У одного и того же вида оно может быть строго центральным (рис. 22, С-1) и несколько смещенным в бок у более малокамерных особей (рис. 22, *C*-2). Пупочное устье так же, как и краевое может быть более или менее открытым, иногда резко арковидным (*Globigerina turcmenica* Chalilov).

Так же, как и любой другой признак, форма и положение устья в определенных пределах подвержены внутривидовой изменчивости. Краевое косое щелевидное устье может стать близким к горизонтальному, глухая щель — более открытой, но не арковидной, боковая сторона устья только достигающей наружного края или переходящей на середину наружного края. Изменчива величина арковидного отверстия, особенно в зависимости от размеров губной пластинки, но общий тип устья

для большинства видов выдерживается. Представление об объеме целого ряда видов с учетом формы и положения устья следует пересмотреть: например, *Globigerina pseudobulloides* Plummer, вид с краевым, косым арковидным, длинным устьем, к которому относят и формы с пупочным устьем (Шуцкая, 1953) и формы с глухим щелевидным устьем (Морозова, 1961) и пр.

Пористость стенки раковины. В последние годы особое внимание при изучении фораминифер стали обращать на величину, форму и расположение ячеек или пор, покрывающих поверхность раковины. Делалась попытка включить в характеристику вида данные о поровых канальцах при изучении аномалинид (Wood and Haynes, 1957). Начиная с Рейхеля (Reichel, 1953) большое значение придается размерам ячеек и у глобигеринид (Субботина, 1953; Морозова, 1959).

Своеобразие в строении пор даже положено в основу выделения нового рода *Subbotina* Brotzen et Pozariskaia, 1961, генотипом для которого принят вид *Globigerina triloculinoides* Plummer. Несомненно, что изучение поровых канальцев имеет большое значение для выяснения родственных связей, для наблюдения над эволюцией видов во времени. Простое сравнение пористости *Globigerina triloculinoides* Plummer и *G. trivialis* Subbotina из датских и нижнепалеоценовых отложений показывает, что размеры пор у палеоценовых особей крупнее, чем у датских (табл. I, фиг. 4-11). Однако объективная характеристика размеров и формы пор, а также, что, вероятно, очень важно, межпоровых пространств требует специальных исследований. И все же любой результат, полученный при таких специальных наблюдениях, может иметь значение для выделения новых систематических категорий только при условии, если замеченные особенности в строении стенки (включая и поры) будут сопровождаться и вполне определенными морфологическими критериями. В этом отношении выделение рода *Subbotina* нам представляется пока практически неприемлемым.

* * *

Из всех рассмотренных морфологических признаков наиболее важными для видовой диагностики являются: форма раковины, строение начальной части раковины, число камер в последнем обороте, соотношение размеров отдельных морфологических элементов последнего оборота — признак ранее не известный, форма и расположение устьевого отверстия (апертуры). Эти признаки прежде всего следует учитывать при определении нижнепалеогеновых представителей рода *Globigerina*. Особи с раковиной субквадратной формы не могут относиться к тому же виду, что и экземпляры с овальной раковиной; трехкамерные глобигерины нельзя объединять в один вид с четырехкамерными; раковины с краевым горизонтальным глухим щелевидным устьем и раковины с краевым косым арковидным устьем, несомненно, принадлежат различным видам, особи с крупной последней камерой и более мелкой предыдущей относятся к другому виду, чем раковины с расширенной предпоследней камерой и т. д.

Для получения четкой видовой характеристики необходимо изменить существующий план описания вида, включив в него дополнительные видовые критерии (соотношение отдельных элементов спирали последнего оборота) и конкретизировав характеристики ранее существовавших признаков, согласно изложенному выше материалу.

В качестве примера рассмотрим два вида группы *Globigerina pseudobulloides* — типичный вид группы и новый вид *G. balchanensis*, для которых характерна овальная форма раковины и новый вид *Globigerina prolonga* с продолговатой формой раковины.

Группа *Globigerina pseudobulloides* Plummer

Для группы *G. pseudobulloides* характерными признаками являются овальная форма раковины, роталоидное строение начальной части раковины, одноплоскостное навивание всех оборотов, косое краевое устье. В пределах этой группы эволюция признаков происходит в направлении возрастания числа камер и расширения устьевой щели от глухой до арковидной.

Globigerina balchanensis Schutzkaja sp. nov.

Табл. II, фиг. 6*а, б, в*

Голотип № 352, коллекция I-62 ВНИГНИ. Западная Туркмения, хр. Малый Балхан, середина зоны *Globigerina trivialis — Globoconusa daubjergensis — Globorotalis compressa* датского яруса.

Описание. Величина раковины меняется от мелкой (0,25 *мм*) до средней (0,42 *мм*), наиболее типична 0,30—0,35 *мм*. Форма раковины овальная с небольшим коэффициентом удлиненности (1,2) и значительным, но не выдержанным коэффициентом расширенности (1,5—1,8). Начальная часть роталиевидная, состоит из очень мелких округлых плотно примыкающих друг к другу камер, образующих $1^1/_2$ оборота спирали. Последний оборот навивается в той же плоскости, что и первые, поэтому спинная поверхность раковины вполне уплощена. В нем 4—$4^1/_2$ очень быстро возрастающих в размерах камер с последней, обособленной от предыдущих. Ширина спирали последнего оборота достигает наибольшего значения в самом конце, т. е. ширина предпоследней камеры меньше ширины последней, их отношение равно в среднем 0,7. При этом последняя камера вытянута в ширину с отношением длины основания последней камеры к ее ширине, близким к 1,0. Вся раковина в целом очень плоская, особенно начальная часть последнего оборота. Наиболее высокая последняя камера. Форма камер округлая, вздутая, но не вполне сферическая, расположение свободное. Швы тонкие, углубленные, к пупку иногда расширяющиеся. Пупочное углубление обычно небольшое, глубокое, отчетливо оконтуренное закругленными пупочными концами камер, но может быть и более расплывчатым. Наружный край благодаря различной величине камер резко рассечен. Устье краевое, косое, щелевидное, глухое, длинное, начинается почти от центра раковины и протягивается вдоль внутреннего края последней камеры до середины наружного края или даже до спинной стороны, прикрыто тонкой губной пластинкой. Стенка гладкая, тонкопористая.

Изменчивость. У типичных форм наиболее крупная последняя камера. Однако намечается тенденция к расширению предпоследней камеры. У некоторых особей этот признак приобретает устойчивый характер и отношение ширины предпоследней камеры к ширине последней составляет 1,0—1,1. При этом коэффициент удлиненности уменьшается до 1,1, т. е. раковина по форме приближается к округлой. Такие особи отнесены Н. Н. Субботиной (1953, табл. III, рис. 6, 7) к *G. varianta Subbotina,* а Троелсеном (Troelsen, 1957, pl. 30, fig. 6, 7) к *G. pseudobulloides* Plummer.

Сравнение. По роталиевидному строению начальной части раковины, овальной или близкой к овальной форме уплощенной раковины данный вид входит в группу *G. pseudobulloides*, отличаясь от типичного вида главным образом меньшим числом камер (4—$4^1/_2$, а не $4^1/_2$—5) и щелевидным устьем. Угол наклона устьевой щели более пологий (у *G. pseudobulloides* он достигает 45°).

Распространение. Появляется с основания зоны *Globigerina trivialis — Globoconusa daubjergensis — Globorotalia compressa* датского

яруса и массового развития достигает в середине этой зоны, значительно сокращаясь в числе экземпляров в ее верхней части. В зоне *Acarinina inconstans* датского яруса существенного значения не имеет. Встречен на Северном Кавказе и Западной Туркмении.

Globigerina pseudobulloides Plummer

Табл. II, фиг. 3*а, б, в*; 4*а, б, в*; 5*а, б, в*

1926. *Globigerina pseudobulloides:* Plummer, Univ. Texas Bull. № 2664, p. 133, pl. 8, fig. 9*а—с*.
1953. *Globigerina compressa* var. *pseudobulloides:* Субботина, стр. 57, табл. II, рис. 7*а—в*—13*а—в*.
1957. *Globorotalia pseudobulloides:* Bolli, p. 73, pl. 17, fig. 19—21.
1957. *Globorotalia pseudobulloides:* Loeblich and Tappan, p. 192, pl. 40, fig. 3*а—с*; pl. 45, fig. 2 *а—с*.

Описание. Раковина мелких и средних размеров, овальной формы. Коэффициент удлиненности 1,2—1,3, коэффициент расширенности — 1,7—1,8. Начальная часть роталиевидного строения состоит из двух оборотов. Навивание одноплоскостное. В последнем обороте $4^1/_2$—5 камер, возрастание которых в начале оборота довольно постепенное, а в конце быстрое. Последняя камера крупнее предыдущей (отношение ширины предпоследней камеры и последней 0,7—0,8) и вытянута в ширину (отношение длины ее основания к ширине около 1). Форма камер субтреугольная вздутая, расположение их свободное. Швы тонкие, глубокие. Наружный край крупнофестончатый, в экваториальном сечении широко закругленный. Пупок отчетливый, иногда без ясно выраженной конфигурации. Устье краевое косое (под углом 45° к осям симметрии раковины) арковидное, что заметно только при боковом положении, окаймлено тонкой губной пластинкой. Стенка гладкая, тонкопористая.

Сравнение. Приведенное описание и помещаемые изображения полностью отвечают голотипу вида. Он описывался очень многими авторами, большинство из которых в своем представлении о виде либо совсем отходили от голотипа, либо объединяли типичные формы с принципиально отличными. Из всех многочисленных изображений *Globigerina pseudobulloides*, которые имеются в работе Лёблич и Таппан, голотипу могут отвечать только раковины овальной формы из датского яруса Дании (табл. 40, фиг. 3) и, возможно, из формации маттхеус ландинг (Matthews landing) (табл. 45, фиг. 2). Остальные особи характеризуются пластинчатыми выростами раковинного вещества у пупочных концов камер, значительной эволютностью раковины, форма которой уплощенно-округлая; наблюдается постепенное возрастание камер. Такие особи часты и в нашем материале. Судя по выростам у пупочных концов камер они могут относиться к роду *Hedbergella*. Сюда же, по-видимому, включаются и формы, изображенные Гофкером из датского яруса Дании (1959, text fig. 1,2), а также Олссоном (Olsson, 1960, p. 46, pl. 9, fig. 19—21) из низов формации хорнерстаун (Hornerstown) и Джорданом (Jordan, 1962, p. 7, pl. I, fig. 11) из пограничных слоев мела и палеогена центральной части штата Делавар.

В. Г. Морозовой (1961) к *Globigerina pseudobulloides* отнесен выделенный ею подвид *G. pseudobulloides subquadrata*, характеризующейся, как показывает название, субквадратной формой, очень высокой раковиной и постепенно нарастающими крупными уплощенными камерами. Устье в виде глухой щели находится под нависающим внутренним краем последней камеры (табл. I, рис. 2*а — в*). Строение этих раковин принципиально отлично. Подвид *G. pseudobulloides subquadrata* относится к группе *G. quadrata* White.

Очень плохая фотография не дает, к сожалению, возможности судить о видовой принадлежности той особи, которая отнесена Хилле-

брандтом (Hillebrandt, 1962, табл. XII, фиг. 2) к *G. pseudobulloides*. Резко обособленное положение последней камеры скорее указывает на близость к *G. varianta* Subbotina. Существенно отличен от *G. pseudobulloides* вид, описанный под этим названием Е. К. Шуцкой (1953) из верхней части эльбурганской свиты р. Кубани (зона *Globorotalia angulata* нижнего палеоцена). Таких примеров можно привести множество.

Распространение. Голотип происходит из группы мидвей, более точно (Берггрин, 1962) из формации виллс пойнт (Wills Point) датского яруса Техаса. Является характерной формой датского яруса и нижнего палеоцена Северного Кавказа и Западной Туркмении. За пределы нижнего палеоцена, по-видимому, не выходит, что согласуется с данными Болли и Хиллебрандта.

Для иллюстрации значения формы раковины при видовой диагностике рассмотрим отличающиеся от *G. triloculinoides* продолговатые особи, являющиеся новым видом.

Globigerina prolonga Schutzkaja sp. nov.

Табл. II, фиг. 1*а, б, в*

Голотип № 385, коллекция I-62 ВНИГНИ, Западная Туркмения, Малый Балхан, зона *Globorotalia angulata* нижнего палеоцена.

Описание. Раковина мелкая, длина ее не свыше 0,3 *мм*, продолговатая. При коэффициенте удлиненности 1,3 ее боковые стороны параллельны, так как ширина начальной части последнего оборота и длина середины последней камеры одинаковы. Коэффициент расширенности (отношение ширины раковины к длине основания последней камеры) невелик (1,2—1,4). Начальная часть глобигериновидного строения состоит из полутора оборотов. Навивание одноплоскостное. В последнем обороте 3 камеры, первые две — почти одинаковые по величине, последняя очень крупна и занимает положение совершенно обособленное от предыдущих. Ширина предпоследней камеры постоянно меньше таковой последней (отношение около 0,7—0,8), сильно вытянутой в ширину (отношение длины основания последней камеры к ее ширине 1,0—1,1). Между первой и последней камерами последнего оборота имеется довольно большое расстояние. В нем иногда заметна половинная камера. Форма камер полусферическая, вздутая, швы тонкие углубленные, наружный край фестончатый. Пупочные концы двух первых камер далеко отстоят от внутреннего края последней камеры, но четких контуров пупочное углубление не имеет. Устье краевое, горизонтальное, щелевидное, короткое, прикрыто губной пластинкой. Протягивается от центра раковины вбок до брюшной стороны наружного края. Боковая поверхность последней камеры широко закруглена и является самой высокой частью раковины. Стенка отчетливо пористая.

Сравнение. От *G. triloculinoides* отличается раковиной продолговатой формы — признак, выдерживающийся у очень большого числа особей и появляющийся только начиная с позднедатского времени (зона *Acarinina inconstans*).

Распространение. Появляется в зоне *Acarinina inconstans* датского яруса, где имеет очень большое значение в ассоциации планктонных фораминифер. В более древних слоях датского яруса продолговатые раковины описанного вида отсутствуют. Характерен для нижнего и низов верхнего палеоцена. Северный Кавказ, Западная Туркмения.

ЛИТЕРАТУРА

Василенко В. П. 1954. Аномалиниды. Ископаемые фораминиферы СССР.— Труды ВНИГРИ, нов. сер., вып. 80. Ленгостоптехиздат.

Морозова В. Г. 1959. Стратиграфия датско-монских отложений Крыма по фораминиферам.— Докл. АН СССР, т. 124, № 5.

Морозова В. Г. 1961. Датско-монские планктонные фораминиферы юга СССР.— Палеонт. ж. № 2. М., Изд-во АН СССР.
Субботина Н. Н. 1953. Глобигериниды, ханткениниды и глобороталииды. Ископаемые фораминиферы СССР.— Труды ВНИГРИ, нов. сер., вып. 76. Ленгостоптехиздат.
Халилов Д. М. 1956. О пелагической фауне фораминифер палеогеновых отложений Азербайджана.— Труды Ин-та геологии АН АзССР, т. XVII, Изд. АН АзССР, Баку.
Шуцкая Е. К. 1953. Расчленение кубанского и эльбурганского горизонтов Северного Кавказа по глобигеринам.— Бюлл. МОИП, отд. геологии, т. XXVIII (4).
Berggren W. 1959—1960. Some planktonic Foraminifera from the lower Eocene (Ypresian) of Denmark and North Western Germany, Stockholm Contr. Geology, v. 5, № 3.
Berggren W. 1962. Some planktonic Foraminifera from the Maestrichtian and type Danian stages of Southern Scandinavia.— Acta Univ. Stockholm, Stockholm. Contr Geology. v. IX: I.
Bolli H. 1957a. The genera Globigerina and Globorotalia in the Paleocene — lower Eocene Lizard Springs formation of Trinidad.— B. W. I. U. S. Nat. Mus. Bull. 215,
Bolli H. 1957b. Planktonic Foraminifera from the Eocene Navet and San Fernando formations of Trinidad.— Ibid.
Hillebrandt A. 1962. Das Paleozan and seine Foraminiferenfauna im Bechen von Reichenhall und Salzburg.— Bayerische Akad. Wissen, Math-Nat. klasse Abhand., neue Folge, H. 108, Munchen.
Hofker Y. 1959. Foraminifera from the Cretaceous of South-Limborg, Netherlands. XLII. On the development stage of *Globigerina pseudobulloides* Plummer in the Maestrichtian chalk tuff.— Natuurch. Maandblad, 48jrg., N 5—6.
Hofker Y. 1962. The origin of *Globigerina pseudobulloides* Plummer.— Contr. Cushm. Found. Foram. Res., v. XIII, pt. 2.
Yordan R. 1962. Planktonic Foraminifera and the Cretaceous — Tertiary boundary in Central Delaware.— Delaware Geol. Survey Rep. Invest. N 5.
Loeblich A. and Tappan H. 1957. Planktonic Foraminifera of Paleocene and Early Eocene age from the Gulf and Atlantic Coastal Plains. U. S. Nat. Mus. Bull. 215.
Olsson R. 1960. Foraminifera of latest Cretaceous and earliest Tertiary age in the New Jersey, Coastal Plain.— J. Paleontol., v. 34, N 1.
Plummer H. 1926. Foraminifera of the Midvay Formation in Texas. Univ.— Texas Bull. 2644.
Reichel M. 1953. Remarques su les *Globigerines* du Danien de Faxe (Danemark) et sur celle des couches de passage du Cretace au Tertiaire dans la Scaglia de l'Apennin.— Eclogae Geol. Helvet. v. 45.
Troelsen Y. 1957. Some planktonic Foraminifera in the type Danian and their stratigraphic importance. U. S. Nat. Mus., Bull. 215.
Wood A. and Haynes Y. 1957. Certain smaller British Paleocene Foraminifera — Cibicides and its allies.— Contr. Cushm. Found. Foram. Res., v. VIII, pt. 2.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Таблица I

Фиг. *1а, б, в. Globigerina quadrata* White, оригинал № 568, раковина мелкая, около 0,30 *мм*. Северный Кавказ, Нальчикский район, верхи зоны *Acarinina inconstans* верхней части датского яруса, × 78.

Фиг. *2а, б, в. Globigerina quadrata subquadrata* Morosova, оригинал № 342, раковина крупная, около 0,50 *мм*. Северный Кавказ, Нальчикский район, середина зоны *Acarinina inconstans* верхней части датского яруса, × 78

Фиг. *3а, б, в. Globigerina quadrata* White morpha, оригинал 345а, раковина средней величины, около 0,40 *мм*. Северный Кавказ, Нальчикский район; низы зоны *Acarinina inconstans* верхней части датского яруса, × 78.

Фиг. *4. Globigerina triloculinoides* Plummer оригинал 359 с тонкопористой стенкой. Северный Кавказ, Нальчикский район; верхи зоны *Globigerina trivialis — Globoconusa daubjergensis — Globorotalia compressa* собственно датского яруса (слои с *Hercoglossa danica*), × 78.

Фиг. *5*. То же, оригинал 364 со среднепористой стенкой. Северный Кавказ, Нальчикский район; низы зоны *Acarinina inconstans* верхней части датского яруса, × 78.

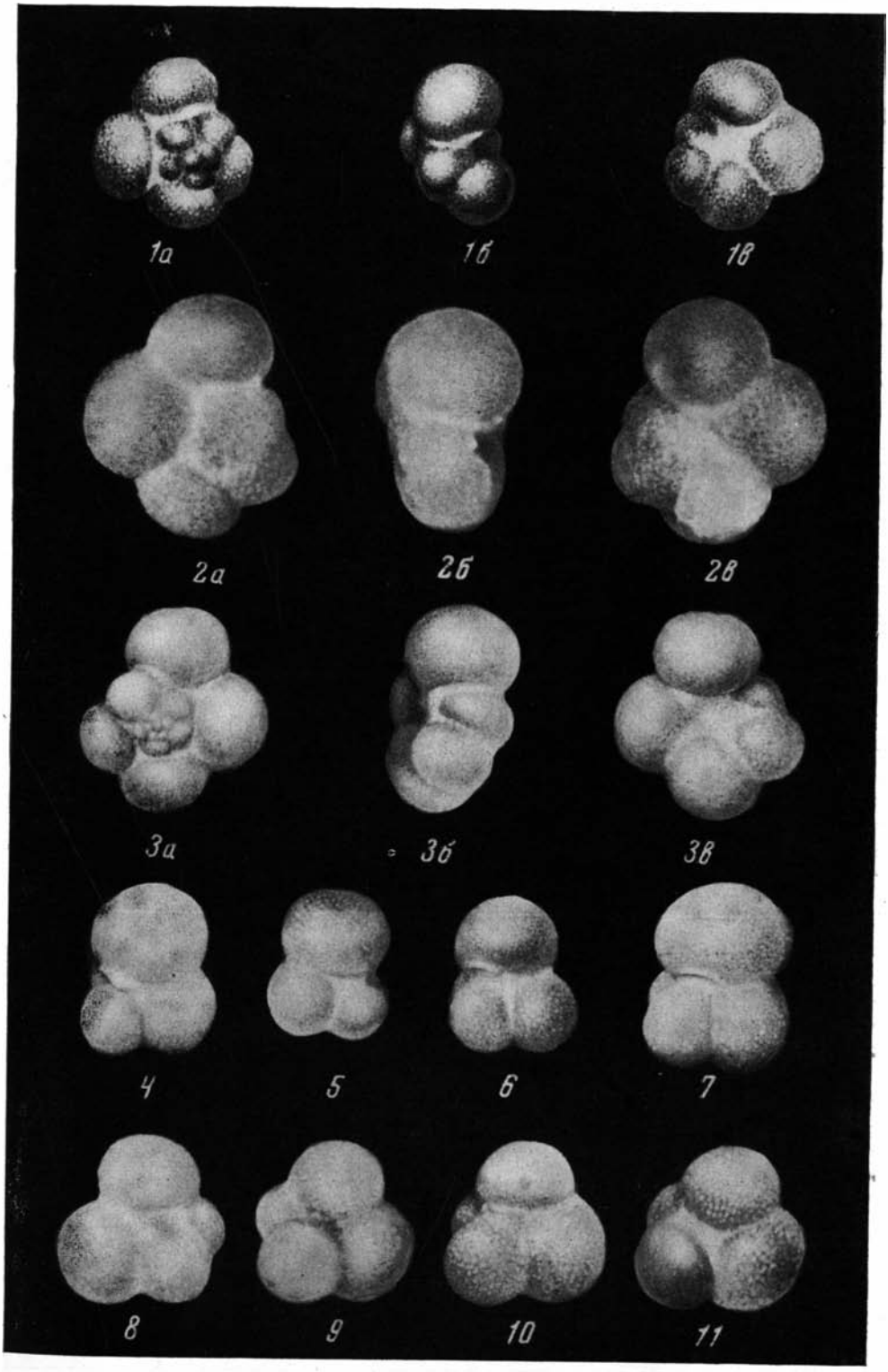
Фиг. *6*. То же, оригинал 572 со среднепористой стенкой. Северный Кавказ, Нальчикский район; зона *Acarinina conicotruncata* нижнего палеоцена, × 78.

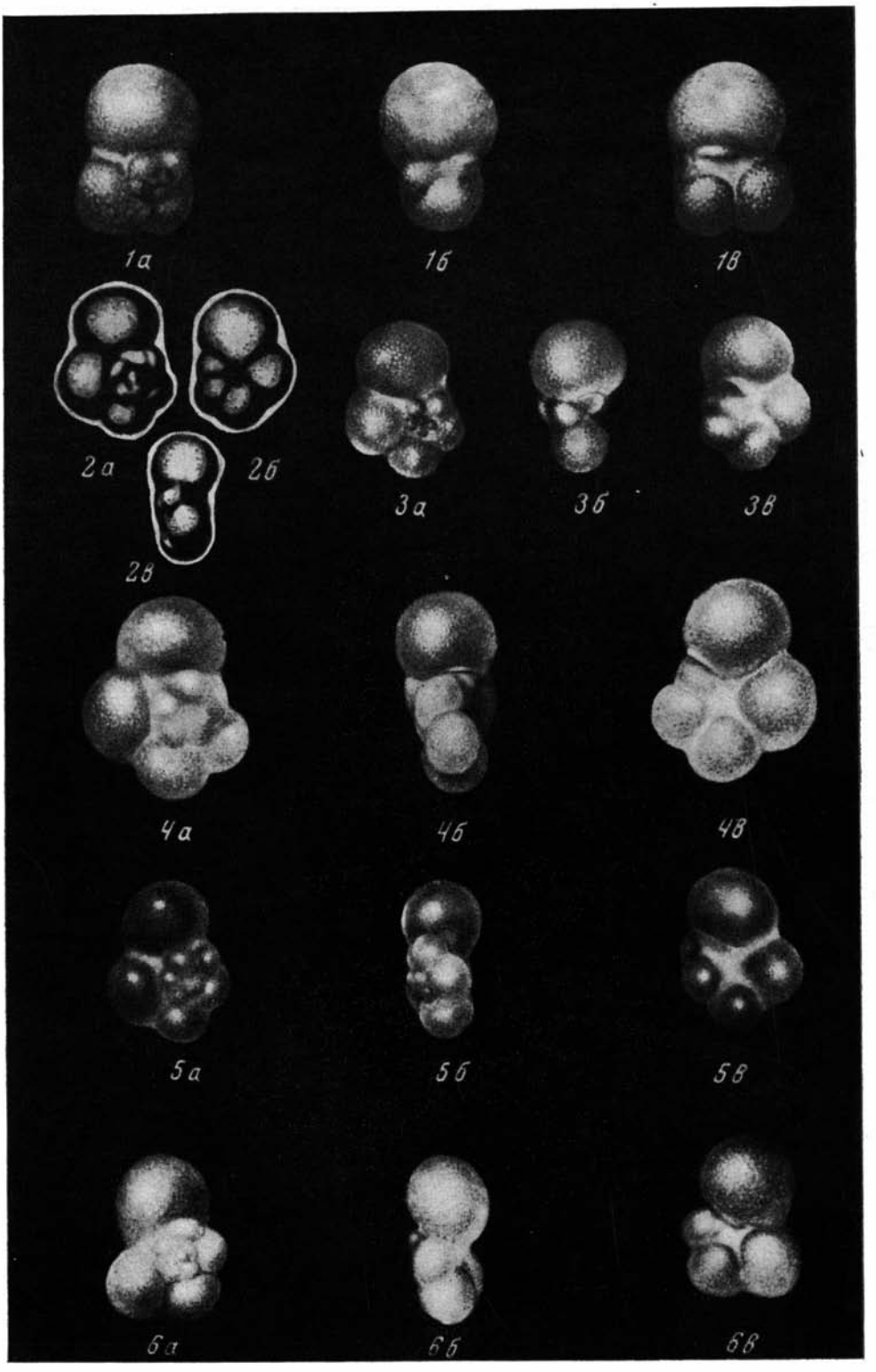
Фиг. *7*. То же, оригинал 368 с крупнопористой стенкой. Северный Кавказ, Нальчикский район, зона *Acarinina tadjicistanensis djanesis* нижней части верхнего палеоцена, × 78.

Фиг. *8. Globigerina trivialis* Subbotina, оригинал 351 с тонкопористой стенкой. Западная Туркмения, Малый Балхан; середина зоны *Globigerina trivialis — Globoconusa daubjergensis Globorotalia compressa* нижней части датского яруса × 78.

Фиг. *9*. То же, оригинал 353 с тонкопористой стенкой. Западная Туркмения, Малый Балхан, верхи той же зоны, × 78.

Таблица I




1а
1б
1в
2а
2б
2в
3а
3б
3в
4а
4б
4в
5а
5б
5в
6а
6б
6в

Фиг. *10*. То же, оригинал 575 с крупнопористой стенкой. Западная Туркмения, Малый Балхан: зона *Acarinina conocotruncata* нижнего палеоцена, × 78.

Фиг. *11*. То же, оригинал 380 с крупнопористой стенкой, зона *Acarinina tadjicistanensis djanensis* низов верхнего палеоцена того же региона, × 78. Изображение перевернуто на 180°.

Таблица II

Фиг. 1*а*, *б*, *в*. *Globigerina prolonga* Schutzkaja sp. nov. Западная Туркмения, Малый Балхан, зона Globorotalia *angulata* нижнего палеоцена, × 78.

Фиг. *2а*, *б*, *в*. *Globigerina pseudobulloides* Plummer голотип (по Плуммер). Техас, формация мидвей, × 50.

Фиг. *3а*, *б*, *в*. *Globigerina pseudobulloides* Plummer оригинал 564. Северный Кавказ, р. Кубань; верхняя часть эльбурганской свиты, зона *Globorotalia angulata* нижнего палеоцена, × 78.

Фиг. *4а*, *б*, *в*. То же, оригинал 366. Западная Туркмения, Малый Балхан; верхи зоны *Globigerina trivialis—Globoconusa daubjergensis — Globorotalia compressa* нижней части датского яруса, × 78.

Фиг. 5*а*, *б*, *в*. То же, оригинал 585. Северный Кавказ, Осетия, р. Хазни-дон; середина той же зоны, × 78.

Фиг. *6а*, *б*, *в*. *Globigerina balchanensis* Schutzkaja sp. nov. голотип 352. Западная Туркмения, Малый Балхан; середина той же зоны, × 78.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ
Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

Н. А. ВОЛОШИНОВА и В. Н. КУЗНЕЦОВА
(Всесоюзный научно-исследовательский геологоразведочный нефтяной институт)

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИОННОМУ РАЗВИТИЮ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ELPHIDIIDAE

В последние годы взгляды на систематику семейства Nonionidae, в которое в течение долгого времени входили и представители семейства Elphidiidae, претерпели значительные изменения в результате изучения внутреннего строения раковин и микроструктуры стенки (Sigal, 1952). Изменения эти отражены в работе Н. А. Волошиновой (1958) и в «Основах палеонтологии» (1959).

История развития взглядов на морфологическое строение и систематическое положение основных представителей этих семейств достаточно подробно изложено в двух, дополняющих в этом отношении одна другую, работах советских авторов (Волошинова, 1958 и Крашенинников, 1960).

Ряд данных о морфологическом строении некоторых представителей нонионид и эльфидиид, а также соображения об их систематическом положении содержится также в трех статьях В. А. Крашенинникова (1953, 1956, 1958).

В. А. Крашенинников пришел к выводу, что род *Elphidium* в его широком понимании, с включением в него и рода *Elphidiella,* является гетерогенным. В его пределах В. А. Крашенинников (1960) выделяет четыре морфологических типа.

Первый тип — род *Elphidium* в узком значении, с типичным видом рода — *E. macellum* (Fichtel et Moll).

К этому роду относится большинство хорошо известных, широко распространенных видов, как *E. crispum* (Linné), *E. regina* (d'Orb.), *E. angulatum* (Egger) и др. (табл. I, фиг. 1—3).

Наиболее характерными чертами этих видов является наличие длинных или коротких полых септальных мостиков, образованных ретральными отростками протоплазмы животного. Снаружи септальные мостики заканчиваются большей частью слепо (табл. I, фиг. 3). Между септальными мостиками имеются углубления, называемые септальными ямками, о природе которых в литературе существуют различные мнения. Некоторые исследователи считали, что в ямках имеются отверстия, ведущие непосредственно в камеру (d'Orbigny, 1846 г.); некоторые, как Карпентер (Carpenter, 1862), Листер (Lister, 1903), М. Джипс (Jepps, 1942), изучавшие современных и даже живых *E. crispum,* считали, что в ямки открываются ответвления системы каналов. Третья группа исследователей, начиная с Уильямсона (Williamson, 1858) и кончая Кра-

шенинниковым (1960) считает, что ни системы каналов, ни проходов в септальных ямках у представителей рода *Elphidium* нет. По мнению Крашенинникова, септальные мостики имеют единственную функцию — укрепление септальных швов и тем самым всей раковины в целом. Особенно эффективными в этом отношении являются полые мостики, при которых скелет достигает максимальной прочности и вместе с тем легкости конструкции. Это наблюдение является вполне правильным и мы вполне согласны с В. А. Крашенинниковым, что основной функцией ретральных отростков и соответствующих им полых септальных мостиков является защита швов. Однако для того, чтобы появилось это защитное приспособление, нужно, чтобы швы были непрочными, т. е. в них были бы отверстия, делающие их особо хрупкими. Развитие такого рода приспособлений мы увидим дальше при разборе представителей подсемейства Cribroelphidiinae, где ретральные отростки появляются у некоторых их представителей в процессе исторического развития. У рода же *Elphidium,* как отмечает и сам Крашенинников, однако, не придавая им значения каналов, вполне определенно имеются синусовидные межсептальные пространства, образующиеся в результате раздвоения периферических частей септ (табл. VII, фиг. 6). Эти синусовидные пространства и являются меридиональными каналами, заполненными протоплазмой, которая может, по мере необходимости, в основном, по-видимому, на самых последних камерах, пробивать выходы наружу. Наиболее детально эта группа видов на примере современного *E. crispum* была изучена рядом исследователей, в том числе Листером (1903).

По данным Листера, у декальцинированных *E. crispum,* протоплазма которых окрашена осмиевой кислотой в темный цвет, не трудно убедиться в наличии системы каналов или, как он ее иногда называет, системы синусов. Джипс (Jepps, 1942), изучавшая живых *E. crispum,* пишет, что она долго сомневалась в наличии канальной системы у этого вида, пока на одном окрашенном экземпляре не увидела ее всю, вплоть до тонких веточек наружных отростков меридиональных каналов. Выход экскреторных гранул, по ее мнению, происходит посредством крупных псевдоподий, проходящих через ямки двух последних камер.

Ко второму и третьему морфологическим типам «*Elphidium*» в широком понимании, Крашенинников (1960) относит два миоценовых вида, отнесенных к выделенному им роду *Canalifera.* Этот род отличается наличием сплошных, не полых, септальных мостиков, образованных, судя по рисунку автора, выступами на верхней части стенки раковины. В пределах данного рода Крашенинников выделяет два подрода по различному строению устья: *Canalifera (Canalifera)* с дырчатым устьем в основании септы и *Canalifera (Criptocanalifera)* с щелевидным устьем. У представителей этого рода Крашенинников обнаружил наличие спиральных каналов и зернистой микроструктуры стенки. По микроструктуре стенки эти два рода должны относиться к семейству Nonionidae.

К четвертому морфологическому типу В. А. Крашенинников относит формы с не вызывающей сомнения системой трубчатых каналов и двойным рядом септальных ямок, т. е. «*Elphidium*» *craticulatum* (Fichtel et Moll) и всех арктических эльфидиэлл, которых он считает резко отличными от рода *Elphidium.* Таким образом, в пределах рода «*Elphidium*» с диагнозом Кушмана (Cushman, 1948, стр. 234) Крашенинников выделяет два рода и один подрод. Нужно отметить, что в своем диагнозе рода *Elphidium* Кушман ставит знак равенства между терминами «септальные мостики» и «ретральные отростки», тогда как исследователи XIX в. понимали под ними разные вещи. Ретральными отростками назывались направленные назад выступы протоплазмы животного, тогда как септальными мостиками — образования скелета между септальными ямками.

По нашим данным, септальные мостики у эльфидиид по своему строению представляют три основных типа. Первый тип — наиболее примитивный, распространен у представителей рода *Cribroelphidium* Cushman et Bronnimann emend. Voloshinova, 1958 и у некоторых эльфидиэлл, у которых недоразвивается второй ряд септальных отверстий. Это, по существу, промежутки между отверстиями наружных отростков меридиональных каналов. Если наружных отверстий один ряд и, особенно, если они — крупные, то получаются зазубренные края у смежных камер, зазубрины которых и образуют короткие септальные мостики, помещающиеся в пределах углубленных в таких случаях швов (табл. I,фиг. 4а, б; 5а, б). Такого рода мостики наблюдаются и у представителей рода *Cribrononion* Thalmann emend. Voloshinova, 1958, т. е. «*Elphidium*» в понимании Кушмана, но с зернистой стенкой (Волошинова, 1958). Такого рода мостики очень непрочны и поэтому представители семейства Elphidiidae, характеризующиеся довольно толстой стенкой и способностью вторичного выделения скелетного вещества, вырабатывают в процессе своего исторического развития ряд защитных приспособлений.

У эльфидиид с мостиками второго типа наблюдается тенденция к укреплению хрупких швов посредством вторичного выделения скелетного вещества. Наиболее яркий пример такого приспособления представляет собой *Cribroelphidium rugosum* Barbassevitsh (msc.) из миоцена Сахалина (табл. I, фиг. 7а — в), образующий выпуклые бугорчатые швы из прозрачного скелетного вещества. Ряд эльфидиэлл, как, например, *E. sachalinensis* (Volosh), *E. nutovoensis* (Borovleva) (табл. IV, фиг. 1а) также образуют выпуклые перекладинки на швах из вторичного скелетного вещества, а *E. recens* (Stschedrina) (табл. III, фиг. 4а, б) образует на ранних камерах последнего оборота длинные складки и борозды, также укрепляющие углубленные хрупкие швы.

Третий тип — наиболее совершенный — это полые септальные мостики, образованные ретральными отростками протоплазмы в промежутках между септальными ямками, где находятся отверстия наружных отростков меридиональных каналов. Такими септальными мостиками обладают представители подсемейства Elphidiinae, по-видимому, с начала своего развития и таковые возникают в процессе исторического развития у некоторых эльфидиэлл, в особенности у видов группы *Elphidiella groenlandica* (Cushman). Ретральные отростки у них возникают в конце среднего — начале верхнего миоцена — *E. katangliensis* (Voloshinova et Borovleva).

В большинстве случаев полые септальные мостики представляют собой замкнутые снаружи трубки, открытые лишь изнутри камеры, откуда отходят ретральные отростки протоплазмы (табл. I, фиг. 3). В таком случае они выполняют единственную функцию — укрепление швов. Однако у некоторых видов на последних камерах ретральные отростки, по-видимому, выходят наружу раковины, так как септальные мостики имеют два просвета: внутренний и наружный. Такое явление наблюдается у *Elphidium mironovi* Voloshinova из плиоцена Сахалина (табл. I, фиг. 8, 9) и у *Elphidiella hannai* Cushman из Охотского моря (табл. V, фиг. 2а, 3а).

Впоследствии наружные отверстия закрываются скелетным веществом, образующим выпуклый валик. В этом случае ретральные отростки помимо функции укрепления швов имеют также функцию связи с внешней средой последних камер. Однако это наше предположение следует проверить на современных видах. Оно выдвигается лишь как рабочая гипотеза.

СТРОЕНИЕ СИСТЕМЫ КАНАЛОВ

Система каналов в пределах семейства Elphidiidae, по-видимому, построена по одному плану (рис. 1) и отличается лишь большим или меньшим совершенством.

В наиболее простом виде она представляет собой систему синусовидных полостей, сообщающихся между собой и заполненных специальной протоплазмой, которая, по мере надобности, имеет способность выходить наружу из меридиональных каналов посредством крупных псевдоподий, резорбирующих стенку и образующих наружные отростки меридиональных каналов. У всех исследованных нами представителей семейства имеются два спиральных канала, расположенные в пупочной области, связывающие между собой все камеры. Эти каналы имеют форму или узкого щелевидного пространства (табл. VII, фиг. 1, 2), образующегося в стенке камер в пупочной области или же вид вполне сформированного округлого канала, пронизывающего стенку в пупочной области (табл. I, фиг. 10).

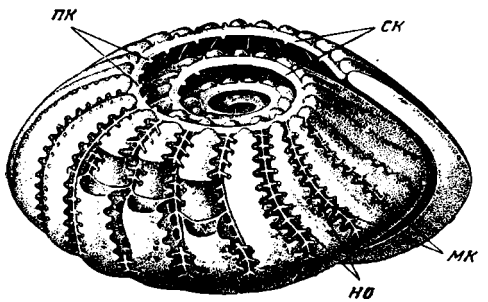


Рис. 1. «*Elphidium*» *craticulatum* (Fichtel et Moll), × 20.

Строение системы каналов (Карпентер, 1862)

Ск — спиральный канал, *пк* — пупочные каналы; *мк* — меридиональные каналы, *но* — наружные отростки меридиональных каналов

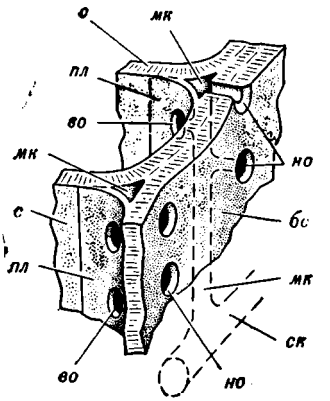


Рис. 2. Схема образования полости меридионального канала

Ск — спиральный канал; *мк* — меридиональные каналы; *но* — отверстия наружных отростков меридионального канала; *во* — отверстия внутренних выходов (отростков) меридионального канала; *пл* — пластинка, прикрывающая меридиональный канал (раздвоенная часть септы); *с* — септы; *бс* — боковая стенка камер

От спиральных каналов отходят отростки наружу в пупочной области, пронизывающие либо непосредственно стенки камер, либо же, в некоторых случаях, скелетное непористое вещество специальной пупочной шишки (табл. V, фиг. 4а, табл. VII, фиг. 4, 5). Это так называемые пупочные каналы. Спиральный канал сообщается с меридиональными интерсептальными каналами, образование которых происходит следующим образом (рис. 2). При образовании новой камеры от стенки последней отслаивается тонкая пластинка, примыкающая под некоторым углом к септе предыдущей камеры. Образуется синусовидное пространство, заполняющееся протоплазмой из спирального канала. Эта протоплазма растворяет скелетное вещество в месте соприкосновения стенок двух соседних камер и образует один-два ряда наружных отростков меридиональных каналов и соответствующих им отверстий на септальных швах.

Кроме того, и на пластинке, прикрывающей меридиональный канал со стороны вновь образованной камеры, появляются отверстия, посредст-

вом которых меридиональный канал сообщается с камерой (табл. I, фиг. 9, 11). У современных эльфидиэлл, особенно у *E. arctica* (Parker et Jones) (табл. III, фиг. 3*а*—*в*) система каналов приобретает наиболее совершенную форму. Останавливаться на ней не имеет смысла, так как она достаточно подробно описана в литературе и соответствует изображенной на рис. 1.

У представителей рода *Cribroelphidium* спиральные каналы на шлифах имеют вид узких щелей в пупочной области (табл. VII, фиг. 1, 2), меридиональные каналы — отчетливо синусовидную, треугольную форму (табл. II, фиг. 45). Септальные мостики у представителей этого рода, как указывалось выше, являются промежутками между наружными отростками меридиональных каналов. При отламывании камеры по шву отчетливо видны зазубренные края стенки с обеих сторон камер (табл. I, фиг. 4, 5). В некоторых случаях образуются вторичные отложения скелетного вещества, имеющие тенденцию к укреплению швов, совершенно не защищенных у представителей этого рода и поэтому очень хрупких. Виды этого рода удобны для изучения, так как у них камеры легко отламываются точно по шву. У представителей данного рода иногда образуется двойной ряд отверстий, как у эльфидиэлл, но редко. Основное их отличие от эльфидиэлл — крупные наружные отростки меридиональных каналов и вследствие этого вполне отчетливые «септальные мостики». Уместно здесь отметить, что признак «двойного» и «одинарного» ряда септальных ямок, лежащий в основе различия родов *Elphidium* и *Elphidiella,* по Кушману (1933—1950), очень ненадежен, так как и настоящие эльфидиэллы, развивающие обычно два ряда, могут образовывать в некоторых случаях один ряд отверстий на септальных швах, так как второй ряд в таких случаях не образуется. Это отчетливо прослеживается почти у всех видов эльфидиэлл, за исключением *E. arctica* (Parker et Jones), у которой один ряд отверстий лишь изредка встречается и то только на отдельных швах.

Таким образом, род *Elphidiella* и род *Cribroelphidium* очень близки между собой и часто трудно отнести того или иного представителя этих родов к определенному роду на основании только одного признака, а именно: одного или двух рядов септальных отверстий на швах. При этом приходится пользоваться и другими признаками, проявляющимися у различных групп видов в процессе их филогенетического развития. От рода *Elphidium,* от которого, по диагнозу Кушмана, *Cribroelphidium* отличается лишь строением устья, последний отличается отсутствием ретральных отростков и соответствующих им полых септальных мостиков.

СТРОЕНИЕ УСТЬЕВОГО АППАРАТА

Теперь остановимся на строении устья и форамена у эльфидиид, которое имеет большое значение как для характеристики отдельных видов, так и для систематики семейства в целом, но на которое, к сожалению, мало кто обращает внимание.

В своей работе 1958 г. «О строении устья у некоторых представителей нонионид и эльфидиид» В. А. Крашенинников пришел к выводу, что устье в пределах этих семейств очень изменчиво и у одного и того же вида может быть различным. Он считает это внутривидовой изменчивостью. По нашим наблюдениям дело обстоит несколько иначе. Строение устья у эльфидиид в пределах вида остается более или менее постоянным. Изменчивым является строение форамена, в основном, наличие и количество дополнительных отверстий на септах, что большей частью является изменением возрастного характера. Так, у молодых представителей рода *Cribroelphidium* вначале появляется лишь основное устье, в основании септальной поверхности или в виде щели, или

в виде ряда округлых отверстий. У некоторых видов такое устье остается на всем протяжении жизни животного. У других видов в дальнейшем появляются отверстия на септах, число которых возрастает по мере роста раковины таким образом, что на последних камерах имеется наибольшее число отверстий. Устье становится ситовидным. У представителей родов *Elphidium, Cribroelphidium, Elphidiella* устье как таковое различимо очень редко. Обычно мы наблюдаем его при обламывании последней камеры. Вероятно, устье вполне сформировывается перед образованием новой камеры и во время процесса размножения. Косвенным свидетельством этого является утверждение Джипс, что у *E. crispum* (L.) на протяжении большей части жизни последняя камера остается пустой, не содержащей протоплазмы. Однако проекция будущего устья намечается уже в начале образования новой камеры. При процессе размножения, по свидетельству той же Джипс, помимо основного устья, у *E. crispum* образуются дополнительные отверстия на устьевой поверхности для выхода наружу протоплазмы при спорообразовании.

У значительного количества представителей этих родов форамен сложный и состоит из основного медианного устья, расположенного в основании септы и дополнительных отверстий на септе. В большинстве случаев сложный форамен изменяется в процессе роста раковины путем увеличения количества отверстий на септальной поверхности.

Основное медианное устье в большинстве случаев остается постоянным, представляя собой три основных типа:

I тип — отчетливо дырчатое устье в основании септы. Оно может быть простым, всегда без дополнительных отверстий. Оно может быть ситовидным, причем — постоянно ситовидным и непостоянно ситовидным (табл. II, фиг. 1—3). В первом случае дополнительные отверстия развиваются на ранних стадиях развития и равномерно увеличиваются в количестве; расположение их отличается определенной закономерностью. Во втором случае дополнительные отверстия развиваются не всегда, а большей частью лишь у крупных экземпляров, расположение их незакономерно, они разбросаны по всей септе в виде нескольких отверстий. Характер отверстий в основании септы у дырчатого устья также может быть различным. В большинстве случаев у представителей рода *Elphidium* имеется простое дырчатое устье в основании септы со слабо или вовсе неутолщенными промежутками между отверстиями. У некоторых видов оно непостоянно ситовидное, но есть виды и с постоянно ситовидным устьем, как, например, *E. mironovi* Volosh. (табл. II, фиг. 5а, б).

В некоторых случаях промежутки между отверстиями сильно утолщаются и образуют короткие толстые подпорки с овальным сечением, на которых прочно укреплена септа. Так, у *Cribroelphidium subglobosum* Volosh. подпорки эти сильно разрастаются, особенно на более ранних оборотах раковины (табл. II, фиг. 4, 6).

У видов группы *Elphidiella groenlandica* Cushman, к которой относится, по-видимому, верхнемиоценовая *E. katangliensis* (Volosh. et Borovleva), нижнемиоценовая *E. subcarinata* (Volosh.) и олигоценовая *E. iojimaensis* (Asano) на поверхности раннего оборота образуются глубокие борозды, проделанные тяжами протоплазмы, проходящими через отверстия основного устья (табл. II, фиг. 7). Эта черта чрезвычайно характерна для всех видов данной группы эльфидиэлл, появляющихся еще в олигоцене и доходящих до настоящего времени.

II тип — короткая, относительно широкая щель в основании септы, иногда с непористой губой. Устье такого типа тоже может быть простым (*Rimelphidium boraense* Volosh. табл. II, фиг. 8), но большей частью оно является сложным, с дополнительными отверстиями на септе. Такой тип устья хорошо развит у представителей подрода *Rimelphidium* рода *Cribroelphidium*. В большинстве случаев у видов этого подрода дополнитель-

ные отверстия располагаются в 2—3 вертикальных ряда, причем количество рядов зависит от ширины септы, зависящей от общей толщины раковины, возможно, в свою очередь, связанной с различными генерациями, но это нам не удалось проверить.

Такого типа устье особенно четко изменяется по мере роста раковины (табл. II, фиг. 9*а*, *б* — 12).

III тип — очень мелкие отверстия в основании септы, часто разрывающиеся и образующие узкую щель основного медианного устья. Такое устье свойственно видам группы *Elphidiella arctica*. Дополнительные отверстия такого устья часто имеют выпуклый ободок (табл. II, фиг. 13) и располагаются то неравномерно по всей поверхности (табл. II, фиг. 16, 17), то в отчетливые вертикальные ряды (табл. II, фиг. 14, 15). Расположение это зависит в значительной степени от формы устьевой поверхности и степени ее вытянутости.

Форамен этого типа устья претерпевает изменения вторичного порядка: длинная щель, образованная разорвавшимися округлыми отверстиями, зарастает с боков и образует довольно отчетливую короткую щель на более ранних камерах, напоминающую устье у *Rimelphidium*.

МИКРОСТРУКТУРА СТЕНКИ

Изучение структуры стенки показало, что дело обстоит не так просто, как это представлялось вначале. По Вуду (Wood, 1949) «род *Elphidium*» характеризуется радиально-лучистой стенкой, тогда как «род *Nonion*» характеризуется зернистой структурой стенки. Однако уже первые исследования В. А. Крашенинникова (1953) микроструктуры стенки показали, что *E. eichwaldi* Bogdanowicz, выделенный им в род *Canalifera*, характеризуется зернистой структурой стенки. Исследования Волошиновой (1958) показали, что некоторые виды «рода *Elphidium*» с неясными септальными мостиками, как *E. rotundatum* Grigorenko, *E. incertum* (Williamson) non emend. Cushman и некоторые другие характеризуются однослойной зернистой стенкой, что явилось причиной отнесения их к роду *Cribrononion* Thalmann (Волошинова, 1958).

Необходимо отметить, что род *Cribrononion* Thalmann, 1946 в понимании Волошиновой (1958) оказался сборным и требует детального изучения. Виды, относящиеся к родам *Elphidium, Cribroelphidium, Elphidiella* характеризуются радиально-лучистой многослойной стенкой.

Ряд видов без септальных мостиков, ранее относимых к роду «*Nonion*», наоборот, оказался с радиально-лучистой стенкой. Так, «*Nonion*» *subgranosus* (Egger) и близкие к нему виды, выделенные Путрей в особый род (*Porosononion*) по наличию у них сложного устья, состоящего из двух-трех рядов округлых отверстий, оказались охарактеризованными радиально-лучистой стенкой. Такую же лучистую стенку имеет современная «*Nonionina*» *orbicularis* Brady и эоценовый вид, выделенный Хайнсом в род *Protelphidium*. К последнему, по диагнозу Хайнса, относятся виды «*Nonion*» с радиально-лучистой стенкой и устьем, как щелевидным, так и дырчатым. По этому слишком общему диагнозу Хайнса в род *Protelphidium* должны быть объединены виды, слишком различные, чтобы быть действительно родственными.

Интересным является тот факт, что типичная *Elphidiella nitida* Cushman, встреченная в плиоцене Сахалина, оказалась имеющей зернистую микроструктуру стенки. Таким образом, развитие системы каналов является конвергентным признаком и может проявляться у представителей, имеющих различное происхождение. То же самое наблюдается и в развитии ретральных отростков. Такое развитие мы наблюдаем в начале верхнего миоцена у *Elfidiella katangliensis* и в конце верхнего миоцена у «*Elphidium*» *clavatum* Cushman. У последнего вида ретральные

отростки у миоценовой формы или не развиты вовсе или развиты лишь на последних камерах. У современной формы этого вида, широко развитой в северных и дальневосточных морях, довольно часто встречаются отдельные экземпляры, у которых ретральные отростки имеются лишь на трех-четырех последних камерах.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ НЕКОТОРЫХ ЭЛЬФИДИИД

Представители рода *Elphidium* с несомненностью появляются в олигоцене; более ранние находки относятся, по-видимому, к другим родам (*Canalifera, Cribrononion, Elphidiella*).

Расцвета род *Elphidium* достигает в миоцене Европы, где в это время распространяется значительное количество видов рода, некоторые из которых являются руководящими.

Совершенно иное наблюдается в третичное время в Тихоокеанской области, в частности, в Японии и на Сахалине. На Сахалине представители рода *Elphidium* появляются лишь в плиоцене; по-видимому, то же самое наблюдается и в Японии и, вероятно, в Америке. По крайней мере, такое впечатление создается при рассматривании монографии Кушмана, посвященной семейству Nonionidae (Cushman, 1939). В этой монографии виды, которые смело можно отнести к роду *Elphidium*, распространены либо в третичных отложениях Европы, либо в таковых Австралии или же они являются современными. Исключение, по-видимому, составляет область Карибского бассейна, где представители рода, по-видимому, появились раньше, чем в западной части Америки. На Сахалине, в конце миоцена появился «*Elphidium*» *clavatum* Cushman, но этот вид не является родственным типичным эльфидиумам, так как ретральные отростки у него, в особенности у миоценовой формы, появляются лишь на последних камерах. Это является большим отличием от настоящих эльфидиумов, у которых ретральные отростки развиты, начиная со второй-третьей камеры и такое явление наблюдается уже у олигоценовых видов. Такое отличие указывает на иное происхождение «*Elphidium*» *clavatum* Cushman, а также на то, что он не может быть ни подвидом *E. incertum* (Williamson) в понимании Кушмана (Cushman, 1939) и Саидовой (1962) (этот вид является настоящим эльфидиумом), ни видом, первоначально описанным Вильямсоном (Williamson, 1958) и подтвержденным затем Макфайдиэном (Macfadyen, 1932), относящимся к группе видов без ретральных отростков и с зернистой стенкой.

В северной части Тихоокеанской провинции широко развиты, начиная с эоцена, представители подсемейства Cribroelphidiinae (Волошинова, 1958), относящиеся к двум родам: *Cribroelphidium* Cushman et Bronnimann и *Elphidiella* Cushman.

В пределах рода *Elphidiella* довольно четко прослеживаются две группы видов, каждая из которых характеризуется рядом отличительных признаков.

Виды группы *E. arctica* (Parker et Jones) характеризуются крупными раковинами с закругленным периферическим краем и ситовидным устьем (табл. III, фиг. 1—4; табл. IV, фиг. 1—5). В основании устьевой поверхности — мелкие отверстия, большей частью разрывающиеся и образующие узкую длинную щель. Форамен на ранних стадиях также ситовидный с относительно короткой щелью в основании. Стенка толстая и большей частью гладкая, за исключением швов, где видны отверстия наружных отростков меридиональных каналов, расположенных чаще в два ряда, реже в один (второй ряд недоразвивается). Основная ветвь, дающая *E. arctica*, имеет на поздних стадиях слегка эволютную раковину и, по-видимому, не развивает ретральных отрост-

ков. Для второй ветви — *E. nabilensis* — *E. orogenensis* характерны пупочная шишка и очень короткие ретральные отростки на последних камерах.

Вторая группа видов — *Elphidiella groenlandica* (Cushm.) и близкие к ней виды. Эта группа видов характеризуется чечевицеобразной формой раковины с узким периферическим краем и более или менее выпуклой пупочной областью и наличием у некоторых видов полых септальных мостиков, хорошо развитых на последних двух-трех камерах. Устье у этой группы отчетливо дырчатое в основании септы треугольной формы, иногда с несколькими дополнительными отверстиями на септах. На внутренних оборотах спирали хорошо развиты продольные борозды (табл. V, фиг. 1—4; табл. VI, фиг. 1—4).

Наиболее детально изученным нами объектом этой группы видов являются современные эльфидиэллы из Охотского моря, любезно предоставленные нам Х. М. Саидовой и определенные ею в опубликованной работе как *E. hannai* (Cushman.) (табл. V, фиг. 1—3). Этот вид тесно примыкает к *E. groenlandica* (Cushman). При изучении эльфидиэлл из Охотского моря прежде всего обращает на себя внимание наличие у них хорошо развитых септальных мостиков, что резко отличает их от *E. arctica*. При детальном исследовании выяснилось, что септальные мостики в данном случае являются полыми, но не замкнутыми снаружи, а открытыми с обеих сторон, по крайней мере, на последних камерах. На более ранних камерах они настолько деградируют, что большей частью вообще сливаются с общей скульптурой поверхности раковины, часто образуя сложную, изменчивую и, на первый взгляд, мало понятную скульптуру. Система каналов трубчатая, построена по типу эльфидиэлл.

Чрезвычайно интересно развитие этого вида. На молодых раковинах вначале появляются на швах между камерами укрупненные поры. Надо отметить, что данный вид характеризуется очень крупнопористой стенкой, что также отличает его от *E. arctica*. Эти укрупненные поры образуют довольно беспорядочный двойной ряд очень мелких канальцев, с трудом различимых даже при больших увеличениях бинокуляра исключительно на окрашенных раковинах. Затем на последних камерах образуются по два-три выступа стенки с прорезающими их более толстыми каналами, соответствующими ретральным отросткам протоплазмы (табл. V, фиг. 2а). Таким образом, у данного вида прослеживаются черты как эльфидиэлл (два ряда септальных отверстий), так и настоящих эльфидиумов, с той разницей, что ретральные отростки появляются не с самого начала, а на более поздних стадиях развития раковины.

На предлагаемой схеме мы изобразили филогенетическое развитие основных родов и подродов подсемейства Cribroelphidiinae в третичных осадках Тихоокеанской области и современных северных морей, как оно нам представляется на материале Сахалина и некоторых литературных источников. Вся эта обширная группа криброэльфидиин, развитая в третичных осадках и современных морях, представляется нам очень близкой по своему происхождению, происшедшей, может быть, и не в одно время, но от одной или же нескольких, но все-таки родственных форм. Основанием для этого служит чрезвычайно сходная структура стенки, не только по ориентировке кристаллов кальцита, но и по характеру пористости. Исключением в этом отношении является лишь *Elphidiella arctica*, которая обладает значительно более толстой и грубой и вместе с тем более тонкопористой стенкой. Все остальные виды характеризуются крупнопористой стенкой, более крупнопористой на ранних стадиях.

От общего предполагаемого предка (рис. 3) в датском ярусе и палеоцене Швеции появляется по Бротцену (Brotzen, 1948) *Elphidiella prima* (ten Dam), характеризующаяся слегка сжатым периферическим краем, дырчатым устьем и довольно отчетливой пупочной шишкой. В эоцене —

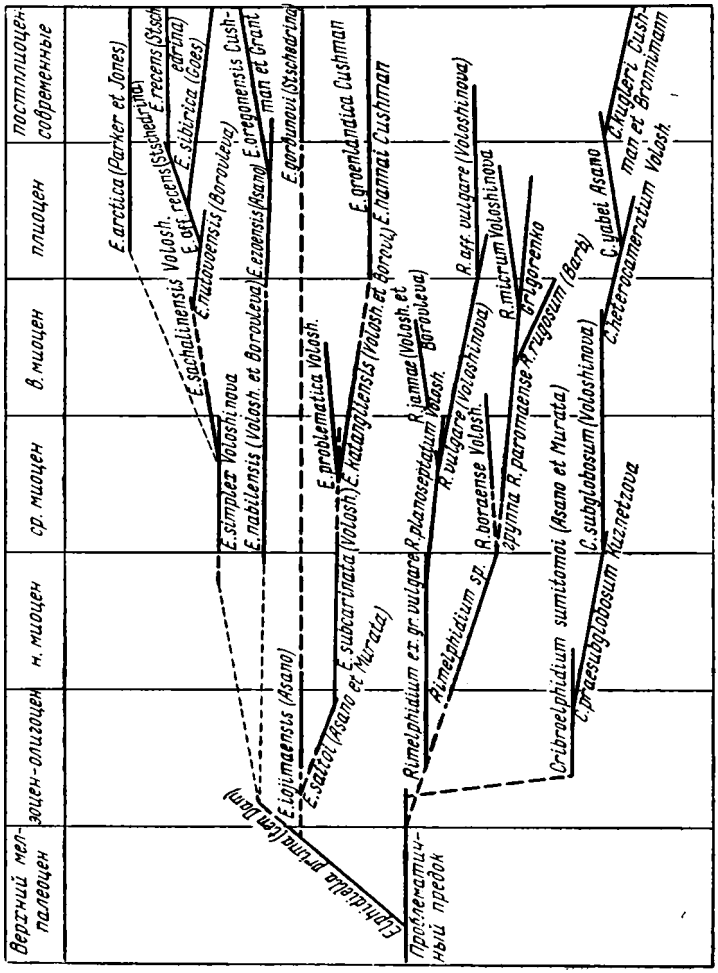


Рис.3. Эволюционное развитие представителей подсемейства Cribroelphdiinae (по материалу из третичных отложений и современных северных морей)

олигоцене Хоккайдо и олигоцене Сахалина имеет распространение *Elphidiella iojimaensis* (Asano), обладающая несколько бо́льшим числом камер, значительно более вздутой пупочной областью, отчетливо дырчатым устьем, продольными бороздами на ранних оборотах, характерными для видов группы *E. groenlandica*. Здесь получает начало развитие эльфидиэлл этой группы, представленной довольно большим числом видов. Вначале, в олигоцене — нижнем миоцене они обладают очень гладкой раковиной с плоскими швами, на которых очень неясно вырисовываются один-два ряда очень мелких отверстий (табл. VI, фиг. 1а, б — 3а, б). В литературе эти виды обычно относятся к роду *Elphidium*, к группе видов с «неясными мостиками».

В верхнем миоцене происходит резкий скачок в развитии и появляется уже типичный представитель этой группы — вид *E. katangliensis* (Voloshinova et Boroveeva), обладающий отчетливыми двумя рядами отверстий и короткими ретральными отростками на последних камерах, которые на более ранних стадиях преобразуются в своеобразную сложную скульптуру (табл. VI, фиг. 4*а*, *б*). Начиная с плиоцена, по данным Кушмана (Cushman, 1939), появляется *E. hannai* (Cushman et Grant), а в со-

временных морях, помимо нее, *E. groenlandica* (Cushman) и *E. gorbunovi* (Stschedrina) (табл. V, фиг. 4*а*, *б*).

Вся эта группа эльфидиэлл в свою очередь делится на две подгруппы: одна из них характеризуется наличием пупочной шишки и, по-видимому, не образует ретральных отростков. Конечным звеном этой линии является современная *E. gorbunovi* (Stschedrina) со сложно анастомозирующим пучком пупочных каналов (табл. V, фиг. 4*а*). Конечным звеном второй линии является *E. groenlandica* с характерными хорошо развитыми септальными мостиками, но без пупочной шишки.

Вторая группа эльфидиэлл прослеживается лишь со среднего, возможно, нижнего миоцена. Эта группа характеризуется несколько иной формой раковины, округлым периферическим краем и иным строением устья. Округлые отверстия в основании устьевой поверхности у них мелкие, часто разрывающиеся и образующие длинную неотчетливую щель. Форамен на более ранних камерах представлен более короткой щелью, но возможно, что это явление вторичного порядка — зарастания с боков, как у некоторых нонионид. Эта группа эльфидиэлл также представлена двумя вполне отчетливыми ветвями. Одна ветвь, начинающаяся с *E. nabilensis* (Voloshinova et Borovleva) (табл. IV, фиг. 2а, б) и кончающаяся *E. oregonensis* (Cushman et Grant), характеризуется хорошо развитой пупочной шишкой из непористого скелетного вещества, имеющей вид пробки с самого начального оборота (табл. VII, фиг. 4, 5). Она имеет большое сходство с пупочной шишкой, развитой у представителей рода *Streblus,* и отличается от последней наличием вертикальных пупочных каналов, пронизывающих ее насквозь, тогда как у рода *Streblus* имеется лишь пупочный канал, огибающий шишку и являющийся аналогом спирального канала эльфидиид. Группа видов, характеризующаяся пупочной шишкой, развивает в среднем — верхнем миоцене очень короткие ретральные отростки, имеющиеся, по-видимому, и у типичных *E. orogenensis* (Cushman et Grant). У этой группы видов обычно недоразвит второй ряд септальных отверстий и в литературе они фигурируют как виды рода *Elphidium.* Однако в отдельных случаях и у них проявляется второй ряд септальных отверстий, как вполне правильно подметил Кушман, переведя этот вид, первоначально описанный как *Elphidium*, в эльфидиэллы [1].

Вторая ветвь данной группы эльфидиэлл характеризуется не вполне инволютной раковиной, отсутствием пупочной шишки, отсутствием ретральных отростков и более частным наличием двойного ряда септальных отверстий. К этой группе относятся *E. recens* (Stshedrina) и *E. sibirica* (Goes). Первая из них, по-видимому, не является самостоятельным видом, но является не подвидом *E. oregonensis,* в качестве которого она была описана З. Г. Щедриной (1950), а формой *E. sibirica* (Goes) с недообразованным вторым рядом септальных отверстий. Аналогичное явление, по-видимому, представляют и верхнемиоценовые *E. katangliensis* (Voloshinova et Borovleva) и *E. problematica* Voloshinova (Волошинова, 1958).

Виды второй ветви в отношении укрепления септальных швов в своем эволюционном развитии идут двумя путями. Основная линия этой ветви, о которой мы рассказали, образует поверхностные отложения скелетного вещества на швах, часто затемняющие второй ряд отверстий и вместе с тем укрепляющие швы. Вероятно, от среднемиоценовой *E. simplex* Volosh. отходит побочная линия, в результате которой в плиоцене появляется *E. arctica* (Park. et J.). Этот вид, являющийся типовым для рода, является наиболее, по существу, непохожим на всех остальных представителей эльфидиэлл. Он отличается более грубой стенкой,

[1] Второй ряд отверстий у эльфидиэлл иногда обнаруживается при окраске раковин метиленовой синькой.

значительно более тонкой пористостью и отсутствием каких-либо образований дополнительного скелета. Защитой швов здесь является прочность самой стенки, иногда незначительное валикообразное утолщение по линии септального шва (табл. III, фиг. 3*а*).

Помимо группы эльфидиэлл в третичных отложениях Сахалина прослеживается развитие рода *Cribroelphidium* подрода *Cribroelphidium* (табл. II, фиг. 1*а*, *б*—3) и подрода *Rimelphidium* (табл. II, фиг. 8*а*, *б* — 12). Эти два подрода, отличающиеся строением устьевого аппарата, начиная с олигоцена образуют два ряда очень слабо эволюционирующих видов. В их пределах мы не наблюдаем сколько-нибудь эффективного способа укрепления швов. Единственным случаем такого рода является отложение скелетного вещества на швах у *R. rugosum* (Barbassevitsh) (табл. II, фиг. 7*а*—*в*), о чем уже говорилось ранее. Однако этот вид просуществовал недолго и не дал прогрессивных потомков.

Наши исследования показали, насколько важно всестороннее исследование раковин и выявление конкретных филогенезов отдельных групп видов различных представителей семейства Elphidiidae. Родовые диагнозы, построенные на отдельных морфологических признаках, являются недостаточными для выделения естественных таксонов — родового и более высокого значения. Так, признаки, которые были положены в основу диагнозов родов: *Elphidium, Cribroelphidium, Elphidiella* Кушманом (Cushman, 1948) часто проявляются у представителей различных родов. Так, например, у некоторых эльфидиэлл недоразвивается второй ряд септальных отверстий и на этом основании их часто относят к роду *Elphidium*. Только детальное изучение строения раковин и микроструктуры стенки дает возможность правильного выявления филогенетических отношений между отдельными видами и тем самым приближения к естественной классификации.

ЛИТЕРАТУРА

Волошинова Н. А. 1952. Нониониды. Ископаемые фораминиферы СССР.— Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 63.

Волошинова Н. А. 1958. О новой систематике нонионид.— Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 115, «Микрофауна СССР», сб. IX.

Крашенинников В. А. 1953. К морфологии и систематике фораминифер сем. Nonionidae.— Бюлл. МОИП, нов. серия, т. VIII (58), отд. геол., т. XXVIII, вып. 3, стр. 88—89.

Крашенинников В. А. 1956. Микроструктура стенки некоторых кайнозойских фораминифер и методика ее изучения в поляризованном свете.— Вопр. микропалеонтол., № 1.

Крашенинников В. А. 1958. О строении устья у некоторых представителей нонионид и эльфидид.— Вопр. микропалеонтол., № 2.

Крашенинников В. А. 1960. Эльфидииды миоценовых отложений Подолии.— Труды Геол. ин-та АН СССР, вып. 21.

Основы палеонтологии. 1959. Общая часть. Простейшие.

Саидова Х. М. 1961. Экология фораминифер и палеогеография дальневосточных морей СССР и северо-западной части Тихого океана. Труды Ин-та океанологии АН СССР.

Сигаль Ж. 1956. Фораминиферы. Перевод с французского под ред. Н. Н. Субботиной. Гостоптехиздат.

Щедрина З. Г. 1946. Новые формы фораминифер из Северного Ледовитого океана.— Труды дрейфующей экспедиции Главсевморпути, т. III.

Щедрина З. Г. 1950. К фауне фораминифер Охотского моря. Исследование дальневосточных морей СССР, вып. 2.

Asano K. 1950. Illustrated Catalogue of Japanese smaller Foraminifera, pt. 1 — Nonionidae.

Asano K. 1958. Some Paleogene smaller Foraminifera from Japan.— Rep. Tohoku Univ. Sendai, Japan. 2 ser. (Geol.), v. XXIX.

Brotzen F. 1948. The swedish Paleocene and its foraminiferal fauna.— Avh. Sver. Geol. Undersökn., ser. C, No 493, Arsb. 42, No 2.

Bütschli O. 1880—1882. Protozoa. In: Bronn. Classen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. 1, Abt. 1.

Carpenter W. B. 1862. Introduction to the study of Foraminifera. Roy Soc. London.
Cushman J. A. 1939. A monograph of the foraminiferal family Nonionidae.— U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. N 191.
Cushman J. A. 1948. Foraminifera, their classification and economic use. 4-th ed., an illustr. key to the genera.
Cushman J. A. and Bronnimann P. 1948. Some new genera and species of Foraminifera from brackish water of Trinidad.— Contr. Cushm. Lab. Foram. Res., v. 24, pt. 1.
Ellis F. B. and Messina A. R. 1940. Catalogue of Foraminifera.
Haynes J. J. 1956. Certain smaller Britain Paleocene Foraminifera.— Contr. Cushm. Found. Foram. Res., v. VII, pt. 3.
Jepps M. 1942. Studies on Polystomella Lamarck (Foraminifera).— J. Marine Biol Assoc. United Kingdom, v. XXV, No 3.
Lister J. J. 1903. The Foraminifera. In: Lankester A Treatise on Zoology, pt. 2, fasc. 2.
Macfadyen W. A. 1932. Foraminifera from some Late Pliocene and Glacial deposits of East Anglia.— Geol. Mag., v. 69.
Sigal J. 1952. Foraminifères. В кн.: Piveteau J. Traité de Paléeontologie, t. 1.
Thalmann H. E. 1946. Mitteilungen über Foraminiferen. V: Cribrononion subgen. n. Eclogae Helvetiae, v. 39.
Williamson W. C. 1858. On the recent Foraminifera of Great Britain Roy Soc. London.
Wood A. 1949. The structure of the wall of the test in the Foraminifera; its value in classification.— Quart. J. Geol. Soc. London, v. 104 (CIV), pt. 2.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

(Рисунки художника Н. А. Ипатовцева)

Таблица I

Фиг. *1а, б. Elphidium crispum* (Linné), × 47. Приазовье, средний сармат

1а — вид сбоку, *1б* — вид с устьевой стороны (по Волошиновой, 1958)

Фиг. *2а, б*; 3. *Elphidium excavatum* (Terquem), Белое море, современный.

2а — вид сбоку, *2б* — вид с устьевой стороны, × 47; *3* — полые септальные мостики, замкнутые с наружной стороны, × 102 (по Волошиновой, 1958).

Фиг. *4а, б. Cribroelphidium jannae* (Voloshinova, et Boroleva), Сахалин, В. Катагли, окобыкайская свита, в. миоцен. Деталь — отломанная камера, × 102.

4а — вид сверху, *4б* — вид сбоку; видны сплошные септальные мостики, являющиеся промежутками между наружными отростками меридиональных каналов (*но*).

Фиг. *5а, б. Cribroelphidium subglobosum* (Voloshinova), Сахалин, В. Катангли, окобыкайская свита, в. миоцен. Деталь в виде трех отломанных камер, × 72.

4а — вид сверху, *4б* — вид снизу. Видны септальные мостики (*м*) и образующие их зазубренные с обеих сторон края камер (*з*)

Фиг. *6. Elphidiella nutovoensis* (Borovleva), × 72. Мухто, нутовская свита, н. плиоцен. Деталь, показывающая сочленение спирального канала (*ск*) и меридионального канала (*мк*).

Фиг. *7а, б. Cribroelphidium rugosum* Barbassevitsh (MS). В. Катангли, окобыкайская свита, в. миоцен

7а — вид сбоку, *7б* — вид с устьевой стороны, × 47; *7в* — деталь швов, × 102

Фиг. *8а, б. Elphidium mironovi* Voloshinova. Сахалин, п-в Шмидта, помырская свита, средний плиоцен, × 102.

8а — септальная поверхность вскрытой камеры; видны: форамен (*ф*), полые септальные мостики (*ро*), отверстия внутренние (*о*), отверстия наружных (*но*) и внутренних (*во*) отростков меридиональных каналов; *8б* — вид снаружи последних камер, видны: полые септальные мостики (*ро*), их наружные отверстия (*о*) только на крайней справа камере (наиболее молодой) наружные отверстия меридиональных каналов (*но*). Препараты окрашены с устьевой стороны метиленовой синькой, вышедшей наружу через септальные мостики последней изображенной камеры

Фиг. *9. Elphidiella nutovoensis* (Borovleva) × 102. Сахалин, Мухто, нутовская свита, н. плиоцен. Деталь, показывающая образование меридионального канала. Видны: форамен (*ф*), спиральный канал (*ск*), меридиональный канал (*мк*), находящийся в синусовидной полости, образующейся септальной поверхностью более ранней камеры и пластинкой (зачатком задней септы) последующей камеры, наружные (*но*) и внутренние (*во*) отростки меридионального канала.

Таблица I

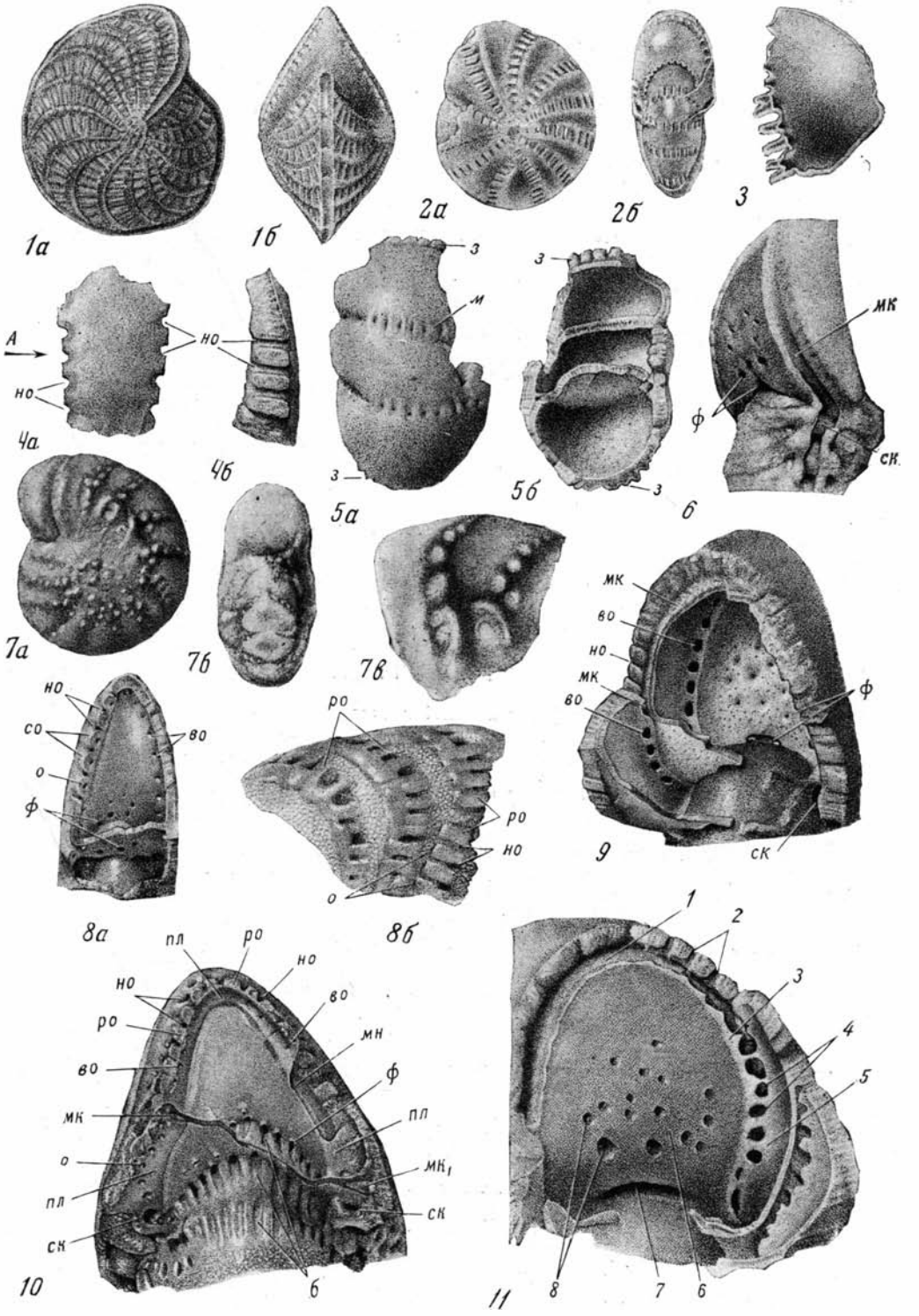
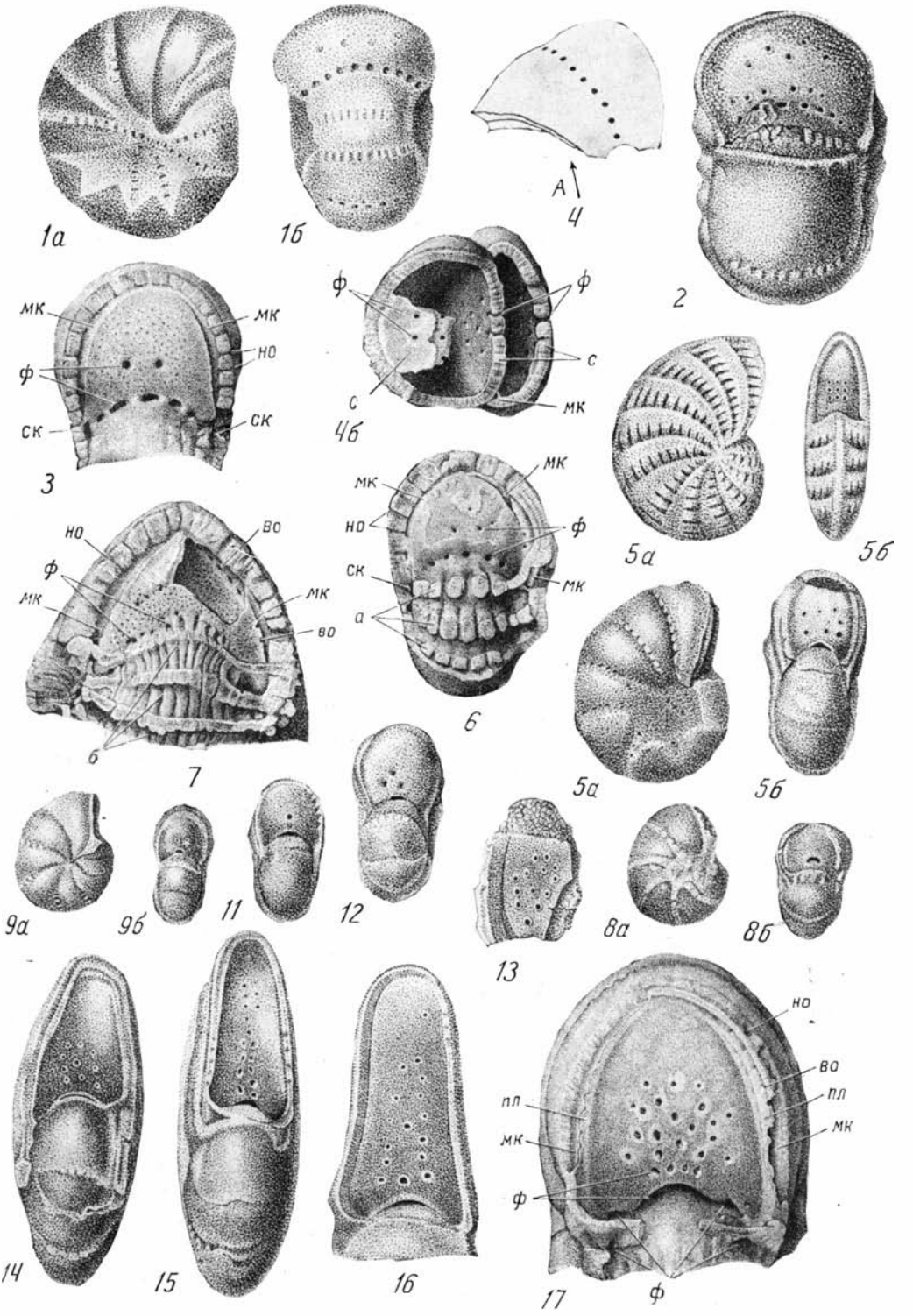
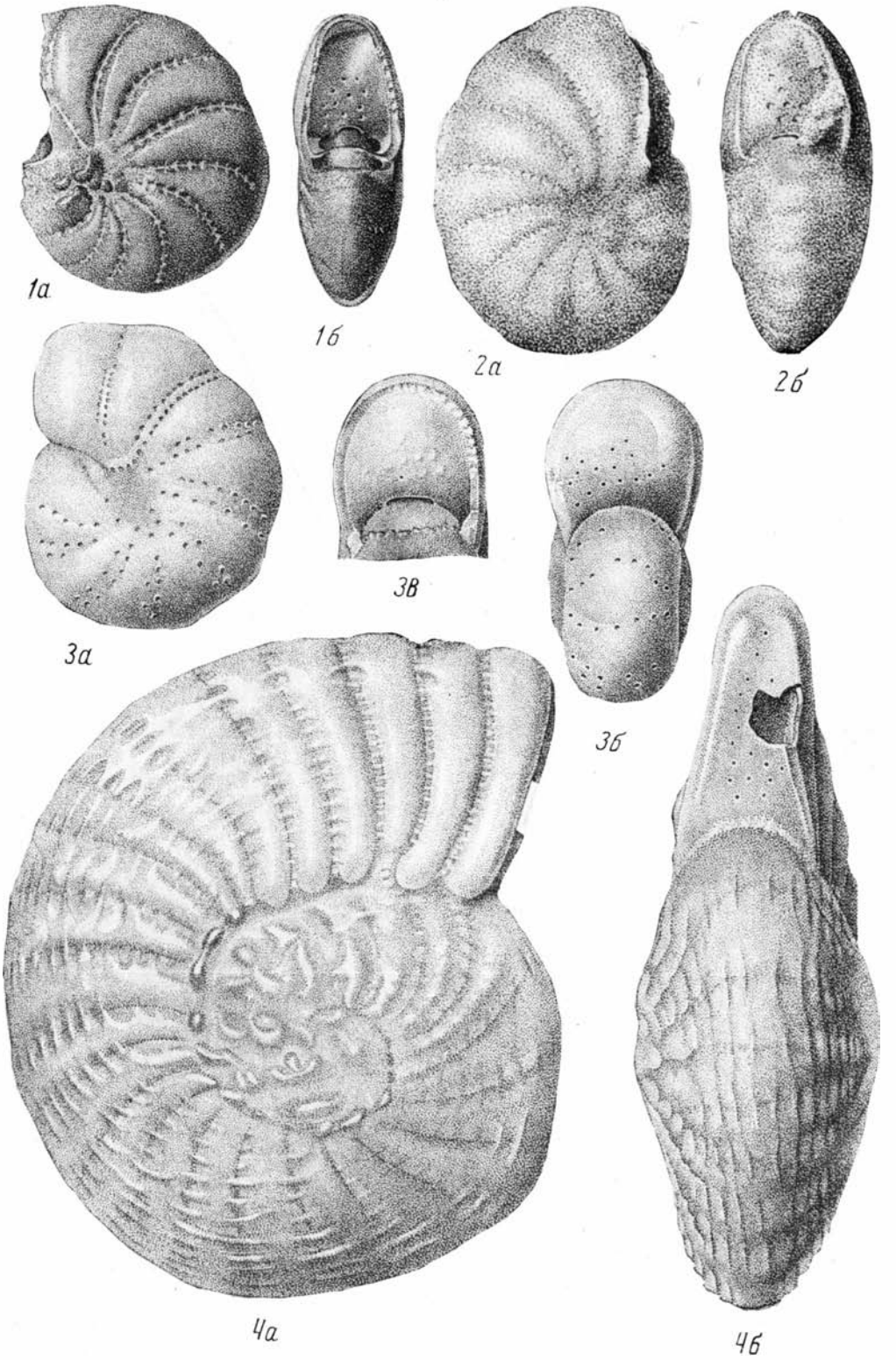
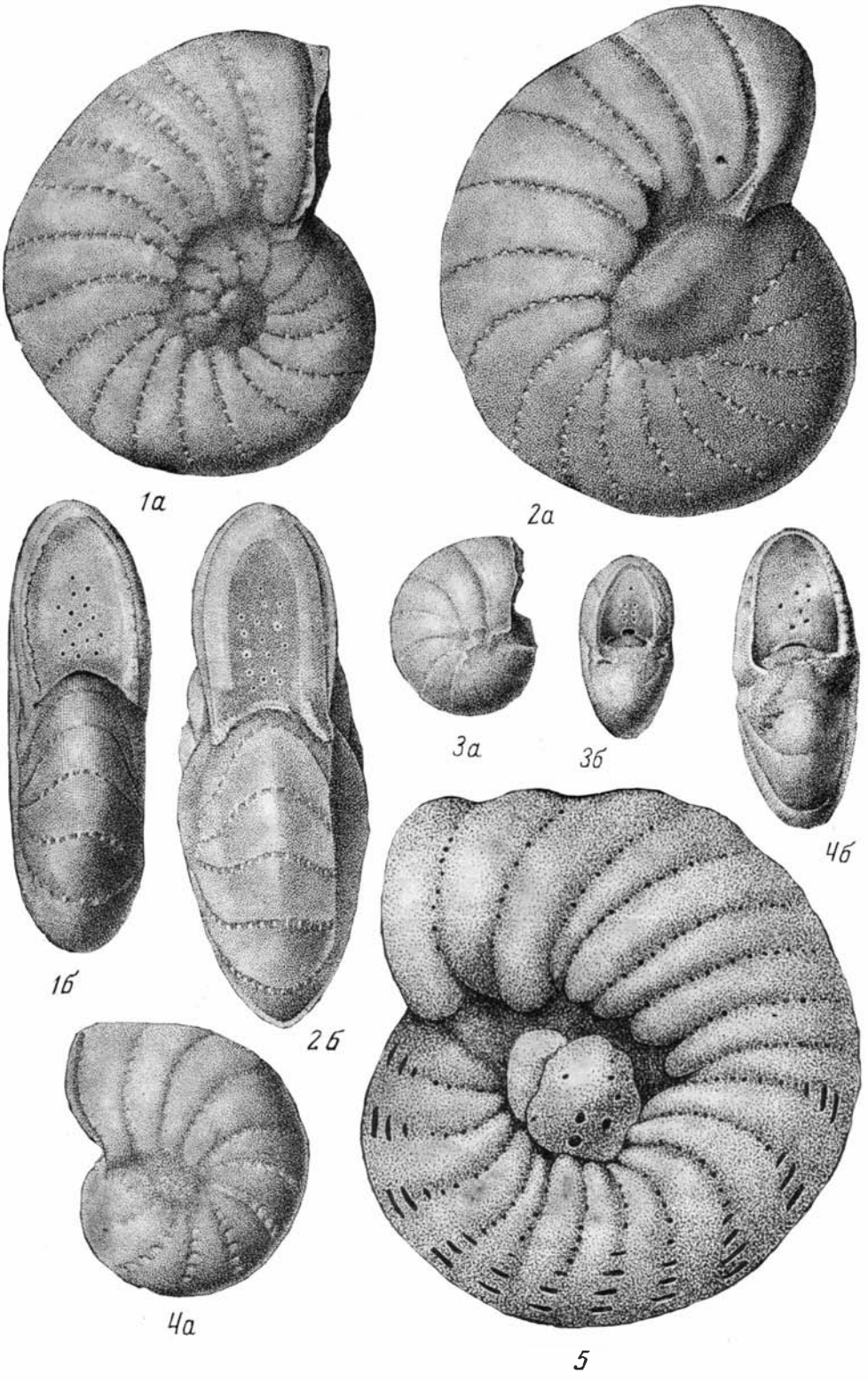
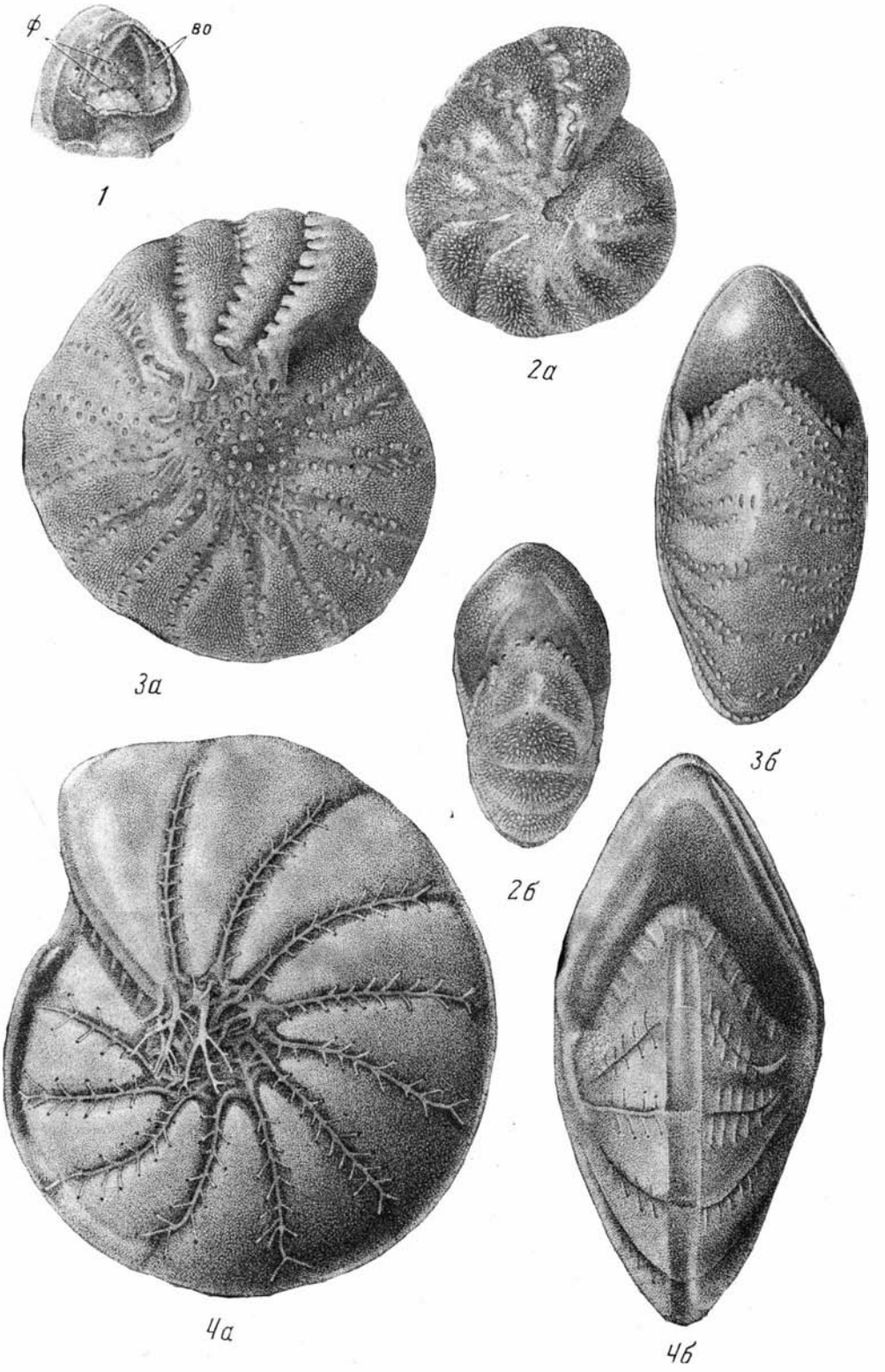

1а
1б
2а
2б
3
4а
4б
5а
5б
6
7а
7б
7в
8а
8б
9
10
11
А
но
з
м
мк
ф
ск
со
о
во
ро
мн
пл
мк₁
б
1
2
3
4
5
6
7
8

Таблица II


1а
1б
А
4
2
мк
мк
но
ф
ск
ск
3
ф
ф
с
с
мк
4б
мк
но
ф
ск
мк
а
6
5а
5б
но
во
ф
мк
мк
во
б
7
5а
5б
9а
9б
11
12
13
8а
8б
14
15
16
но
во
пл
пл
мк
мк
ф
ф
17


1а
1б
2а
2б
3а
3в
3б
4а
4б


1а
2а
1б
2б
3а
3б
4б
4а
5


ф
во
1
2а
3а
3б
2б
4а
4б

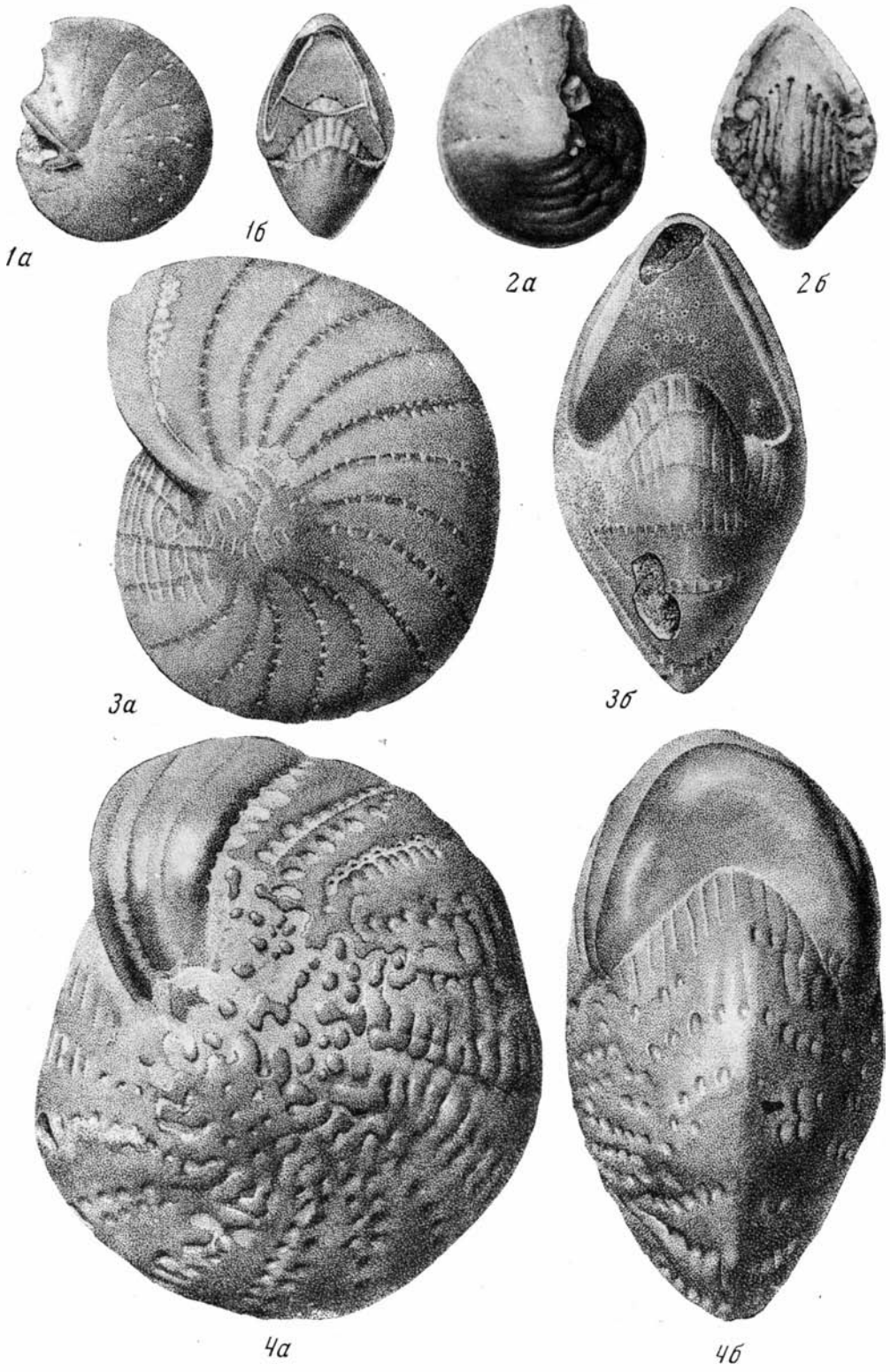
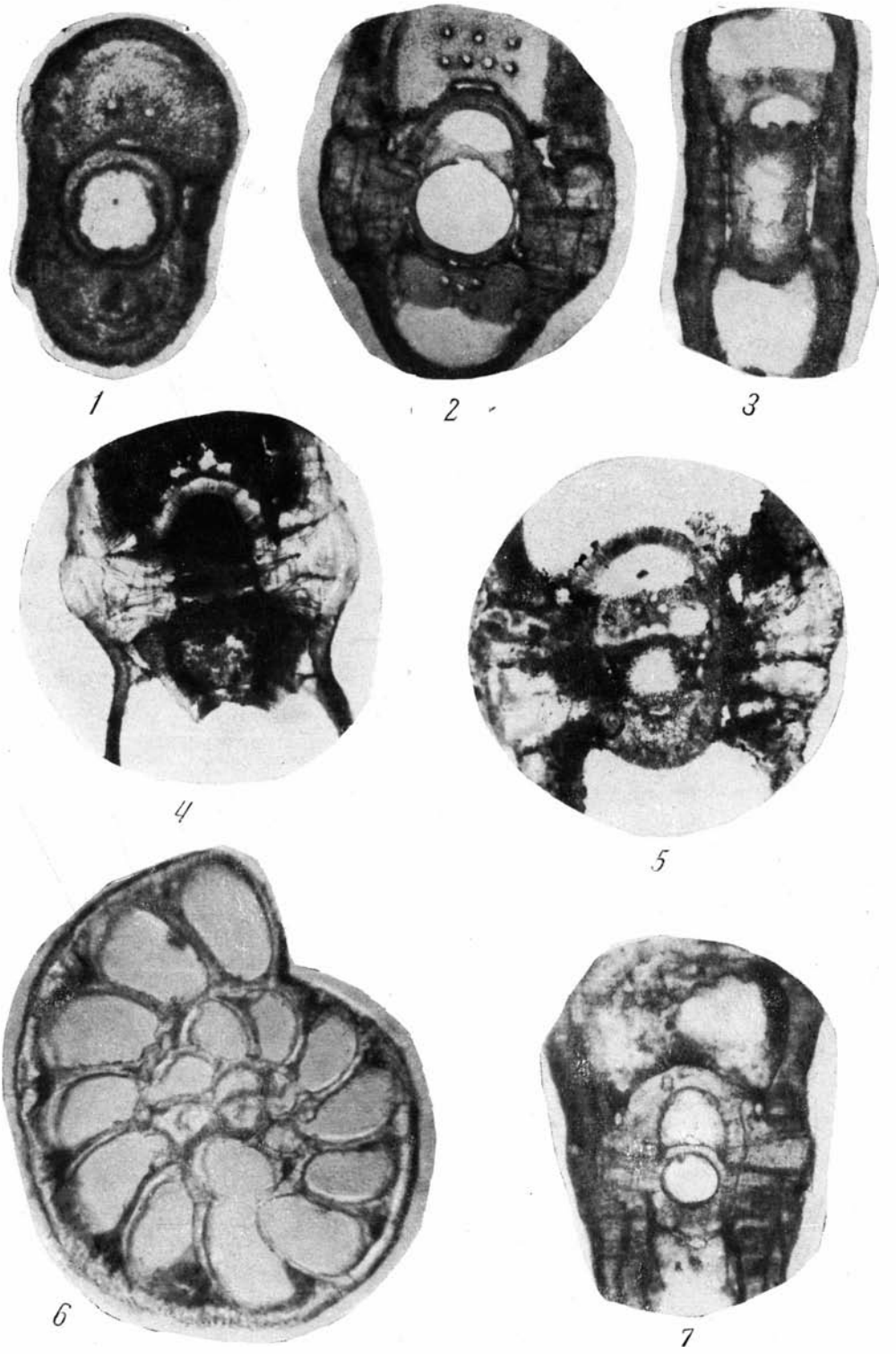

1а
1б
2а
2б
3а
3б
4а
4б

Таблица VII



Фиг. *10. Elphidiella hannai* (Cushman et Grant), × 72. Охотское море, ст. 1872, глуб. 104 *м*, современный. Взломанный экземпляр, показывающий детали строения раковины. Видны: септальная поверхность более ранней камеры и на ней: форамен (*ф*), меридиональный канал (*мк*), пластинка его прикрывающая (*пл*), наружные (*но*) и внутренние (*во*) отростки меридионального канала, полые септальные мостики (*ро*). На обломке септы более поздней камеры видны: спиральный канал (*ск*), меридиональный канал (*мк*), прикрывающая его пластинка (*пл*), полые септальные мостики с внутренними их отверстиями (*о*). Кроме того, на рисунке видны борозды (*б*) на поверхности внутреннего оборота, проделанные тяжами протоплазмы, проходящими сквозь форамен.

Фиг. *11. Cribroelphidium jannae* (Voloshinova et Borovleva), × 102, Сахалин, В. Катангли, окобыкайская свита, в. миоцен. На вскрытой раковине видны: септальная поверхность (*6*) одной из камер с щелью в основании (*7*) и дополнительными отверстиями (*8*) устьевого аппарата; меридиональный канал (*1*) с наружными (*2*) и внутренними (*4*) его отверстиями; пластинка, прикрывающая меридиональный канал (*3*, *5*).

Таблица II

Фиг. *1а, б*; *2. Cribroelphidium subglobosum* (Voloshinova), × 47. Сахалин, Катангли, окобыкайская свита, в. миоцен

1а,б — голотип, по Волошиновой, 1952; *а* — вид сбоку, *б* — вид с устьевой стороны; *2* — вид с устьевой стороны крупного экземпляра с ситовидным устьем.

Фиг. *3*; *6*; *4а, б. Cribroelphidium subgolosum* (Voloshinova). Сахалин, Катангли, окобыйская свита, в. миоцен

3 — экземпляр с отломанной последней камерой, × 72. Видны: форамен (*ф*), спиральный канал (*ск*), меридиональный канал (*мк*), его наружные отростки (*но*). *4а, б* — вид септальных перегородок камер снизу, × 102. 4а — стрелкой с буквой А показано положение детали рисунка *4б*, где видно: септы (*с*) трех последовательных камер, выход меридионального канала (*мк*), отверстия форамена (*ф*) и утолщения между ними в нижней части септы. *6* — экземпляр с отломанными камерами наружного оборота, × 47. Видны щелевидный спиральный канал (*ск*), меридиональный канал (*мк*), его наружные отростки (*но*), утолщения (*а*) в нижней части септы между отверстиями основного медианного устья (форамена).

Фиг. *5а, б. Elphidium mironovi* Voloshinova, × 47; голотип (по Волошиновой, 1952), Сахалин, п-в Шмидта, помырская свита, средний плиоцен

5а — вид сбоку, *5б* — вид с устьевой стороны (Рисунок Д. Г. Окраянца)

Фиг. *7. Elphidiella katangliensis* (Voloshinova et Borovleva), × 72. Сахалин, Катангли, окобыйская свита, в. миоцен. Раковина с устьевой стороны с обломанными последними камерами. Видны: дырчатый форамен (*ф*) в основании септы треугольной формы, борозды (*б*) на внутреннем обороте, меридиональный канал (*мк*), его наружные (*но*) и внутренние (*во*) отростки.

Фиг. *8а, б, Cribroelphidium boraense* Voloshinova, × 47. Сахалин, район р. Бора, нижний отдел борской свиты, средний миоцен

8а — вид сбоку, *8б* — вид с устьевой стороны; последняя камера обломана, виден щелевидный форамен (по Волошиновой, 1958).

Фиг. 9а, *б—12. Cribroelphidium vulgare* (Voloshinova), × 47. Сахалин, Катангли, окобыкайская свита, в. миоцен

а — вид сбоку, *б* — вид с устьевой стороны. Развитие устья (форамена) на различных стадиях роста раковины.

Фиг. *13. Elphidiella simplex* Voloshinova, × 102. Сахалин, Катангли, дагинская свита, средний миоцен. Деталь строения ситовидного устья: выпуклые ободки вокруг отверстий.

Фиг. *14, 15. Elphidiella simplex* Voloshinova, × 47. Сахалин, Катангли, дагинская свита, средний миоцен. Вид с устьевой стороны, последние камеры обломаны.

Фиг. *16. Elphidiella recens* Stschedrina, × 47. Японское море, современная. Строение форамена (по Волошиновой, 1958).

Фиг. *17. Cribroelphidium jannae* (Voloshinova et Borovleva), × 102. Сахалин, В. Катангли, окобыкайская свита, в. миоцен. Последние камеры отломаны; видны: своеобразный устьевой аппарат, характерный только для данного вида, состоящий из центральной щели, двух боковых отверстий, в основании септы и многочисленных отверстий сита. Кроме того, видны: меридиональный канал (*мк*), наружные (*но*) и внутренние (*во*) его отростки и прикрывающая его пластинка (*пл*).

Таблица III

Виды группы *Elphidiella arctica*

Фиг. *1а, б. Elphidiella simplex* Voloshinova, × 47. Голотип; Сахалин, Катангли, дагинская свита, средний миоцен

1а — вид сбоку, *1б* — вид с устьевой стороны (по Волошиновой, 1958).

Фиг. *2а, б. Elphidiella nutovoensis* (Borovleva), × 47. Голотип, Сахалин, Боатасин, нутовская свита, плиоцен

2а—вид сбоку, *2б*—вид с устьевой стороны (по Волошиновой, 1952). Рисунок Д. Г. Окраянца.

Фиг. *3а—в. Elphidiella arctica* (Parker et Jones), × 47. Карское море, современная

3а — вид сбоку, *3б* — вид с устьевой стороны, *3в* — тот же экземпляр с обломанной последней камерой, виден форамен (по Волошиновой, 1958).

Фиг. *4а, б. Elphidiella recens* (Stschedrina), × 47. Японское море, современная

4а — вид сбоку, *4б* — вид с устьевой стороны.

Таблица IV

Виды группы *Elphidiella arctica*

Фиг. *1а, б, 3а, б*; 4а, б. *Elphidiella sachalinensis* (Voloshinova), × 47. Сахалин, Старый Набиль, окобыкайская свита, в. миоцен

а — вид сбоку, *б* — вид с устьевой стороны раковин на различных стадиях онтогенеза (по Волошиновой, 1958).

Фиг. *2а, б. Elphidiella nabilensis* (Voloshinova et Borovleva), × 47. Сахалин, Катангли, окобыкайская свита, в. миоцен

2а — вид сбоку, *2б* — вид с устьевой стороны (по Волошиновой, 1958).

Фиг. *5. Elphidiella ezoensis* (Asano), × 47. Сахалин, Боатасин, нутовская свита, в. плиоцен (по Волошиновой, 1952). Рисунок Д. Г. Окраянца.

Таблица V

Виды группы *Elphidiella groenlandica*

Фиг. *1. Elphidiella hannai* (Cushman et Grant), × 102. Охотское море, ст. 1872, глуб. 104 *м*, современная. Деталь строения молодой раковины. Виден форамен (*ф*) и отверстия внутренних отростков меридиональных каналов (*во*)

Фиг. *2а, б*; *3а, б. Elphidiella hannai* (Cushman et Grant), Охотское море, ст. 1872, глуб. 104 *м*, современная

2а,б—молодой экземпляр, × 72, у которого только начали развиваться ретральные отростки на последних трех камерах. *3а,б*—взрослый экземпляр, × 47, с хорошо развитыми на последних камерах септальными мостиками, образованными ретральными отростками протоплазмы.

Фиг. *4а, б. Elphidiella gorbunovi* (Stschedrina), × 47. Зап. Сибирь, четвертичные. В пупочной области развита пупочная шишка со сложно анастомозирующими пупочными каналами. Система каналов просвечивает сквозь тонкий слой прозрачного скелетного вещества (по Волошиновой, 1958).

Таблица VI

Виды группы *Elphidiella groenlandica*

Фиг. *1а, б. Elphidiella subcarinata* (Voloshinova), × 47. Сахалин, Катангли, дагинская свита (подугленосные слои), средний миоцен

1а — вид сбоку, *1б* — вид с устьевой стороны; видны приустьевые борозды, типичные для видов данной группы

Фиг. *2а, б. Elphidiella subcarinata* (Voloshinova), × 47. Сахалин, п-в Шмидта, тумская свита, н. миоцен

2а—вид сбоку, *2б*—вид с устьевой стороны; видны приустьевые борозды. Рисунок А.С. Дёрина.

Фиг. *3а, б. Elphidiella problematica* Voloshinova, × 47. Сахалин, Катангли, верхи дагинской свиты, верхний миоцен

3а — вид сбоку, *3б* — вид с устьевой стороны (по Волошиновой, 1958).

Фиг. *4а, б. Elphidiella katangliensis* (Voloshinova et Borovleva), × 47. Сахалин, Катангли, окобыкайская свита, в. миоцен

4а — вид сбоку, *4б* — вид с устьевой стороны (по Волошиновой, 1958)

Таблица VII

Фиг. *1. Cribroelphidium* (*Rimelphidium*) *vulgare* (Voloshinova), × 120. Продольное (осевое) сечение; справа виден щелеобразный спиральный канал, типичный для представителей этого рода. Сахалин, Катангли, окобыкайская свита, в. миоцен.

Фиг. 2. *Cribroelphidium* (*Rimelphidium*) *jannae* (Voloshinova et Borovleva) × 120. Продольное сечение; виден спиральный канал и пупочные каналы, пронизывающие стенку камер в пупочной области. Сахалин, Катангли, окобыкайская свита, в. миоцен.

Фиг. 3. *Elphidiella sachalinensis* (Voloshinova), × 120. Продольное сечение. Пупочные каналы пронизывают стенку камер в пупочной области. Сахалин. Старый Набиль, окобыкайская свита, н. миоцен.

Фиг. 4. *Elphidiella nabilensis* (Voloshinova et Borovleva), ×120. Продольное сечение уплощенной формы. В пупочной области расположена пупочная шишка, пронизанная пупочными каналами; округлый спиральный канал. Сахалин, Катангли, окобыкайская свита, в. миоцен.

Фиг. 5. *Elphidiella nabilensis* (Voloshinova et Borovleva), × 120. Продольное сечение экземпляра с выпуклой пупочной областью. Пупочкая шишка с пупочными каналами. Отчетливо виден округлый спиральный канал

Фиг. 6. *Elphidium angulatum* (Egger), × 120. Поперечное сечение экземпляра, окрашенного метиленовой синькой. Видны синусовидные меридиональные каналы, в которые краска проникла снаружи раковины. Ширванский район, сармат.

Фиг. 7. *Elphidiella arctica* (Parker et Jones), × 120. Продольное сечение. Видна толстая многослойная стенка, спиральные каналы, пупочные каналы, пронизывающие стенку камер в пупочной области. Баренцево море, современная.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ
Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

Б. Т. ГОЛЕВ
(Университет дружбы народов им. П. Лумумбы)

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА NUMMULITINAE

В настоящее время нет единого мнения об объеме подсемейства Nummulitinae. Разные авторы включают в него различное количество родов. Так, Гэлловей (Galloway, 1933) включил в это подсемейство восемь родов, Глесснер (Glaessner, 1948) — одиннадцать родов, Сигаль (Sigal, 1952) — пять родов, Смаут (Smout, 1955) — семь родов, Пьюри (Puri, 1957) — четыре рода и т. д.

В предлагаемой статье мы не будем касаться причин столь разнообразного понимания объема подсемейства Nummulitinae и отметим лишь, что в основу должен быть положен общий план строения и развития раковины, а также канальной системы. Исходя из этих принципов, мы считаем, что в подсемейство Nummulitinae Carpenter, 1859 должны быть включены по крайней мере пять родов, родственные отношения которых не вызывают сомнений:

Nummulites Lamarck, 1801
Operculina d'Orbigny, 1826
Assilina d'Orbigny, 1826
Operculinella Yabe, 1918
Neooperculinoides Golev, 1961

Первые подробные сведения о строении раковин родов *Nummulites* и *Operculina* относятся к середине XIX столетия. Почти одновременно Жоли и Леймери (Joly et Leymerie, 1848) и Карпентер (Carpenter, 1850) описали структуру и морфологию раковины рода *Nummulites*. В 1852 г. Картер (Carter, 1852) и затем в 1859 г. Карпентер (Carpenter, 1859) опубликовали детальные исследования раковины рода *Operculina*.

В 1853 г. Аршиак и Гайм (d'Archiac et Haime, 1853) в своей известной монографии рассмотрели строение раковины нумулитов и ассилин, причем последние неправильно были включены в состав рода *Nummulites*.

Очень важное значение имела монография Лягарпа (de la Harpe, 1881—1883), в которой автор дал четкие морфологические отличия родов *Nummulites, Assilina* и *Operculina*.

После этой работы Лягарпа до 1927 г. не было опубликовано фундаментальных исследований по морфологии раковины нуммулитид.

В 1927 г. Розложник (Rozlozsnik) посвятил строению раковины родов *Nummulites* и *Assilina* специальную работу, в которой подробно рассмотрел также и историю изучения этих ископаемых.

Строение раковины представителей рода *Operculinella* было впервые изучено Карпентером (Carpenter, 1859), который дал описание и иллюстрации этого рода под названием *Amphistegina*. В 1918 г. Ябе (Yabe, 1918) произвел ревизию форм, описанных Карпентером, и выделил их в новый род *Operculinella*.

Последний в подсемействе род *Neooperculinoides* описывался многими исследователями под названием *Operculinoides* Hanzawa. В 1961 г. нами была проведена ревизия морфологических признаков форм, описанных под этим названием и выделен новый род *Neooperculinoides* (Голев, 1961).

Несмотря на большое количество работ, посвященных морфологии представителей подсемейства Nummulitinae, многие их признаки довольно слабо изучены, а некоторые, описанные еще Карпентером, либо забыты, либо неправильно трактуются.

Анализ литературных данных и детальное исследование раковин ископаемых и современных представителей нуммулитид заставили автора снова возвратиться к описанию элементов морфологии раковин и значения их для разделения родов в подсемействе Nummulitinae.

Изученные нами современные представители родов *Operculina* и *Operculinella* происходят из Индийского и Тихого океанов [1]. Они были собраны экспедиционным судном института Океанологии Академии наук СССР «Витязь». Автор приносит свою глубокую благодарность Х. М. Саидовой, передавшей ему эти материалы для изучения.

Обычно при рассмотрении строения раковины нуммулитид производят отдельно описание внешних признаков (формы раковины, характера септальных линий, грануляции), видимых на поверхности раковины, и внутреннего строения в экваториальном и осевом сечениях. При изучении внутреннего строения описывают характер навивания спиральной полосы, ее толщину, характер септ и их количество в обороте, форму камер, форму и размеры начальной камеры у мегасферической генерации. В осевом сечении описывается степень инволютности спиральной пластинки и боковых камерных продолжений и т. д.

Такой порядок описания необходим при определении видов. Поскольку в нашу задачу входит изучение морфологических признаков родов и их таксономического значения, мы будем описывать элементы раковины, начиная с внутреннего строения, так как внешние признаки являются отражением характера внутренних элементов. Это позволит избежать повторений и проследить отличия в строении раковины различных родов.

Однако перед тем, как перейти к изложению наших наблюдений, следует специально остановиться на двух работах Карпентера (Carpenter, 1850, 1859). Обе эти работы, незаслуженно забытые многими современными исследователями, представляют собой классический образец тщательных микроскопических исследований. Именно эти исследования были положены в основу работ всех более поздних авторов, занимавшихся изучением нуммулитид. Карпентер изучил морфологию только трех родов: *Nummulites, Operculina* и *Operculinella,* но его наблюдения дают ответ на многие вопросы, касающиеся строения и других представителей нуммулитид. Это однако не значит, что у Карпентера не было ошибок или неточностей, но о них мы скажем ниже при рассмотрении элементов морфологии раковины.

---

[1] Раковины родов *Operculina* и *Operculinella* были обнаружены в следующих станциях: ст. 4502, глуб. 123 *м,* Тиморское море; ст. 4619, глуб. 95 *м,* западное побережье южного окончания Индостанского полуострова; ст. 3987, глуб. 25 *м,* севернее юго-восточного окончания Новой Гвинеи. Мелкие раковины оперкулин были взяты на ст. 4625, глуб. 250 *м,* район Мальдивских островов. Редкие раковины оперкулин взяты также на ст. 4651, глуб. 46 *м,* район островов Каргадос.

Поскольку общие черты строения раковин родов нуммулитид широко освещены в литературе, мы остановимся лишь на тех морфологических элементах, которые либо неправильно трактуются, либо недостаточно хорошо изучены. Мы рассмотрим взаимоотношение стенки раковины (спиральной пластинки) и септ, процесс роста раковины (образование камер), развитие канальной системы, грануляции, краевого валика и их функций.

В литературе XX столетия были приведены многочисленные схемы строения раковин нуммулитид, однако в них отражена либо часть морфологических признаков, либо некоторые важные признаки изображены и объяснены неправильно.

К числу таких схем, опубликованных за последнее десятилетие, относятся схемы Г. И. Немкова (1956) и Пьюри (Puri, 1957).

В схеме нуммулита Г. И. Немкова, опубликованной им трижды (1955, 1956, 1959) автор не изобразил краевой валик.

На рисунке (Немков, 1955, рис. 4, 1956, рис. 1, 1959, рис. 732) краевой валик морфологически не отличается от спиральной пластинки, в то время как это отличие является важнейшим признаком нуммулитид. Кроме того, автор не показал строения канальной системы.

Пьюри (Puri, 1957; фиг. 2 в тексте) дал неверное изображение краевого валика (обозначив этим названием спиральную пластинку), а также показал столбики, пронизывающие несколько оборотов между септами, чего в природе не наблюдается.

Рассмотрение морфологии раковины нуммулитид мы начнем с рода *Operculina* (табл. I), современные представители которого позволяют изучить все элементы раковины и канальной системы, не подвергавшиеся вторичному изменению.

В основу предлагаемых нами схем раковин был положен общий план (или методика) изображения приведенный Карпентером для рода *Operculina* (Carpenter, 1859, табл. I, фиг. 3). Схема Карпентера была воспроизведена в 1948 г. Баннинком (Bannink, 1948), но к сожалению, без критического анализа и исправлений. Вот почему мы предлагаем схемы строения не только родов *Nummulites* и *Assilina* (табл. II, III), но и схему раковины рода *Operculina* (табл. I), которая хотя и близка к схеме Карпентера, но имеет существенные отличия.

Изучение строения раковины современных и ископаемых представителей рода *Operculina* показало, что Карпентер в своей схеме неправильно изобразил характер навивания оборотов спирали. На его схеме все внутренние обороты, кроме последнего, являются полностью инволютными, причем инволютны не только пластинки оборотов, но и боковые камерные продолжения. Интересно отметить, что на изображениях самих раковин, приведенных Карпентером (1859, табл. III, фиг. 1, 2, 4—9, 11, 12) ничего подобного не наблюдается.

Здесь, как это подтверждается и нашими исследованиями, у раковин оперкулин инволютным является первый (охватывающий начальную камеру) оборот, редко — второй. Все же последующие обороты полуинволютны, либо почти эволютны. Именно поэтому на поверхности раковины видны предпоследний и более ранние обороты. Карпентер же на схеме (1859, табл. I, фиг. 3) показал шесть инволютных оборотов, в то время как у оперкулины обычно бывает не более четырех-пяти оборотов вообще. Для правильного понимания строения раковины нуммулитид необходимо прежде всего понять взаимоотношения между основными элементами раковины, а именно, между стенкой раковины (спиральной пластинкой) и септами.

В ранней литературе мы не нашли освещения этого вопроса. В 1956 г. Г. И. Немков в своей статье о морфологических особенностях строения раковины нуммулитов на стр. 151 писал: «Септы отходят радиально от

центра к периферии, примыкая к спиральному валику соответствующего оборота и к боковым стенкам раковины». Тщательное изучение раковин современных оперкулин, оперкулинелл, а также ископаемых раковин нуммулитов показало иную картину.

Производя последовательные пришлифовки и фотографирование раковин (табл. IV, фиг. 1а, б, в) мы обнаружили «пронизывание» стенки септами таким образом, что септа своими боковыми краями выходит на поверхность стенки (пластинки) оборота, образуя либо сплошную линию (у нуммулитов и оперкулинелл), либо прерывистую, а часто и в виде бугорков (гранул) — у оперкулин и ассилин (рис. 1 *а*, *б*, *в*, *г*).

У оперкулин даже на одной раковине выход септ на поверхность одного оборота может быть сплошным (в виде четковидной линии), прерывистым (в виде коротких удлиненных отрезков) или точечным (в виде гранул).

Изучение литературы привело нас снова к работе Карпентера (1859), который на изображении (табл. IV, фиг. 12) зафиксировал это явление как «проекцию септальных полос непористого раковинного вещества в виде гребней (ребер) на поверхности». Мы воспроизводим это изображение Карпентера на табл. IV, фиг. 2, так как на нем впервые были показаны не только выходы септ на поверхность оборота, но и идеальная схема строения канальной системы.

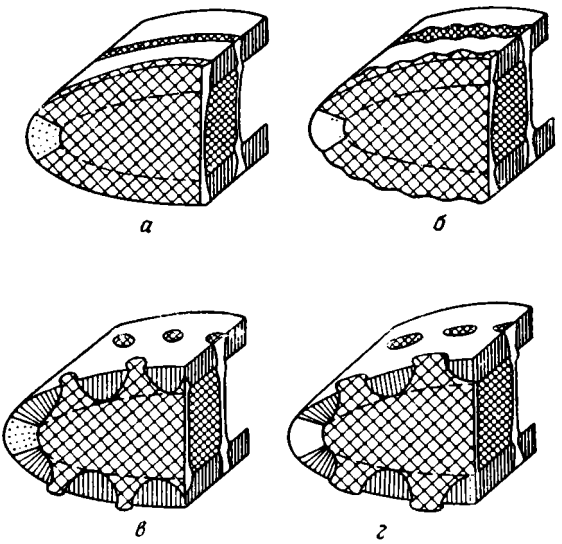


Рис. 1. Типы септальных линий

а — септальная линия сплошная ровная, *б* — септальная линия сплошная четковидная, *в* — септальная линия в виде округлых септальных гранул, *г* — септальная линия удлиненных септальных гранул

По-видимому, более поздние исследователи не обратили внимания на это изображение в работе Карпентера, что и вызвало в последующем неправильное толкование взаимоотношений септ и стенки раковины. Так, Розложник (Rozlozsnik, 1927), рассматривая строение нуммулитов, на стр. 46 пишет: «Примыкание септальной стенки к спиральной пластинке видно из фиг. 7. Поверх септальной стенки отлагается в спиральной пластинке неперфорированное вещество раковины, которое также, как продолжение септальной стенки, достигает наружной поверхности спиральной пластинки и там образует гребневидное возвышение или же, как правило, образует септальные полосы или септальные линии, выделяющиеся своим отклоняющимся тоном окраски, вследствие чего ход септальных стенок обнаруживается и на внешней поверхности спиральной пластинки».

Из изложенного видно, что Розложник понимал образование септальных линий как вторичный процесс отложения неперфорированной субстанции поверх септы.

Мы не можем согласиться с таким взглядом, так как процесс образования всех элементов раковины является первичным с начала до конца ее роста. При рассмотрении канальной системы мы еще возвратимся к этому вопросу.

В связи с тем, что септы выходят на поверхность оборотов, нам кажется неправильным применение русского термина «следы перегородок», который не отражает суть взаимоотношения септ и спиральной пластинки. Карпентер (1859) употреблял термин «септальные ленты» (septal bands), который, по-видимому, отвечает немецкому «septale Linien», употребляемому Розложником. Это название — «септальные линии» — является наиболее удачным и должно заменить термин «следы септ».

Септальные линии наиболее ярко выражены у родов *Nummulites* и *Operculinella,* у которых септы выходят на поверхность оборота всем своим боковым краем. У рода *Operculina* характер септальных линий наиболее разнообразен. Как это видно на схеме (табл. I), септа может выходить на поверхность спиральной пластинки в виде сплошной четковидной линии, причем, к местам гранулоподобных расширений приурочены выходы крупных внутрисептальных каналов. Чаще, однако, наблюдается выход септы на поверхность в виде гранул, не соединенных между собой на поверхности пластинки. Эти гранулы являются окончаниями выступов септы (рис. 1*в, г*). При таком строении септы, по-видимому, происходит меньший расход карбоната кальция. В то же время прочность соединения септы с пластинкой не уменьшается, так как гранулоподобные утолщения на поверхности прочно закрепляют септу в спиральной пластинке. Не исключена возможность, что такое соединение септ со спиральной пластинкой привело к образованию эволютной раковины у оперкулин. Это резко сократило потребность организма в извести по сравнению с раковиной нуммулитов. В то же время прочность раковины не уменьшилась. С точки зрения расхода количества карбоната кальция на построение скелета, раковина у оперкулин является более совершенной, чем у других родов подсемейства.

У раковины рода *Assilina* (табл. III) уменьшение расхода известкового материала шло по иному пути. Как видно из приведенной схемы, спиральная пластинка оборотов чаще всего бывает инволютной, реже полуинволютной.

Начиная с третьего или четвертого оборотов, пластинки постепенно утончаются к центру раковины (что приводит к образованию вогнутой центральной части). Боковые камерные продолжения у ассилин отсутствуют. А поскольку нет боковых камерных продолжений, то и септы не продолжаются к центру по поверхности предшествующего оборота и ограничены лишь валиками двух соседних оборотов. Видимые же на поверхности последнего оборота септальные линии всех внутренних оборотов являются ложными.

Образование их происходит следующим путем. Возьмем для примера третий оборот. Септы этого оборота, пронизывая пластинку, образуют на внешней поверхности четковидные короткие септальные линии, в утолщениях которых расположены выходы внутрисептальных каналов.

В период роста пластинки четвертого оборота внутрисептальные каналы септ третьего оборота проникают через стенку четвертого оборота в виде столбиков до его внешней поверхности. Таким образом, через пластинку четвертого оборота прорастают лишь столбики, несущие каналы, а не сама септа.

В дальнейшем, при нарастании последующих оборотов эти столбики пронизывают их, образуя на поверхности ложные септальные линии, которые отображают контуры септ внутренних оборотов.

Следует отметить, что у ассилин диаметр отверстий каналов, расположенных внутри гранул, во много раз превышает диаметр отверстий каналов у нуммулитов и оперкулин. Это, по-видимому, объясняется постепенным расширением каналов от экваториальной плоскости к поверхности раковины. Диаметр отверстий обычно различный не только у разных видов, но и у разных особей одного вида.

Из приведенного выше следует, что почти вся поверхность раковины ассилин покрыта ложными септальными линиями, за исключением самой краевой части, где на поверхность выходят боковые окончания септ последнего оборота, образующие настоящие септальные линии.

Теперь перейдем к описанию процесса роста раковины или образования новых септ и камер. Общий план развития раковины у нуммулитид зависит прежде всего от наличия сложной канальной системы, которая является проводящими путями для протоплазмы, выделяющей известковый скелет.

Рассмотрение роста раковины начнем на примере оперкулины, снова возвратившись к табл. I. Правильное понимание процесса образования септ и стенки раковины позволит избежать ошибок в оценке таксономического значения различных морфологических элементов раковины нуммулитид и их функций.

В 1850 г. Карпентер установил, что раковина нуммулитов состоит из перфорированных и неперфорированных элементов. К перфорированным элементам обычно относится стенка раковины, пронизанная тонкими трубчатыми порами. Неперфорированными элементами являются септы, краевой валик и столбики, выходящие на поверхность в виде гранул. Изучая септы, Карпентер (1850, стр. 23) заметил, что они состоят из двух пластинок, между которыми имеются канальцы, названные «внутрисептальными пространствами» (interseptal space).

В 1852 г. Картер (Carter) отметил связь внутрисептальных каналов с каналами краевого валика и дал первые объяснения процесса роста новых камер и септ. Картер (1852, стр. 172—173), изучая раковины современных оперкулин, предположил, что рост камер начинается от внутрисептального канала в основании септы, расположенном на валике предыдущего оборота.

В 1859 г. Карпентер дал более стройную схему роста раковин оперкулины, которая с некоторыми дополнениями может быть принята и в настоящее время.

Канальная система отдельных септ соединяется между собой двумя каналами, которые начинаются по обеим сторонам около апертуры септы и идут вдоль спирального валика (табл. I, d). Эти два канала были названы Карпентером (1859), а затем и Розложником (1927) «спиральными каналами» [1].

Как только заканчивается образование очередной септы, от ее внешней стороны вдоль боковых частей краевого валика предыдущего оборота отходят два спиральных канала. На расстоянии, равном длине камеры, от спиральных каналов начинают ответвляться два пучка внутрисептальных каналов, образующих септу. Рост септы идет от валика предыдущего оборота к периферии, причем септа загибается назад по направлению к ранее образовавшимся септам.

Дистальный конец септы сужается и загибаясь продолжается по спирали, делая полный оборот и принимая участие в образовании краевого валика. Таким образом, краевой валик представляет собой не самостоятельный элемент раковины, а сложен из дистальных частей септ. Канальная система краевого валика является продолжением внутрисептальной канальной системы.

У оперкулин септа растет преимущественно к периферии и очень слабо по направлению к центру, слегка охватывая поверхность предыдущего оборота. У ассилин (табл. III) роста септ к центру вообще не наблюдается.

---

[1] В современной литературе этим же термином — «спиральный канал» часто обозначают пространство между двумя оборотами пластинки, разделенное септами на камеры. Чтобы избежать путаницы, мы предлагаем называть его «каналом оборота».

У нуммулитов (табл. II), оперкулинелл и неооперкулиноидесов септа растет и к периферии и к центру, охватывая поверхность предыдущего оборота и достигая центральной части раковины.

Одновременно с ростом септы протоплазма, изливаясь из внутрисептальных каналов, выделяет стенку (пластинку) камеры (рис. 2). Эта стенка растет в направлении предыдущей септы до соединения с нею. В это же время из дистальной части септы, растущей по спирали и образующей краевой валик, изливается протоплазма по направлению к центру и выделяет тонкую пластинку, которая перекрывает поверхность всех предыдущих камер. При этом, видимо, неперфорированные элементы (септальные линии и гранулы) как бы обтекаются протоплазмой.

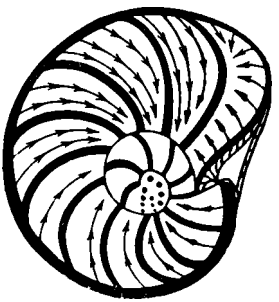


Рис. 2. Схема роста спиральной пластинки. Стрелками показаны направления движения протоплазмы, выделяющей перфорированную стенку раковины в момент роста последней септы

Слоистое строение стенки раковины (спиральной пластинки), подмеченное еще Картером (1852, стр. 171, табл. IV, фиг. 3) подтверждает подобный способ ее роста. На неперфорированных элементах, хорошо видимых в осевом сечении, следов слоистости не наблюдается.

Мы уже отмечали, что каналы, выходящие на поверхность раковины из септ, имеют утолщенную неперфорированную оболочку.

На самой поверхности оборотов вокруг отверстий каналов в процессе циркуляции протоплазмы происходит накопление неперфорированного вещества в виде округлых или удлиненных бугорков, получивших название гранул. Гранулы могут располагаться как на септальных линиях, так и между ними.

В литературе существует довольно единодушное мнение о том, что гранулы и их продолжение внутри раковины — столбики образуют так называемый дополнительный скелет (иногда его даже называют вторичным). Пьюри (Puri, 1957, стр. 97, 101) употребляет оба термина («дополнительный» и «вторичный») и, кроме гранул и столбиков, причисляет сюда также краевой валик.

Как уже было показано выше, краевой валик не может быть каким-то особым дополнительным или вторичным элементом скелета, так как образуется дистальными окончаниями септ в процессе роста раковины. Столбики и гранулы также не являются элементами дополнительного или вторичного скелета.

Обычно исследователи, наблюдая большое количество столбиков в осевом сечении и гранул на поверхности, считают, что они появились у нуммулитид как средство увеличения прочности раковины в условиях большого насыщения морской воды карбонатом кальция.

Изучение грануляции современных оперкулин, оперкулинелл и ископаемых нуммулитов привело нас к выводу о том, что столбики и гранулы не являются образованиями, функции которых заключаются в укреплении раковины.

Прежде всего следует отметить, что не все гранулы, видимые на поверхности, представляют собой окончания столбиков.

У всех нуммулитид гранулы, расположенные на септальных линиях, являются либо окончаниями выступов септ на поверхности соответствующих оборотов (у оперкулин, ассилин и неооперкулиноидесов), либо расширениями септальных линий (у нуммулитов и оперкулинелл). Бо́льшие поперечники гранул по сравнению с шириной септальных линий объясняются наличием внутри них относительно крупных внутрисептальных каналов. Так, у оперкулин в пределах одного оборота можно наблюдать

довольно ровные септальные линии без утолщений (в этом случае внутрисептальные каналы имеют приблизительно одинаковый диаметр) и септальные линии с гранулоподобными утолщениями (это значит, что среди внутрисептальных каналов имеются и более крупные).

Нередко в осевом сечении нуммулитов за столбики могут быть приняты поперечные сечения септ, пронизывающих стенку оборота. Это явление нам удалось наблюдать у негранулированных видов *Nummulites atacicus* и *N. incrassatus*.

Таким образом, гранулы, лежащие на септальных линиях, не являются окончаниями столбиков, а представляют собой окончания более крупных каналов (имеющих и более утолщенную оболочку) внутрисептальной системы.

Кроме септальных гранул часто наблюдаются гранулы, лежащие между септальными линиями. Тонкие шлифы поперечных сечений спиральной пластинки оперкулин и оперкулинелл (рис. 3) позволили проследить и понять способ образования этих гранул.

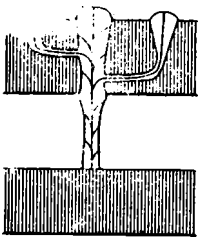


Рис. 3. Схема образования гранул между септальными линиями. От септы, пронизывающей пластинку оборота, отходят трабекулярные каналы, выходящие на поверхность. Вокруг отверстий этих каналов отлагается в виде гранулы неперфорированное вещество

Как уже отмечал Карпентер (1850, 1859), и у нуммулитов, и у оперкулин на обеих поверхностях септ, обращенных внутрь камер, имеются небольшие отверстия, представляющие собой окончания мелких канальцев, открывающихся в камеру. Такого же типа канальцы могут проникать в процессе роста септы и в перфорированную часть стенки оборота, будучи направлены перпендикулярно к плоскости септы. Так образуются трабекулы, известные и у оперкулин, и у нуммулитов. Трабекулы, как правило, заканчиваются внутри спиральной пластинки слепо. Однако у отдельных видов эти трабекулярные каналы на некотором расстоянии от септы (иногда близко, иногда почти посредине между двумя септами) изгибаются и выходят на внешнюю поверхность оборота. Как и во всех других случаях, трабекулярные каналы окружены неперфорированным веществом и в сечении оболочки каналов имеют вид конусов или столбиков. На поверхности же образуется округлая гранула с открытым каналом.

Нам удалось проследить расположение всех элементов канальной системы и их связь в раковинах современных оперкулинелл и оперкулин путем введения окрашенной жидкости. Для этой цели выпиливался или откалывался кусочек раковины таким образом, чтобы открылась часть экваториальной и часть осевой плоскости. После этого, при наблюдении в бинокулярный микроскоп, к краю валика последнего оборота подносилась капля окрашенной жидкости. Жидкость мгновенно впитывалась, двигаясь по каналам краевого валика в обе стороны, а также по внутрисептальной системе к основанию септ. Повторные подпитывания жидкостью показали, что далее она двигается через септы внутрь в следующий краевой валик, а оттуда по внутрисептальным каналам — дальше к центру. Не менее интересная картина наблюдалась и на поверхности раковины. Из каналов краевого валика жидкость вошла в септы и по внутрисептальным каналам начала выходить на поверхность из отверстий на септальных линиях и из отверстий всех гранул. Кроме того, пройдя по продольным внутрисептальным каналам (у оперкулинеллы) до центра раковины, жидкость вошла в каналы окончаний соседних септ. Это значит, что внутрисептальные каналы септ соединяются в единую систему не только через краевой валик, но и у центра

раковины, где окончания септ, сливаясь друг с другом, образуют «центральный столбик» каждого оборота. В свою очередь «центральные столбики» оборотов, соприкасаясь друг с другом, образуют «центральный столбик» раковины (табл. IV, фиг. 3).

Из приведенного выше следует, что все столбики, расположенные между септами, представляют собой лишь оболочку каналов, берущих начало от внутрисептальной системы, а не являются элементами, несущими функцию скелетных образований.

Естественно, наличие неперфорированного вещества столбиков внутри пористой спиральной пластинки в какой-то степени укрепляет раковину, но это уже второстепенная функция. Главная же функция заключается в выполнении роли проводящих каналов для протоплазмы.

Понимание общего строения канальной системы позволяет иначе оценить значение степени ее развития у разных родов и видов нуммулитид, и особенно появление грануляции.

Мы уже отмечали, что многие исследователи, принимая столбики и грануляцию за дополнительный скелет, высказывали предположение, что появление гранулированных форм было вызвано избытком извести в морской воде.

В настоящее время нам кажется, что здесь имеет место иная зависимость. Появление грануляции и особенно между септальными линиями — это увеличение сети канальной системы для большей связи протоплазмы с окружающей средой. Чем больше гранул развивается на поверхности, тем больше отверстий для выхода протоплазмы (псевдоподий), которая извлекает известь из воды для построения скелета нуммулитид.

Интенсивное извлечение извести из воды, скорее всего, может быть вызвано не избытком, а недостатком извести в воде.

На появление дополнительной канальной системы (грануляции) возможно влияли изменения и других физико-химических факторов моря, однако нам кажется, что главной причиной являлось изменение количества извести в воде.

По-видимому, существовал какой-то общий для всех филогенетических групп критический предел насыщения воды карбонатом кальция, ниже которого внутрисептальной и спиральной систем каналов было уже недостаточно для нормального роста раковин. В этих условиях и начинается процесс заложения дополнительной канальной системы.

Появившись на каком-то определенном, свойственном каждой филогенетической ветви (группе) этапе, дополнительная канальная система все больше и больше закреплялась в процессе эволюционного развития. Затем она превращалась в обычный элемент организма даже в том случае, когда количество извести в воде становилось выше критического предела насыщения.

Мы не знаем случаев, когда бы гранулированные виды давали начало негранулированным. Однако в процессе индивидуального развития раковины, например, у таких видов как *Nummulites partschi, N. gallensis,* в последних оборотах грануляция может исчезать. Это явление было уже отмечено ранее Геймом (Heim, 1908), и оно легко объяснимо. В начальных оборотах дополнительная канальная система закладывается по общему плану, характерному для данного вида (который представляет собой этап эволюции ветви) независимо от экологических условий.

В процессе дальнейшего роста организм не может не реагировать на влияние окружающей среды, и поэтому, если морская вода сильно насыщена известью, необходимость в дополнительной канальной системе отпадает и она очень медленно, лишь к концу жизненного цикла (т. е. в одном или двух последних оборотах) начинает исчезать.

Экземпляры, в последних оборотах которых исчезает грануляция, обычно являются единичными среди нормально гранулированных особей того же вида. На наш взгляд, такие индивидуумы с некоторыми регрессивными признаками, появляющимися в результате быстрой реакции на изменение физико-химических условий среды, были как бы «бесплодными», выпадающими из общего процесса эволюции ветви и не влияющими на процесс ее развития. Подтверждением тому как раз и является отсутствие перехода от гранулированных форм к негранулированным, т. е. от видов с дополнительной канальной системой к видам без таковой.

Исчезновение дополнительной канальной системы было бы настоящим регрессом в эволюции нуммулитид, что противоречит общим законам необратимого развития организмов.

Мы, конечно, должны считать грануляцию видовым признаком, причем, естественно, между негранулированными и гранулированными видами будут существовать переходы. Слабо гранулированные формы могут и должны выделяться как подвиды гранулированных видов, ибо само появление грануляции представляет собой новый эволюционный этап.

Несколько слов о спиральном расположении гранул на поверхности оборотов. Некоторые исследователи считают такое расположение характерным для определенных видов. Анализ раковин гранулированных нуммулитов, проведенный нами ранее (Голев, Хлопонин, 1960), и изучение внутрисептальной канальной системы позволили прийти к выводу, что спиральное расположение гранул (приблизительно над краевыми валиками внутренних оборотов) присуще всем гранулированным видам. Объясняется это тем, что в процессе образования внутрисептальной канальной системы самым коротким оказывается канал, идущий от спирального канала (расположенного по обеим сторонам краевого валика) перпендикулярно к поверхности оборота.

Это кратчайший путь для связи септы с внешней средой, и поэтому гранулы над краевым валиком предыдущего оборота возникают раньше, чем любые другие. По-видимому, через эти короткие каналы происходит и наиболее интенсивное движение протоплазмы, что приводит к большему отложению неперфорированного вещества вокруг отверстия и образованию более крупных гранул, расположенных по спирали. При нарастании новых оборотов над этими гранулами закладываются отдельные каналы новых септ, выходящие на поверхность и образующие спирально расположенные гранулы.

При обильной грануляции спиральное расположение гранул становится менее явно выраженным, но его всегда можно обнаружить.

Рассмотрев наиболее важные морфологические элементы раковины и процесс их образования, мы попытаемся восстановить общее направление эволюционного развития подсемейства Nummulitinae.

Несмотря на сложность строения, наиболее примитивной раковиной является раковина рода *Nummulites*. Инволютность оборотов и полное пронизывание спиральной пластинки септами требовали большего расхода известкового материала на построение раковины. Процесс развития шел по пути увеличения выходов каналов на поверхность (образование грануляции) для нормального роста раковины в условиях недостаточности карбоната кальция в воде. Исчезновение этого рода в олигоцене, скорее всего, было связано с резким уменьшением карбоната кальция в водах бассейнов нуммулитовых провинций. Организм не мог нормально строить массивную инволютную раковину при недостатке извести в воде.

Род *Assilina* является более специализированным. Раковина его, будучи в начальной стадии инволютной, как и у рода *Nummulites*, в даль-

нейшем развивалась по пути сокращения расхода извести на построение раковины при сохранении ее прочности. У ассилин этот процесс шел в направлении увеличения компактности раковины, которая достигается за счет исчезновения боковых камерных продолжений. Спиральная пластинка каждого последующего оборота полностью или почти полностью охватывает предыдущие обороты. Толщина пластинки оборотов уменьшается к центру. Однако прочность раковины в центре не становится меньшей, так как большое количество тонких пластинок, не разделенных боковыми камерными продолжениями, в общем образует довольно толстую стенку над начальной камерой. Кроме того, по мере образования новых оборотов, происходит наращивание столбиков над всеми септами внутренних витков. Столбики пронизывают пластинки всех оборотов, прочно скрепляя их между собой. У ассилин, в отличие от других родов, столбики гораздо в большей степени способствуют укреплению раковины, выполняя также главную функцию — связь протоплазмы внутренних оборотов с внешней средой.

В раковине ассилин отсутствуют не только боковые камерные продолжения, но и септы тоже ограничены краевыми валиками двух соседних оборотов. Отсутствие септальных продолжений к центру легко прослеживается на поверхности оборота. Септальные линии протягиваются только от внешнего краевого валика до места прохождения валика соседнего оборота (табл. III). Таким образом, за счет отсутствия септальных продолжений также уменьшается потребность организма в извести.

Наконец, наиболее специализированной раковиной обладает род *Operculina,* представители которого, появившись в верхнем мелу или палеоцене, продолжают жить до настоящего времени (табл. I).

Сокращение расхода извести на построение раковины у оперкулин пошло еще дальше, чем у ассилин. В самом начале роста спиральные пластинки первых двух оборотов навиваются инволютно. Но боковые продолжения камер даже во втором обороте уже не достигают центральной части. В последующих оборотах, как правило, и спиральная пластинка и боковые камерные продолжения становятся полуинволютными (настоящей эволютности у оперкулин почти не бывает). Спиральная пластинка каждого последующего оборота достигает приблизительно средней части предыдущего оборота, в результате чего на поверхности раковины видны внутренние участки поверхности всех оборотов. Сокращение расхода карбоната кальция идет не только за счет неполного охвата оборотов, но и за счет изменения строения септ. Как показано на рис. 1 *г,* септы не полностью пронизывают стенку оборота, а образуют выступы, которые выходят на поверхность и превращаются в септальные гранулы.

Образование септальных гранул вместо сплошных септальных линий является одним из важнейших направлений в специализации оперкулин. При значительном сокращении расхода извести раковина оперкулин сохраняет достаточную прочность.

Возникновение родов *Operculinella* и *Neooperculinoides* представляет собой, по-видимому, явление параллелизма в эволюционной ветви нуммулитид. Мы не считаем ни один из перечисленных выше родов подсемейства Nummulitinae родоначальным родом, так как все они имеют одинаковую начальную стадию развития (инволютные первые два оборота с некоторыми элементами асимметрии). Скорее всего нуммулитиды происходят от какого-то рода семейства Rotaliidae, имеющего трохоидную раковину, который существует, начиная с верхнемелового до настоящего времени.

Не имея возможности подробно рассмотреть вопрос о происхождении нуммулитид в настоящей статье, мы отметим лишь, что все они проис-

ходят от общего предка, не будучи непосредственно связаны друг с другом.

Раковина рода *Operculinella*, появившегося в эоцене, в начале роста повторяет полностью общую схему инволютного строения рода *Nummulites*. В конечной стадии образуется очень высокий и плоский последний оборот, с полуинволютным навиванием оперкулинового типа (рис. 4). Важным признаком, отличающим оперкулинелл от всех других родов подсемейства, является дугообразное изгибание септ и камер последнего оборота. Начинаясь от краевого валика предпоследнего оборота, они отклоняются назад, огибая большую часть раковины и образуя плоский последний оборот (табл. IV, фиг. 4).

Канальная система рода *Operculinella* ярко выражена и по своему типу строения не отличается от канальной системы родов *Nummulites* и *Operculina*. Следует лишь отметить, что у оперкулинелл более рельефно выражен краевой валик, что, видимо, зависит от общей массивности раковины и большой толщины спиральной пластинки оборотов.

Род *Neooperculinoides* также проходит стадию развития, похожую на нуммулитовую. Однако, в отличие от раковины родов *Nummulites* и *Operculinella*, у *Neooperculinoides* во всех внутренних оборотах инволютной является только спиральная пластинка, а боковые камерные продолжения — полуинволютные. Это приводит к образованию уплощенной раковины. В последнем обороте и спиральная пластинка и боковые камерные продолжения слегка охватывают предпоследний оборот и по типу навивания не отличаются от оперкулины.

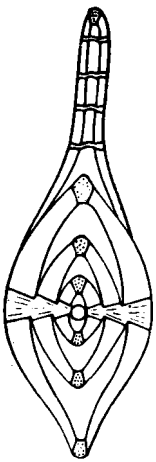


Рис. 4. Осевое сечение раковины рода *Operculinella*. Схема навивания оборотов

В результате изучения морфологии и канальной системы раковины представителей подсемейства Nummulitinae можно сделать следующие выводы.

У всех родов подсемейства раковина построена по общему плану и является спирально-плоскостной. Наличие некоторой асимметрии в начальной стадии развития раковины свидетельствует о том, что все роды подсемейства произошли от общего предка, имеющего трохоидную раковину.

У всех родов септы пронизывают стенку, выходя на внешнюю поверхность оборотов и образуя септальные линии или септальные гранулы. Появление грануляции на септальных линиях и между ними представляет собой образование дополнительной канальной системы, сообщающейся с внешней средой.

Возникновение грануляции (дополнительной канальной системы), по-видимому, связано не с увеличением, а с уменьшением извести в воде. Дополнительная канальная система обеспечивала более интенсивное извлечение извести из воды для построения раковины.

Столбики, гранулы, краевой валик не являются дополнительными или вторичными скелетными элементами и возникают одновременно с образованием стенки раковины и септ как результат развития канальной системы.

Анализ морфологических признаков и стратиграфического распространения родов дает возможность наметить следующие направления в развитии подсемейства Nummulitinae:

1. Переход от трохоидной раковины (у предка) к планспиральной у *Nummulites*, *Assilina* и *Operculina* (в верхнем мелу — палеоцене) и у *Operculinella* и *Neooperculinoides* (в эоцене).

2. Приспособление к меньшему расходу извести на построение раковины: а) развитие полуинволютного и эволютного навивания у ассилин, оперкулин и неооперкулиноидесов; б) изменение строения септ у родов *Assilina* и *Operculina*. Выход септ на поверхность в виде септальных гранул, а не в виде сплошных септальных линий.

3. Приспособление к быстрому росту раковины в условиях недостатка извести в воде за счет образования дополнительной канальной системы между септами — трабекулярные ответвления от внутрисептальных каналов и выход их на внешнюю поверхность оборотов в виде межсептальных столбиков, оканчивающихся гранулами.

4. Возникновение в эоцене от общего предкового рода родов *Operculinella* и *Neooperculinoides* (явление параллелизма), построенных вначале по нуммулитоидному, а затем по оперкулиноидному плану.

ЛИТЕРАТУРА

Голев Б. Т. 1961. О роде *Operculinoides Hanzawa*.— Вопросы микропалеонтол., вып. 5.

Голев Б. Т. и Хлопонин К. Л. 1960. О номенклатуре и отличительных признаках некоторых гранулированных нуммулитов.— Вопросы микропалеонтол., вып. 4.

Немков Г. И. 1955. Нуммулиты и орбитоиды Покутско-Мармарошских Карпат и Северной Буковины.— Материалы по биостратиграфии западных областей Украинской ССР.

Немков Г. И. 1956. Морфологические особенности строения раковины нуммулитов и их значение для систематики.— Труды МГРИ, т. XXIX.

Немков Г. И. 1959. Семейство Nummulitidae Carpenter, 1859.— Основы палеонтологии. Простейшие.

Archiac A. et Haime J. 1853. Description des animaux fossiles du groupe nummulitique de l'Inde, précédée d'un résumé géeologique et d'une monographie des Nummulites. Paris.

Bannink D. D. 1948. Een monografie van het genus Operculina d'Orbigny 1926. Leiden.

Carpenter W. B. 1850. On the microscopic structure of Nummulina, Orbitolites and Orbitoides.— Quart. J. Geol. Soc., v. VI, London.

Carpenter W. B. 1859. Researches on the Foraminifera.— Philos. Trans. Roy Soc. London, v. 149.

Carter H. J. 1852. On the form and structure of the chell of Operculina arabica.— Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 2, v. X. London.

Galloway J. J. 1933. A. manual of Foraminifera. Bloomington.

Glaessner M. F. 1948. Principles of Micropalaeontology. Melbourne Univ. Press.

Harpe Ph. de la. 1881—1883. Etude des Nummulites de la Suisse, et révision des espéces l'eocènes des genres Nummulites et Assilina.— Mem. Soc. paléont. Suisse, v. VII, VIII, X, Genève.

Heim A. 1908. Die Nummuliten — und Flyschbildungen der Schweizeralpen.— Abh. Schweiz. paleontol. Ges., Bd. XXXVI. Zürich.

Joly N. et Leymerie A. 1848. Mémoire sur les Nummulites, considérées zoologiquement et geologiquement.— Mém. Acad. Sci. Toulouse.

Puri H. S. 1957. Reclassification, structure and evolution of the Family Nummulitidae.— J. Paleontol. Soc. Lndia, 2.

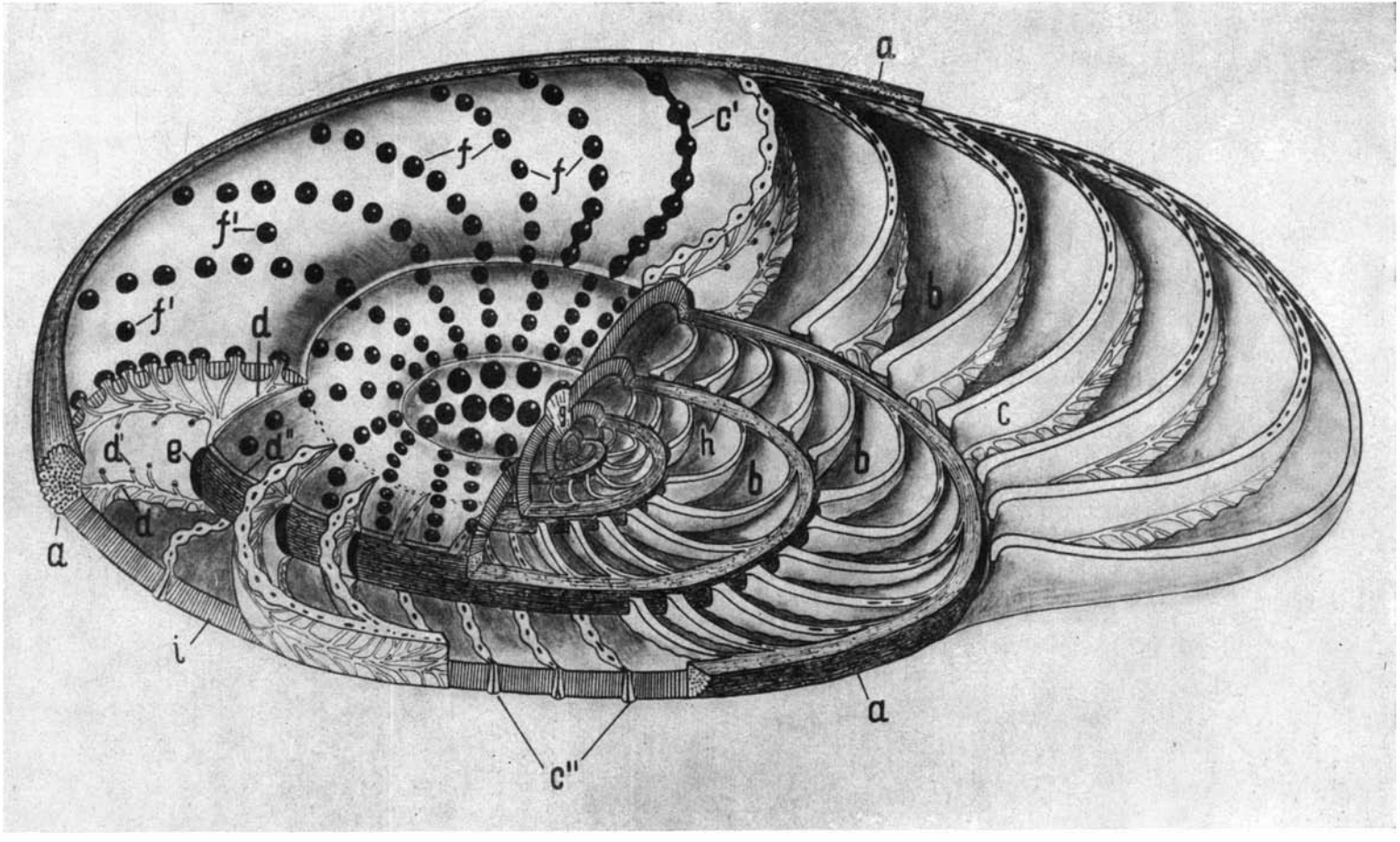
Rozlozsnik P. 1927. Einleitung in das Studium der Nummulinen und Assilinen.— Mitt. aus dem Jahrbuche der Kgl. Ung. Geol. Anst., 26 Bd. Budapest.

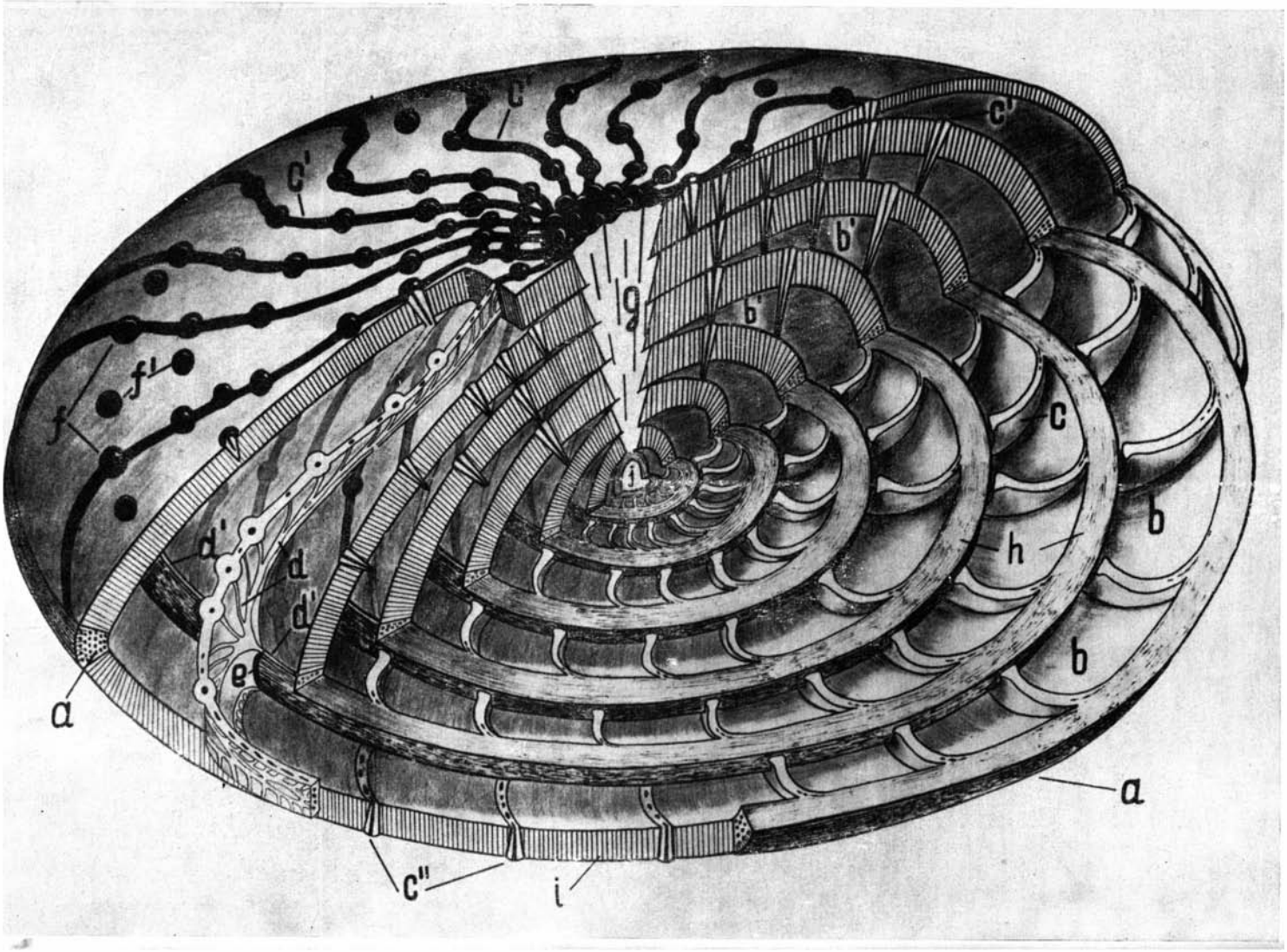
Sigal J. 1952. Orde des Foraminifera.— Traite de Paléontologie, t. 1, Masson, Paris.

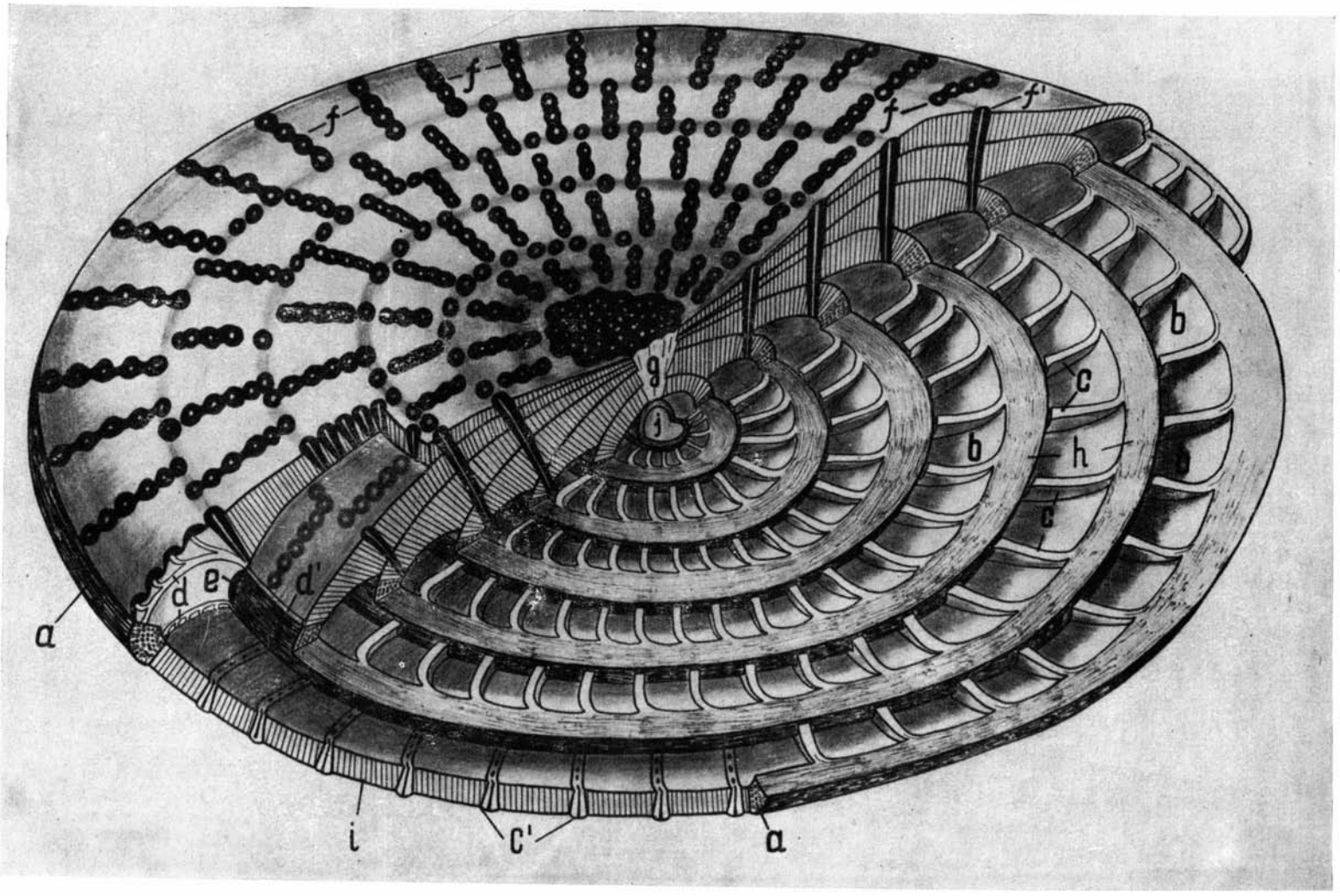
Smout A. H. 1954. Lower Tertiary Foraminifera of the Qatar Peninsula.— British Natur. Hist. Mus., v. 70.

Yabe H. 1918. Notes on Operculina — rocks from Japan with remarks the «Nummulites» cumingii Carpenter.— Sci. Rep. Tohôku Imp. Univ. Ser. 2 (Geol.), v. 4, N 3, Sendai.

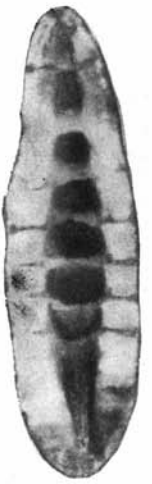
Таблица I




c'
c'
c'
b'
g
b'
f'
f
c
b
h
d'
d
d'
e
b
a
a
c''
i


f
f
f
f
f'
g
b
c
b
h
c'
d
e
d'
a
i
c'
a

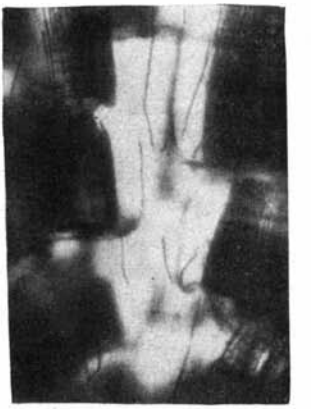
а



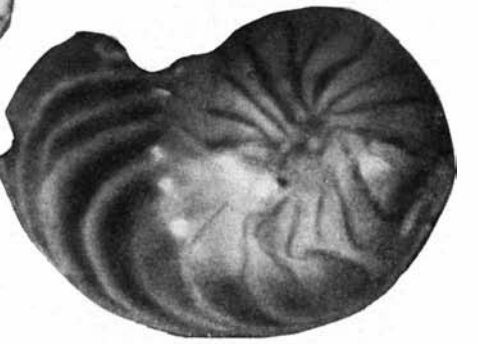
б

в

1

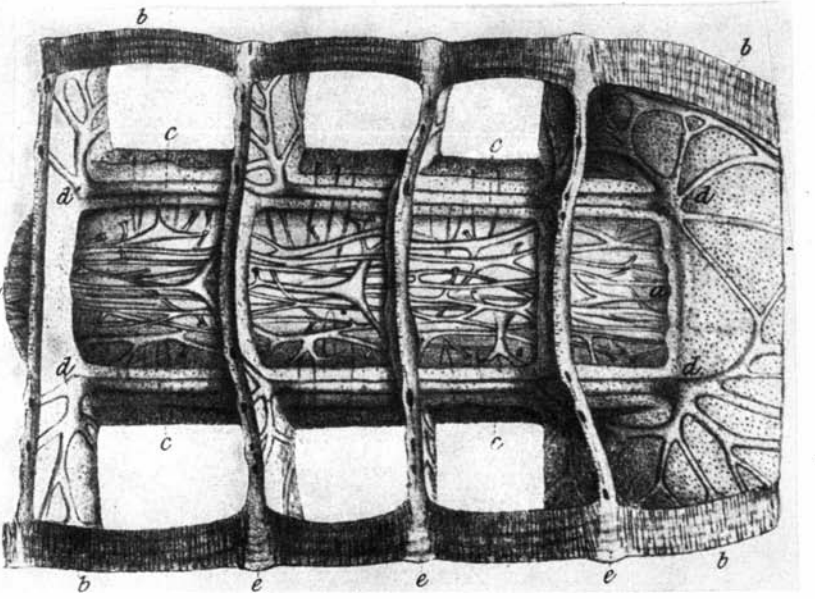


3



4

2



ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Таблица I

Схема строения раковины рода *Operculina*

a — спиральный валик; *b* — камеры; *c* — септы; c^{I} — септальные линии; c^{II} — поперечное сечение септ, пронизывающих стенку оборота; *d* — внутрисептальные каналы; d^{I} — отверстия внутрисептальных каналов, выходящие на поверхность септ внутри камер; d^{II} — спиральный канал; *e* — апертура; *f* — септальные гранулы; f^{I} — межсептальные гранулы; *g* — центральный столбик; *h* — спиральная полоса; *i* — стенка раковины

Таблица II

Схема строения раковины рода *Nummulites*

a — спиральный валик; *b* — камеры; b^{I} — боковые продолжения камер; *c* — септы; c^{I} — септальные линии; c^{II} — поперечное сечение септ, пронизывающих стенку оборота; *d* — внутрисептальные каналы; d^{I} — спиральный канал; *e* — апертура; *f* — септальные гранулы; f^{I} — межсептальные гранулы; *g* — центральный столбик; *h* — спиральная полоса; *i* — стенка раковины; *j* — начальная камера

Таблица III

Схема строения раковины рода *Assilina*

a — спиральный валик; *b* — камеры; *c* — септы; c^{I} — поперечное сечение септ, пронизывающих стенку оборота; *d* — внутрисептальные каналы; d^{I} — спиральный канал; *e* — апертура; *f* — септальные гранулы; f^{I} — столбики, пронизывающие стенки оборотов; *g* — центральный столбик; *h* — спиральная полоса; *i* — стенка раковины; *j* — начальная камера

Таблица IV

Фиг. *1*. Тангенциальные сечения раковины рода *Operculina*, показывающие пронизывание спиральной пластинки септами

1а, б, в — ст. 3987, район Новой Гвинеи; современные.

Фиг. *2*. Карпентер (1859, табл. IV, фиг. 12). Участок вертикального разреза раковины рода *Operculina*.

a,a — краевой валик внутреннего оборота; *b, b* — спиральная пластинка внешнего оборота; *c,c* — спиральные каналы; *d,d* — начало внутрисептальных каналов, отходящих от спиральных каналов; *e,e* — проекция неперфорированного вещества септальных линий в виде гребней на поверхности

Фиг. *3*. Осевое сечение раковины *Operculinella*. Центральный столбик раковины образован слиянием центральных столбиков оборотов.

Фиг. *4*. Общий вид поверхности раковины рода *Operculinella*, ст. 3987, район Новой Гвинеи; современная юная особь, у которой не завершилось образование последнего оборота.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ
Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

М. В. ЯРЦЕВА
(Киевгеология)

О НЕКОТОРЫХ ВИДОВЫХ КРИТЕРИЯХ НУММУЛИТОВ

Видовая характеристика нуммулитов, как и других фораминифер, основывается главным образом на ряде морфологических особенностей их раковин.

Наиболее обстоятельно строение раковин нуммулитов рассмотрено в труде Розложника (Rozlosznik, 1927). Этому вопросу посвящены также работы Лягарпа (Da la Harpe, 1881—1883), Буссака (Boussac, 1911), Беды (Bieda, 1934), В. Е. Гриба, Б. Т. Голева (1954) и Г. И. Немкова (1955, 1962).

Значение морфологического критерия в систематике фораминифер и в познании их филогенетических связей в совокупности с критериями геологического времени, географического положения и условий среды, неоднократно подчеркивалось в работах Д. М. Раузер-Черноусовой (1949, 1956, 1960, 1962), А. В. Фурсенко (1954, 1960) и других исследователей.

В литературе, посвященной монографическому описанию нуммулитов, укоренился уже определенный набор морфологических признаков, при помощи которых выделены все известные ныне виды этого рода. Для негранулированных нуммулитов наиболее общеупотребительны следующие: размеры и форма раковины; характер следов септ на поверхности раковины; наличие центрального пятна; размеры начальной камеры у мегасферических генераций; форма септ; число их в $^1/_4$ оборота спирального канала; форма камер и соотношение их высоты и длины и толщина и характер навивания спирали (правильная, неправильная, низкая, высокая).

Все эти признаки учитывались и нами при изучении нуммулитов верхнего эоцена Украинского кристаллического массива. Однако значение этих признаков оказалось далеко не равноценным и зависимость их от жизнедеятельности мягкого тела простейшего не всегда ясна. В некоторых случаях морфологический признак остается непонятным вследствие недостаточной его изученности, как например, следы септ на поверхности раковин и характер их сочленения со спиральной пластинкой.

Поэтому при сравнении эоценовых видов, территориально удаленных друг от друга, возникла необходимость применения критерия, имеющего более или менее постоянные числовые значения и стоящего в возможно более тесной функциональной связи с телом простейшего.

Ниже будет подробно изложено, какой именно морфологический критерий был применен при изучении нуммулитов и какие закономерности в их развитии удалось с его помощью установить.

Сейчас же рассмотрим кратко те из вышеприведенных морфологических признаков, которые имели значение при определении видов нуммулитов верхнего эоцена Украинского кристаллического массива.

Одним из признаков, помогающих различить виды нуммулитов, можно считать индекс выпуклости раковины (отношение толщины к диаметру раковин). Этот индекс известен в литературе по палеозойским фораминиферам (Д. М. Раузер-Черноусова и др., 1951) и нуммулитам (М. В. Ярцева, 1960) и достаточно наглядно характеризует форму последних. Малые значения этого индекса определяют уплощенность раковины, а большие — увеличенную ее толщину. На табл. 1 приведены числовые значения этого индекса для некоторых видов, показывающие отличие их между собой.

Пределы колебаний в цифрах, указывающих степень выпуклости раковины, у некоторых видов иногда близки, но наиболее часто встречающаяся величина выпуклости у разных видов обычно различна. Для микросферических генераций индекс выпуклости всегда меньше, чем для мегагенерации того же вида.

Также довольно характерными для некоторых видов оказались — центральное пятно, центральный столбик и следы септ на поверхности раковин.

Последний признак, несмотря на недостаточную изученность, до последнего времени еще учитывается при построении классификации нуммулитов.

Прослеживание этих признаков на раковинах украинских нуммулитов показало все же, что у ряда видов (*Nummulites variolarius, N. chavannesi, N. incrassatus* и др.) следы септ и форма септ и камер очень близки между собою. Видовое определение в таких случаях очень усложняется. Так, *N. variolarius* из нижних горизонтов верхнего эоцена южного склона Украинского кристаллического массива очень долгое время определялся как *N. incrassatus*.

При характеристике видов нуммулитов Украины нами не применялся признак количества септ в четверти оборота спирального канала по той причине, что в литературе по нуммулитам обычно отсутствуют указания, в какой четверти и какого оборота произведен подсчет септ. Кроме того, у мелких нуммулитов с радиальными следами септ различие в числе септ мало значительно и признак этот показателен, очевидно, для видов, обладающих узкими высокими или, напротив, низкими широкими камерами (*N. pulchellus* de la Harpe, *N. uroniensis* Heim и др.).

Для таких камер очень показательны соотношения высоты и длины камер, что убедительно доказано работой Б. Т. Голева и К. Л. Хлопонина (1960).

Одним из важных видовых признаков нуммулитов должны служить размеры начальной камеры, представляющей собой завершение эмбрионального развития простейшего и, следовательно, находящейся с ним, в функциональной связи. Но явление диморфизма и даже полиморфизма, свойственное нуммулитам, определяет наличие у одного и того же вида различных по величине начальных камер. Зависимость размеров начальной камеры от характера мегасферического поколения (шизонт А, гамонт А) и причины возникновения таких поколений до настоящего времени окончательно не выяснены.

Явление диморфизма у нуммулитов, объясненное Листером (Lister, 1905), было учтено впервые при описании нуммулитов Буссаком (Boussac, 1911), проведшим ревизию видов нуммулитов и объединившим в один вид обе его генерации, имевшие разные видовые названия. В отечественной литературе ревизия видов нуммулитов была осуществлена Г. И. Немковым (1960).

У современных фораминифер Гофкером (Hofker, 1930) и Кальве (Le Calvez; 1938, 1953) описано кроме диморфизма и явление триморфизма, при котором, наряду с нормальным мегасферическим гаплоидным поколением (гамонт А), образуется мегасферическое диплоидное поко-

Размеры раковин некоторых видов

Параметры	*Nummulites variolarius*		*Nummulites paravariolarius*	*Nummulites rectus*	*Nummulites prestwichianus*
	Французские Альпы	Украина, бассейн р. Ингульца	Украина, бассейн р. Ингульца	Англия, о-в Уайт Alum-Bay	Англия о-в Уайт, Alum-Bay
	Нижние гориз. приабоны	Низы верхнего эоцена	Низы верхнего эоцена	15 *м* выше основания нижнего бартона	Основание нижнего бартона
	5 экз.	30 экз.	30 экз.	15 экз.	16 экз.
Диаметр (D) . . .	1,70—2,25	1,25—1,95	1,40—2,20	1,85—2,50	1,70—2,70
Толщина (L)	0,95—1,40	0,55—1,00	0,60—1,00	0,40—0,70	0,25—0,40
L : D	0,5—0,6	0,41—0,61	0,30—0,50	0,20—0,27	0,14—0,16
Диаметры оборотов					
1-го	0,35	0,35	0,44	0,52	0,54
2-го	0,68	0,61	0,75	0,86	1,08
3-го	1,12	1,08	1,28	1,37	1,93
4-го	1,73	1,48	1,80	2,10	—
Наружный диаметр начальной камеры	0,10	0,08—0,10	0,10—0,12	0,10—0,15 Преобладает 0,12	0,12—0,15 Преобладает 0,15

ление (шизонт А). Оба поколения отличаются одно от другого главным образом по характеру ядер. На наличие у фораминифер двух мегасферических генераций имеются указания у Мюнье-Шальма и Шлюмберже (Munier-Chalmas and Schlumberger, 1885 г.), изучавших вид *Idalina antiqua*. Мегасферические поколения этого вида, по изображениям этих исследователей, имеют резко различные по размерам мегасферы.

О. В. Окропиридзе (1957) установил у нуммулитов Грузии наличие разных по размерам начальных камер у мегагенераций одного и того же вида. Это явление, по мнению автора, доказывает существование триморфизма или даже полиморфизма у нуммулитов.

Наличие различных по размерам начальных камер у мегасферических генераций одного и того же вида отмечается также и у нуммулитов верхнего эоцена Украины, а также и у топотипов верхнеэоценовых нуммулитов Бельгии и Англии.

Это явление несколько искажает характеристику вида. Мы присоединяемся к мнению О. В. Окропиридзе о наличии у нуммулитов триморфизма и считаем, что дальнейшие специальные анализы популяций видов при помощи биометрического метода уточнят представления о пределах изменения размеров начальных камер у каждого вида.

Приведенные выше краткие данные о некоторых морфологических признаках нуммулитов показывают, как недостаточно еще они изучены, чтобы с уверенностью пользоваться только ими при сопоставлении видов.

Все эти недочеты в знании морфологии раковины нуммулитов заставили искать другие критерии для подтверждения видовой категории нуммулитов. Наше внимание привлекли данные Кэрри (Curry, 1937) по измерению диаметров оборотов спирали нуммулитов эоцена о-ва Уайт, по которым можно было сопоставлять нуммулиты Англо-Бельгийского бассейна и Украины.

Таблица 1

нуммулитов верхнего эоцена, *мм*

Nummulites prestwichinus var. *granulata*	*Nummulites orbignyi*		*Nummulites concinnus*	*Nummulites incrassatus* var. *matwienkae*	*Nummulites incrassatus*
Украина, ст. Нижне-Днепровск	Laeken у Брюсселя	Украина, ст. Нижне-Днепровск	Украина, окрестности, г. Днепропетровска	Украина, бассейн рек Суры, Самоткани	Украина, с. Топильно Белокоровичского района
Средняя часть верхнего эоцена	Веммельские пески	Средняя часть верхнего эоцена	Средняя часть верхнего эоцена	Средняя часть верхнего эоцена	Верхний эоцен
5 экз.	9 экз.	5 экз.	30 экз.	27 экз.	15 экз.
1,95—3,50	1,50—2,00	2,00—2,40	2,00—3,05	1,51—2,15	2,05—2,90
0,30—0,45	0,55—0,70	0,50—0,60	0,50—0,90	0,85—1,10	1,00—1,40
0,11—0,15	0,27—0,34	0,25—0,28	0,25—0,40	0,46—0,58	0,50—0,63
0,80	0,59	0,50	0,58	0,56	0,76
1,60	1,11	1,04	1,28	0,95	1,30
2,95	1,64	1,79	2,00	1,54	1,96
—	—	—	—	2,13	2,58
0,12—0,20 Преобладает 0,15	0,10—0,20 Преобладает 0,13	0,10	0,10—0,12 Преобладает 0,12	0,15—0,17	0,20—0,30

Подобные измерения с целью характеристики навивания спирали приводятся многими исследователями фузулинид (работы Д. М. Раузер-Черноусовой и др., 1957). В некоторых работах возрастание спирали изображается в виде кривой. Для нуммулитов этот метод изучения спирали применяли Превер и Шауб (1951 г.), а для оперкулин — Гейнес (Haines, 1962).

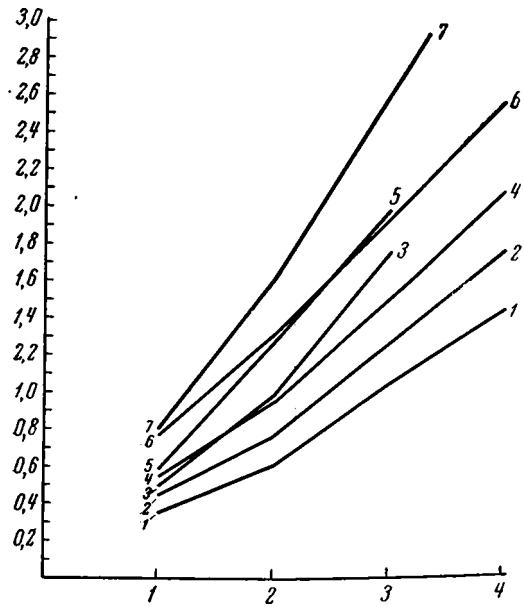
Но широкого применения этот метод не получил. Поскольку диаметры оборотов спирали палеозойских фораминифер измерялись в осевом сечении в основном в неориентированных шлифах, результаты замеров не могли выявить закономерности в росте оборотов спирали. Абрар (Abrard, 1928) придавал большое значение характеру развития спирали, считая, что филогенетические ветви видов нуммулитов могут быть прослежены по изменениям в характере навивания спирали и связанными с ними изменениями в строении септ и камер. Соглашаясь с Абраром, что характер развития спирали у нуммулитов является признаком, наиболее тесно связанным с жизнедеятельностью простейшего, так же как и размеры начальной камеры мегагенераций, форма и размеры септ и камер, мы провели измерение диаметров оборотов спирали у большого количества видов верхнеэоценовых нуммулитов Украины и некоторых видов Армении (колл. С. М. Григорян). Также были изучены тождественные виды из эоцена Франции, Бельгии и Англии по коллекции топотипов, любезно предоставленной Г. И. Немковым, за что мы приносим Г. И. Немкову искреннюю благодарность.

На фототаблице (вклейка к стр. 174) даны изображения экваториального сечения нескольких видов нуммулитов эоцена с различным навиванием спирали. Там же указаны некоторые элементы строения раковины нуммулитов и диаметр первого оборота, по линии которого измерялись все последующие обороты спирали нуммулитов. Результаты из-

мерения помещены на табл. 1 и представляют собою средние числа из 20—30 экземпляров каждого вида. Поскольку экземпляров топотипов некоторых видов эоцена Западной Европы было немного, средние числа измерений пришлось взять по имевшимся экземплярам в числе от 5 до 16.

Проведенное нами изучение роста диаметров оборотов спирали у видов верхнего эоцена Украины и Западной Европы выявило, что каждый вид имеет определенную направленность в навивании спирали, отличающую его от других видов.

Выражается эта направленность в одинаковом или очень близком росте диаметров оборотов спирали у одноименных видов (табл. 1). Это положение позволило с большей уверенностью отождествить виды Украины (*Nummulites orbignyi* Galeotti, *N. variolarius* (Lam.), *N. prestwichianus* Jon.) с топотипами этих видов Англо-Бельгийского бассейна и выделить новые виды, уклоняющиеся по характеру навивания их спирали и остальным признакам от известных в литературе видов (*Nummulites concinnus, N. paravariolarius, N. incrassatus* var. *matwienkae*). На рисунке представлены графически кривые роста диаметров оборотов спирали у некоторых верхнеэоценовых нуммулитов Украины, наглядно показывающие своеобразие в навивании спирали каждого вида. Возможно, что в дальнейшем больший объем изученного материала выявит у различных видов нуммулитов одинаковый рост диаметров оборотов спирали.



Кривые роста диаметров оборотов у некоторых видов нуммулитов верхнего эоцена Украины

1 — 1 — *Nummulites variolaruis* (Lam.), 2—2 — *Nummulites paravariolarius* Jarc., 3—3 — *Nummulites orbignyi* (Galeotti), 4—4— *Nummulites inkermanensis* Schaub., 5—5 — *Nummulites concinnus* Jarc., 6—6— *Nummulites incrassatus* de la Harpe, 7—7 — *Nummulites prestwichianus* Jon. var. *granulata* de la Harpe. По оси x [отложено число оборотов спирали, [по оси y — их диаметры. Масштаб: 1 *см* = 0,1 *мм*

Но такие явления, по нашему представлению, могут свидетельствовать или о близких филогенетических связях этих видов, или о параллельности в развитии спирали у различных видов при наличии у каждого из них своих морфологических признаков.

Присущее виду развитие спирали наблюдается и у самых молодых его экземпляров. Для примера можно привести результаты измерения диаметров оборотов у различных по возрасту экземпляров *Nummulites prestwichianus* Jon. из эоцена Англии. Диаметры оборотов спирали у взрослых форм в среднем (из 16 экз.) составляют 0,54—1,08—1,93 *мм*. У молодых форм этого вида диаметр первого оборота спирали колеблется в пределах 0,50—0,60 *мм*, а второго — в пределах 1,05—1,10 *мм*. Таким образом, даже при наличии одного оборота у раковины, размеры его соответствуют таковым у взрослой формы. Следует, однако, снова повторить, что при изучении диаметров оборотов спирали у нуммулитов необходимо учитывать явления триморфизма, при котором различные размеры начальных камер у мегагенераций могут дать некоторые отклонения в размерах диаметров оборотов. В таких случаях принадлеж-

ность формы к виду определяется суммой остальных общих морфологических признаков и совместным нахождением с ее микросферической генерацией.

Изучение развития навивания спирали нуммулитов показало интересную взаимосвязь между навиванием спирали у мега- и микрогенерации одного и того же вида, состоящую в том, что развитие спирали мегагенерации совершается тем же путем, что и развитие спирали ее микрогенерации, начиная со второго или третьего оборота последней. Следующие данные поясняют это положение (табл. 2).

Таблица 2

Развитие навивания спирали нуммулитов

Диаметр оборота спирали	*N. variolarius*		*N. paravariolarius*		*N. incrassatus*		*N. concinnus*	
	A	*B*	*A*	*B*	*A*	*B*	*A*	*B*
1-го	0,35	0,12	0,44	0,11	0,76	0,15	0,58	0,17
2-го	0,61	0,32	0,77	0,35	1,30	0,37	1,28	0,51
3-го	1,08	0,66	1,28	0,77	1,96	0,76	2,00	1,24
4-го	1,48	1,06	1,80	1,27	2,58	1,53	—	2,29
5-го	—	1,56	—	1,90	—	2,36	—	3,33
6-го	—	—	—	—	—	3,65	—	—

Вследствие обычно плохой сохранности и малого количества представителей микросферических генераций в популяциях видов эта закономерность не может считаться окончательно выясненной и требует дальнейших исследований с привлечением большего объема материала.

Если же подобная закономерность в развитии спирали у различных генераций одного и того же вида будет подтверждена дальнейшими исследованиями, то первые один-два оборота спирали микрогенераций могут рассматриваться как самые юные стадии онтогенеза нуммулитов, как и полагает Кальве (Calvez, 1938 г.) по данным изучения современных фораминифер.

Поскольку появление новых признаков (путем анаболии) у ископаемых фораминифер наблюдается в основном в конце юношеской стадии развития (Раузер-Черноусова, 1949), признаки предковых форм, очевидно, могут быть установлены только на раковинах микросферических генераций на ранних стадиях их развития.

Все эти соображения и выводы пока основываются на результатах изучения нуммулитов верхнего эоцена Украины и в небольшой степени — нуммулитов Западной Европы.

Работа по изучению развития навивания спирали у нуммулитов только начата и требует подтверждения на более обширном материале охватывающем всех эоценовых нуммулитов.

Дальнейшее изучение характера навивания спирали, размеров начальных камер мегагенераций, формы септ и элементов строения камер с применением биометрического метода поможет понять значение этих морфологических признаков и с их помощью выяснить особенности онтогенетической стадии развития нуммулитов для установления более естественных филогенетических ветвей их видов.

ЛИТЕРАТУРА

Голев Б. Т. 1954. Стратиграфия палеогена северного склона Карпат по фауне нуммулитов. Автореф. дисс. Изд. Львовского ун-та.

Голев Б. Т., Хлопонин К. Л. 1960. О номенклатуре и отличительных признаках некоторых гранулированных нуммулитов.— Вопр. микропалеонтол., вып. 4.

Немков Г. И. 1956. Морфологические особенности строения раковины нуммулитов и их значение для систематики.— Труды МГРИ, т. XXIX.

Немков Г. И. 1960. Диморфизм у нуммулитов.— Вопр. микропалеонтол., № 3.
Немков Г. И. 1962. Нуммулитиды Советского Союза и их биостратиграфическое значение. Автореф. дисс. Геол. ин-т АН СССР.
Окропиридзе О. В. 1957. Некоторые новые данные в области биологии ископаемых фораминифер.— Сообщ. АН Грузинской ССР, т. XIX, № 2.
Раузер-Черноусова Д. М. 1949. Об онтогенезе некоторых палеозойских фораминифер.— Труды Палеонтол. ин-та, т. XX. Памяти акад. А. А. Борисяка.
Раузер-Черноусова Д. М. 1956. О низших таксономических единицах в систематике фораминифер.— Вопр. микропалеонт., № 1.
Раузер-Черноусова Д. М. и др. 1951. Средне-каменноугольные фузулиниды Русской платформы и сопредельных областей. М., Изд-во АН СССР.
Сигаль Ж. 1956. Фораминиферы. Л., Гостоптехиздат.
Фурсенко А. В. 1960. О критериях систематики фораминифер. Международный геол. конгресс, XXI сессия. Докл. сов. геологов, пробл. 6.
Ярцева М. В. 1960а. Нуммулиты палеогеновых отложений северо-восточного склона Украинского кристаллического массива. Палеогеновые отложения Юга Европейской части СССР.
Ярцева М. В. 1960б. Нуммулиты палеогена депрессий Украинского кристаллического массива. Там же.
Abrard R. 1928. Contribution l'étude de l'évolution des Nummulites.— Bull. Soc. géol. France. ser: 4, v. 27, N 3—5.
ieda F. 1937. Remarques sur la nomenclature et la classification de certaines espéces de Nummulites.— Bull. Intern. Acad. Polon. Sci et Lettres, ser. B. III partie, N 9, 10.
Boussac J. 1912. Etudes paleontologiques sur le Nummulitique alpin.— Mém. pour. servir à l'expl. de la carte géol. det. de la France.
Curry D. 1937. The English bartonian Nummulites.— Proc. Geol. Ass., v. XLVIII.
Haynes G. 1962. Operculina and Associated Foraminifera the Paleocene of the N. E. Fezzan, Libyan, Contr. from Cushm. Found. Foram. resear., v. XIII, pt. 3.
De la Harpe Ph. 1881—1883. Etude des Nummulites de la Suisse, et révision des espèces éocènes des genres Nummulites et Assilina.— Mém. Soc. paléont. Suisse. VII, VIII, X.
Hofker G. 1930. Der Generationwechsel von Ratalia beccarii var. flevensis n. var.— Zeitschr. Zellforsch. mirkosc. Anat., Abt. B. 10.
Lister J. J. 1905. Dimorphism of English Species of Nummulites.— Proc. Roy. Soc., v. 76.
Rozlozsnik P. 1927. Einleitung in das studium der Nummuliten und Assilinen.— Mitt. aus d. Jahrbuche der Kgl. ungar. geol. Anstalt, XXVI.

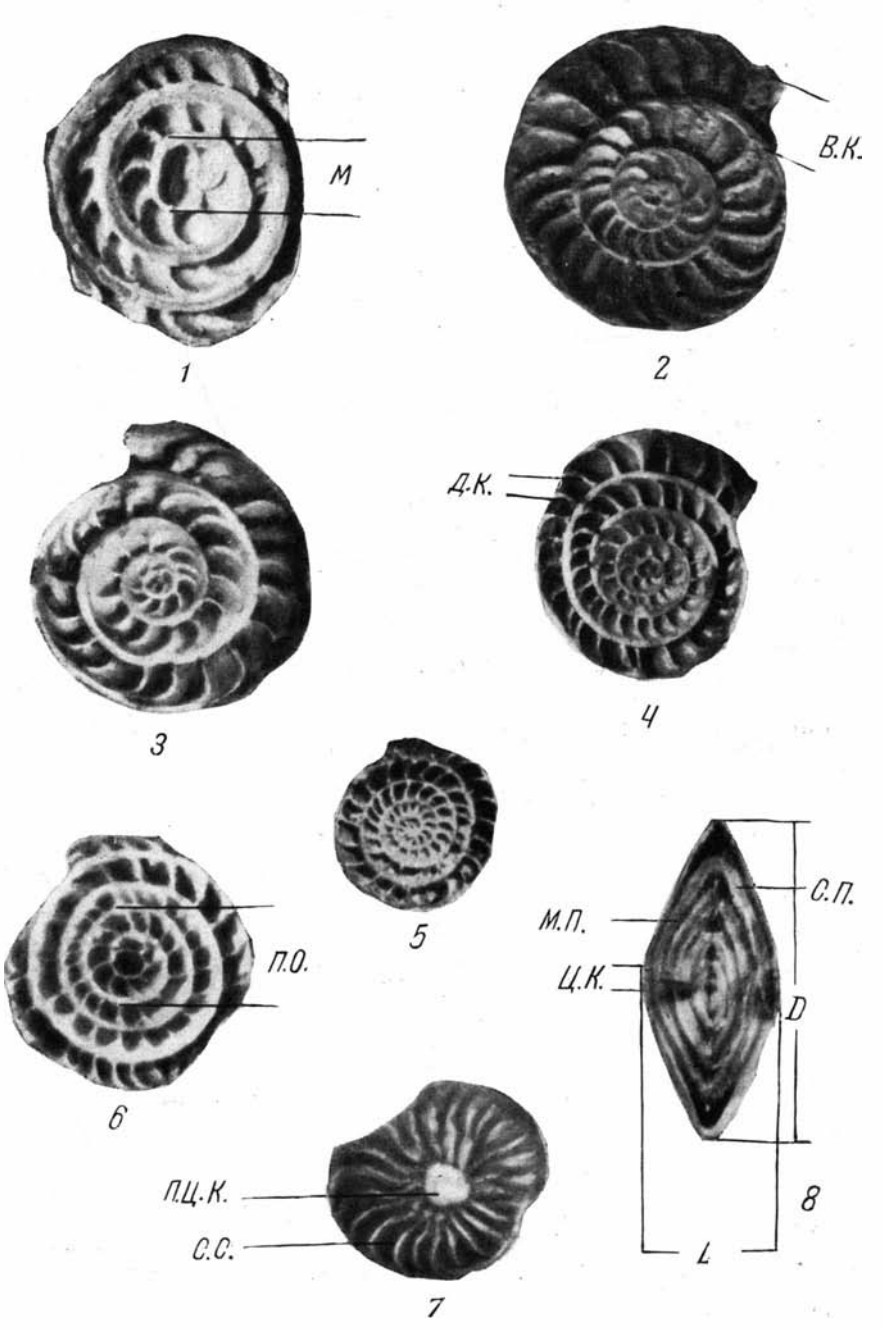
ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦЫ

Элементы строения раковины нуммулитов и различные типы развертывания спирали

Фиг. *1*. *Nummulites inkermanensis* Schaub, × 14. с. Баштанка, средний эоцен.
Фиг. *2*. *Nummulites prestwichianus* Jon. var. *granulata* de la Harpe, × 13,5. Н. Днепровск, верхний эоцен.
Фиг. *3*. *Nummulites concinnus* Jarc., × 14. Мандриковка, верхний эоцен.
Фиг. *4*. *Nummulites chavannesi* de la Harpe, × 14. Н. Днепровск, верхний эоцен.
Фиг. *5*. *Nummulites paravaiolarius* Jars., × 14, р. Ингулец, низы верхнего эоцена.
Фиг. *6*. *Nummulites globulus* Leym., × 7,7, г. Ган, нижний эоцен.
Фиг. *7*. *Nummulites* ex gr. *rectus* Curry, × 14. Н. Днепровск, верхний эоцен. Вид поверхности.
Фиг. *8*. *Nummulites paravariolarius* Jarc., × 24. Высокополье, низы верхнего эоцена.

D — диаметр раковины, *L* — толщина раковины; *пцк* — пятно центрального столбика; *сс* — следы септ; *сп* — спиральная пластинка; *цк* — центральный столбик; *мп* — межпластиночные пространства; *дк* — длина камеры; *м* — мегасфера из двух камер; *по* — диаметр первого оборота.

Таблица



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ
Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

Л. В. БАШКИРОВ
(Институт земной коры СО АН СССР)

СТРОЕНИЕ РАКОВИН И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ПАЛЕОГЕНОВЫХ ОРБИТОИДОВ

Палеогеновые орбитоиды,— род *Discocyclina* Gümbel, 1868, и род *Asterocyclina* Gümbel, 1868,— это интересные и сложные остатки простейших организмов, которые были широко распространены в теплых морях палеогенового времени.

Несмотря на частые находки раковин орбитоидов в различных пластах среди морских палеогеновых отложений, широко развитых на территории СССР, они, за редким исключением, почти не изучались. Вот почему эти ископаемые при расчленении палеогеновых отложений используются мало.

Основой для изучения палеогеновых орбитоидов так же, как и любой другой группы крупных фораминифер, являются морфологические признаки раковины, причем некоторые из них могут быть таксономическими и играть важную роль в диагнозе.

Такими, наиболее важными, признаками при изучении орбитоидов являются: внешний вид и форма раковины; характер расположения и величина гранул на поверхности раковин; очертание сети боковых камер; расположение и количество камер непионической стадии онтогенеза и тип эмбриона; форма камер экваториального слоя; размер и форма боковых камер.

Вопросу о значении строения раковин, их стенок в настоящее время уделяется большое внимание в СССР и за рубежом. Это важно как для систематики, так и для изучения филогенетического развития.

Изучение не только внешней формы, но и внутреннего строения у многочисленных карпатских и крымских орбитоидов, а также литературные данные по этому вопросу позволили довольно четко представить структуру раковин.

ВНЕШНИЙ ВИД РАКОВИН ОРБИТОИДОВ

Известковые раковины орбитоидов разнообразны по форме и величине (рис. 1). Обычно их размеры колеблются от 1 до 5 *мм*, но известны гигантские экземпляры, достигающие 90 *мм*, например микросферические формы *Discocyclina pratti* Michelin.

Наиболее типичная форма раковины — дисковидная или линзовидная. Некоторые имеют округлую, плоскую или седловидно изогнутую раковину. В центральной части раковины с двух сторон наблюдается вздутие (бугорок), которое окаймляется остальной частью раковины в виде плоского воротника (рис. 1).

Внешняя поверхность раковин орнаментирована гранулами или звездообразной скульптурой ребер, которые также несут гранулы. Их расположение и величина широко варьируют. У тонких плоских форм гранулы мелкие, многочисленные и располагаются хаотично (*Discocyclina sella* Archiac); поверхность других усеяна гранулами большого диаметра, которые образуют правильные концентрические окружности —

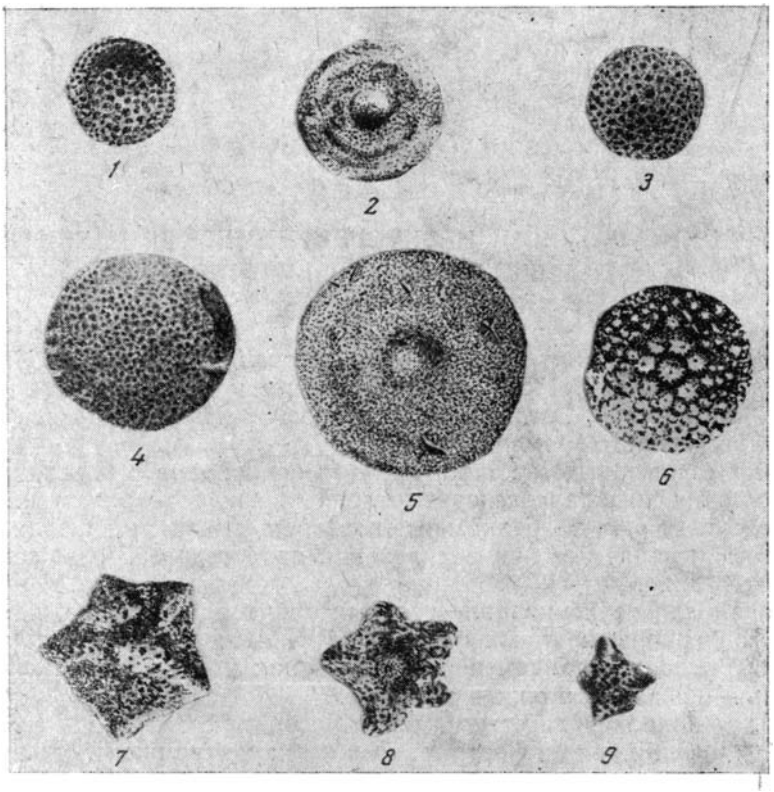


Рис. 1. Типичные раковины орбитоидов

1 — *Discocyclina nummulitica* Gümbel, × 66. *2* — *Discocyclina hungarica* Kecskemeti, × 15; *3* — *Discocyclina douvillei* (Schlumberger), × 8; *4* — *Discocyclina scalaris* (Schlumberger), × 8; *5* — *Discocyclina seunesi* Douvillé, ×6; *6* — *Discocyclina roberti* (Douvillé), ×12; *7* — *Asterocyclina pentagonalis* (Schafhautl), ×4; *8* — *Asterocyclina stellata* (d'Archiac), ×8; *9*— *Asterocyclina taramelli* (Schlumberger), × 10

Discocyclina archiaci (Schlumb.); раковины некоторых дискоциклин со значительным центральным вздутием имеют на нем небольшое количество сильно развитых, резко выделяющихся гранул — *Discocyclina roberti* (Douvillé).

Раковины астероциклин красивой, оригинальной формы, в плане пятиугольные, реже округлые. В осевом сечении линзовидные. Диаметр не более 20 *мм*.

В центре раковин, как и у дискоциклин, имеется вздутие (бугорок). У некоторых, например у *Asterocyclina stellaris* (Brün), бугорок маленький, но резко отграниченный от остальной части раковины. У таких форм, как *Asterocyclina stellata* (Archiac), центральное вздутие занимает значительную площадь раковины. У других раковина равномерно вздутая.

От бугорка отходят радиальные ребра — лучи, которые прежде всего обращают на себя внимание. У одних ребра-лучи отделены от бугорка неглубоким желобком — *Asterocyclina pentagonalis* (Schafhaütl), а у других незаметно как бы выходят из него — *Asterocyclina taramellii* (Schlumb.).

Форма радиальных ребер является одной из характерных черт отдельных видов. У таких видов, как *Asterocyclina stellaris* (Brün.), они прямые, выпуклые, четко отделяются от межрадиальных частей. Другие — *Asterocyclina pentagonalis* (Schafhautl) имеют широкие ребра, которые несколько расширяются к наружной части. А у таких форм, как *Asterocyclina stellata* (Archiac), ребра по краям раковины продолжаются в виде шипов.

Межрадиальные части раковины (находящиеся между ребрами) иногда настолько тонкие, что под бинокуляром видны экваториальные камеры.

Внешние морфологические признаки могут меняться в зависимости от возраста того или иного вида. Например, молодые экземпляры *Discocyclina archiaci* (Schlumb.) имеют едва заметные мелкие гранулы, которые во взрослом состоянии хорошо выражены на поверхности раковины.

Довольно часто поверхность раковины приобретает совершенно другой вид в результате механического воздействия, например, при транспортировке к месту захоронения. Особенно часто обламываются ребра-шипы у астероциклин.

СТРУКТУРА РАКОВИН ДИСКОЦИКЛИН

Для выяснения внутреннего строения раковины дискоциклин изучались в экваториальном, тангенциальном и осевом сечениях.

Кроме того, была проанализирована специальная литература, посвященная этому вопросу (Bronnimann, 1940, 1945, 1951; Douvillé, 1921, 1922; Schlumberger, 1901—1904; Vaughan, 1936; Schweighauser, 1954; Башкиров, 1958).

Сложная раковина дискоциклин в целом состоит из одного слоя экваториальных камер, которые в виде концентрических окружностей располагаются вокруг эмбрионального аппарата, и многочисленных боковых камер (рис. 2). Последние располагаются слоями, параллельными друг другу, и с двух сторон прикрывают экваториальный слой. Таким образом, орбитоиды являлись сложно построенными одноклеточными многокамерными организмами.

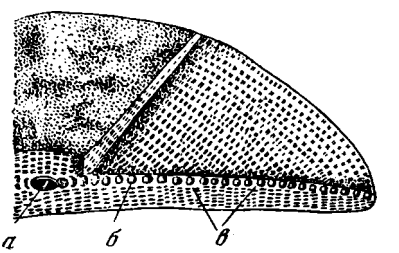


Рис. 2. Структура раковин дискоциклин (по Д. И. Иловайскому, 1934)

а — эмбрион, — экваториальные камеры, *в* — боковые камеры

Эмбриональный аппарат

В центральной части раковины под микроскопом можно увидеть округлую, несколько сжатую начальную камеру, которая окружена вторичной (рис. 3), или маленькую, едва заметную камеру, со всех сторон охваченную рядом дуговидных, вытянутых камер (рис. 4). Это эмбрион раковины.

Как и все крупные фораминиферы, орбитоиды имеют ясно выраженный диморфизм, являющийся результатом двух различных способов размножения, т. е. чередования двух диморфных генераций (поколений) — микро- и мегасферической.

Рис. 3. Схема строения мегасферической формы *Discocyclina* (экваториальный разрез)

Эмбриональный аппарат. Эмбрион или нуклеоконх (I и II). I — начальная эмбриональная камера (протоконх), II — вторичная эмбриональная камера (дейтероконх). Околоэмбриональные камеры (III): *а* — главные околоэкваториальные камеры, *б* — вторичные околоэкваториальные камеры, *в* — периферические околоэкваториальные камеры, *г* — промежуточные околоэкваториальные камеры. А — экваториальные камеры, Б — главные протоплазматические тяжи (столоны), В — радиальные протоплазматические тяжи (столоны), Г — кольцевые протоплазматические тяжи (столоны)

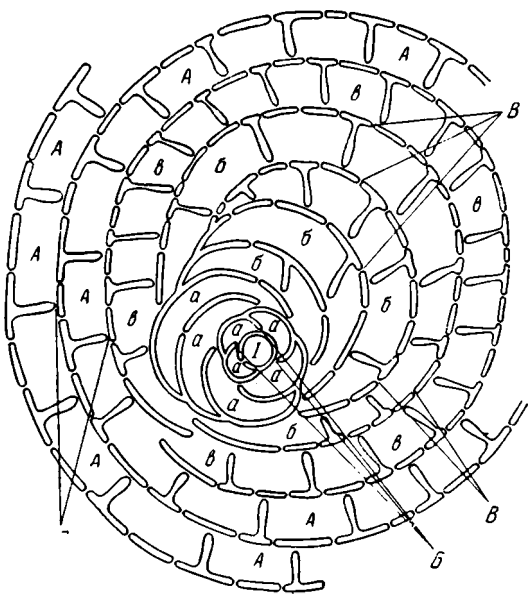


Рис. 4. Схема строения микросферической формы *Discocyclina* (экваториальный разрез)

Эмбриональный аппарат. Начальная эмбриональная камера; *а* — короткие спиральные (дуговидные) камеры, *б* — тангенциальная вытянутая спираль камер (одна или несколько), *в* — спираль камер с тенденцией окружения предыдущих типов камер (*а* и *б*). А — экваториальные камеры, Б — главные протоплазматические тяжи (столоны), В — радиальные протоплазматические тяжи (столоны), Г — кольцевые протоплазматические тяжи

Внешний диморфизм проявлен у орбитоидов весьма значительно. Например, микросферические формы *Discocyclina pratti* (Michelin) имеют размеры, намного превышающие размеры раковин мегасферической генерации.

Однако раковины обеих генераций других видов внешне сходны между собой, особенно на ранних стадиях роста, и отличить их друг от друга можно лишь при микроскопическом изучении эмбриона в экваториальной плоскости.

Эмбрион мегасферических форм состоит из двух камер — начальной и несколько бо́льшей, почковидной вторичной камеры, охватывающей начальную. Между собой они, вероятно, соединялись при помощи одного или двух протоплазматических тяжей (столонов). Об этом свиде-

тельствуют отверстия в стенке начальной камеры, через которые и проходили протоплазматические тяжи.

Среди эмбрионов раковин мегасферического поколения следует различать три основных типа расположения двух эмбриональных камер относительно друг друга (рис. 5).

1. Триблиолепидиновый тип. Начальная камера маленькая, округлая или сжатая вдоль главной оси. Вторичная камера больших разме-

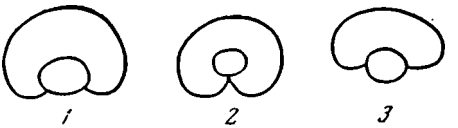


Рис. 5. Типы расположения эмбриональных камер

1 — триблиолепидиновый, *2* — эвлепидиновый, *3* — нефролепидиновый

ров и охватывает начальную на две трети или на четыре пятых.

2. Эвлепидиновый тип. Начальная камера тонкостенная и целиком окружена более толстостенной вторичной.

3. Нефролепидиновый тип. Вторичная камера охватывает половину (или несколько больше) начальной.

Первый тип расположения эмбриональных камер является наиболее характерным для дискоциклин, а последний — для астероциклин.

Выяснение типа эмбриона является важным признаком при определении видов и изучении их эволюции.

Размер эмбриона зависит от величины раковины. Обычно его величина 0,30 *мм*, но у гигантских форм достигает 1,5 *мм* — например, у *Discocyclina discus* (Rütimeyer). Ширина эмбриона в среднем 0,15—0,20 *мм*.

Плоскость симметрии эмбриона совпадает с плоскостью симметрии раковины.

Околоэмбриональные камеры

Эмбрион мегасферических форм окружен со всех сторон своеобразными околоэмбриональными камерами, среди которых следует выделять:

1) Главные околоэмбриональные камеры. Обычно их две и они прилегают как к начальной, так и ко вторичной камерам эмбриона (см. рис. 3). Очертания главных околоэмбриональных камер в экваториальном сечении сильно варьируют, чаще всего эти камеры очень широкие или удлиненные. Со вторичной камерой эмбриона они соединялись посредством главных протоплазматических тяжей.

2) Вторичные околоэмбриональные камеры окружают вторичную камеру эмбриона и с двух сторон примыкают к главным околоэмбриональным камерам. Связь со вторичной камерой эмбриона осуществлялась одним-двумя протоплазматическими тяжами, а с соседними главными околоэмбриональными камерами двумя базальными кольцеобразными тяжами, которые также соединяют их и друг с другом. Дистальные стенки этих камер имеют многочисленные отверстия для тяжей, которые служили для связи с периферическими околоэмбриональными камерами.

3) Промежуточные околоэмбриональные камеры, обычно располагающиеся между главными, мелкие. Иногда они очень плохо видны. Друг с другом и с главными вспомогательными камерами они соединялись

дугообразными протоплазматическими тяжами. На дистальных концах камеры имели по два радиальных протоплазматических тяжа, которые соединяли их с двумя камерами следующего экваториального кольца. Со вторичной камерой они соединялись только посредством главных вспомогательных камер.

4) Периферические околоэмбриональные камеры располагаются на вторичных, охватывая последние и часть главных околоэмбриональных камер. С соседними (вторичными и главными), а также между собой они соединялись при помощи проксимальных кольцеобразных протоплазматических тяжей. Связь с экваториальными камерами осуществлялась при помощи двух дистальных радиальных тяжей в каждой камере.

Эмбрион, состоящий из двух камер у мегасферических форм, и околоэмбриональные камеры вместе составляют эмбриональный аппарат.

Экваториальные камеры

Экваториальные камеры непосредственно примыкают к эмбриональному аппарату (см. рис. 2, 3). Они собраны в неровные циклические кольца, последовательно расположенные друг за другом. Камеры первого цикла более мелкие по сравнению с камерами, расположенными в центральных и краевых частях экваториального слоя.

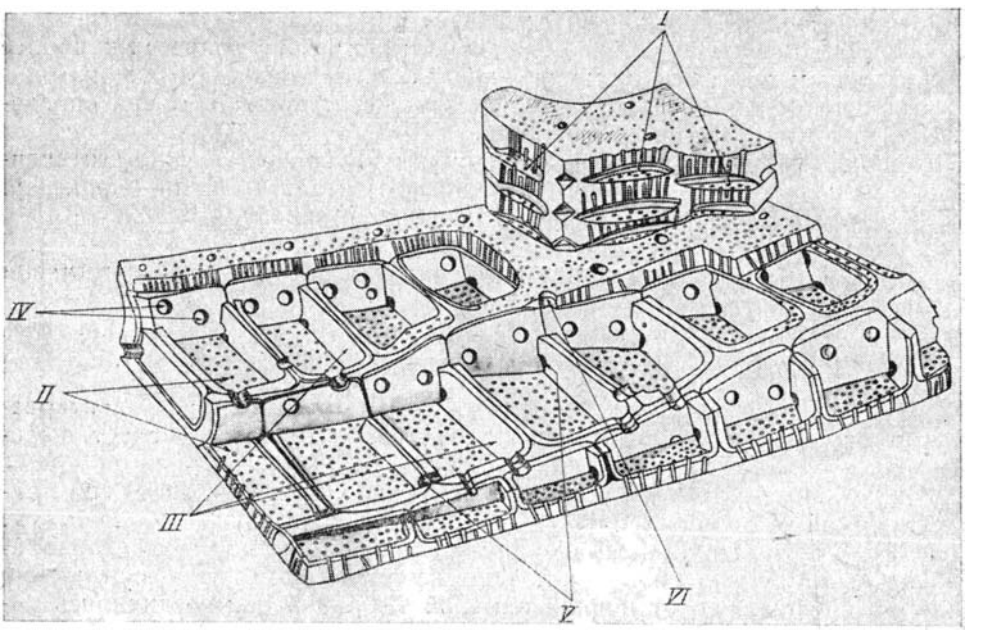


Рис. 6. Модель внутреннего строения *Discocyclina* ss (по Бронниманну)

I — боковые камеры, II — экваториальные камеры, III — радиальные перегородки, IV — радиальные протоплазматические тяжи, V — кольцеобразные протоплазматические тяжи, VI — вертикальные протоплазматические тяжи

Каждая отдельная камера имеет более или менее правильную (прямоугольную) форму и ограничена в пространстве с шести сторон.

Количество циклов, заключающих камеры, может достигать 50—60 в крупных экземплярах, а иногда и значительно больше. Ширина колец достигает 0,03—0,01 *мм* в первых циклах и 0,06—0,08 по периферии раковины. У некоторых видов в связи с этим могут возникнуть дополнительные перегородки, которые укрепляют камеры и раковину в целом.

У некоторых видов, таких, как *Discocyclina nummulitica* Gümbel, экваториальные камеры располагаются в виде лучей, количество которых может достигнуть десяти. Интересно отметить, что в одном и том же цикле камеры, лежащие в пределах луча, имеют больший продольный диаметр, а камеры, которые находятся между лучами, квадратные или округлые.

Первый цикл камер экваториального слоя соединяется с периферическими вспомогательными камерами посредством двух протоплазматических тяжей. Каждая камера внутреннего кольца связана с камерой внешнего (по отношению к предыдущему) посредством радиальных столонов, количество которых колеблется от двух до четырех. Они находятся на различных уровнях, и их количество зависит от высоты камер. Для связи камер одного цикла служат кольцеобразные протоплазматические тяжи. Связь с боковыми камерами осуществляется через вертикальные протоплазматические тяжи (рис. 6).

Боковые камеры

Многочисленные слои боковых камер с обеих сторон покрывают экваториальные камеры, наслаиваясь параллельно друг другу и образуют форму раковин, характерную для дискоциклин (рис. 2).

Боковые камеры мелкие и имеют неправильную, многоугольную форму. Слоев боковых камер столько (с каждой стороны экваториального слоя), сколько циклов экваториальных камер, или на один меньше. Толщина каждого слоя составляет около 0,02 *мм*, а иногда и меньше.

О связи экваториальных и боковых камер мы уже говорили. Между собой последние сообщаются при помощи наклона расположенных тяжей и пор, пронизывающих «кровлю» и «пол» каждой камеры.

СТРУКТУРА РАКОВИН АСТЕРОЦИКЛИН

Эмбриональный аппарат

Эмбрион у астероциклин состоит из двух камер — начальной и вторичной. Начальная камера округлая. Вторичная почкообразная и охватывает больше половины начальной. Поэтому основным типом эмбриона является нефролепидиновый, хотя некоторые виды показывают переходы к триблиолепидиновому эмбриону (рис. 5, фиг. 3).

Соединение начальной и вторичной камер осуществлялось при помощи одного протоплазматического тяжа. С околоэмбриональными вторичная камера сообщалась многочисленными радиальными протоплазматическими тяжами.

Околоэмбриональные камеры так же, как и у дискоциклин, можно разделить на: 1) главные; 2) вторичные; 3) промежуточные; 4) периферические (рис. 7).

Главные околоэмбриональные камеры, количество которых не превышает обычно двух, располагаются по обе стороны непокрытой части начальной камеры и выделяются своими размерами.

С вторичной камерой эмбриона они сообщались посредством главного протоплазматического тяжа, а с периферическими околоэмбриональными камерами несколькими радиальными столонами.

Среди вторичных околоэмбриональных камер следует выделять радиальные и межрадиальные.

Радиальных камер три. Одна из них всегда расположена на фронтальной части вторичной камеры эмбриона. Две другие находятся по обе стороны от нее и непосредственно примыкают к главным околоэмбриональным камерам.

При помощи радиальных протоплазматических тяжей они соединялись с вторичной эмбриональной камерой, а между собой и с соседними главными околоэмбриональными камерами посредством базального столона.

Межрадиальные вторичные околоэмбриональные камеры более мелкие и многочисленные, в сечении округло-шестиугольные. Расположены они между радиальными. С последними и между собой они сообщались одним кольцеобразным протоплазматическим тяжем.

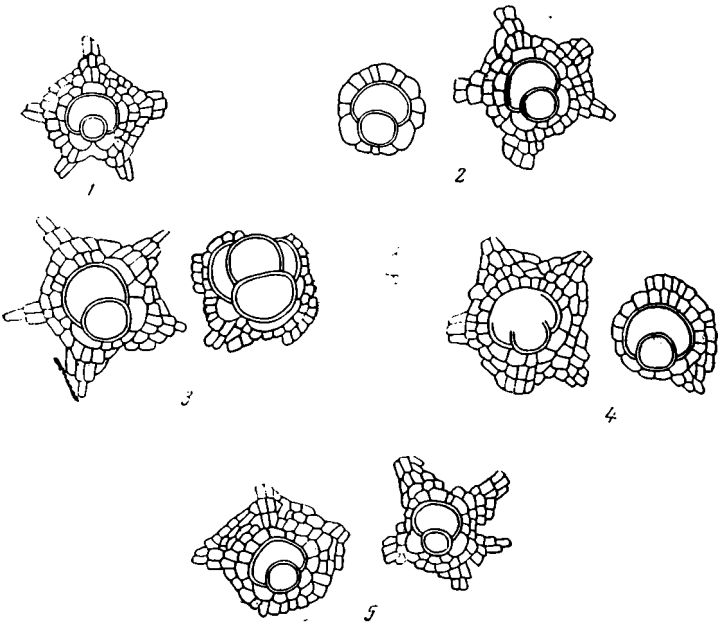


Рис. 7. Типичные раковины астероциклин

1 — *Asterocyclina pentagonalis* (Schafhäutl), *2* — *Asterocyclina taramellii* (Schlumberger), *3* — *Asterocyclina stella* (Gümbel), *4* — *Asterocyclina stellaris* (Brunner), *5* — *Asterocyclina stellata* (d'Archiac)

Промежуточные околоэмбриональные камеры мелкие, неправильной формы и располагаются между главными. Количество их неодинаково у разных видов.

Между собой и главными околоэмбриональными камерами связь осуществлялась при помощи одного дугообразного столона.

Периферические околоэмбриональные камеры охватывают все предыдущие. Отличаются разнообразием формы и размеров, но, как правило, мелкие. С соседними вторичными, главными и промежуточными околоэмбриональными камерами, а также между собой, связаны кольцеобразным протоплазматическим тяжем. В дистальной части каждая периферическая вспомогательная камера имеет два отверстия для тяжей, при помощи которых она связана с экваториальными камерами.

Экваториальные камеры

Среди экваториальных камер также следует различать радиальные и межрадиальные.

Радиальные камеры заметно вытянуты по направлению пяти радиусов, так как астероциклины обладают пятилучевой симметрией.

Очертания камер в центральной части шестиугольные, но к краю постепенно становятся удлиненно-изогнутыми.

Радиальные экваториальные камеры соответствуют скульптурным ребрам на поверхности раковины, и их высота значительно превышает высоту межрадиальных камер.

Швайгхаузер (Schweighauser, 1954) считает, что радиальные ребра возникают вследствие удвоения слоев радиальных камер. С таким выводом принципиально нельзя согласиться. По нашему мнению, радиальные ребра образовались не за счет прибавления слоев камер, а в результате увеличения объема (в частности, высоты). Кажущееся удвоение слоев логично объясняется образованием вторичных поперечных перегородок, необходимых для укрепления раковины.

Межрадиальные экваториальные камеры короткие, низкие. Среди них преобладают шестиугольные формы.

Как указывалось выше, у астероциклин довольно часто наблюдаются разрушения периферических частей раковины. В этом случае на восстановленных участках нет разделения на радиальные и межрадиальные экваториальные камеры: восстановленные камеры имеют длинную и узкую форму.

В центре раковины экваториальные камеры иногда сливаются, образуя одну очень объемистую вторичную камеру.

Боковые камеры

Боковые камеры с двух сторон покрывают экваториальный слой, повторяя все неровности. Обычно они мелкие, одинаковые по размерам и имеют неправильную многоугольную форму. Толщина каждого слоя боковых камер составляет 0,02—0,03 *мм*. Так же, как и у дискоциклин, они образуют сеть на поверхности раковины.

СТРОЕНИЕ СТЕНОК КАМЕР

Вопросами внутренней структуры раковин фораминифер занимались многие исследователи. Анализ работ, среди которых основными являются статьи Бронниманна (Bronnimann, 1940, 1945, 1951), а также изучение под микроскопом при больших увеличениях многочисленных карпатских и крымских дискоциклин и астероциклин, позволяет довольно ясно представить структуру камер. Строение стенок отдельных камер у дискоциклин и астероциклин аналогичное. Именно поэтому описание приводится общее для двух родов.

В слое экваториальных камер легко можно различить радиальные и кольцеобразные стенки, разграничивающие отдельные камеры (рис. 6).

Радиальные стенки разделяют две смежные камеры одного цикла и состоят из двух септ, примыкающих друг к другу камер. Между ними наблюдается темная линия (рис. 8).

Кольцеобразная стенка является как бы внешним слоем каждого цикла камер и, кроме того, образует «пол» и «кровлю» каждой камеры.

Две темные линии рассекают и эту стенку, разграничивая три слоя:

1) тонкий внутренний слой дистальной части камер;

2) толстый промежуточный слой;

3) тонкий внутренний слой проксимальной части камер последующего кольца.

В краевых частях радиальных стенок также наблюдаются V-образные разветвления в виде темных линий. Воган (Vaughan, 1936) считает черные линии, разграничивающие септы, «системой каналов», однако ясных и четких доказательств не приводит.

Изучение раковин дискоциклин позволяет нам вслед за Бронниманном (Bronnimann, 1951) и Швайгхаузером (Schweighauser, 1954) счи-

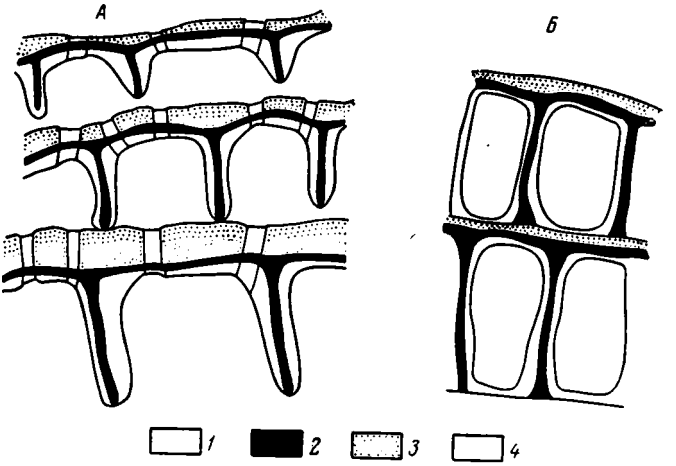


Рис. 8. Схема строения экваториального слоя *Discocyclina* (по Швайгхаузеру)

А — Тангенциальное сечение экваториального слоя, Б — Экваториальное сечение экваториального слоя. 1 — радиальные протоплазматические тяжи, 2 — черная линия, 3 — внешняя стенка септы, 4 — внутренняя стенка септы

тать, что темные линии — это щелевые межсептальные промежутки. Заметим кстати, что подобные линии наблюдаются и у некоторых мелких фораминифер (*Anomalina, Cibicides, Planulina*), хотя никакой системы каналов у них до сих пор не удалось обнаружить.

В заключение описания структуры камер отметим, что боковые камеры построены аналогично, но отличаются неправильной конфигурацией и меньшими размерами.

ОПОРНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ РАКОВИНЫ

Под микроскопом в осевом сечении между камерами видны столбики. Свое начало они берут в точке соприкосновения перегородок трех камер экваториального слоя.

Столбики представляют собой внутренние опорные элементы стенки и являются важными скелетными образованиями, которые не только укрепляют нежную, хрупкую раковину, но и обеспечивают ее хорошие флотационные качества.

В процессе роста столбики постепенно расширяются кверху и, пересекая слои боковых камер, значительно деформируют их. Снаружи столбики выступают в виде гранул (скульптуры).

Столбики сложены чешуйками, лежащими друг на друге, причем вогнутой частью они направлены вверх.

На поверхности раковины перегородки верхних слоев боковых камер и гранулы образуют характерную для каждого вида сеть: вокруг каждой гранулы располагаются как бы «лепестки» — камеры, образующие розетку. Наиболее характерны розетки из 7—8 «лепестков» (камер), но иногда их насчитывается больше тринадцати вокруг каждой гранулы.

Образование столбиков и шипов по всей вероятности обязано выделению скелетного вещества как внутрираковинной протоплазмой, так и внераковинной, которая выходила наружу через многочисленные поры, одновременно выполняя функцию устья.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ

В результате изучения структуры раковин дискоциклин (в основном) и астероциклин, а также учитывая данные зарубежных ученых, изучавших этот вопрос (Bronnimann, 1940, 1945, 1951; Douvillé, 1921, 1922; Scheighauser, 1954), в онтогенетическом развитии палеогеновых орбитоидов (род *Discocyclina* Gümbel, 1868, и род *Asterocyclina* Gümbel, 1868) можно четко различать три стадии.

1. Эмбриональная стадия является наиболее ранней и резко отличается от последующих. У форм микросферической генерации эта стадия, по всей вероятности, начинается после слияния двух зооспор, а заканчивается сразу же после образования маленькой начальной камеры (пролокулюма).

У мегасферических форм эта стадия онтогенеза, очевидно, охватывает период образования двух камер эмбриона: начальной (протоконха) и вторичной (дейтероконха). Представить это можно следующим образом. После разделения ядра микросферической формы вокруг каждой частицы собралась капелька протоплазмы. В дальнейшем это новообразование начало формироваться в начальную камеру мегасферической особи. Вторичная камера, вероятно, возникла в результате деления начальной путем двойного кариокинетического деления и дальнейшего слияния трех частей вокруг одной, с последующим выделением известковистого вещества.

2. Непионическая стадия развития охватывает время образования всех околоэмбриональных камер. Начинается она с образования в дейтероконхе протоплазматических тяжей, которым соответствует образование главных и вторичных околоэмбриональных камер, которые на высшей стадии эволюции образуют плотное замкнутое кольцо вокруг эмбриона (см. рис. 3).

Непионическая стадия форм микросферической генерации состоит из трех подстадий: первая подстадия охватывает время образования 3—10 дуговидных камер, располагающихся по плоской спирали вокруг эмбриона; вторая подстадия охватывает время образования нескольких рядов вытянутых камер, которые прикрывают камеры первой подстадии с одной стороны (см. рис. 4).

Каждая камера образовалась от предыдущей, на что указывают протоплазматические тяжи (столоны).

Действительно, у камер первой подстадии имеются лишь базальные протоплазматические тяжи. У камер второй подстадии можно наблюдать еще один или два протоплазматических тяжа, которым соответствует дальнейшее образование камер следующей, третьей подстадии. В дальнейшем в каждой камере могут возникнуть дистальные тяжи, дающие начало нескольким камерам следующей группы. Последняя группа камер образует замкнутый цикл (рис. 4).

Эмбриональная и непионическая стадии онтогенеза вместе составляют ювенильную стадию развития или ювенариум.

Таким образом, ювенариум мегасферических форм состоит из двухкамерного эмбриона (протоконха и дейтероконха) и околоэмбриональных камер, охватывающих его.

Ювенариум микросферических форм состоит из маленькой начальной камеры (пролокулюма) и спиральных камер непионической стадии.

3. Неаническая стадия онтогенеза охватывает все остальные камеры, имеющие примерно одинаковую форму, радиальный рост и кольцеобразное расположение.

Можно предположить, что начинается она с образования протоплазматических тяжей на дистальных сторонах периферических вспомогательных камер, через которые изливалась протоплазма. Возможно, об-

разованию протоплазматических тяжей (столонов) предшествовало образование отверстий, через которые осуществлялась связь с внешней средой посредством псевдоподий. Форма каждой капельки протоплазмы в дальнейшем, очевидно, определялась осмотическим давлением, которое играет огромную роль среди живых организмов и зависит, в первую очередь, от состава, плотности протоплазмы и температуры окружающей среды.

Если капелька протоплазмы менее густая, то она растекается. Приблизившись до соприкосновения с соседней, но без слияния с ней, капелька удлиняется (она как бы сжата с двух сторон такими же двумя соседними капельками одного цикла). Затем она покрывается тонкой пленочкой (пеликулой), которая постепенно отвердевает. Это явление имеет место по всему циклу вновь образующихся камер.

По мере падения осмотического давления, что в свою очередь зависит от понижения температуры, внешний мениск падает и капелька протоплазмы сплющивается.

Не вызывает сомнения, что фактор температуры окружающей среды играл огромную роль. Возможно, некоторое понижение температуры в датском ярусе привело к дальнейшей эволюции меловых орбитоидов. Действительно, они имели сетку камер экваториального слоя в общем гексагонального типа. Очевидно, протоплазма была довольно густая. Капельки располагались свободно, пеликула быстро отвердевала и почти не подвергалась воздействию соседних капелек. В результате этого камера приобрела округлый вид.

Понижение температуры привело, таким образом, к образованию прямоугольно-удлиненных камер орбитоидов палеогенового времени.

Изучая имеющийся материал, мы заметили, что в большинстве случаев ширина камер первых циклов неанической стадии обычно значительно больше их длины. Но по направлению к наружной части радиальный диаметр остается прежним или уменьшается. Следовательно, камеры экваториального слоя также можно подразделить по форме на две подстадии.

1) Ранняя онтогенетическая стадия. Камеры тангенциально вытянуты.

2) Более поздняя онтогенетическая стадия. Камеры радиально вытянуты.

Не исключено, что это обстоятельство отражает степень развития во времени, причем так, что количество циклов с тангенциально вытянутыми экваториальными камерами у более древних форм преобладает — например, у *Discocyclina seunesi* (Douvillé).

У более развитых форм преобладает вторая стадия — радиально вытянутые камеры.

Образование слоев боковых камер, расположенных параллельно экваториальным и друг другу, можно представить следующим образом.

По всей вероятности, уже при возникновении вторичной камеры эмбриона возникают первые боковые камеры. Нами были приготовлены срезы, параллельные экваториальному сечению, которые показывают первые слои боковых камер, непосредственно прикрывающие эмбрион. В первом слое число боковых камер у различных видов колеблется от 15 до 60 с каждой стороны эмбриона. Образование такого количества мелких камер можно допустить лишь при наличии значительного количества мелких отверстий, пронизывающих овальную «кровлю» эмбриона.

Дальнейшее нарастание последующих слоев боковых камер, наверное, происходит путем излияния протоплазмы через отверстия в «кровлях» ранее образовавшихся камер синхронно с излиянием через отверстия в камерах экваториального слоя. Каждому замкнутому циклу соответствует образование нового слоя боковых камер.

Ввиду того, что рост идет от эмбрионального аппарата, а в дальнейшем от первого экваториального цикла, центральная часть раковины имеет большее количество слоев боковых камер. Например, первый цикл экваториальных камер в момент образования прикрыт лишь одним слоем боковых камер. Но первый цикл в это же время приобретает второй этаж боковых камер, околоэмбрионные камеры третий и четвертый, а эмбрион покрыт уже пятью слоями боковых камер. Возникновение третьего цикла вызовет увеличение этажей боковых камер на один и так далее.

Необходимо отметить, что иногда последний цикл экваториальных камер не прикрыт слоем боковых.

Виды	Количество камер нерпионической стадии развития	Геологический возраст
Discocyclina douvillei	16-18	Палеоцен-нижний эоцен
D. chudeaui	18	Нижний эоцен
D. marthae	30	Нижний эоцен и низы среднего эоцена
D. archiaci	30-34	Верхи нижнего эоцена и средний эоцен
D. roberti	30	"
D. pratti	30-32	средний эоцен
D. andrusovi	30-35	"
D. discus	40	"
D. aspera	40	средний эоцен-низы верхнего эоцена
D. nummulitica	40-42	"
D. sella	40-42	"
D. varians	40-44	Верхняя часть среднего эоцена-верхний эоцен
D. papyracea	50-55	"

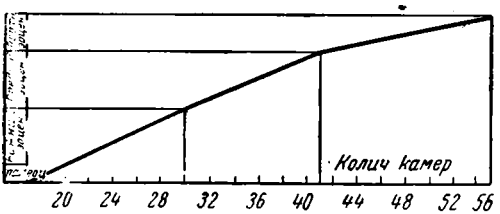


Рис. 9. Зависимость между геологическим возрастом раковины и количеством околоэмбриональных камер

Приведенный выше материал позволяет сделать следующие выводы.

Разнообразие размеров и форм раковин палеогеновых орбитоидов чрезвычайно велико.

Дисковидная или линзовидная в осевом сечении раковина с поверхности орнаментирована гранулами, которые являются продолжением столбиков, укрепляющих раковину.

Состоит раковина из одного слоя прямоугольных в сечении экваториальных камер, которые в виде концентрических окружностей располагаются вокруг эмбрионального аппарата и многочисленных слоев боковых камер по обе стороны от них.

Слоев боковых камер столько (с каждой стороны экваториального слоя), сколько циклов экваториальных камер или на один меньше.

Боковые камеры и гранулы образуют на поверхности своеобразную сеть, характерную для каждого вида.

Эмбриональный аппарат состоит из эмбриона и околоэмбриональных камер. Количество последних для каждого вида постоянное, что является важным диагностическим признаком.

Каждая камера состоит из четырех стенок, причем две из них несколько удлиненные, «кровли» и «пола». Каждая стенка состоит из двух или трех септ. Системы каналов нет. Связь между камерами осуществлялась при помощи протоплазматических тяжей (столонов), среди которых следует различать: вспомогательные, радиальные, кольцеобразные и вертикальные.

Структура экваториальных и боковых камер является одинаковой.

Орбитоиды, как и все крупные фораминиферы, обладают хорошо выраженным диморфизмом.

Мегасферические формы имеют маленькую раковину, в центре которой находится значительный двухкамерный эмбрион. В зависимости от расположенных камер относительно друг друга у мегасферических форм можно выделить три основных типа эмбриона: триблиолепидиновый, эвлепидиновый, нефролепидиновый. Выявление того или иного типа является важным диагностическим признаком.

Микросферические формы обладают относительно большой (иногда гигантской раковиной) и маленькой центральной камерой, окруженной рядом дуговидных, спирально расположенных камер.

Мегасферические особи имеют меньшее количество циклов экваториальных камер. Это свидетельствует о меньшей продолжительности жизни. Следовательно, эти формы более пригодны для определения возраста вмещающих пород, ибо полнее и точнее фиксируют изменения организма во времени.

Для палеогеновых орбитоидов намечается три последовательные стадии онтогенеза: эмбриональная, во время которой образуется эмбрион; непионическая, охватывающая период образования всех околоэмбриональных камер, которые на высшей стадии эволюции замыкаются в плотное кольцо вокруг эмбриона; неаническая, характеризующаяся радиальным ростом и кольцеобразным расположением всех остальных камер экваториального слоя.

Изучение внутренней структуры раковин орбитоидов и их онтогенетического развития позволяет сделать важный вывод: чем больше у данного вида околоэмбриональных камер непионической стадии, тем выше он располагается стратиграфически. Это положение хорошо иллюстрируется (см. таблицу на рис. 9). В ее верхней части показаны дискоциклины, являющиеся характерными формами для различных подразделений палеогена и количество камер непионической стадии для каждого вида.

В нижней части таблицы выявленная закономерность показана графически. Несомненно дальнейшее изучение орбитоидов даст большой, интересный и практически важный материал как для познания развития одной из групп простейших представителей животного мира, так и для дробного стратиграфического подразделения палеогеновых отложений юга Советского Союза.

ЛИТЕРАТУРА

Башкиров Л. В. 1958. Внутрішня будова родини Orbitoidae.— Деякі питання геології західних областей УРСР.— Видавн. АН УРСР. Київ.

Иловайский Д. И. 1934. Руководство по палеозоологии беспозвоночных. Атлас. Гос. научно-техническое горно-геолого-нефтяное изд-во. Москва, Грозный, Ленинград, Новосибирск.

Bronnimann P. 1940. Zur Kenntnis des Embryonalapparates von Discocyclina s., str. Eclogae geol. Helv.

Bronnimann P. 1941. Eine Discocyclina mit multilocularem Embbryonalapparat aus dem Eocaen von Kressenberg.— Eclogae geol. Helv.
Bronnimann P. 1945. Zur Frage der verwandtschaftichen Beziehungen zwischen Discocyclina s. str. und Asterocyclina.— Eclogae geol. Helv.
Bronnimann P. 1951. A model of the internal structure of Discocyclina S. S., of Pal. 25/2.
Douville H. 1921. Revision des Orbitoides.— Bull. Soc. géol. France (4-e ser.).
Douville H. 1922. Revision des Orbitoides.— Bull. Soc. géol. France (4-e ser.).
Schlumberger G. 1901. Premiere note sur les Orbitoides.— Bull. Soc. géol. France, ser. 4, t. 1.
Schlumberger C. 1902. Deuxième note sur les Orbitoides.— Bull. Soc. géol. France, ser. 4, t. 2.
Schlumberger C. 1903. Troisième note sur les Orbitoides.— Bull. Soc. géol. France, ser. 4, t. 3.
Schlumberger C. 1904. Quatrième note sur les Orbitoides.— Bull. Soc. géol. France, Ser. 4, t. 4.
Schweighauser C. 1954. Stratigraphie des Paleocaens und Eocaens in Vicentin. Zusamenfassung der stratigraphischen Resultate.
Vaughan W. T. 1936. Stolon systems of communication between the equatorial chambers of orbitoidal foraminifera.— Science.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ
Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

В. А. КРАШЕНИННИКОВ
(Геологический институт АН СССР)

ЗНАЧЕНИЕ ФОРАМИНИФЕР ОТКРЫТЫХ ТРОПИЧЕСКИХ БАССЕЙНОВ ДАТСКОГО И ПАЛЕОГЕНОВОГО ВРЕМЕНИ ДЛЯ РАЗРАБОТКИ МЕЖДУНАРОДНОЙ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЙ ШКАЛЫ

Международная стратиграфическая шкала датских, палеогеновых и в значительной степени неогеновых отложений разработана на материале эпиконтинентальных морей Западной и Центральной Европы. Как известно, эти бассейны характеризовались крайне непостоянным режимом. Для них обычны резкие смены фаций, преобладание мелководных отложений, быстрое переслаивание различных типов пород, внутренние перерывы. В случае затрудненной связи с открытыми морями наблюдается чередование осадков различной солености — морских, солоноватоводных, пресноводных и континентальных. В таких полузамкнутых и замкнутых бассейнах нередко возникали эндемичные фауны с узким ареалом распространения. Мелководные отложения содержат бентонную фауну фораминифер, планктон редок, либо отсутствует совсем. Но именно планктонные фораминиферы, как это показывают исследования последних десятилетий, благодаря быстрой эволюции и мгновенной (в аспекте геологического времени) миграции в пространстве являются наилучшей основой для расчленения и сопоставления удаленных разрезов. Многие стратиграфические подразделения, установленные в разрезах отложений эпиконтинентальных бассейнов, очень хорошо прослеживаются в пределах регионов и провинций с одинаковым ходом геологического развития. Однако на смежных территориях с иными особенностями тектонических движений, иной литологией осадков выделение этих стратиграфических единиц связано уже с большими затруднениями, а нередко вообще невозможно. В этом причина противоречий, иногда просто недоразумений в понимании объема ярусов, отделов и подотделов датских и третичных отложений.

В силу ряда исторических обстоятельств детальное изучение датских и третичных отложений Тетиса, Африканской и Аравийской платформ и Индо-Тихоокеанской области началось значительно позже, чем в Европе. Но по сравнению с эпиконтинентальными морями Западной и Центральной Европы открытые тропические и субтропические бассейны обладают многими преимуществами. Их главные особенности — постоянство нормально-соленого морского режима, мощные толщи карбонатных осадков с обильными планктонными фораминиферами, монотонность пород по разрезу, непрерывные разрезы отложений, охватывающие крупные интервалы геологического времени. Подобные благоприятные условия

позволяют гораздо легче выявить изменения фауны фораминифер, отражающие естественные этапы их эволюционного развития, и исключить влияние сугубо местных факторов.

Датские и третичные отложения Тетиса и смежных территорий занимают геосинклинали и подвижные краевые части платформ с очень сложным процессом геологического развития. Поэтому, конечно, не всякий район субтропического и тропического пояса удовлетворяет тем идеальным условиям, которые были перечислены выше. Например, датские, палеоценовые и эоценовые отложения Тринидада, для которых разработана известная зональная шкала (Bolli, 1957), характеризуются слабой обнаженностью (они изучались главным образом по скважинам), а олигоцен на Тринидаде отсутствует, вероятно, в связи с трансгрессивным залеганием нижнего миоцена (Eames, Banner, Blow, Clarke, 1962). Великолепно обнажены датские и палеогеновые отложения Египта — в крутых обрывах долины Нила от Асуана до Каира. Но отдельные пачки датского яруса и палеоцена сложены некарбонатными или слабо известковистыми глинами с бедными комплексами фораминифер, средний и верхний эоцен представлены мелководными известняками практически лишь с крупными фораминиферами, а олигоцен в естественных выходах континентальный. Миоцен района Суэцкого канала располагается на палеогене с размывом, аквитан, по-видимому, отсутствует, а в бурдигальском ярусе и среднем миоцене нередки пачки грубых песчаных пород, лишенных планктонных фораминифер.

В связи с этим исключительную ценность для стратиграфии приобретают разрезы датских и третичных отложений Сирии. Занимая северный склон Аравийской платформы, территория Сирии характеризуется тенденцией к устойчивому прогибанию в датско-палеогеновое время, а на крайнем северо-западе и северо-востоке — и в неогене. За эту эпоху здесь накопились мощные толщи мелоподобных известняков, мергелей и известковистых глин с обильными планктонными и бентонными мелкими фораминиферами. Тектоническое строение Сирии неоднородно — внутренние прогибы и структурные погружения чередуются с антиклинальными поднятиями. В соответствии с этим сравнительно глубоководные мелоподобные известняки, мергели и глины замещаются на поднятиях мелководными песчаниками, глинами с песчаным или детритусовым материалом, органогенно-обломочными или рифовыми известняками с разнообразными бентонными фораминиферами. Фациальные замещения в пределах стратиграфических подразделений позволяют установить синхроничные комплексы мелких и крупных фораминифер и прежде всего — сопоставить этапы развития планктона, нуммулитов, лепидоциклин, миогипсин.

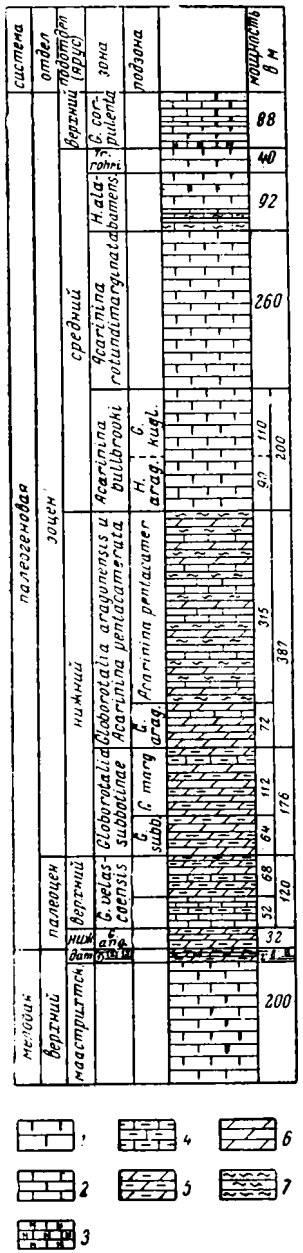
На ограниченной территории западных районов Сирии наблюдается вся последовательность отложений датского яруса, палеогена и неогена, причем их основные черты могут быть рассмотрены на примере всего лишь четырех разрезов, которые хорошо сопоставляются друг с другом. Первый разрез (Маалюла) охватывает маастрихт — верхний эоцен; второй разрез (Джебель-Тиас) — кровлю среднего эоцена (зона *Truncorotaloides rohri*) — олигоцен; третий разрез (Зейнье) — нижний миоцен — гельветский ярус среднего миоцена; четвертый разрез (Нахр-эль-Кебир) — гельветский ярус среднего миоцена — астийский ярус плиоцена. В настоящей работе мы рассмотрим лишь первые два разреза.

РАЗРЕЗ МААЛЮЛА

Рис. 1

Этот великолепный, легко доступный разрез находится на юго-восточном склоне возвышенности Джебель-Маалюла (50 *км* на северо-восток

от Дамаска). Начинается он непосредственно у шоссе Дамаск — Алеппо, где обнажаются крепкие массивные известняки и доломиты кампанского яруса с прослоями и линзами черных кремней. Нижняя половина разреза (маастрихт — нижний эоцен) сложена мягкими мергелями и мелоподобными известняками, отдельные участки иногда скрыты под современными наносами. Непрерывные выходы пород имеются вдоль русла оврага, протягивающегося от шоссе к самой высокой точке возвышенности (отметка 1913 *м*). Что же касается верхней половины разреза (верхи нижнего эоцена — верхний эоцен), то благодаря наличию более плотных пород обнаженность ее идеальна почти в любом месте возвышенности. В частности, очень удобно составлять разрез по оврагу, начинающемуся в 2 *км* на северо-восток от сел. Айн-эт-Тине.



Маастрихтский ярус. Сложен очень монотонной толщей белых и светло-серых мелоподобных известняков, мягких, марких, пелитоморфных, с рассеянными зернами глауконита и отдельными мелкими стяжениями кремней.

Наряду с хорошо слоистыми породами встречаются пачки массивного грубослоистого мела с глыбовой отдельностью. Мощность 160 *м*. Среди чрезвычайно разнообразного комплекса фораминифер обычны *Globotruncana contusa* (Cushman), *G. mayaroensis* Bolli, *G. rosetta* (Carsey), *G. fornicata* Plummer, *G. arca* (Cushman), *G. stuarti* (Lapp.), *Rotundina ordinaria* Subb., *Globigerina cretacea* (d'Orb.), *Gümbelina globulosa* (Ehrenb.), *G. striata* (Ehrenb.), *Pseudotextularia varians* Rzehak, *Grammostomum incrassatum* (Reuss) *crassa* Vass., *Bolivinoides draco* Marsson, *Stensiöina exculpta* (Reuss), *Anomalina welleri* (Plummer), *Orbignina ovata* (Hagenow) и др.

Датский ярус. Граница маастрихта и датского яруса на территории Сирии отмечена интенсификацией тектонических движений и некоторой регрессией моря. Проявление этих движений было неодинаковым в различных структурных зонах. Во внутриплатформенном прогибе Пальмирид, в Латакийско-Аафринском прогибе на северо-западе Сирии мел и палеоген связаны непрерывным переходом. В более подвижных зонах Анти-Ливана, Пальмирид, на структурах севера и северо-востока Сирии различные горизонты датского яруса, палеоцена до нижнего эоцена включительно

Рис. 1. Палеогеновые отложения разреза Маалюла

1 — мелоподобные известняки; *2* — известняки; *3* — нуммулитовые известняки; *4* — глинистые известняки; *5* — глинистые мергели; *6* — мергели; *7* — кремни. Цифрами в кружках обозначены: *1* — *Eoglobigerina eobulloides*; *2* — *Globigerina pseudobulloides* и *G. triloculinoides*; *3* — *Acarinina unclnata*.

залегают с размывом на отложениях маастрихта. Новая трансгрессия началась в датское время, а стратиграфическая величина перерыва определялась степенью подвижности структуры.

В разрезе Маалюла мергели датского яруса залегают с легким размывом на мелоподобных известняках маастрихта. Мергели серого, темно-серого и серо-зеленоватого цвета, глинистые, иногда переходят в известковистые глины, тонкослоистые до листоватых. Мощность датского яруса 18 *м*.

По фауне планктонных фораминифер выделяются три зоны: *Eoglobigerina eobulloides, Globigerina pseudobulloides* и *G. triloculinoides, Acarinina uncinata.*

Зона *Eoglobigerina eobulloides* в разрезе Маалюла представлена своей верхней частью в связи с перерывом на границе маастрихта и датского яруса. Мощность ее около 2 *м*. Мы дополним характеристику зоны рядом других разрезов Сирии — Дамаск (правый берег р. Барады), Джебель-Збайдие (45 *км* к востоку от Маалюла), Джебель-Барде и Джебель-Бассири (восточнее Кариатейн), Джебель-Абиад (севернее Пальмиры), Дамата (севернее Латакии), Майданки (севернее Аафрин) и т. д. Комплекс фораминифер состоит из скоплений мелких тонкостенных глобигерин с гладкой поверхностью раковины. Они были выделены В. Г. Морозовой (1959) в подрод *Eoglobigerina*. К наиболее обычным видам относятся *Globigerina (Eoglobigerina) eobulloides* Moroz., *G. (E) trifolia* Moroz., *G. (E.) tetragona* Moroz., *G. (E.) taurica* Moroz., *G. (E.) pentagona* Moroz., *G. (E.) fringa* Subb., *G. (E.) triangularis* White, *G. (E.) quadrata* White, *G. (E.) pseudotriloba* White. Иногда многочисленны хилогюмбелины и гюмбелитрии.

Очень хорошо выражена следующая зона *Globigerina pseudobulloides* и *G. triloculinoides* (мощность 8 *м*), где широкое развитие получают глобигерины с мелкоячеистой стенкой. В массовом количестве экземпляров встречаются *Globigerina pseudobulloides* Plummer, *G. triloculinoides* Plummer, *G. varianta* Subb., *G. trivialis* Subb., более редка *G. trinidadensis* (Bolli). Подчиненное положение занимают *Globoconusa daubjergensis* (Bronn.), *Globorotalia compressa* (Plummer), единичны *Globigerina edita* Subb. и в кровле зоны — *G. spiralis* Bolli.

Комплекс фораминифер зоны *Acarinina uncinata* тесно связан с микрофауной средней зоны датского яруса. Здесь обычны *Globigerina pseudobulloides* Plummer, *G. triloculinoides* Plummer, *G. varianta* Subb., *Cloborotalia compressa* (Plummer), встречаются редкие *Globigerina trivialis* Subb. и единичные *Globoconusa daubjergensis* (Bronn.). Принципиальная особенность зоны — появление мелких и примитивных глобигериноподобных акаринин — *Acarinina uncinata* (Bolli), *A. primitiva* Moroz., *A. indolensis* Moroz. Характерно также присутствие многочисленных экземпляров крупной *Globigerina inconstans* Subb., а в кровле зоны — редких мелких *Globorotalia angulata* (White). Мощность верхней зоны датского яруса — 8 м.

Палеоцен. Граница датского яруса и палеоцена в разрезе Маалюла проходит в монотонной толще глинистых мергелей. Однако она легко устанавливается благодаря резкому изменению фораминифер. Последние позволяют разделить палеоцен на две очень четкие зоны — *Globorotalia angulata* и *G. velascoensis.*

Отложения зоны *Globorotalia angulata* (нижний палеоцен) представлены однообразными темно-серыми, зеленоватыми и желтоватыми глинистыми мергелями, листоватыми, мягкими, с палочковидными железистыми стяжениями; их мощность — 32 *м*. Среди фораминифер громадное распространение получает *Globorotalia angulata* (White), которой сопутствуют *G. pusilla* Bolli, *G. kolchidica* Moroz., *G. ehrenbergi* Bolli, а в верхней части зоны — генетически близкий вид *G. conicotruncata*

(Subb.). Комплекс глобигеринид в известной мере сохраняет связь с датским ярусом — здесь встречаются *Globigerina trivialis* Subb., *G. varianta* Subb., *G. pseudobulloides* Plummer, *G. triloculinoides* Plummer, *G. inconstans* Subb. Но совместно с ними присутствует ряд новых трех- и четырехкамерных видов глобигерин, а также мелкие акаринины, которые изучены еще очень слабо и, по-видимому, в литературе не описаны.

Зона *Globorotalia velascoensis* (верхний палеоцен) в нижней части сложена светло-серыми и серыми мягкими маркими известняками; верхняя половина представляет чередование подобных светлых известняков, темно-серых или зеленоватых тонкослоистых глинистых мергелей с подчиненными тонкими пластами листоватых известковистых глин зеленоватого или грязно-желтоватого цвета. Мощность 120 *м*.

Чрезвычайно разнообразный комплекс фораминифер включает *Globorotalia velascoensis* (Cushman), *G. pseudomenardii* Bolli, *Acarinina acarinata* Subb., *A. primitiva* (Finlay), *A. mckannai* (White) (=*A. subsphaerica* Subb.), *A. subintermedia* Chalilov, *Globigerina nana* Chalilov, *G. quadritriloculinoides* Chalilov, *G. pileata* Chalilov, *G. velascoensis* Cushman, *G. linaperta* Finlay, *G. bacuana* Chalilov, *G. incisa* Hillebrandt. Эти виды проходят через всю зону. В верхней части зоны (по мощности — 68 *м*) совместно с ними встречаются *Globigerina compressaformis* Chalilov, *Globorotalia acuta* Toulmin, *G. aequa* Cushman et Renz. Эти особенности распределения планктонных фораминифер по разрезу позволяют разделять зону *Globorotalia velascoensis* на две подзоны.

В сильно глинистых прослоях доминируют донные фораминиферы, состав которых сравнительно однообразен на протяжении всего палеоцена: *Loxostomum applinae* (Plummer), *Bulimina paleocenica* Brotzen, *Alabamina wilcoxensis* Toulmin, *Allomorphina halli* Jenn., *Gyroidina globosa* Hagenow, *Stensiöina caucasica* (Subb.), *Pullenia coryelli* White, *Cibicides favorabilis* Vass., *Gaudryina retusa* Cushman, *Marssonella indentata* Cushman et Jarvis, *Clavulina parisiensis* d'Orb. и др.

Нижний эоцен. Граница палеоцена и эоцена в разрезе непосредственно не наблюдается, ибо каких-либо изменений в литологии пород не происходит. Но фауна фораминифер на этом уровне принимает совсем иной характер, и положение границы палеоцена и эоцена в камеральных условиях определяется без особых затруднений. Нижний эоцен включает две зоны: 1) *Globorotalia subbotinae*, 2) *Globorotalia aragonensis* и *Acarinina pentacamerata*.

Отложения зоны *Globorotalia subbotinae* сходны с подстилающими породами верхнего палеоцена. Они представлены обычным переслаиванием мягких мергелей и глинистых известняков преимущественно серого и серо-зеленоватого цвета. Известковистых глин здесь практически нет. Мощность 176 *м*. Среди фораминифер громадное распространение получает ряд новых видов глобороталиид и глобигеринид: *Globorotalia subbotinae* Moroz., *G. wilcoxensis* Cushman et Ponton, *G. marginodentata* Subb., *G. formosa* Bolli, *G. lensiformis* Subb., *G. planoconica* Subb., *G. pseudoscitula* Glaessner, *Acarinina intermedia* Subb., *A. camerata* Chalilov, *A. pseudotopilensis* Subb., *A. triplex* Subb., *A. soldadoensis* (Bronn.), *Globigerina turgida* Finlay, *Globigerinella voluta* (White). Особенности их распределения по разрезу позволяют установить две подзоны. Нижняя подзона *Globorotalia subbotinae* характеризуется многочисленными *Globorotalia subbotinae* Moroz., *G. wilcoxensis* Cushman et Ponton, *Acarinina intermedia* Subb., а также переходящими из верхов верхнего палеоцена *Globorotalia aequa* Cushman et Renz, *Globigerina compressaformis* Chalilov и значительно более редкими *Acarinina acarinata* Subb.; *Globigerina nana* Chalilov, *Globorotalia velascoensis* (Cushman), *G. acuta* Toulmin. Мощность нижней подзоны 64 *м*. Верхняя подзона *Globorotalia marginodentata* отличается развитием *Globorotalia marginodentata*

Subb., *G. formosa* Bolli (крупные, 5—6-камерные, богато орнаментированные экземпляры этого вида особенно типичны для кровли подзоны), *G.lensiformis* Subb., *Acarinina pseudotopilensis* Subb., *A. triplex* Subb. Палеоценовые глобороталии полностью исчезают, а переходящие из палеоцена виды акаринин и глобигерин становятся совсем единичными. Мощность верхней подзоны 112 *м*.

Зона *Globorotalia aragonensis* и *Acarinina pentacamerata* подразделяется на две подзоны: нижнюю — *Globorotalia aragonensis* и верхнюю — *Acarinina pentacamerata*. Литология их совершенно различна.

Подзона *Globorotalia aragonensis* сложена мергелями и мягкими пелитоморфными известняками серого и светло-серого цвета, хорошо слоистыми, с рыбными остатками, дающими тонкую листоватую щебенку. Мощность 72 *м*. Границу с нижележащей зоной *Globorotalia subbotinae* в поле установить не удается, но в целом отложения подзоны *Cloborotalia aragonensis* более карбонатные. Комплекс фораминифер состоит из многочисленных *Globorotalia aragonensis* Nuttall, *Acarinina interposita* Subb., *A. pseudotopilensis* Subb., *Globigerina pseudoeocaena* Subb. и менее распространенных *Acarinina triplex* Subb., *A. pentacamerata* (Subb.), *A. broedermanni* (Cushman et Berm.), *Globigerina inaequispira* Subb., *Globigerinella voluta* (White).

Комплекс отложений, начиная с датского яруса и кончая подзоной *Globorotalia aragonensis* нижнего эоцена, в целом представляет очень монотонную толщу мергелей. Границы стратиграфических подразделений в ней устанавливаются лишь при помощи фораминифер. В смежных районах Анти-Ливана и Пальмирид синхроничные отложения более карбонатные (преобладают мягкие светлые известняки и глинистые известняки). Наоборот, белые мелоподобные известняки маастрихта часто замещаются серыми глинистыми известняками. В этом случае монотонная толща карбонатных пород относится уже к маастрихту — подзоне *Globorotalia aragonensis* нижнего эоцена. Как правило, граница маастрихта и датского яруса в ней определяется лишь по фауне фораминифер и в поле не видна.

К подзоне *Acarinina pentacamerata* относятся известняки с кремнями, достигающие в разрезе Маалюла очень большой мощности — 315 *м*. Известняки белые, серые, желтоватые, толсто- и среднеслоистые, довольно плотные, нередко переходящие в более светлые мягкие глинистые известняки и мергели. Они беспрерывно чередуются с многочисленными пластами черных, бурых и серых кремней мощностью 5—15 *см*. Особенно обильны кремни в верхней тридцатиметровой пачке пород, где мощность их прослоев достигает 25—35 *см*. Комплекс фораминифер состоит из громадных скоплений *Acarinina pentacamerata* (Subb.), которой сопутствуют *A. interposita* Subb., *A. triplex* Subb., *A. pseudotopilensis* Subb., *A. broedermanni* (Cushman et Berm.). Среди глобигеринид обычны *Globigerinella voluta* (White), *Globigerina pseudoeocaena* Subb., *G. inaequispira* Subb.; более редка *G. eocaena* Gümbel. Наряду с *Globorotalia aragonensis* Nuttall появляется генетически близкая *G. caucasica* Glaessner, но в количественном отношении глобороталии уступают акарининам и глобигеринам. В разрезах по Евфрату (Мескене) и на северо-востоке Пальмирид (южнее Ресафе) характерный вид подзоны — *Globorotalia palmerae* Cushman et Berm., однако в разрезе Маалюла он совершенно отсутствует. Среди бентонных фораминифер много *Bulimina mitgarziana* Balakh. и *Lenticulina iljini* N. Bykova.

Средний эоцен. Средний эоцен сложен мощной толщей (свыше 600 *м*) однообразных мелоподобных известняков. Они представляют собой грубо- и неяснослоистую породу ослепительно белого цвета, с глыбовой отдельностью, мягкую и маркую, с рыбными остатками и обильными баритовыми конкрециями (размером до 20—30 *см*). Иногда

известняки пропитаны битуминозным веществом и принимают серые, желтоватые, зеленоватые оттенки.

Средний эоцен разделяется на четыре зоны: *Acarinina bullbrooki, Acarinina rotundimarginata, Hantkenina alabamensis, Truncorotaloides rohri.* Какого-либо изменения пород на границах зон не наблюдается. Эти границы могут быть установлены только по фауне фораминифер.

Важнейшими видами зоны *Acarinina bullbrooki* являются *Acarinina bullbrooki* (Bolli) (= *A. crassaformis* Subbotina, non Galloway et Wissler), встречающаяся в массовом количестве, а также *Globorotalia spinulosa* Cushman, *G. renzi* Bolli, *G. spinuloinflata* (Bandy), *G. bolivariana* (Petters), *Hantkenina aragonensis* Nuttall, *Clavigerinella akersi* Bolli, Loeblich et Tappan, *C. jarvisi* (Cushman), *Globigerinoides* (?) *higginsi* Bolli, *Globigerina boweri* Bolli, *G. senni* (Beckman), *G. pseudotriloculinoides* Chalilov, *G. pseudoeocaena* Subb. В нижней части зоны обычны *Acarinina pentacamerata* (Subb.), *A. triplex* Subb., *A. broedermanni* (Cushman et Berm.), *Lenticulina iljini* N. Bykova, редкие *Globorotalia caucasica* Glaessner. Выше число их резко сокращается, а в комплексе фораминифер можно встретить *Globigerapsis index* (Finlay), *G. kugleri* Bolli, Loeblich et Tappan, *Truncorotaloides topilensis* (Cushman), *Hopkinsina bykovae* Balakh. Эти особенности распределения микрофауны позволяют выделить две подзоны, но граница между ними очень неотчетливая. Мощность зоны 200 *м*.

В комплексе фораминифер зоны *Acarinina rotundimarginata* широкое распространение получают *Acarinina rotundimarginata* Subb., *Globorotalia lehneri* Cushman et Jarvis, *Truncorotaloides topilensis* (Cushman), *Globigerapsis kugleri* Bolli, Loeblich et Tappan, *G. index* (Finlay), *Hantkenina lehneri* Cushman et Jarvis, *H. liebusi* Schokh., *Hopkinsina bykovae* Balakh., *Cibicides westi* Howe. В небольшом количестве экземпляров встречается *Turborotalia centralis* (Cushman et Berm). Из нижележащей зоны переходят *Acarinina bullbrooki* (Bolli), *Globorotalia bolivariana* (Petters), *G. spinulosa* Cushman, *Globigerina pseudoeocaena* Subb., *G. pseudotriloculinoides* Chalilov, *G. boweri* Bolli. Мощность зоны 260 *м*.

Зона *Hantkenina alabamensis,* как и две предыдущие, сложена белыми грубо- и неяснослоистыми мелоподобными известняками, иногда принимающими серо-зеленоватую окраску за счет битуминизации. Но в нижней ее части (пачка мощностью 30 *м*) мел чередуется с пластами крепких окремненных известняков серого и темно-серого цвета. Прослои кремней очень тонкие — 2—5 *см*, хотя три пласта достигают 15—20 *см* мощности. Слабое окремнение известняков — характерный признак отложений зоны *Hantkenina alabamensis* на всей территории Сирии. Мощность зоны 92 *м*. Комплекс фораминифер состоит из массовых скоплений *Globigerapsis subconglobatus* (Chalilov), *Turborotalia centralis* (Cushman et Berm.), *Truncorotaloides topilensis* (Cushman), *T. rohri* (Bronn. et Berm.), *Globigerina pseudoeocaena compacta* Subb., *G. frontosa* Subb. Чрезвычайно характерны *Porticulasphaera mexicana* (Cushman), *Hantkenina alabamensis* Cushman, *H. dumblei* Weinz et Applin, *Globigerinatheca barri* Bronn., *Globorotaloides suteri* Bolli, *Globigerapsis kugleri* Bolli, Loeblich et Tappan, *G. index* (Finlay), *Globorotalia spinulosa* Cushman, но в количественном отношении они уступают вышеперечисленным видам. Явно подчиненное положение занимают *Acarinina rotundimarginata* Subb., *Globorotalia lehneri* Cushman et Jarvis, *G. bolivariana* (Petters) и некоторые другие виды.

К зоне *Truncorotaloides rohri* относится пачка (мощностью 40 *м*) обычных мягких мелоподобных известняков белого и светло-серого цвета с рассеянным глауконитом и рыбными остатками. В составе фораминифер резко преобладают глобигериниды — *Globigerina turcmenica* Chali-

lov, *G. azerbaidjanica* Chalilov, *G. incretacea* Chalilov, *G. pseudocorpulenta* Chalilov, *G. praebulloides* Banner et Blow, *G. eocaenica* Terquem, G. aff. *inflata* d'Orb., *Globigerinella micra* (Cole). Много также *Acarinina rugosoaculeata* Subb. Из остальных фораминифер нужно указать *Truncorotaloides rohri* Bronn. et Berm., *Hantkenina longispina* Cushman, *Globigerinatheca barri* Bronn., *Globigerapsis index* (Finlay), *Globorotalia bolivariana* (Petters), *G. spinuloinflata* (Bandy), мелкие *Turborotalia centralis* (Cushman et Berm.). Следует отметить, что комплекс фораминифер этой зоны испытывает очень резкие изменения в зависимости от фаций. Так, на севере Сирии в белых мергелях и известняках, внешне не отличимых от мелоподобных известняков разреза Маалюла, пробладают *Truncorotaloides rohri* Bronn. et Berm. и *Acarinina rugosoaculeata* Subb., а глобигериниды отходят на второй план. В зеленоватых и желтоватых известковистых глинах юга Сирии (Саба-Биар, Тараг-эль-Аалаб) глобороталииды полностью отсутствуют, а из глобигеринид в массовом количестве экземпляров встречаются лишь мелкие тонкостенные *Globigerina praebulloides* Banner et Blow, *G.* aff. *inflata* d'Orb., *Globigerinella micra* (Cole) и мелкие гюмбелины. Юго-западнее Маалюла (Мнин, Хальбун, Дамаск) в мелоподобных известняках зоны *Truncorotaloides rohri* появляются линзы рифовых водорослево-коралловых известняков с обильными *Nummulites gizehensis* Forskal и *N. perforatus* (Montfort). С рифами связаны прослои некрепких мергелистых органогенно-обломочных известняков. В них много мелких бентонных фораминифер (обычно с толстостенной раковиной): *Queraltina epistominoides* Marie, *Asterigerina varians* Chalilov, *A. contusa* Chalilov, *Discorbis affinis* Chalilov, *Lenticulina römeri* (Reuss), *Cibicides perlucidus* Nuttall, *Rotalia* aff. *mexicana* Nuttall и др.

Верхний эоцен. Верхний эоцен включает зону *Globigerina corpulenta*. Литологическое строение отложений этой зоны довольно сложное.

В основании располагается пласт (мощностью 1—2 *м*) органогенно-обломочных известняков, состоящих из массы дискоциклин и мелких нуммулитов — *Nummulites chavannesi* de la Harpe, *N. fabianii* (Prever), *N. incrassatus* de la Harpe, *N. striatus* (Brug.), обломков раковин пелеципод и гастропод. Местами они замещаются мелкодетритусовыми разностями, мергелями или глинистыми известняками. Наблюдаются следы подводных оползней. В породах встречаются линзы внутриформационных конглобрекчий из обломков (2—5 *см*) и глыб (15—30 *см*) сингенетических известняков. Слоистость очень причудливая — пласты образуют прихотливые изгибы, выклиниваются, срезаются более высокими горизонтами. В отложениях много глауконита и фосфоритовых стяжений.

Выше следует пачка белых мелоподобных мягких известняков. В кровле глауконит, детритусовый материал. Порода становится более крепкой, слоистой. Мощность 28 *м*.

Мелоподобные известняки постепенно сменяются среднеслоистыми, плотными и крепкими известняками белого и сероватого цвета с редкими ядрами пелеципод и гастропод. Фораминиферы отсутствуют. Мощность 18 *м*.

Заканчивается верхний эоцен чрезвычайно крепкими массивными мраморовидными известняками с грубой или неясной слоистостью. Породы образуют отвесные обрывы с кавернозной поверхностью. Встречаются нуммулиты плохой сохранности — *Nummulites* aff. *intermedius* d'Arch., *N. incrassatus* de la Harpe. Видимая мощность 40 *м*.

Мелоподобные известняки содержат обильный планктон — *Globigerina corpulenta* Subb., *G. eocaenica* Terquem, *G. rohri* Bolli, *Globigerapsis tropicalis* Blow et Banner (= *Globigerinoides conglobatus* Subbotina, non Brady), *G. semiinvoluta* (Keijzer), *Globorotalia cocoaensis* Cushman, *Turborotalia centralis* (Cushman et Berm.), *Hantkenina suprasuturalis* Bronn.

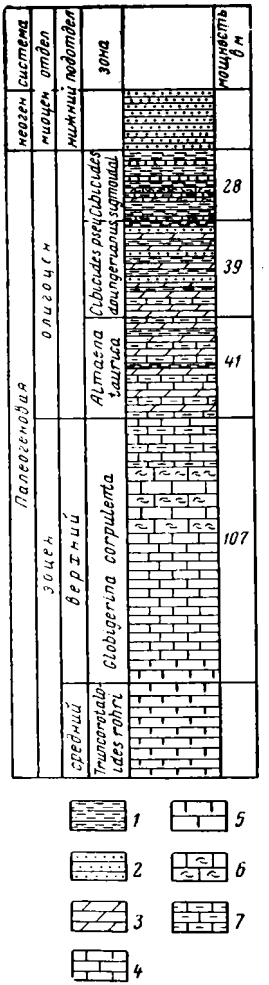


Рис. 2. Палеогеновые отложения разреза Джебель-Тиас

1 — глины, *2* — пески и песчаники, *3* — мергели, *4* — известняки, *5* — мелоподобные известняки, *6* — органогенно-обломочные известняки, *7* — глинистые известняки.

В основании (на контакте с нуммулитовыми известняками) и в кровле пачки мелоподобных известняков преобладают бентонные фораминиферы: *Anomalina affinis* (Hantken), *A. granosa* (Hantken), *Cibicides perlucidus* Nuttall, *Planulina costata* (Hantken), *Queraltina epistominoides* Marie, *Bulimina sculptilis* Cushman, *Uvigerina jacksonensis* Cushman, *Bolivinoides reticulatus* (Hantken), *Bolivina antegressa Subb.*, *Marginulina behmi* (Reuss), *M. fragaria* Gümbel, *Saracenaria arcuata* (d'Orb.), *Vaginulina mexicana* Nuttall, *Siphonodosaria annulifera* (Cushman et Berm.), *Clavulinoides czaboi* (Hantken), *Clavulina cylindrica* Hantken и др.

Более высокие горизонты палеогена в разрезе Маалюла отсутствуют. Они очень хорошо обнажены на южном склоне возвышенности Джебель-Тиас. Обычно верхнеэоценовые отложения (или их верхняя часть) на территории всей южной Сирии представлены массивными, нередко рифовыми известняками, образующими крутые обрывы. Но в некоторых районах они очень быстро замещаются сравнительно мягкими глинистыми известняками. В таких разрезах можно проследить смену комплексов мелких фораминифер (планктонных и донных). К их числу относится и разрез Джебель-Тиас.

РАЗРЕЗ ДЖЕБЕЛЬ-ТИАС

Рис. 2

Возвышенность Джебель-Тиас находится в 55 *км* западнее Пальмиры, непосредственно к северу от сел. Тифор. В отложениях верхнего палеоцена (ядро структуры) — среднего эоцена здесь выделяются те же зоны, что и в разрезе Маалюла. Заканчивается средний эоцен мелоподобными известняками зоны *Truncorotaloides rohri*.

Верхний эоцен. Довольно мощная (107 *м*) толща пород верхнего эоцена (зона *Globigerina corpulenta*) разделяется на несколько пачек. В основании залегает пласт (мощность его 8 *м*) белых мелоподобных мягких известняков с многочисленными планктонными фораминиферами — *Globigerina corpulenta* Subb., *G. eocaenica* Terquem, *G. rohri* Bolli, *Globorotalia cocoaensis* Cushman, *Turborotalia centralis* (Cushman et Berm.), *Hantkenina* aff. *alabamensis* Cushman, но виды *Globigerapsis* совершенно отсутствуют. Бентонная микрофауна также достаточно разнообразна. В литологическом отношении граница среднего и верхнего эоцена не выражена.

Выше располагается пачка (мощность ее 52 *м*) белых крепких известняков, неяснослоистых, звонких. При разрушении они образуют остроугольную щебенку. Фораминифер из них выделить практически не удается.

Эти известняки сменяются плотными желтоватыми известняками, грубослоистыми, пронизанными трубчатыми образованиями (следы роющих организмов), с органогенно-обломочным материалом и мшанками, слагающими уступ. Он хорошо выражен в рельефе, хотя и не столь четко, как обрыв синхроничных рифовых известняков верхнего эоцена. Отдельные тонкие прослойки менее крепких известняков очень богаты бентонными фораминиферами: *Anomalina granosa* (Hantken), *A. affinis* (Hantken), *A. mantaensis* (Galloway et Morray), *Planulina costata* (Hantken), *Cibicides perlucidus* Nuttall, *C. ungerianus* (d'Orb.), *Bulimina sculptilis* Cushman, *Bolivina antegressa* Subb., *B. microlancetiformis* Subb., *Uvigerina* aff. *pygmea* d'Orb., *Frondicularia budensis* (Hantken), *Vaginulina mexicana* Nuttall, *Saracenaria arcuata* (d'Orb.), *Marginulina fragaria* Gümbel, *M. behmi* (Reuss). *Nodosaria bacillum* Defrance, *Siphonodosaria annulifera* (Cushman et Besm.), *Pseudoparella almaensis* (Samoil.), *Siphonina subreticulata* Mjatliuk, *Discorbis schurutensis* Chalilov, *Spiroplectammina* aff. *carinata* (d'Orb.), *Clavulinoides czaboi* (Hantken), *Karreriella siphonella* (Reuss) и ряд других видов.

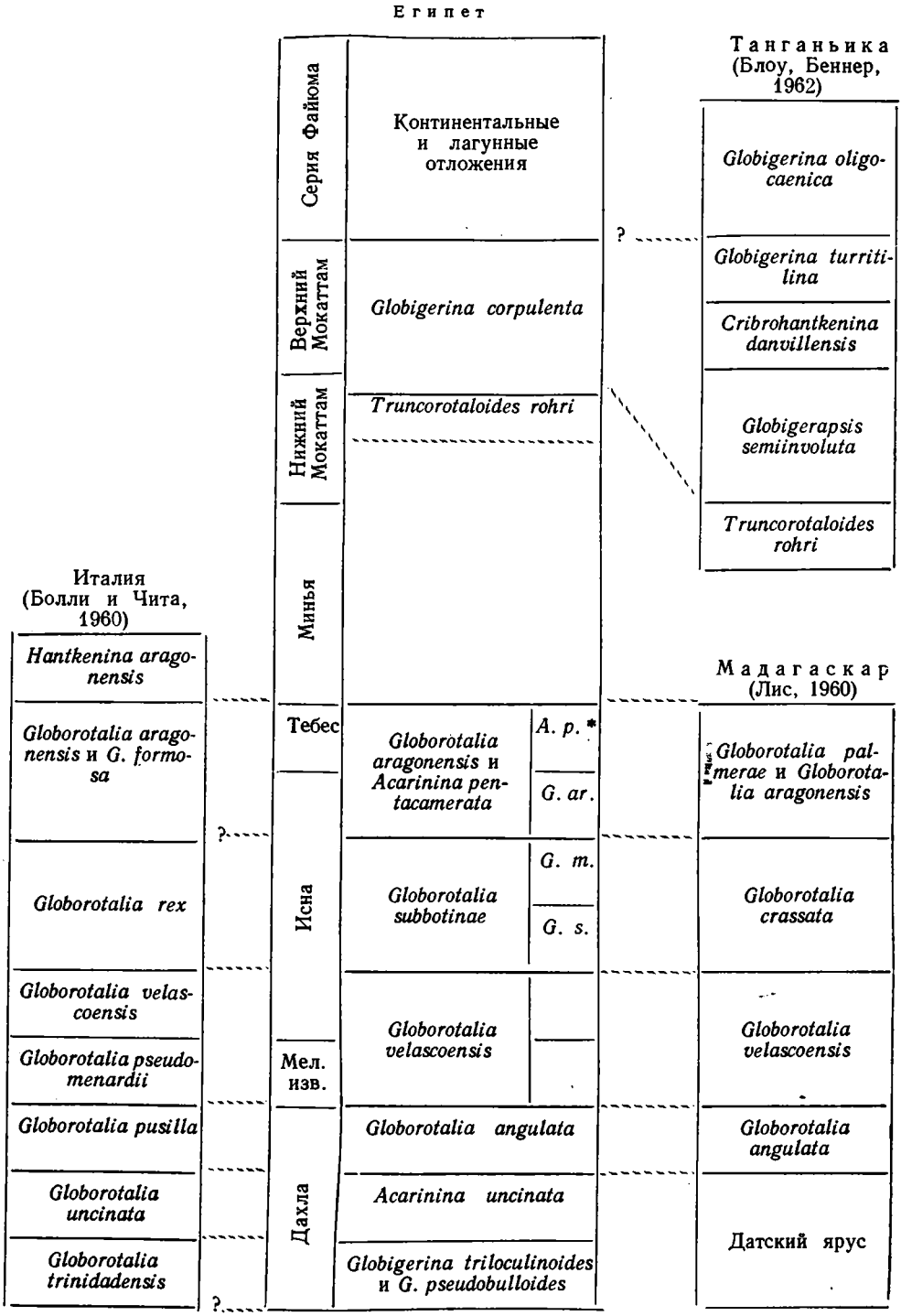
Заканчивается верхний эоцен пачкой, имеющей мощность 20 *м*. Здесь чередуются крепкие желтоватые известняки с кавернозной поверхностью выветривания и менее крепкие маркие светло-желтые глинистые известняки. В последних встречаются очень разнообразные и многочисленные бентонные фораминиферы. Состав их аналогичен вышеприведенному. Совместно с ними присутствует планктон — *Globigerina corpulenta* Subb., *G. eocaenica* Terquem, *G. rohri* Bolli и сравнительно редкие экземпляры *G. officinalis* Subb., *G. postcretacea* Mjatliuk, получающие широкое развитие в олигоцене.

Олигоцен. На территории возвышенностей Джебель-Тиас, Афу-Тиас, Хейте, Джебель-Абиад, расположенных между Пальмирой и Тифором, олигоцен отличается очень пестрым литологическим составом: слоистые глинистые и органогенно-обломочные известняки, рифовые водорослево-коралловые известняки, мергели, карбонатные и некарбонатные глины, пески и песчаники. По фауне мелких фораминифер олигоцен разделяется на три зоны: *Almaena taurica, Cibicides pseudoungerianus, Cibicides sigmoidalis.*

Зона *Almaena taurica* в разрезе Джебель-Тиас сложена переслаиванием мягких желтоватых и зеленоватых мергелей и более крепких желтоватых глинистых известняков с обильными обломками пелеципод, гастропод, морских ежей и зубами акул. В верхней части прослои зеленоватых известковистых глин. Мощность зоны 41 *м*. Среди планктонных фораминифер громадное развитие получают глобигериниды с раковиной мелких и средних размеров — *Globigerina officinalis* Subb., *G. ouachitaensis* Howe et Wallace, *G. postcretacea* Mjatliuk, *G. angulisuturalis* Bolli, *G. angustiumbilicata* Bolli, *G. senilis* Bandy, *Cassigerinella chipolensis* (Cushman et Ponton) — синонимом этого вида является, вероятно, *C. globolocula* Ivanova,— *Globigerinita pera* (Todd). Из глобороталиид встречаются также мелкие *Turborotalia permicra* Banner et Blow, *T. opima* Bolli. В составе бентонных фораминифер обычны *Almaena taurica* Samoil., *Caucasina buliminoides* Bogd., *Spiroplectammina carinata* (d'Orb.), ряд новых видов *Nonionella, Uvigerina* и т. д., сравнительно немногочисленные *Cibicides pseudoungerianus* Cushman. Они сопровождаются видами, перешедшими из верхнего эоцена,— *Pseudoparella almaensis* (Samoil.), *Bolivina microlancetiformis* Subb., *Cibicides ungerianus* (d'Orb.), *C. perlucidus* Nuttall, *Marginulina fragaria* Gümbel, *Clavulinoides czaboi* (Hantken) и некоторыми другими.

Зона *Cibicides pseudoungerianus* в своей нижней части (10 *м*) представлена чередованием светло-зеленоватых и серых мергелей, светло-желтых крепких глинистых известняков, зеленоватых известковистых

Сопоставление зональных схем датского яруса



* Сокращенные названия подзон и формаций: *G. s.*— *Globorotalia subbotinae*; *G. m.*—*Globorotalia marginodentata*; *G. ar.*— *Globorotalia aragonensis*; *A. p.*- *Acarinina pentacamerata*; *H. ar.*— *Hantkenina argaonensis*; *G. k.*— *Globigerapsis kugleri*; мел. изв.— мелоподобный известняк.

Таблица 1

и палеогена Тетиса, Африки и Среднего Востока

Сирия Ng_1^{aq}		Тринидад (Болли, 1957)	Отделы и подотделы палеогена Тетиса	
Cibicides sigmoidalis				Олигоцен
Cibicides pseudoungerianus				
Almaena taurica				
Globigerina corpulenta		*Globorotalia cocoaensis*	Верхний	Эоцен
		Globigerapsis semiinvoluta		
Truncorotaloides rohri		*Truncorotaloides rohri*	Средний	
Hantkenina alabamensis		*Porticulasphaera mexicana*		
Acarinina rotundimarginata		*Globorotalia lehneri*		
Acarinina bullbrooki	*G. k.*	*Globigerapsis kugleri*		
	H. ar.	*Hantkenina aragonensis*		
Globorotalia aragonensis и *Acarinina pentacamerata*	*A. p.*	*Globorotalia palmerae*	Нижний	
	G. ar.	*Globorotalia aragonensis*		
Globorotalia subbotinae	*G. m.*	*Globorotalia formosa*		
	G. s.	*Globorotalia rex*		
Globorotalia velascoensis		*Globorotalia velascoensis*	Верхний	Палеоцен
		Globorotalia pseudomenardii		
Globorotalia angulata		*Globorotalia pusilla*	Нижний	
Acarinina uncinata		*Globorotalia uncinata*	Датский ярус	Верхний мел
Globigerina triloculinoides и *G. pseudobulloides*		*Globorotalia trinidadensis*		
Eoglobigerina eobulloides		*Rzehakina epigona*		
	?		Маастрихтский ярус	

глин. Выше характер отложений меняется. С серыми мергелями переслаиваются уже голубоватые, зеленоватые, красные тонкослоистые невскипающие глины, а также желтые и бурые мелкозернистые кварцевые песчаники, местами переходящие в слабо сцементированные пески. Общая мощность зоны 39 *м*. Состав планктонных фораминифер примерно тот же самый, что и в зоне *Almaena taurica*, но комплекс бентонных видов существенно иной. Он включает *Cibicides pseudoungerianus* Cushman, *C. amphisyliensis* (Andr.), *C. almaensis* Samoil., *C. oligocenicus* Samoil., *Melonis dosularensis* (Chalilov), *Ceratobulimina contraria* (Reuss), *Bolivina beyrichi* Reuss, *Angulogerina gracilis* (Reuss), *Nonionella lobsanensis* (Andr.), *Valvulineria petrolei* (Andr.), *Alabamina tangentialis* (Clodius), *Ammobaculites lobsanensis* (Andr.), *Spiroplectammina carinata* (d'Orb.). Процент видов бентонных фораминифер, общих с верхнеэоценовыми, здесь сравнительно невелик — *Cibicides ungerianus* (d'Orb.), *C. perlucidus* Nuttall, *Clavulinoides czaboi* (Hantken) и некоторые другие.

В северо-восточном направлении отложения зон *Almaena taurica* и *Cibicides pseudoungerianus* испытывают резкие фациальные изменения. В разрезе Афу-Тиас в верхней из них преобладают красные, бурые, малиновые пески и песчаники в сочетании с голубоватыми некарбонатными глинами. На южном склоне возвышенности Хейте обе зоны сложены водорослево-коралловыми рифовыми известняками и органогенно-обломочными известняками, состоящими нередко из огромных скоплений лепидоциклин. Нуммулиты (*Nummulites intermedius* d'Arch., *N. vascus* Joly et Leym., *N. incrassatus* de la Harpe) занимают явно подчиненное положение.

В основании зоны *Cibicides sigmoidalis* располагается пачка (8 *м*) желтоватых и коричневатых известковистых глин, чередующихся с листоватыми невскипающими глинами голубых и зеленых оттенков. Выше следует пласт (6 *м*) крепких желтых глинистых известняков, переходящих по простиранию в органогенный известняк. Порода состоит из обломков моллюсков, морских ежей, мшанок, раковин оперкулин, нуммулитов (*Nummulites incrassatus* de la Hapre, *N. vascus* Joly et Leym.) и первых представителей миогипсинид — *Miogypsinoides complanatus* (Schlumb.). Заканчивается зона чередованием серо-голубых и зеленоватых известковистых и неизвестковистых глин с малиновыми и бурыми ожелезненными песками и песчаниками; мощность этой пачки 14 *м*. Общая мощность отложений зоны 28 *м*. Некарбонатные глины лишены микрофауны, в известковистых разностях фораминиферы весьма разнообразны (свыше 100 видов). Среди планктонных фораминифер преобладают *Globigerina pseudoedita* Subb., *G. brevispira* Subb., *G. ouachitaensis* Howe et Wallace, *G. ampliapertura* Bolli, *Cassigerinella chipolensis* (Cushman et Ponton), *Gümbelina gracillima* (Andr.), в виде редких экземпляров присутствуют *Globigerina officinalis* Subb., *G. postcretacea* Mjatliuk. К характерным видам бентонных фораминифер относятся *Cibicides sigmoidalis* Subb., *C. borislavensis* Aisen., *C. tenellus* (Reuss), *Nonion postgraniferus* Subb., *Elphidium minutum* (Reuss), *E. subnodosum* (Roemer), *Bitubulogenerina kasselensis* (Batjes), *B.* aff. *vicksburgensis* Howe, *Uvigerina longa* Cushman et Berm., *Bolivina fastigia* Cushman, *Almaena osnabrugensis* (Roemer), *Chilostomella cylindroides* Reuss, *Asterigerina fascilocularis* Subb., *Cyclammina placenta* (Reuss).

Зоной *Cibicides sigmoidalis* заканчивается палеогеновая система. Отложения этой зоны занимают более высокое стратиграфическое положение, нежели осадки с микрофауной рюпельского яруса (зона *Cibicides pseudoungerianus*). Вместе с тем они несомненно древнее отложений аквитанского яруса (нижний миоцен), развитого на северо-западе

Сирии и содержащего богатейшую фауну фораминифер (более 260 видов) совсем иного облика. Зона *Cibicides sigmoidalis* соответствует хаттскому ярусу (верхний олигоцен). Сравнение фораминифер из отложений зоны *Cibicides sigmoidalis* Сирии и стратотипа хаттского яруса Южной Германии (кассельские пески) вскрывает их удивительное сходство (список фораминифер из кассельских песков приводится в работе Batjes, 1958). Оно заключается, прежде всего, в наличии общих видов с очень узким вертикальным распространением — *Almaena osnabrugensis* (Roemer), *Bitubulogenerina kasselensis* Batjes, *Elphidium minutum* (Reuss), *E. subnodosum* (Roemer), *Cibicides tenellus* (Reuss), а также в наличии общего комплекса видов с более широким стратиграфическим распространением. О самых верхах олигоцена свидетельствует и состав крупных фораминифер — совместно с последними доживающими нуммулитами в нем встречаются миогипсиниды, получающие широкое распространение в нижнем миоцене.

По направлению на северо-восток (возвышенность Хейте) в песчано-глинистых породах зоны *Cibicides sigmoidalis* нередки прослои лепидоциклиновых известняков, ракушечников, рифовых водорослево-коралловых известняков. Пласты мергелей и известковистых глин здесь еще более богаты фораминиферами, чем в разрезе Джебель-Тиас.

Зона *Cibicides sigmoidalis* подстилает толщу немых кварцевых песков и песчаников. На востоке Сирии они замещаются гипсами, известняками и мергелями с обедненным комплексом бентонных и планктонных фораминифер нижнего миоцена.

ЗОНАЛЬНАЯ СТРАТИГРАФИЯ ДАТСКИХ И ПАЛЕОГЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ КАРИБСКОГО БАССЕЙНА, СРЕДИЗЕМНОМОРЬЯ И ИНДО-ТИХООКЕАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Зоны, установленные в разрезах датских и палеогеновых отложений Маалюла и Джебель-Тиас, прекрасно прослеживаются не только на территории Сирии, но и на огромных пространствах тропической и субтропической области. Для разработки зональной стратиграфии датских и палеогеновых отложений Тетиса очень большое значение имели исследования Болли (Bolli, 1957) на о-ве Тринидад. В последующие годы зональные схемы, охватывающие те или иные отрезки палеогена и датского яруса, были созданы в Италии (Bolli and Cita, 1960), Египте (Крашенинников и Поникаров, 1964), Танганьике (Eames, Banner, Blow, Clarke, 1962), Новой Зеландии (Hornibrook, 1958), на о-ве Мадагаскар (Lys, 1960). Фауна фораминифер датского яруса и палеогена Сирии обнаруживает чрезвычайно большое сходство с микрофауной всего тропического и субтропического пояса. Особенно хорошо сопоставляются зональные схемы Средиземноморья и Карибского бассейна (табл. 1). Не останавливаясь на комплексах фораминифер каждого из районов Тетиса, Африки и Индо-Тихоокеанской области, отметим лишь особенности их зональных схем.

Зональная схема Тринидада охватывает датский ярус — верхний эоцен. Фаунистических аналогов зоны *Eoglobigerina eobulloides* здесь нет. Связано это с тем, что на Тринидаде породы зоны *Globorotalia trinidadensis* подстилаются отложениями с песчаными фораминиферами (зона *Rzehakina epigona*). Зоны верхнего палеоцена, нижнего эоцена и две нижние зоны среднего эоцена Тринидада могут быть выделены и на территории Сирии. Однако различия между зонами *Globorotalia pseudomenardii* и *G. velascoensis, G. rex* и *G. formosa, G. aragonensis* и *G. palmerae, Hantkenina aragonensis* и *Globigerapsis kugleri* второстепенного порядка. Их правильнее рассматривать в качестве подзон,

сгруппировав в зоны *Globorotalia velascoensis, Globorotalia subbotinae Globorotalia aragonensis* и *Acarinina pentacamerata, Acarinina bullbrooki.* В основании верхнего эоцена Сирии вид *Globigerapsis semiinvoluta* встречается лишь в отдельных разрезах. В случае его отсутствия состав фораминифер крайне однообразен на протяжении всего подотдела. Поэтому зоны *Globigerapsis semiinvoluta* и *Globorotalia cocoaensis* Тринидада объединяются нами в единую зону *Globigerina corpulenta.*

В Италии зональная схема относится к интервалу времени от датского яруса до нижней части среднего эоцена (зона *Hantkenina aragonensis*). Вопрос о низах датского яруса (зона *Eoglobigerina eobulloides*) здесь также неясен. В остальном схема аналогична зональной стратиграфии Тринидада и хорошо сопоставляется с зональной схемой датских и палеогеновых отложений Сирии.

В Египте (разрез долины Нила) отложения маастрихта и средней части датского яруса (зона *Globigerina pseudobulloides* и *G. triloculinoides*) разделены пачкой немых некарбонатных глин. Вероятно, низы датского яруса (зона *Eoglobigerina eobulloides*) отсутствуют из-за слабого размыва. В отложениях палеоцена — нижнего эоцена устанавливаются те же зоны, что и в Сирии. Средний и верхний эоцен представлены мелководными породами, мелкие фораминиферы встречаются лишь местами. Все же удается выделить зону *Truncorotaloides rohri* (формация нижний макаттам с *Nummulites gizehensis*) и верхнеэоценовую зону *Globigerina corpulenta* (формация верхний мокаттам).

В западной части Индо-Тихоокеанской области палеогеновые отложения разделены на зоны на севере Мадагаскара (Мажунга) и в Танганьике (прибрежный район Линди). На о-ве Мадагаскар схема охватывает палеоцен и нижний эоцен; она включает те же зоны, что и в Сирии. В Танганьике стратиграфическая схема начинается зоной *Truncorotaloides rohri* (кровля среднего эоцена). Верхний эоцен состоит из трех зон — *Globigerapsis semiinvoluta, Cribrohantkenina danvillensis, Globigerina turritilina.* Эти виды фораминифер редкие. В Сирии они либо отсутствуют, либо в некоторых разрезах встречаются в небольшом количестве экземпляров (*Globigerapsis semiinvoluta*).

Зоны верхнего эоцена Танганьики следует считать, вероятно, местными подразделениями, поскольку в разрезах палеогена Сирии их установить невозможно. Они соответствуют зоне *Globigerina corpulenta* Сирии, так как в целом комплексы фораминифер верхнего эоцена Танганьики и Сирии чрезвычайно близки. Аналогичный состав планктонных фораминифер позволяет сопоставлять олигоценовую зону *Globigerina oligocaenica* Танганьики с зонами *Almaena taurica* и *Cibicides pseudoungerianus* олигоценовых отложений Сирии. Выделение двух последних основано на мелких бентонных фораминиферах, которые Беннером и Блоу в олигоцене Танганьики не изучались. Аналоги верхнего олигоцена (зона *Cibicides sigmoidalis*) в разрезе Линди в связи с трансгрессивным залеганием нижнего миоцена, вероятно, отсутствуют.

В более восточных районах Индо-Тихоокеанской области пелагические фораминиферы, к сожалению, изучены слабо. Но и на основании тех отрывочных сведений, которые встречаются в литературе, можно судить о широком распространении видов, известных из палеогена Средиземноморья и Карибского бассейна. Например, в датском ярусе Западного Пакистана и Ассама обычны *Globigerina pseudobulloides* Plummer и *G. triloculinoides* Plummer, в верхнем палеоцене — *Globorotalia velascoensis* (Cushman), в основании нижнего эоцена — *Globorotalia wilcoxensis* Cushman et Ponton и *G. velascoensis* (Cushman), в верхнем эоцене — *Hantkenina bermudezi* Thalmann и *H.* aff. *alabamensis* Cushman (Nagappa, 1959; Biswas, 1954).

В среднеэоценовых отложениях о-вов Кюсю и Огасавара (Япония), расположенных на широте Сирии, установлены два комплекса планктонных фораминифер (Saito, 1962; Asano, 1962). Нижний из них (помимо местных видов) включает *Globorotalia bullbrooki* Bolli, *G. centralis* Cushman et Berm., *G. spinuloinflata* (Bandy), *Globigerina boweri* Bolli, «*Globigerinoides*» *higginsi* Bolli. Отложения с этим комплексом сопоставляются Асано с нижней частью среднего эоцена Тринидада. Второй комплекс содержит *Hantkenina dumblei* Weinz. et Applin, *Porticulasphaera mexicana* (Cushman), *Globigerapsis index* (Finlay), *G. kugleri* Bolli, Loeblich et Tappan, *Globigerinatheca barri* Bronn., *Globorotalia lehneri* Cushman et Jarvis, *Globorotalia centralis* Cushman et Berm., *Truncorotaloides topilensis* (Cushman). Отложения с этими видами фораминифер коррелируются со средней частью среднего эоцена Тринидада (зона *Porticulasphaera mexicana*).

Очень интересные черты обнаруживает распределение пелагических фораминифер в датско-палеогеновых отложениях Новой Зеландии (Hornibrook, 1958). Выше осадков с глоботрунканами (маастрихтский ярус) располагаются осадки с мелкими глобигеринами типа *Globigerina triloculinoides* Plummer (датский ярус). Они сменяются по разрезу отложениями с глобороталиями — *Globorotalia* (*Truncorotalia*) aff. *velascoensis Cushman* и *G.* aff. *crassata aequa* Cushman et Renz (палеоцен). Нижний эоцен характеризуется глобигеринеллами и крупными коническими орнаментированными глобороталиями с широким пупком — *Globorotalia (Truncorotalia) crater* Finlay. Этот вид несомненно принадлежит к группе *G. aragonensis caucasica*. Хорнибрук считает его синонимом *G. caucasica* Glaessner, сопоставляя нижний эоцен Новой Зеландии с формацией арагон Мексики. Средний и верхний эоцен отличаются развитием *Globigerinoides index* Finlay (=*Globigerapsis index*), *Globorotalia centralis* Cushman et Berm. (= *Turborotalia centralis*) и хантке-нин — *Hantkenina* aff. *alabamensis* Cushman. Граница с олигоценом отмечена исчезновением ханткенин и дискоциклин.

Вероятно, детальное изучение планктонных фораминифер Индо-Тихоокеанской области приведет к установлению такой же последовательности комплексов фораминифер, как в Средиземноморье и Карибском бассейне.

О НЕКОТОРЫХ ПРИНЦИПИАЛЬНЫХ ПРОТИВОРЕЧИЯХ В СТРАТИГРАФИИ ПАЛЕОГЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СРЕДИЗЕМНОМОРЬЯ И СЕВЕРНОЙ ОКРАИНЫ ТЕТИСА

На территории северной части Тетиса детальная зональная шкала палеогеновых отложений разработана для Крымско-Кавказской области. В ее основе лежат исследования Н. Н. Субботиной (1936, 1947, 1953). Они были продолжены многими советскими микропалеонтологами, что привело к созданию Унифицированной зональной шкалы палеоценовых и эоценовых отложений юга Европейской части СССР (1959). В качестве стратотипа палеогеновых отложений СССР выбран разрез в окрестности Бахчисарая, в качестве парастратотипа — разрез по р. Кубань (1963). Детальное расчленение датского яруса на зоны впервые дано В. Г. Морозовой (1959, 1960).

В датских и палеогеновых отложениях Сирии встречено подавляющее большинство видов планктонных фораминифер, известных из синхроничных отложений Крымско-Кавказской области, а также многие общие бентонные виды. Это позволяет достаточно точно коррелировать южную и северную зональные шкалы (табл. 2). Значительные трудности возникают лишь в случае некарбонатных и слабо карбонатных

Таблица 2

Сопоставление зональных схем датского яруса и палеогена Средиземноморья и северной окраины Тетиса

Отделы и подотделы палеогена Средиземноморья	Зоны датского яруса и палеогена Сирии	Зоны датского яруса и палеогена СССР	Отделы и подотделы палеогена северной окраины Тетиса
Олигоцен	*Cibicides sigmoidalis*	Низы среднего майкопа (?)	Олигоцен
	Cibicides pseudoungerianus	Нижний майкоп	
	Almaena taurica	*Almaena taurica*	Верхний эоцен
Верхний эоцен	*Globigerina corpulenta*	*Bolivina antegressa*	
		Крупных глобигерин и *Globigerinoides conglobatus*	
Средний эоцен	*Truncorotaloides rohri*	*Globigerina apertura*	
	Hantkenina alabamensis	*Hantkenina alabamensis*	
	Acarinina rotundimarginata	*Acarinina rotundimarginata*	
	Acarinina bullbrooki	*Acarinina crassaformis*	Средний эоцен
Нижний эоцен	*Globorotalia aragonensis* и *Acarinina pentacamerata*	*Globorotalia aragonensis*	
	Globorotalia subbotinae	*Globorotalia subbotinae*	Нижний эоцен
Палеоцен	*Globorotalia velascoensis*	*Acarinina subsphaerica*	Палеоцен
	Globorotalia angulata	*Globorotalia angulata*	
Датский ярус	*Acarinina uncinata*	Малокамерных *Acarinina* (или *Globigerina inconstans*)	Датский ярус
	Globigerina triloculinoides и *G. pseudobulloides*	Мелкоячеистых глобигерин	
	Eoglobigerina eobulloides	*Eoglobigerina*	

толщ, развитых в верхнем палеоцене и олигоцене Крымско-Кавказской области.

Сопоставление зональных схем датского яруса и палеогена Средиземноморья и Крымско-Кавказской области вскрывает принципиальные противоречия в понимании подотделов эоцена. Применяя названия зон Сирии, можно сказать, что на территории тропического и субтропического поясов верхняя граница нижнего эоцена проводится по кровле зоны *Globorotalia aragonensis* и *Acarinina pentacamerata*, верхняя граница среднего эоцена — по кровле зоны *Truncorotaloides rohri*, а верхняя граница верхнего эоцена — по подошве зоны *Almaena taurica*. В Крымско-Кавказской области нижний эоцен включает лишь одну зону *Globorota-*

lia subbotinae, верхней границей среднего эоцена считается кровля зоны *Acarinina crassaformis*, а верхней границей верхнего эоцена — кровля зоны *Almaena taurica*.

Более или менее точная корреляция зон датского яруса и палеогена Карибского бассейна и Средиземноморья со стратотипами Западной Европы чрезвычайно трудна, подчас практически невозможна. Объясняется это прежде всего отсутствием в стратотипах планктонных фораминифер. Что же касается нуммулитов и мелких бентонных фораминифер, то они, конечно, весьма важны для стратиграфии, но нередко характеризуются широким вертикальным распространением. К тому же Средиземноморье отличается развитием лепидоциклин и некоторых видов нуммулитов, которых нет в стратотипах более северных районов Европы. Сопоставление зон датского яруса и палеогена Крымско-Кавказской области со стратотипами Западной Европы затруднительно по тем же причинам. Но общие виды нуммулитов с достаточной достоверностью свидетельствуют о принадлежности зоны *Globorotalia aragonensis* Крымско-Кавказской области к среднему эоцену (в зоне встречается *Nummulites laevigatus* Brug.) и зоны *Acarinina rotundimarginata* к верхнему эоцену (здесь присутствует *Nummulites chavannesi* de la Harpe). Хотя говорить о точном совпадении границ подотделов эоцена в стратотипах и Крымско-Кавказской области вряд ли возможно, тем не менее очевидно, что между ними больше общего, чем между подотделами эоцена стратотипов и более южных районов. В этом смысле стратиграфическая схема Крымско-Кавказской области более соответствует схеме Англо-Парижского бассейна, нежели схема Тетиса. Геологи Средиземноморья и Карибского бассейна, по сравнению с геологами Крымско-Кавказской области и Западной Европы, понимают объем подотделов эоцена совсем иначе. То же самое справедливо и в отношении ярусов эоцена. Например, в Египте и Сирии под названием «ипрский ярус» фигурирует верхняя часть зоны *Globorotalia aragonensis* унифицированной схемы СССР (т. е. отложения СССР с *Nummulites laevigatus* и *N. distans*), а под названием «лютетский ярус» — толща пород от подошвы зоны *Acarinina crassaformis* до зоны *Globigerina apertura* включительно (т. е. не только отложения СССР с *Nummulites gizehensis*, но и *N. chavannesi, N. striatus, N. incrassatus, N. fabianii*). Но стратиграфическая схема Карибского бассейна, Средиземноморья и Индо-Тихоокеанской области обладает одним большим преимуществом — она гораздо лучше отражает этапы развития крупных и мелких фораминифер и, по-видимому, является более естественной. Естественность схемы можно видеть в следующем.

Палеоцен Карибского бассейна и Средиземноморья включает три крупных подразделения: датский ярус, собственно нижний палеоцен (зона *Globorotalia angulata* Сирии) и верхний палеоцен (зона *Globorotalia velascoensis* Сирии).

Эти стратиграфические единицы безусловно соответствуют трем самостоятельным ярусам (принимая во внимание своеобразие комплексов фораминифер). Однако невозможность точного сопоставления со стратотипами приводит к тому, что объем подразделений понимается весьма неодинаково. Кроме того, число ярусов у разных авторов варьирует от двух до четырех. Микрофаунистическая характеристика датского яруса Сирии и Египта подтверждает необходимость его включения в палеоцен (мы не рассматриваем здесь другие группы фауны и геологические факторы). Чрезвычайно резкая смена комплексов фораминифер происходит на границе маастрихта и датского яруса — вымирает весь высокоспециализированный планктон, исчезают многие виды бентонных фораминифер. Громадное развитие получают глобигерины. В бентосе датского яруса встречается много видов, переходящих в палеоцен. Принципиальное отли-

чие нижнего палеоцена — массовые глобороталии (*Globorotalia angulata, G. conicotruncata, G. pusilla, G. kolchidica*). Но граница нижнего палеоцена с датским ярусом уже не столь резкая, как между датским ярусом и маастрихтом. Связующее звено между датским ярусом и нижним палеоценом — зона *Acarinina uncinata*, где на фоне обычных датских глобигерин появляются первые представители рода *Acarinina*, а в кровле зоны — мелкие *Globorotalia angulata* (White). Выше уже отмечался переход ряда датских глобигерин (*Globigerina triloculinoides, G. pseudobulloides, G. varianta, G. trivialis*) в нижний палеоцен. Таким образом, развитие фораминифер указывает на тесную связь датского яруса и нижнего палеоцена. Мы можем лишь присоединиться к мнению микропалеонтологов Средиземноморья о необходимости включения датского яруса в палеогеновую систему (однако до принятия официального решения мы оставляем датский ярус в меловой системе, тем более, что эта точка зрения также имеет немало сторонников). Верхний палеоцен четко отличается от нижнего палеоцена комплексом планктонных фораминифер — здесь получают дальнейшее развитие конические глобороталии, появляется ряд новых видов акаринин и глобигерин. Но это только различия видового состава. Бентос верхнего палеоцена обнаруживает много общего с донными фораминиферами нижнего палеоцена. Следовательно, с точки зрения эволюции фораминифер палеоцен, включающий три подразделения (яруса), представляет крупный самостоятельный этап.

Нижний подотдел эоцена состоит из двух зон (в стратиграфической схеме Сирии) — *Globorotalia subbotinae, Globorotalia aragonensis* и *Acarinina pentacamerata*. Подошва нижней зоны (т. е. граница палеоцена и эоцена) отмечена исчезновением чрезвычайно характерного бентоса палеоцена (виды с известковой и песчаной раковиной), вымиранием или резким сокращением в количественном отношении конических глобороталий, ряда видов акаринин и глобигерин. Для зоны *Globorotalia subbotinae* типично развитие группы острокилеватых видов *Globorotalia* — *G. subbotinae, G. aequa, G. wilcoxensis, G. marginodentata, G. formosa*. В вышележащей зоне вновь появляются глобороталии с конической раковиной (*G. aragonensis, G. caucasica*), новые виды акаринин и глобигерин. Две зоны нижнего эоцена отличаются одна от другой настолько значительно, что они безусловно принадлежат двум самостоятельным ярусам. Но необходимо подчеркнуть, что различия этих зон (ярусов) касаются лишь видового состава фораминифер. На границе между ними не происходит возникновения каких-либо новых родов, повышения роли каких-либо семейств простейших. Но именно такие изменения микрофауны имели место на контакте зоны *Globorotalia aragonensis* и *Acarinina pentacamerata* и следующей зоны *Acarinina bullbrooki*, что заставляет видеть в этом рубеже границу более высокого порядка.

Средний эоцен Средиземноморья и Карибского бассейна включает серию зон (в Сирии — 4 зоны), начинающуюся зоной *Acarinina bullbrooki* (или ее аналогами) и оканчивающуюся зоной *Truncorotaloides rohri*. На границе нижнего и среднего эоцена происходит значительное обновление микрофауны. Во-первых, это появление новых родов в семействах глобороталиид и глобигеринид (*Truncorotaloides, Turborotalia, Globigerapsis*, своеобразный вид «*Globigerinoides*» *higginsi*), а также в семействе ханткенинид — *Clavigerinella, Hantkenina* (*H. aragonensis*). Во-вторых, это изменение видового состава глобороталий, акаринин и глобигерин (развитие *Globorotalia spinulosa, G. renzi, G. bolivariana, G. spinuloinflata, Acarinina bullbrooki, Globigerina boweri, G. senni* и т. д.). Наконец, существенное изменение претерпевают нуммулиты. Все четыре зоны среднего эоцена Сирии характеризуются громадным распространением крупных меандроформных нуммулитов (*Nummulites gizehensis, N. mille-*

caput, N. perforatus). Исследования Болли и Чита (Bolli and Cita, 1960) показали, что возникновение таких важных для стратиграфии видов мелких нуммулитов, как *Nummulites chavannesi, N. variolarius, N. budensis, N. incrassatus,* приурочено к самому основанию среднего эоцена Италии (зона *Hantkenina aragonensis*). Зоны среднего эоцена очень тесно связаны между собой общностью микрофауны, и попытки сгруппировать их каким-либо образом в ярусы выглядят весьма искусственными. С точки же зрения развития фораминифер нижняя зона *Acarinina bullbrooki* еще несет влияние нижнего эоцена. В зонах *Acarinina rotundimarginata и Hantkenina alabamensis* наступает расцвет великолепной среднеэоценовой микрофауны. В зоне *Truncorotaloides rohri* намечается ее угасание и переход к верхнему эоцену.

Верхний эоцен содержит одну зону *Globigerina corpulenta* (один ярус). Нижняя граница отмечена полным вымиранием меандроформных нуммулитов, потерей стратиграфического значения родами *Acarinina* и *Globorotalia*, исчезновением рода *Truncorotaloides*. В планктоне резко преобладают глобигериниды (крупные виды *Globigerina* и *Globigerapsis*). Из глобороталиид обычен лишь род *Turborotalia*, представители рода *Globorotalia (G. cocoaensis)* в количественном отношении редки и весьма своеобразны. Связь с нижележащими зонами эоцена можно видеть в том, что в верхнем эоцене продолжают существовать роды *Hantkenina, Globigerapsis*, дискоциклины, а также ряд общих видов мелких нуммулитов. Но среди последних уже появляются сетчатые нуммулиты (*Nummulites* aff. *intermedius*).

Олигоцен состоит из трех зон (*Almaena taurica, Cibicides pseudoungerianus, Cibicides sigmoidalis*). Его граница с эоценом определяется исчезновением родов *Hantkenina, Globigerapsis, Globigerinatheca*, дискоциклин, крупных видов *Globigerina*, обеднением видового состава рода *Nummulites*. Начиная с подошвы зоны *Almaena taurica*, громадное развитие получают лепидоциклины, комплекс новых мелких видов *Globigerina*, появляется род *Cassigerinella*, обычны сетчатые нуммулиты. Среди мелких бентонных фораминифер этой зоны встречаются представители *Almaena* и *Caucasina*, но еще продолжают существовать некоторые верхнеэоценовые виды. На границе олигоцена и неогена (т. е. на границе хаттского и аквитанского ярусов) происходит полное вымирание нуммулитов, лепидоциклины теряют доминирующее положение, широкое развитие получают миогипсиниды. Появляются совершенно новые группы планктонных (крупные виды *Globigerina* и *Globigerinita*, род *Globigerinoides*) и мелких бентонных фораминифер. Комплекс фораминифер олигоцена очень четко отличается от микрофауны эоцена и миоцена. Но сам по себе он достаточно целостный и сравнительно монотонный, в нем трудно заметить крупные, принципиальные изменения. В развитии олигоценовой микрофауны хорошо различаются три этапа. Первый этап — зона *Almaena taurica*. Здесь присутствует типичный олигоценовый планктон и много лепидоциклин, но в сообществе мелких бентонных фораминифер еще ясно чувствуется связь с эоценом. Второй этап — зона *Cibicides pseudoungerianus* (= нижний и средний олигоцен СССР). К нему приурочен расцвет типично олигоценовых фораминифер. Третий этап — зона *Cibicides sigmoidalis*, где среди олигоценовых фораминифер появляются элементы миоценовой микрофауны (миогипсиниды, ряд мелких бентонных фораминифер). Несомненно, что эти этапы следует рассматривать в качестве зон. Возможность возведения их в ранг ярусов неясна. Из практических соображений, может быть, более целесообразно нижние две зоны объединить в один ярус, а верхнюю зону относить к другому (хаттскому) ярусу.

Вряд ли нужно говорить, что для разработки зональной стратиграфической схемы и объединения зон в подразделения более крупного ранга

(ярусы, подотделы) необходим анализ фораминифер не только тропической области, но и более северных смежных территорий [1]. Так, нуммулиты зон *Globorotalia subbotinae* и *Globorotalia aragonensis* Крымско-Кавказской области более резко подчеркивают отличие и высокий ранг этих зон (ярусы), нежели сравнительно однообразная фауна нуммулитов из синхроничных отложений Средиземноморья. Но даже при свободном сообщении морских бассейнов состав фораминифер в палеогеновых отложениях северного ограничения Тетиса значительно сильнее отражает влияние сугубо местных факторов. Эти местные условия осложняют и порой затемняют общий ход развития фауны фораминифер, маскируют истинные уровни крупных изменений микрофауны. В качестве примера рассмотрим некоторые особенности палеогенового бассейна Крымско-Кавказской области и составы комплексов фораминифер.

Верхнепалеоценовые отложения Центрального и Западного Предкавказья представлены некарбонатными и слабо карбонатными аргиллитами и опоковидными глинами. Планктонные фораминиферы в них редки и однообразны по систематическому составу. Это приводит к тому, что в ряде работ о развитии фораминифер и зональной стратиграфии (Субботина, 1953, 1960; Алимарина, 1962, и др.) верхнепалеоценовый этап — один из самых ярких этапов в эволюции фораминифер — не находит отражения. Лишь изучение карбонатных фаций Восточного Предкавказья (Шуцкая, 1962) и отчасти Азербайджана и Туркмении (Халилов, 1956) в известной степени восполняет этот пробел. В верхнем палеоцене названных районов встречаются те же планктонные виды, что и в Средиземноморье. Правда, они не образуют таких громадных скоплений разнообразного планктона, как в мергелях и почти мелоподобных известняках Сирии. Кроме того, конкретное распределение в толще осадков некоторых руководящих видов фораминифер — *Globorotalia velascoensis* (Cushman), *G. acuta* Toulmin, *G. aequa* Cushman et Renz, очевидно, в силу особенностей седиментации, несколько иное, нежели в монотонных карбонатных толщах Сирии, Тринидада и Египта. Все это затрудняет точное установление границы палеоцена и эоцена в некоторых районах Предкавказья.

Зона *Acarinina crassaformis* Крымско-Кавказской области по положению в разрезе, массовому распространению *Acarinina bullbrooki* (= *A. crassaformis*), резкому сокращению конических глобороталий и т. д. соответствует зоне *Acarinina bullbrooki* Сирии. Но в отложениях этой зоны на территории СССР отсутствуют представители *Hantkenina, Clavigerinella, Globigerapsis, Truncorotaloides*, многие виды *Globorotalia* и *Globigerina*, обычные для синхроничных осадков более южных районов. Очевидно, существовали какие-то экологические барьеры, которые препятствовали проникновению в Крымско-Кавказский бассейн вышеназванных родов и видов, не оказывая в то же время никакого влияния на другие виды (*Acarinina bullbrooki*). Представители родов *Hantkenina* и *Globigerapsis* появились здесь в более поздние моменты геологической истории (зоны *Acarinina rotundimarginata* и *Hantkenina alabamensis*). Тем самым на территории СССР затушевывается резкое изменение микрофауны, обычное в Тетисе для границы зоны *Globorotalia aragonensis* и *Acarinina pentacamerata* и зоны *Acarinina bullbrooki*. Наоборот, на территории Крыма и Кавказа это изменение выглядит более отчетливым на контакте зоны *Acarinina crassaformis* с вышележащими зонами.

---

[1] При установлении крупных естественных подразделений (ярусы, подотделы) палеогена нужно учитывать другие группы микрофауны, макрофауну и флору. В настоящее время это крайне затруднительно в связи с отсутствием единых стратиграфических схем Средиземноморья и северной окраины Тетиса, основанных на различных группах фауны и флоры.

В палеогеновых отложениях Крыма и Кавказа выше кровли зоны *Globorotalia aragonensis* (зоны конических глобороталий) глобороталии встречаются очень редко. Они как бы замещаются акарининами. Это дает основание выделить толщу вышележащих пород до подошвы зоны *Globigerina apertura* в качестве зоны акаринин (Субботина, 1953). Исчезновение глобороталий в разрезе явно объясняется влиянием местных факторов и не отражает эволюции этого рода. Ведь в отложениях Сирии и Тринидада, синхроничных «зоне акаринин» Крымско-Кавказской области, видовое разнообразие рода *Globorotalia* не меньшее, чем в подстилающих породах эоцена и палеоцена.

В палеогеновых отложениях Крымско-Кавказской области глобороталииды (роды *Globorotalia* и *Acarinina*) теряют свое доминирующее положение у нижней границы зоны *Globigerina apertura*. В вышележащих осадках эоцена резко преобладают глобигериниды. Отложения палеогена в целом подразделяются на две крупные части — слои с глобороталиидами (до подошвы зоны *Globigerina apertura*) и слои с глобигеринидами (до кровли зоны *Almaena taurica*) (Субботина, 1953). Вероятно, эта особенность распределения планктонных фораминифер учитывалась Д. М. Халиловым (1962), который проводит границу среднего и верхнего эоцена по контакту «слоев с глобороталиидами» и «слоев с глобигеринидами». Зона *Truncorotaloides rohri* Сирии, синхроничная зоне *Globigerina apertura* СССР, также характеризуется обилием глобигеринид. Но в фации мелоподобных известняков здесь еще много трункороталоидесов, акаринин и глобороталий. Лишь на контакте с зоной *Globigerina corpulenta* они действительно теряют свое стратиграфическое значение. Исчезновение глобороталиид (кроме рода *Turborotalia*) в подошве зоны *Globigerina apertura* Крымско-Кавказской области явно отражает влияние местных факторов палеобиономии.

Зона *Almaena taurica* в Крыму и ее аналоги на Кавказе (верхи зоны *Bolivina*) сложены светлыми мергелями. Выше располагаются глины майкопской серии. Смена карбонатных осадков глинистыми сопровождается резким изменением фауны фораминифер. Именно этот рубеж принимается в стратиграфической схеме палеогена СССР за границу эоцена и олигоцена. Но на территории Сирии нижняя половина олигоцена, а иногда и весь олигоцен (на севере Сирии) представлены карбонатными породами. И оказывается, что принципиальное изменение микрофауны (новый планктон, лепидоциклины, появление *Almaena, Caucasina*) происходит здесь ниже — на контакте зон *Globigerina corpulenta* и *Almaena taurica*. Это обстоятельство заставляет проводить границу эоцена и олигоцена в Сирии и Танганьике по подошве зоны *Almaena taurica* (или ее аналогов).

Ход нормального развития фораминифер в Крымско-Кавказской области затемняется резкой сменой фаций на контакте белоглинской свиты и майкопской серии.

К верхам олигоцена — низам миоцена в Крыму и на Кавказе относится толща песчано-глинистых пород среднего майкопа. Микрофауна здесь очень бедная, нередко отсутствует совсем, что не позволяет выделить хаттский и аквитанский ярусы и тем самым уточнить положение границы олигоцена и миоцена. Выше залегает ольгинская свита (или ее аналоги). Она содержит бурдигальскую микрофауну, и миоцен в Крымско-Кавказской области принято начинать бурдигальским ярусом. Таким образом, коренное изменение крупных и мелких фораминифер на границе хаттского и аквитанского ярусов, наблюдающееся в Средиземноморье, не находит здесь отражения, поскольку мы имеем дело с фаунистически немыми толщами. Что же касается границы аквитанского и бурдигальского ярусов, которая принимается в Крымско-Кавказской области за границу двух систем — палеогена и неогена, то в Средиземно-

морье на этом уровне происходит, в основном, лишь изменение видового состава фораминифер.

В Восточном Средиземноморье (Сирия, Египет) массовое развитие крупных меандроформных нуммулитов — *Nummulites millecaput* Boubbe, *N. gizehensis* Forskal, *N. perforatus* (Montf.) приурочено к зонам *Acarinina rotundimarginata* — *Truncorotaloides rohri*. В Армении так называемый горизонт с *Nummulites millecaput*, судя по комплексу мелких фораминифер, не может занимать стратиграфического положения выше зоны *Hantkenina alabamensis* (Габриелян, Саакян, Мартиросян, 1960; Григорян, 1963). Но в этом горизонте *Nummulites gizenensis* уже отсутствует, а *N. perforatus* встречается редко (они обычны в подстилающих отложениях). Совершенно очевидно, исчезновение первого и сокращение распространения второго вида не связаны с повсеместным вымиранием *Nummulites gizehensis* и *N. perforatus*. Оно происходит несколько позднее. Те явления, которые наблюдаются в Армении, связаны с локальными причинами — литофациальными, палеоклиматическими или какими-то иными.

Все описанные выше особенности развития палеогеновых фораминифер в Крымско-Кавказской области вполне естественны с точки зрения местных условий. Естественны и стратиграфические подразделения, установленные здесь с учетом характера микрофауны. Но они подчас могут служить лишь для разработки местных, региональных и провинциальных схем. Только анализируя изменение комплексов фораминифер на обширных территориях и в разных провинциях, можно найти настоящие особенности развития фораминифер и понять значение местных условий. Именно таким путем устанавливаются естественные в полном смысле слова стратиграфические подразделения, в основе которых находится развитие органического мира. Ход эволюции фауны (в частности, фораминифер) достаточно сложен. Поэтому при выделении крупных этапов развития фораминифер и соответствующих им крупных единиц стратиграфической шкалы (ярусы, подотделы, отделы), вероятно, возникнут различные мнения. Существование двух схем стратиграфии датского яруса и палеогена (в тропической области и у северной окраины Тетиса) оказывает плохую услугу геологии. Достоинства и недостатки обеих схем следует широко обсудить в печати, поскольку эта проблема затрагивает интересы многих палеонтологов и геологов разных стран. Материалы дискуссии послужат основой для решения компетентной международной геологической организации о единой схеме деления датских и палеогеновых отложений.

По вопросу о стратиграфическом положении зон *Acarinina uncinata, Globorotalia aragonensis* и *Acarinina pentacamerata, Acarinina bullbrooki, Almaena taurica*, аквитанского яруса могут быть высказаны взгляды, отличные от нашего. Но вне зависимости от этого мы убеждены, что стратиграфическая схема должна отражать развитие фауны открытых бассейнов океанического типа и базироваться на зональной стратиграфии, а стратотипические разрезы находиться в каком-либо из районов тропической области. Огромная протяженность микропалеонтологических зон позволяет рассматривать их как стратиграфические подразделения, соподчиненные ярусам (или равные им). Сейчас зональная стратиграфия датских и палеогеновых отложений Средиземноморья и Карибского бассейна, апробированная геологическими работами, основывается на фауне фораминифер. Поэтому стратотипические разрезы, в которых нет перерывов и достаточно монотонная литология, должны содержать все микропалеонтологические зоны. К подобным разрезам относятся Маалюла и Джебель-Тиас. Судя по литературным данным, не менее прекрасные разрезы можно найти и в других странах Средиземноморья — на севере Италии, юге Франции, в Алжире и Марокко.

ЛИТЕРАТУРА

Алимарина В. П. 1962. Некоторые особенности развития планктонных фораминифер в раннем палеогене Северного Кавказа.— Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, отд. геол., т. XXXVII, вып. 6.

Габриелян А. А., Саакян Н. А., Мартиросян Ю. А. 1960. Палеоген Ереванского бассейна.— В сб.: «Палеогеновые отложения юга Европейской части СССР». Изд-во АН СССР.

Григорян С. М. 1963. Стратиграфия и фауна нуммулитид верхнеэоценовых и олигоценовых отложений юго-западной части Армянской ССР.— Автореф. дисс. на соискание степени канд. геол.-мин. наук. Ереванский гос. ун-т.

Крашенинников В. А. и Поникаров В. П. 1964. Стратиграфия мезозойских и палеогеновых отложений Египта.— Сов. геология, № 2.

Морозова В. Г. 1959. Стратиграфия датско-монтских отложений Крыма по фораминиферам.— Докл. АН СССР, т. 24, № 5.

Морозова В. Г. 1960. Зональная стратиграфия датско-монтских отложений СССР и граница мела с палеогеном.— В кн.: «Междунар. геол. конгр., XXI сессия. Доклады советских геологов», пробл. 5. Изд-во АН СССР.

Решение постоянной стратиграфической комиссии МСК по палеогену СССР.— 1963. Сов. геология, № 4.

Субботина Н. Н. 1936. Стратиграфия нижнего палеогена и верхнего мела Северного Кавказа по фауне фораминифер.— Труды НГРИ, сер. А., вып. 96.

Субботина Н. Н. 1947. Фораминиферы датских и палеогеновых отложений Северного Кавказа.— В кн.: «Микрофауна нефтяных месторождений Кавказа, Эмбы и Средней Азии». ВНИГРИ.

Субботина Н. Н. 1953. Глобигериниды, ханткениниды и глобороталииды.— Труды ВНИГРИ, нов. сер., вып. 76.

Субботина Н. Н. 1960. Пелагические фораминиферы палеогеновых отложений СССР.— Сб. «Палеогеновые отложения юга Европейской части СССР». Изд-во АН СССР.

Унифицированная схема стратиграфии палеоценовых и эоценовых отложений юга Европейской части СССР. 1959.— В сб.: «Труды совещания по разработке унифиц. стратигр. шкалы третичных отложений Крымско-Кавказской области». Изд-во АН АзССР.

Халилов Д. М. 1956. О пелагической фауне фораминифер палеогеновых отложений Азербайджана.— Труды Ин-та геологии АН АзССР, т. XVII.

Халилов Д. М. 1962. Микрофауна и стратиграфия палеогеновых отложений Азербайджана.— Изд-во АН АзССР.

Шуцкая Е. К. 1962. Фораминиферы датского яруса и палеоцена фаций открытого моря Крыма, Предкавказья и Закаспия.— Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, отд. геол., т. XXXVII, вып. 6.

Asano K. 1962. Tertiary Globigerinids from Kyushu, Japan.— Sci. Rep. Tohoku Univ., 2nd Ser. (Geol.), Spec. vol., N 5.

Batjes D. A. 1958. Foraminifera of the Oligocene of Belgium.— Inst. Roy Sci Natur. de Belgique. Mémoire N 143.

Biswas B. 1954. On the occurence of Hantkenina alabamensis from the Khasi Hills, Assam, India.— J. Paleontol., vol. 28, N 6.

Bolli H. M. 1957. The genera Globigerina and Globorotalia in the Paleocene — Lower Eocene Lizard Springs formation of Trinidad.— U. S. Nat. Mus., Bull. 215.

Bolli H. M. 1957. Planctonic Foraminifera from the Eocene Navet and San Fernando formations of Trinidad.— U. S. Nat. Mus., Bull. 215.

Bolli H. M. and Cita M. B. 1960. Upper Cretaceous and Lower Tertiary planctonic Foraminifera from the Paderno d'Adda section, Northern Italy.— Rep. XXI Sess. Inst. Geol. Congr., part V, Proc. of sect. 5.

Eames F., Banner F., Blow W., Clarke W. 1962. Fundamentals of Mid-Tertiary stratigraphical correlation. Cambridge, Univ. Press.

Hornibrook N. 1958. New Zealand Upper Cretaceous and Tertiary foraminiferal zones and some overseas correlations.— Micropaleontology, vol. 4, N 1.

Lys M. 1960. La limite Cretacé — Tertiare et l'Eocene inferieur dans le bassin de Majunga (Madagascar).— Rep. of XXI Sess. Int. Geol. Congr., part V, proc. of sect. 5.

Nagappa V. 1959. Foraminiferal biostratigraphy of the Cretaceous — Eocene succession in the India-Pakistan Burma region.— Micropaleontology, vol. 5, N 2.

Saito T. 1962. Eocene planctonic Foraminifera from Hahajima (Hillsborough island).— Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S., N 45.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ
Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

А. Ф. АБУШИК

(Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт)

СИСТЕМАТИКА ОТРЯДА LEPERDITIIDA

К остракодам издавна относилась группа, отличающаяся крупными размерами и своеобразием морфологии раковин, которая сейчас включена в отряд Leperditiida. Особенности в строении раковин лепердитиид представлялись настолько значительными, что некоторые авторы сомневались в правильности отнесения их к остракодам (Сверц, 1949, Иванова, 1960).

Эти организмы представляют полностью вымершую группу, существовавшую в течение ордовика, силура и девона.

Первые находки и описания лепердитиид были сделаны в середине прошлого столетия. Отечественные сборы изучали Э. Эйхвальд (1861), Ф. Б. Шмидт (1873, 1883, 1886, 1900), Н. И. Лебедев (1892), Э. Толль (1889), Г. Петц (1901), затем Е. М. Глебовская (1936, 1949), Е. Ф. Рейн (1936). За рубежом сборы лепердитиид обрабатывались Роялыт (1851), Джонсом (1856—1891), Баррандом (1882), Хмелевским (1900), Кирком (1928), Кегелем (1933), Золле (1935), Сверцем (1949), Свейном (1957) и др. В основном изучались случайные и попутные коллекции. Систематическим изучением лепердитиид занималась по существу лишь Е. М. Глебовская (1936, 1949).

Лепердитииды обладали двустворчатыми хитиново-известковистыми, преимущественно толстостенными раковинами. Правая створка была обычно больше и охватывала левую. Спинной край у раковин прямой, свободный — обычно плавно выгнутый. Спинные углы отчетливые, тупые или прямые. Передний конец ниже заднего, длина всегда превышает высоту раковины и длину спинного края. Продольная ось обычно наклонная. На переднеспинном участке обеих створок постоянно присутствует более или менее заметный полый изнутри бугорок. Вокруг бугорка, ниже и позади него — многочисленные следы прикрепления мускулов, имеющих своеобразный план расположения. Поверхность створок обычно слабо расчлененная, гладкая. Размеры крупные, колеблющиеся от 5 до 80 *мм*, обычно 10—30 *мм*.

Общим планом строения раковины (двустворчатость, характер смыкания створок), очертанием (прямой спинной край, выпуклый брюшной край, четкие спинные углы, преобладание длины над высотой), характером следов прикрепления мускулов лепердитииды близки к типичным остракодам, особенно к представителям подотряда Paleocopa. Поэтому высказанный ранее вывод о близком родстве лепердитиид с остракодами и отнесение их к остракодам следует признать правильными и закономерными. Однако накопившийся к последнему времени материал

требует пересмотра прежней систематизации этой группы ракообразных. Эти вопросы были подняты В. А. Ивановой в статье «О происхождении и филогении остракодоидей» (1960).

К настоящему времени, определяя общие черты строения лепердитиид, нельзя не остановиться на соотношении их с другими родственными им группами ракообразных.

Известна довольно многочисленная группа кембрийских ракообразных (семейства Bradoriidae, Indianidae, Beyrichonidae и выделенное Сильвестер-Бредли в 1961 г.— Hipponicharionidae), которая сначала была описана Хиксом и Мэтью (Hicks, 1871; Matthew, 1902), как остракоды, затем включена Ульрихом и Бесслером (Ulrich and Bassler, 1931) в отряд Conchostraca; в дальнейшем выделена Раймондом (Raymond, 1935) в отряд Bradoriina и отнесена к Archaeostraca, а В. А. Ивановой — к подклассу Ostracodoidea и, наконец, в 1961 г. Сильвестер-Бредли (Treatise on Invertebrate Paleontology) выделена в отряд Archaeocopida и включена в подкласс Ostracoda.

Эта группа животных обладала небольшой (до 10 *мм*) двустворчатой, хитиново-известковистой тонкостенной, довольно примитивной раковиной с чертами, наследуемыми как лепердитиидами (очертания, наличие глазного бугра, положение аддуктора), так и «настоящими» остракодами. Не останавливаясь на детальном анализе строения остатков всех кембрийских ракообразных, следует отметить несомненную сборность группы, монографически обработанной Ульрихом и Бесслером, даже после исключения из нее типичных конхострак. Состав этой группы должен быть тщательно пересмотрен.

Отсутствие остатков мягкого тела кембрийских ракообразных сильно затрудняет их правильную систематизацию. Однако, судя по строению раковин, общность черт строения ряда их представителей (роды *Bradoria, Walcotella*) с лепердитиидами, с одной стороны, и — роды *Beyrichona, Cambria* — с палеокопидами, с другой стороны, очевидна. Несомненно, представители этих кембрийских ракообразных явились предками как вымерших впоследствии лепердитиид, так и вымерших (палеокопиды) и ныне живущих «настоящих» остракод.

Однако по строению раковин эти три группы — брадорииды, лепердитииды и «настоящие» остракоды — четко различаются одна от другой: брадорииды — раковины небольшие (до 10 *мм*) тонкие известковисто-хитиновые, примитивные, с не всегда четкими, часто острыми спинными углами, высота раковины часто превышает длину, которая нередко равна длине спинного края, глазной бугор развит не всегда и приближен к переднеспинному углу, мускульная система в зачаточном состоянии; лепердитииды — раковины крупные толстостенные, хитино-известковистые с четкими тупыми или прямыми спинными углами, постоянным присутствием отодвинутого вглубь глазного бугра и сложной своеобразной мускульной системой, длина раковины всегда превышает ее высоту и длину спинного края; остракоды — раковины мелкие хитиново-известковистые разнообразной формы, без глазного бугра, с небольшим числом мускульных тяжей, часто с резко проявляющимся половым диморфизмом.

Поэтому наиболее правильным будет рассматривать эти группы как самостоятельные единицы в пределах единой, общей для них систематической единицы. С этой точки зрения классификация остракодоидей, предложенная В. А. Ивановой (подкласс Ostracodoidea V. Ivanova, 1960; отряд Bradoriida Raymond, 1935; отряд Leperditiida Pokorny, 1953; отряд Ostracoda Latreille, 1806), представляется более естественной, чем система, принятая в Treatise on Invertebrate Paleontology (подкласс Ostracoda Latreille, 1806; отряд Archaeocopida Sylvester-Bradley, 1961; отряд Leperditicopida Scott, 1961; отряд Paleocopida Henningsmoen,

1953; отряд Podocopida Müller, 1894; отряд Myodocopida Sars, 1866). Представляется более правильным рассматривать брадориид, лепердитиид и остракод единицами равноценного систематического ранга. Объемы этих групп естественно различны, ввиду того, что первые две давно прекратили свое существование, а остракоды широко распространены и сейчас. Приравнивание отрядов Bradoriida и Leperditida отрядам Paleocopida, Podocopida и Myodocopida представляется таксономически неверным. Следует отметить, что и Сильвестер-Бредли, описавший в Treatise on Invertebrata Paleontology брадориид (=археокопид), отмечал самостоятельность этой группы по отношению к «настоящим» (он называет их «правильными») остракодам.

Что касается названий: для подкласса — Ostracodoidea V. Ivanova, 1960, и отрядов Bradoriida Raymond, 1935 (не Archaeocopida Sylvester-Bradley, 1961) и Leperditiida Pokorny, 1953 (не Leperditicopida Scott, 1961), то первое представляется номенклатурно вполне правильным и подходящим, а остальные должны быть оставлены в силу историчности, хотя название Archaeocopida, возможно, является лучшим, так как более полно отражает суть всей группы (и брадориид и бейрихонид и т. д.).

У раковин лепердитиид, как и у других остракодоидей, различают спинной, передний, задний и брюшной края. Спинной край прямой, длинный. Передний и задний края чаще имеют различные высоту и очертания. Передний конец всегда ниже заднего. Брюшной край в большей или меньшей степени косо выгнут. На более низком конце раковины более или менее отчетливый конический полый глазной бугорок. Позади него часто развивается борозда (обычно у изохилинид), более или менее косо идущая по отношению к спинному краю. Ближе к заднему концу у спинного края иногда обособляются более или менее высокие спинные бугры. В брюшной половине могут развиваться своеобразные брюшные выросты (шиповидные, килевидные или крыловидные). Различной формы вздутия часто присутствуют также на переднем и заднем концах створок.

У лепердитиид на брюшном участке вблизи края раковины на правой створке наблюдаются различного рода ямки; на левой — линзовидная площадка, отделяющаяся от остальной части створки невысоким узким валиком. По краю переднего и заднего концов створок у лепердитиид часто развивается узкое уплощение, различно заходящее на брюшной край, но не продолжающееся вдоль всей его длины. У изохилинид оно присутствует вдоль всего свободного края и иногда отделяется от остальной части створки более или менее глубокой бороздой. Поверхность створок обычно гладкая, иногда точечно-бугорчатая или точечно-ямчатая.

Правая створка представителей отряда Leperditiida всегда несколько больше левой и различно охватывает ее по свободному краю. Иногда охват осуществляется лишь на небольшом участке брюшного края. Однако по степени асимметрии створки лепердитиид четко разделяются на две группы: лепердитииды с резко асимметричной раковиной — левая и правая створки их неодинаковы как по величине и очертанию, так и по строению (лепердитоидное строение); у второй группы строение створок одинаковое, неравностворчатость очень незначительная, охват осуществляется лишь на узком участке брюшного края и при сомкнутых створках раковина кажется равностворчатой, двухстороннесимметричной (изохилиноидное строение).

Терминология морфологических элементов раковин представителей отряда Leperditiida почти не разрабатывалась. Некоторые данные имеются лишь у Е. М. Глебовской (1936) и у Сверца (1949). Попытка разобраться в строении Leperditiida и определить назначение различ-

ных морфологических элементов их раковин была предпринята автором на примере лепердитиид силура Сибирской платформы (Абушик, 1960).

Как видно из описания, строение раковин лепердитиид в целом довольно простое. Набор морфологических элементов небольшой и сводится к следующему списку.

Глазной бугор — более или менее отчетливый постоянно присутствующий в переднеспинной части створок полый изнутри бугорок, заключающий, вероятно, какой-то своеобразный орган зрения. Признак отряда.

Поперечная борозда — борозда, развитая позади глазного бугра, присутствующая обычно у изохилинид. Систематическое значение и назначение не вполне выяснено. Рассматривается как один из видовых признаков.

Спинной бугор — более или менее оттянутая кверху заднеспинная часть створок, различно возвышающаяся над спинным краем. Если развит, то присутствует на обеих створках. Спинные бугры возможно являлись воздушными мешками и служили понтонами для тяжелых раковин, способствуя плаванию. Признак рода.

Заднеспинное вздутие — продолговатое, более или менее отчетливое вздутие, развитое вдоль задней половины спинного края левой створки и некоторых представителей лепердитоидного строения. Е. М. Глебовская называла его «мозолью». Назначение и систематическое значение не вполне выяснено. Кегель (1933), Сверц (1949) придавали этому устройству значение родового признака. Мы (Абушик, 1960) по присутствию или отсутствию этого вздутия делили семейство Leperditiidae на два подсемейства: Leperditiinae и Herrmannininae.

Недавно на примере уральских лепердитиид нами было замечено, что подобное вздутие то присутствует, то отсутствует у представителей одного и того же вида [*Schrenckia grandis* (Schrenck)]. Возможно, что наличие этого вздутия является проявлением диморфизма у лепердитиид. Если это предположение подтвердится у других видов, то выделение рода *Herrmannina*, а следовательно, и разделение семейства Leperditiidae по этому признаку на два подсемейства придется признать неверным.

Брюшной вырост — в разной степени морфологически выраженный полый выступ в брюшной половине обеих створок. Выступы, вероятно, служили понтонами, облегчая плавание, а также препятствуя погружению в ил. Признак рода, возможно, подразделения более высокого ранга.

Краевое окаймление — уплощение, развитое по всему свободному краю (изохилиноидный тип строения) или только на переднем и заднем концах створок (лепердитоидный тип строения). Возможно, что здесь развивается порово-канальная зона современных остракод. Краевое окаймление является признаком семейства или подразделения более высокого ранга.

Прикраевая борозда — борозда, отделяющая краевое окаймление у некоторых форм изохилиноидного строения. Систематического значения не имеет.

Площадка охвата — загнутая внутрь, уплощенная, линзовидного очертания часть левой створки, перекрываемая брюшным краем правой створки. Признак семейства.

Рубец-упор — узкое, четкое, часто рубцевидное возвышение, ограничивающее площадку охвата. Служит упором для края правой створки.

Ямки-упоры — наблюдаемые снаружи ямковидные вмятины и соответствующие им с внутренней стороны зубчатые бугры или валики. Развиты на передне- и заднебрюшном участках правой створки

у форм лепердитоидного строения. Служили упорами для края левой створки. Один из родовых признаков. Возможно, признак семейства.

Ямки-замыкатели — наблюдаемые снаружи на краевом окаймлении точечные углубления и соответствующие им изнутри четкие круглые бугорки. Развиты у некоторых лепердитиид и древних изохилинид, преимущественно у форм со слабо развитой мускульной системой. Вероятно, являлись приспособлением для более плотного смыкания створок, облегчающим работу мускулов. Один из признаков рода.

К элементам внутреннего строения относятся замок и следы прикрепления мускулов.

Замок у лепердитиид еще недостаточно изучен и наблюдался лишь у некоторых представителей лепердитоидного типа строения. Известны два типа замочных устройств: «таксодонтное» (у представителей родов *Leperditia* и *Herrmannina*) и «эолепердитоидное» — у *Eoleperditia fabulites* (Conrad). Имеющийся в настоящее время материал позволяет констатировать, что замок у лепердитиид был слабо развитым, морфологически плохо выраженным и для целей систематики вряд ли применим.

Представители отряда Leperditiida обладали в основном крупными раковинами с массивными стенками. Для открывания и закрывания раковин, по-видимому, требовались значительные усилия. Это, по всей вероятности, обусловило сильное развитие мускулатуры и присутствие на раковинах представителей этих семейств большого количества мускульных бугорков (иногда нескольких сотен), свидетельствующих о наличии многочисленных мускульных тяжей. Все это является очень характерным признаком, резко отличающим их от других групп остракодоидей.

На раковинах лепердитиид можно различить четыре крупные группировки мускульных бугорков: 1) аддуктор; 2) шеврон; 3) передняя окологлазная группа; 2) переднеспинная группа.

След прикрепления аддуктора представляет собой четкий несколько вытянутый овал, состоящий обычно из округлых мускульных отпечатков в количестве от 50 до 200, которые, в свою очередь, могут состоять из более мелких бугорков. Признак отряда.

Шеврон располагается впереди аддуктора, непосредственно ниже глазного бугра. Различной величины и очертаний мускульные отпечатки этой группы, по-разному группируясь, образуют обычно треугольную площадку.

Шеврон присутствует не у всех лепердитиид. У ордовикских форм он не развит. Исследование бугорков этой группы показало, что величина шеврона, его очертания, количество составляющих его бугорков и план расположения последних относительно друг друга существенно меняются у различных групп лепердитиид и изохилинид. Характер всех перечисленных черт, однако, остается довольно постоянным у особей одного и того же рода и может быть принят в качестве одного из родовых признаков. Изучение этой группы мускулов требует дополнительных исследований.

Передняя окологлазная группа представлена скоплением мускульных бугорков овальных очертаний, располагающихся значительно впереди глазного бугорка, и рассеянными бугорками, обрамляющими его сверху. Мускульные бугорки переднеспинной группы значительно более мелкие, чем у всех предыдущих групп; в большом количестве присутствуют в переднеспинной части раковины, почти вплотную подступая к спинной линии. Обе эти группы бугорков присутствуют у всех наблюдаемых родов и видов. Изменения в расположении бугорков этой группы незначительные и трудноуловимые. Для целей дробного систематизирования эти группы мускулов непригодны. Они могут являться только признаком отряда.

Вопросы классификации лепердитиид начали разрабатываться лишь в последнее время, хотя сборность рода *Leperditia* была отмечена уже в 1933 г. Кегелем (Kegel, 1933) и в 1936 г. Е. М. Глебовской (Глебовская, 1936 б).

Первая попытка оценить систематическое значение некоторых особенностей строения лепердитиид принадлежит Сверцу (Swartz, 1949). В 1949 г. он разделил семейство Leperditiidae на два подсемейства: Leperditiinae (с типичным родом *Leperditia*) и Isochilininae (с типичным родом *Isochilina*). В 1954 г. Покорный установил самостоятельный отряд Leperditiida в составе одного семейства Leperditiidae.

При составлении «Основ палеонтологии» и дальнейших работ подсемейства, выделенные Сверцем, были нами повышены в ранге, а семейство Leperditiidae, в свою очередь, разделено на два подсемейства: Leperditiinae и Herrmannininae. Оба семейства представляли надсемейство Leperditiacea, которое, в свою очередь, вместе с надсемейством Aparchitacea составляло подотряд Leperditiida.

В справочнике по остракодам, вышедшем в 1961 г. в США, описание лепердитиид было произведено Скоттом. Этот исследователь оба семейства поместил в особый отряд Leperditicopida Scott, 1961. Разделение семейства Leperditiidae на два подсемейства признания не получило.

Анализируя весь имеющийся в литературе материал и многочисленные сборы лепердитиид ордовика, силура и девона, находящиеся у автора, следует отметить, что эта группа очень многочисленная, характерная, довольно разнородная и выделение ее в особый отряд закономерно и естественно. Присущими только ей чертами являются: крупные размеры, постоянное присутствие в определенном местоположении глазного бугра и особый характер мускульной системы.

Лепердитииды, как уже упоминалось, четко распадаются на две группы: 1) с резко асимметричной неравностворчатой раковиной и коротким краевым окаймлением и 2) с почти равностворчатой, двустороннесимметричной раковиной, краевое окаймление у которой развито по всему свободному краю. В настоящее время эти группы соответствуют двум семействам: Leperditiidae и Isochilinidae. В дальнейшем они, вероятно, должны быть переведены в ранг более высокого подразделения. Следует отметить, что в связи с выделением лепердитиид в отдельный отряд установление крупных таксономических единиц среди них требует дальнейших дополнительных исследований. Необходимость переоценки таксономической значимости ряда признаков очевидна. Семейство Leperditiidae в настоящем понимании, например, очень обильно и разнородно. В нем устанавливается несколько групп родов, представляющих собой филогенетические ряды, которые могут рассматриваться как самостоятельные семейства: ряд *Eoleperditia — Sibiritia — Schrenckia*; ряд *Anisochilina — ?Mölleritia* и др. Семейство Isochilinidae более однородно, но и в нем также с достаточной определенностью намечаются группы, которые вполне могут отвечать рангу семейства: бороздчатые (ряд *Isochilina — Hogmochilins — Gibberella*) и безбороздчатые (*Sollenella*) изохилиниды.

Основным признаком для выделения родов в этой группе является общий план строения раковины, т. е. развитие спинных бугров, брюшных выростов, характер и количество ямок-упоров и ямок-замыкателей, степень выраженности и строение краевого окаймления, характер расположения продольной оси (параллельно или наклонно по отношению к спинному краю).

Важным вспомогательным признаком служит план расположения мускульных бугорков в шевроне и его величина.

Основным видовым признаком является очертание створок, форма и положение брюшных выростов и спинных бугров, характер выпуклости

раковины. Наличие скульптуры на поверхности створок является второстепенным видовым признаком.

Схема классификации лепердитиид в настоящее время может быть представлена в следующем виде:

Отряд Leperditiida Pokorny, 1953

Семейство Leperditiidae Jones, 1856

Подсемейство Leperditiinae Iones, 1856

? Род *Eoleperditia* Swartz, 1949

Род *Sibiritia* Abushik, 1958

Род *Schrenckia* Glebowskaja, 1949

Род *Heterochilina* Poulsen, 1937

Род *Tollitia* Abushik, 1960

Род *Kiaeria* Glebowskaja, 1949

Род *Leperditia* Rouault, 1851

Род *Briartina* Kegel, 1933

Подсемейство Herrmannininae Abushik, 1958

Род *Anisochilina* Teichert, 1937

Род *Chevroleperditia* Swartz, 1949

Род *Herrmannina* Kegel, 1934

Род *Bispinitia* Abushik, 1962

? (Род *Paenaequina* Solle, 1936)

Род *Mölleritia* Abushik, 1958

Семейство Isochilinidae Swartz, 1949

Род *Isochilina* Jones, 1858

Род *Teichochilina* Swartz, 1949

Род *Hogmochilina* Solle, 1935

Род *Dichogmochilina* Teichert, 1937

Род *Swartzochilina* Scott, 1958

Род *Gibberella* Abushik, 1958

Род *Sollenella* Abushik, 1960

? (Род *Holtedahlites* Solle, 1935)

Судя по характеру строения раковин лепердитиид, эти животные, по всей вероятности, вели свободно плавающий образ жизни, возможно, преимущественно придонный. Причем плавание их было не произвольным, а управляемым. Об этом свидетельствует обтекаемость раковин, развитие на них направленных также обтекаемых выростов (род *Kiaeria*). Сильная вздутость створок, развитие бугров, полых выростов говорят о вероятном наличии у этих животных полых пространств, являющихся воздушными мешками, своеобразными «понтонами». Это делает массивную раковину более легкой и способствует ее плаванию.

Раковины лепердитиид встречаются в карбонатных, карбонатно-глинистых, глинистых и реже песчанистых осадках бассейнов, по-видимому, различного солевого режима. Наиболее разнообразны остатки лепердитиид в отложениях нормально морской солености: в известняках с небольшой примесью глинистого материала. В известняках они встречаются вместе с брахиоподами, трилобитами, гастроподами и другими морскими организмами. Но очень часто остатки лепердитиид нацело слагают известняки, образуя остракодовые прослои.

Изменение солевого режима в сторону повышения солености сказывалось в упрощении строения раковин (тонкостенные гладкие раковины с минимальным количеством морфологических дополнений — роды *Leperditia, Herrmannina)* и обеднении состава комплексов.

Характер влияния на лепердитиид опреснения бассейнов выяснен слабо. Однако любопытно нахождение остатков этих животных в большом количестве и сравнительном однообразии в темных, почти черных,

глинистых слабо карбонатных осадках верхнего силура, нижнего и среднего девона Урала, Новой Земли, Таймыра, Средней Азии. Возможно, что это говорит о некотором опреснении водоемов.

Первые лепердитииды известны уже с раннего ордовика. Последние их представители характеризуют поздний девон. К началу каменноугольной эпохи лепердитииды, вероятно, полностью вымерли. Достоверных сведений о существовании представителей этой группы в карбоне нет.

Эволюционное развитие лепердитиид представляется в следующем виде.

У ордовикских лепердитиид раковина была небольшой (до 10 *мм*), сравнительно тонкостенной, со слабо выраженными морфологическими элементами: глазной бугор был неотчетливым, краевое окаймление — слабо развитым, выросты и вздутия — слабо дифференцированными. Мускульное устройство было маломощным: мускульные тяжи присутствовали в небольшом количестве, причем были развиты не все группы (группа шеврона отсутствовала).

В силуре лепердитииды достигли расцвета. Остатки их наблюдаются в отложениях всех ярусов в большом количестве и разнообразии. Силурийские лепердитииды имели уже крупную толстостенную раковину с хорошо развитыми глазным бугром и краевым окаймлением, осложненную разнообразными морфологическими элементами. В верхнем силуре раковины представителей этой группы были наиболее сильно морфологически дифференцированными. В родовом и видовом отношениях силурийские лепердитииды наиболее разнообразны.

В девонское время лепердитииды продолжали существовать в изобилии, но в меньшем разнообразии. В среднедевонское время наблюдается новая вспышка в развитии этой группы: раковины их достигали громадных размеров (до 80 *мм*), глазные бугры были очень крупными, мускульное устройство было очень мощным — насчитывается до 600 мускульных отпечатков, раковины были сильно скульптированными.

В позднедевонское время лепердитииды резко уменьшаются в размерах, присутствуют в небольшом количестве и крайнем однообразии. К концу девона эта группа полностью вымирает.

Таким образом, по морфологии раковин и строению мускульной системы можно судить о времени существования той или иной группы лепердитиид, а датировку возраста проводить по родовым комплексам.

Исключая роды широкого вертикального распространения, среди лепердитиид могут быть намечены следующие, указанные в таблице, сменяющие друг друга во времени родовые группы и отдельные роды.

Таблица

Распространение лепердитиид в ордовике — девоне

Время		Род
Девон	поздний	*Mölleritia* (мелкие)
	средний	*Mölleritia* (крупные)
	ранний	Gen. nov.
Силур	поздний	*Schrenckia, Kiaeria, Bispinitia*
	ранний	*Sibiritia, Gibberella*
Ордовик	поздний	? *Eoleperditia*
	средний	*Eoleperditia, Isochilina*
	ранний	*Heterochilina, Isochilina*

Видовые комплексы разных регионов еще слабо изучены. В пределах одной провинции устанавливается четкая стратиграфическая при-

уроченность видовых ассоциаций и отдельных видов: *Sibiritia norilskensis* Abushik для верхов лландовери Сибирской платформы и Таймыра; *Sibiritia kotelnyensis* (Toll) для венлока этих же областей; *Schrenckia lindströmi* Schmidt для гребенского горизонта Урала и Новой Земли и др. Проясняется также возможность установления зональных форм широкого горизонатального распространения: группа «*Leperlitia elongata*» и «*Leperditia scalaris*» — верхи силура Европы, Азии, Северной Америки и др.

В заключение следует отметить, что уже в настоящее время при стратифицировании лепердитииды подчас играют далеко не последнюю роль. Однако эта группа еще слабо изучена. Систематическое изучение ее еще только начато. Ввиду морфологического однообразия раковин лепердитииды трудны в обработке. Особенности строения раковин (различное строение правой и левой створок, стадийность развития) требуют массового материала хорошей сохранности. Обязательно наличие не только обеих створок разных стадий роста из каждого местонахождения, но необходимо также присутствие неповрежденного внешнего хитинового слоя для изучения следов прикрепления мускулов.

Широкое распространение лепердитиид в палеозойских отложениях, многочисленность находок их в разнофациальных образованиях и достаточно быстрая изменчивость во времени свидетельствуют о существенной биостратиграфической значимости этих организмов и необходимости их тщательного изучения. Тем более, что часто находки остатков лепердитиид не сопровождаются находками других организмов и датировка отложений нередко зависит лишь от этих форм. Поэтому для решения ряда стратиграфических задач необходимо дальнейшее выявление комплексов этих организмов и выяснение закономерностей их вертикального и горизонтального распространения.

ЛИТЕРАТУРА

Абушик А. Ф. 1958. Новые роды и виды остракод. Микрофауна СССР, сб. IX.— Труды ВНИГРИ, вып. 115.

Абушик А. Ф. 1960. Силурийские остракоды Сибирской платформы. Биостратиграфия палеозоя Сибирской платформы. Ордовик и силур.— Труды ВСЕГЕИ, т. 39, вып. 6.

Глебовская Е. М. 1963а. Силурийские Ostracoda северо-западных берегов Новой Земли.— Труды Арктического ин-та, т. LVIII.

Глебовская Е. М. 1936б. Силурийские остракоды СССР. Палеонтология СССР, т. I, ч. II.

Глебовская Е. М. 1949. Атлас руководящих форм силура СССР. Остракоды.

Иванова В. А. 1960. О происхождении и филогении остракодоидей.— Палеонт. журн., № 3.

Основы палеонтологии. Членистоногие. Трилобитообразные и ракообразные. 1960.

Kegel W. 1933. Zur Kenntnis paläozoischen Ostracoden. 3, Leperditiidae aus dem Mitteldevon des Rheinischen Schiefergebirges.— Preuss. Geol. Landes, Jahrb., Bd. 53.

Pokorny V. 1954. Zaklady zoologicke mikropaleontologie.

Raymond P. E. 1935. Leanchoidea and other Mid-Cambrian Arthropoda.— Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll., v. 76, N 6.

Swartz F. M. 1949. Muscle marks, hinge and overlap features and classification of some Leperditiidae.— J. Paleont., v. 23, N 3.

Treatise on Invertebrate Palaeontology. 1961. Part Q. Arthropoda 3. Crustacea. Ostracoda. Lawrence, Kansas.

Ulrich E. O. and Bassler R. S. 1931. Cambrian bivalved Crustacea of the order Conchostraca.— Proc. U. S. Nat. Mus., v. 78, art. 4.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ НАУК О ЗЕМЛЕ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ
Вып. 8 Отв. редактор *Д. М. Раузер-Черноусова* 1964 г.

М. И. МАНДЕЛЬШТАМ и Ю. Н. АНДРЕЕВ
(Таджикская Комплексная лаборатория ВНИГНИ)

СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ И ПУТИ ДАЛЬНЕЙШИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ИСКОПАЕМЫХ ОСТРАКОД ПОДОТРЯДА PODOCOPINA

Систематическое изучение ископаемых остракод, начавшееся в СССР в 30-х годах, ныне достигло такого уровня, когда накопившийся большой материал позволяет перейти к методическому изучению и систематизации этой палеонтологической группы. Остракоды имеют такое же значение, как и другие важнейшие группы палеонтологических остатков. Судя по большому количеству работ, появившихся в последние 10—15 лет в разных странах, внимание к изучению остракод все более возрастает. В «Основах палеонтологии» (1960), а вслед за тем и в «Treatise on Invertebrata Paleontology» (1961) подведен итог нашим знаниям, однако значительная разница в понимании многих вопросов морфологии и систематики в двух этих работах наглядно показывает, что все же на сегодняшний день мы не имеем удовлетворительной основы для решения многих проблем изучения группы.

СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ СИСТЕМАТИКИ ПОДОТРЯДА PODOCOPINA И МОРФОЛОГИИ ЕГО ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ

Подотряд Podocopina Sars, 1866, в настоящее время изучен значительно лучше других подотрядов подкласса остракод, так как морфология и систематика современных его представителей детально исследовались многими зоологами, начиная от О. Мюллера (Muller, 1776) и кончая фундаментальными работами Г. Мюллера (Muller, 1894, 1912), Сарса (Sars, 1929) и Бронштейна (1947). Этот подотряд был первым классифицирован на основе строения конечностей и половых органов самого животного, однако строение раковины, как правило, зоологами не изучалось, что затрудняет ныне создание естественной классификации ископаемых остракод. До сих пор отсутствуют критерии выделения отрядов, подотрядов и надсемейств. Определение подсемейств и родов также во многом схематично и противоречиво. Недостаточно разработаны и оценены критерии выделения видов и внутривидовых категорий. Но, с другой стороны, раковина представителей многих родов является столь характерным признаком, что несмотря даже на отсутствие в нашем распоряжении мягких частей животного позволяет безошибочно определять ее родовую принадлежность.

Такие роды, как *Bairdia*, *Darwinula*, представители семейства Cypridae и другие обладают сравнительно простой, гладкой раковиной и существуют в течение большого промежутка времени. Тем не менее раковины большинства других родов, особенно морских Cytheracea, по слож-

ности своего строения и богатству структурных форм не имеют себе равных не только среди остракод, но и других беспозвоночных. И все же, несмотря на столь большое количество морфологических признаков раковины остракод, общей оценки и единого взгляда на их таксономическое значение не существует.

Нижеприведенная таблица иллюстрирует взгляды различных авторов в четырех основных работах последних лет, посвященных вопросам систематики.

Таблица

Система подотряда Podocopina у различных авторов

Pokorny, 1958	Mertens, 1958	Mandelstam, 1960	Swain, 1961 «Treatise»
Macrocyprididae Bairdiidae Cyprididae Cytheridae Darwinulidae	Quassilitacea Bairdiacea Cytheracea Cypridacea	Thlipsuridacea Healdiacea Volganellacea Cytheracea Cypridacea Bairidiacea	Bairdiacea Darwinulacea Cypridacea Cytheracea

Главным отличительным признаком подотряда по диагнозу Сарса было наличие у представителей Podocopina, приспособленных для плавания вторых антенн. Наряду с этим Сарс придавал большое значение и форме раковины, особенно ее очертаниям и характеру перекрывания створок. Первоначально Сарс отнес к выделенному им подотряду семейства Cyprididae и Cytheridae. Позднее (Sars, 1888) род *Bairdia* был выделен им из циприд в самостоятельное семейство, а Брэди и Норман (Brady and Norman, 1889) отнесли к этому подотряду семейство Darwinulidae.

Как видно из выше приведенной таблицы, в подотряд Podocopina твердо входят лишь те надсемейства, которые были включены туда Сарсом сначала в качестве семейств. Что же касается надсемейств Quassillitasea, Thlipsuridacea и Healdiacea, то помещение их в данный подотряд или выделение в новый подотряд, как это делает Сильвестер-Бредли (1961) в американском «Treatise», требует дальнейших исследований, и поэтому мы рассмотрим здесь подотряд Podocopina в объеме, выделенном Сарсом в 1888 г. и дополненном Брэди и Норманом в 1889 г., т. е. в объеме четырех надсемейств — Bairdiacea, Cypridacea, Cytheracea, Darwinulacea.

В систематическом отношении из всех четырех надсемейств подотряда наиболее хорошо изучены Cytheracea и Cypridacea и в меньшей степени Darwinulacea и Bairdiacea. Классификация надсемейств и семейств до недавнего времени строилась на основании характера расположения мускульных бугорков (признак надсемейства) и их количества (признак семейства). Причем аномальное строение мускульного поля оценивалось нами как рекапитуляция в пределах того или иного семейства (Мандельштам, 1960). Однако появление в последнее время ряда зарубежных исследований (см. «Treatise», 1961) изменило это положение в том смысле, что из семейств Cytheridea и Cypride выделен ныне ряд новых семейств, даже несмотря на то, что анатомическое строение цитерид и циприд, детально изученное Г. Мюллером, Сарсом и Бронштейном, не дало им в свое время оснований для повышения таксономического ранга существующих категорий или выделения новых таксонов. И, с другой стороны, если идти по пути образования новых семейств в цитеридах и ципридах, как это делают авторы «Treatise», то нужно было бы сначала дать оценку признаков семейственной группы, чего авторы этой работы, к сожалению, не сделали. Вообще случаи аномального строения

мускульного поля, часто встречающиеся среди морских и солоноватоводных цитерацей, как, например, у нижнемелового рода *Isocythereis*, еще не объяснены. Но при всем этом, все же форма раковины является почти всегда столь характерным признаком, что преуменьшать ее значение никак не следует, тем более, что и систематика, основанная на строении конечностей, может в ряде случаев оказаться поколебленной, так как их строение у ряда родов сильно подвержено экологическому влиянию. Значительные элементы субъективизма привносятся зачастую и в выделение подсемейств, в частности у Cytheracea. Существующее мнение о таксономическом значении глазного пятна как признака подсемейства у некоторых групп цитерид не поддерживается многими исследователями, которые объединяют в одно подсемейство раковины с глазным пятном и без такового (Grekoff, 1962). Что касается родовых признаков, то они наиболее разработаны для замковых остракод и совершенно плохо изучены для семейств Darwinulidae, Bairdiidae, Macrocyprididae.

Замок остракод представляет особый интерес, однако состояние изученности этого морфологического признака недостаточно освещено в нашей литературе, поэтому мы постараемся более подробно разобрать здесь этот вопрос.

Важное значение замка для родовой диагностики отмечается ныне почти всеми авторами. Но вместе с тем появляются все новые данные о том, что одного этого признака недостаточно для выделения рода, что отмечает Левинсон (Levinson, 1957), Покорный (Pokorny, 1958), Мандельштам (1960), Ханаи (Hanai, 1961) и др.

Происхождение подокопидных замков до сих пор не выяснено. Келлет (Kellett, 1943) установила, что широко дифференцированные роды Cytheracea предполагают полифилетическое происхождение замков. Она показала сходство замков пермского рода *Basslerella* и рода *Cytherura*. Трибель (Triebel, 1954) отмечал сходство меродонтных замков с замком рода *Ponderodictya*. Сильвестер-Бредли (Sylvester-Bradly, 1956) предполагал, что первые цитериды произошли в конце палеозоя от одного или нескольких предков, принадлежавших надсемейству Quassillitacea, имевших лофодонтный замок. По мнению М. И. Мандельштама (1960), цитериды произошли от Hollinidae, однако наличие замка у последних не установлено. По всей вероятности, предками Cytheracea являются представители подсемейства Tomiellinae, Iniellinae, Sinusuellinae и сем. Permianidae, имеющие простой прионодонтный и лофодонтный замки.

Филогенетическую трансформацию замка от меродонтного через энтомодонтный к амфидонтному впервые продемонстрировал Сильвестер-Бредли (1948) на примере юрского *Oligocythereis*, мелового *Cythereis* и третичного *Trachyleberis*, что явилось исключительно важным доказательством эволюции замков у подокопин. Это положение было подтверждено авторами на примере трансформации меродонтного замка верхнеюрского и нижнемелового рода *Protocythere* через постеромеродонтный замок рода *Posteroprotocythere* к амфидонтным замкам родов: *Protoveenia, Cytherettinella (Procytherettina)* и *Veenia*. В своих фундаментальных работах по морфологии остракод Трибель (Triebel, 1950, 1954) сделал очень важное заключение, что замок у Cytheracea является полифилетическим образованием. Это были первые данные о наличии параллелизма в эволюции замков.

Не отрицая развития замков у подокопин, А. В. Швейер (1940, 1949) понимал это явление чисто метафизически, утверждая, что «сколько разных замков — столько разных родов». В настоящее время это положение значительно устарело, так как нам известны многочисленные случаи конвергентного и дивергентного развития этого признака.

В своей большой и весьма ценной работе по изучению замковых остракод Японии Ханаи (Hanai, 1961) суммировал все данные об этом важ-

ном морфологическом признаке и пришел к выводу, что замок является эволюционирующим образованием и может изменяться как в пространстве, так и во времени. Поэтому таксономическая группировка их должна быть основана на последовательных сериях, сгруппированных в соответствии с морфологической близостью замков, а классификация остракод должна строиться с учетом всех признаков раковины, так как бывают случаи, когда изменения в замке не удается уловить даже в разных таксонах, как, например, у верхнетретичных и современных *Cytherura* и *Cytheropteron* Японии. По нашему мнению, изменения замка можно принимать за родовой признак только внутри непрерывного филогенетического ряда, так как форма раковины обычно более устойчивый морфологический признак, чем замок. При этом необходимо учитывать устойчивость этих изменений, так как известны случаи отклонения в строении замка (в узком временном интервале) у представителей одного и того же рода, как, например, у американских и среднеазиатских представителей рода *Orthonotacythere*. Первые из них имеют ясно дифференцированные краевые отделы, а вторые — почти недифференцированные меродонтные замки.

Если считать замок как основной признак подсемейства, то это ведет к грубым искажениям естественной систематики, что видно на примере работы Бероушека (Beroušek, 1952).

В отношении признаков видового и внутривидового порядка также существует масса нерешенных вопросов. Критерии видовой диагностики являются особенно важной стороной практического использования подокопин, так как большинство их родов имеет значительное вертикальное распространение. В настоящее время для диагностики вида привлекается лишь один морфологический критерий, причем используется он весьма односторонне. Так, например, видовые определения гладкостворчатых дарвинул, бэрдиид и отчасти циприд основываются главным образом только на контуре раковины и характере перекрывания створок. Однако в силу значительной изменчивости этих признаков создается большое количество искусственных видов, повторное определение которых является провизорным, так как исследований, посвященных анализу пределов видовой изменчивости, у остракод не производилось. Очень слабо изучен половой диморфизм и совсем не изучен сезонный полиморфизм подокопин. Видовое значение многих скульптурных форм у Cytheracea также недостаточно выяснено, поэтому, например, наличие мелких шипов на концах раковины принимается за видовой признак, или просвечивание створок раковины отмечается в видовом диагнозе и т. д. Вследствие этого изучение видовых признаков должно проводиться только внутри рода.

Морфология и систематика подокопин требует дальнейшего углубленного изучения и, как указывал А. Швейер (1949), детальное исследование раковины современных и ископаемых остракод даст все новые и новые таксономические признаки для создания естественной систематики этого подотряда.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПОДОТРЯДА PODOCOPINA

Хотя тенденция выделения новых родов с узким временным интервалом жизни в последнее время сильно усилилась, все же подокопины далеко еще не достигли такой степени изученности как фораминиферы.

Из анализа всей отечественной и иностранной литературы по подокопинам видно, что по наиболее хорошо изученным морским цитеридам уже сейчас можно производить межконтинентальную корреляцию мезозойских отложений в пределах надъяруса, а иногда и яруса. Внутри одной или двух соседних зоогеографических провинций можно уверенно

производить корреляцию внутри яруса, а в локальных областях, как например, в мелководных меловых отложениях Афгано-Таджикской депрессии, цитериды дают самую детальную биостратиграфию. Некоторые роды и родовые группы цитерид прекрасно переносят опреснение или осолонение бассейна и в отложениях, где фораминиферы сильно угнетены или вовсе отсутствуют, первые представлены богатыми ориктоценозами. Чрезвычайная способность к адаптации таких родов делает их ценным материалом при корреляции отложений, образовавшихся в бассейнах с изменяющимися гидрогеологическими условиями, например дельтовых фаций.

Значение бэрдиид для стратиграфии мезозоя и кайнозоя еще не столь велико, в сравнении с цитеридами, но для палеозоя они играют существенную роль и, как показали работы Зона (Sohn, 1960) и других американских исследователей, при достаточно скрупулезной методике работы, бэрдииды могут успешно применяться для создания детальной стратиграфии.

Остракоды надсемейства Cypridacea играют наиболее существенную роль в биостратиграфии континентальных и солоноватоводных отложений кайнозоя, где доминируют над другими ископаемыми остатками. По работам Грекова (Grekoff, 1957), Свайна (Swain, 1946), Любимовой (1955), Шнейдер (1960), Мандельштама (1947) и др. можно судить, что мезозойские циприды также приобретают большое значение для стратиграфии континентальных толщ, наряду с дарвинулидами, которые встречаются в массовом количестве в отложениях перми, триаса и юры Волго-Уральской области, Кузнецкого бассейна, Северного Казахстана и других районов.

Экология современных и ископаемых подокопин еще очень слабо изучена, тем не менее они могут быть с успехом использованы при палеогеографических исследованиях, так как практически встречаются во всех видах осадков, вплоть до гипсоносных толщ и являются биономически важной группой фауны.

В связи с бентонным образом жизни, строение подокопин прямо или косвенно зависит от природы дна, и, видимо, этим объясняется наличие у подокопин большого количества реккурентных форм. Сам факт нахождения в мезозойских и кайнозойских морских отложениях богатых комплексов остракод говорит о прибрежном (до 50 *м*) или мелководном (до 200 *м*) образовании этих осадков. Сильное обеднение комплексов скульптированными формами, появление многих характерных солоноватоводных родов и видов говорит об изменении солевого спектра, и, наоборот, богатство скульптированных форм свидетельствует о приближении нормально морских условий. Взаимоотношение планктонных фораминифер и остракод, в котором первые обнаруживают уменьшение в количестве и угнетенность, а вторые прогрессивный рост популяций, является важным фактором восстановления древней береговой линии, а на основании изучения онтогенеза, сезонного полиморфизма и миграции видов можно делать палеоклиматические построения. Таким образом, уже современное состояние изученности рассматриваемой группы остракод позволяет успешно применять ее в практических целях.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ И ЗАДАЧИ ДАЛЬНЕЙШИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ОСТРАКОД ПОДОТРЯДА PODOCOPINA

В методике научной и технической обработки материала мы еще, к сожалению, отстаем от лучших зарубежных исследований. Все еще недостаточно уделяется внимание палеоэкологии, морфологии и систематике подокопин. При обработке массового материала не применяются

точные биометрические методы (вариационная статистика), что зачастую ставит нашу работу в зависимость от субъективных представлений, вырабатывающихся у палеонтологов на основе более или менее длительной работы с группой, особенно при изучении нескульптированных форм.

Существующая методика изображения и описания типов также не соответствует нынешнему уровню изученности группы, который требует изображения не только типового экземпляра, но, по возможности, и уклоняющихся форм. Конечно, типологический метод выделения видов пока господствует в палеонтологии и мы в своей работе обязаны придерживаться этого метода, но изучению популяции также должно уделяться постоянное внимание. Большим тормозом в этом деле является неумение применять фотографирование раковины и деталей ее строения, из-за чего мы часто прибегаем к малообъективному, и, кстати сказать, дорогому методу зарисовок, в то время как за рубежом он применяется как подсобный.

При описании типов нужно твердо придерживаться единообразия. Однако в этом вопросе нам мешает неразработанность терминологии морфологических признаков раковины, что ведет, с одной стороны, к недооценке некоторых из них и, с другой — к неоднозначному использованию самой терминологии.

Методика отбора остракод из естественных обнажений, подробно описана в ряде руководств. Необходимо отметить, что даже в совершенно однородных слоях раковины остракод зачастую образуют резко неравномерные скопления, поэтому «вслепую» взятые образцы часто не содержат их. Для палеонтолога, специализирующегося по остракодам, важно изучить в непрерывных разрезах точное распределение и особенности филогенетического развития видов, а также их взаимоотношение с типами осадков; поэтому личное участие палеонтолога при отборе образцов на остракоды представляется нам весьма обязательным.

Обработка мягких пород с целью извлечения микрофауны общеизвестна. Гораздо труднее обстоит дело с извлечением остракод и фораминифер, в том числе из твердых карбонатных пород. Существующие методики их обработки или слишком громоздки или малоэффективны, определение же подокопин в шлифах возможно производить лишь в отложениях, где они очень хорошо изучены. Последующая подготовка каждого объекта к исследованию, в частности к фотографированию, должна основываться на тщательном выявлении всех признаков раковины и их воспроизведении. Проводящиеся нами опыты по фотографированию остракод и фораминифер показывают, что в 90% случаев без проведения тщательной предварительной обработки объекта нельзя получить качественного изображения. Из многих методик такой обработки раковины, подробно описанных в работах Левинсона (1951) и Трибеля (1958), наибольшего внимания заслуживает метод покрытия раковины тонкой пленкой металлического серебра.

Мы считаем, что внедрение в микропалеонтологическую практику наиболее современной техники иллюстрации является самой насущной задачей советской микропалеонтологии, без чего невозможно вести работу на современном научном уровне и снизить стоимость микропалеонтологических исследований.

Дальнейшее изучение подокопидных остракод должно вестись в двух основных направлениях.

1. Накопление фактического материала должно возможно полнее охватывать региональные стратиграфические единицы во всех зоогеографических провинциях. Необходимо шире использовать остракоды при проведении детальных стратиграфических работ, составлении опорных палеонтолого-стратиграфических монографий и при палеогеографическом

картировании, в особенности континентальных и солоноватоводных отложений.

2. Усиление внимания к морфолого-систематическим работам с привлечением всех критериев систематики и оценкой их значения для той или иной группы подокопин. Особое внимание следует уделять вопросам валидности признаков, их устойчивости в пространстве и времени, для чего необходимо изучать не только ископаемые, но и современные остракоды в океанографических экспедициях и на биологических станциях.

Методика исследований также должна быть улучшена. Вместо поверхностного описания и изображения типов нужно применять современные методы иллюстрации и биометрические исследования. Целесообразно воздержаться от описания новых таксонов, если не имеется достаточно широкого и хорошо сохранившегося материала. Практика описания новых видов по одной имеющейся створке должна быть изжита.

В связи с тем, что Госгеолкомом СССР принято постановление о создании Всесоюзной палеонтологической картотеки, необходимо начать ревизию всех описанных видов, и в этом отношении особенно важно издание серии «Ископаемые остракоды СССР», первый том которого (семейство Cyprididae) вышел в 1963 г.

Типовые коллекции остракод должны быть сосредоточены в соответствующих учреждениях и тщательно храниться.

В заключение нужно отметить, что координированная работа палеонтологов, изучающих остракоды, в значительной степени облегчит выполнение многих задач, способствующих успешному изучению группы и ее использованию в практических целях.

ЛИТЕРАТУРА

Бронштейн З. С. 1947. Фауна СССР. Ракообразные. Ostracoda пресных вод; т. 2, вып. 1. Изд-во АН СССР.

Любимова П. С. 1955. Остракоды мезозойских отложений Волго-Уральской области.— Труды ВНИГРИ, нов. сер., вып. 84.

Основы палеонтологии. 1960. Членистоногие — трилобитообразные и ракообразные. Под редакцией Н. Е. Чернышевой.

Кашеварова Н. П. 1960. Остракоды верхнепермских континентальных отложений северо-востока Европейской части СССР. Дочетвертичная микропалеонтология.— Докл. сов. геологов на XXI сессии МГК.

Мандельштам М. И. 1947. Ostracoda из отложений средней юры полуострова Мангышлака.— Сборник по микрофауне нефтяных месторождений Кавказа, Эмбы и Средней Азии. ВНИГРИ, стр. 239—255.

Мандельштам М. И. 1960. Систематика остракод. Надсемейство Cytheracea. Дочетвертичная микропалеонтология. Докл. сов. геологов на XXI сессии МГК.

Швейер А. В. 1940. К систематике и классификации ископаемых Ostracoda.— Докл. АН СССР, нов. сер., т. 29, № 2, стр. 172—176.

Швейер А. В. 1949. Основы морфологии и систематики плиоценовых и постплиоценовых остракод.— Труды ВНИГРИ, нов. сер., вып. 30.

Шнейдер Г. Ф. 1960а. О филогении и систематике семейства Cypridae. Дочетвертичная микропалеонтология. Докл. сов. геологов на XXI сессии МГК.

Шнейдер Г. Ф. 1960б. Фауна остракод нижнетриасовых отложений Прикаспийской низменности АН СССР.— Труды КЮГЭ, вып. 5.

Benson R. H. 1959. Ecology of Recent Ostracodes of the Todos Santos Bay Region. Baja California, Mexico. Univ. Kansas.— Paleont. Contr., Arthropoda, art. I, p. 1—80, pls. I—II, figs. 1—20.

Beroušek F. 1952. Prispevek k systemu a klasifikaci fosilnich ostrakod.— Sbornik UUG. 19, odd. pal. p. 153—182.

Brady G. S. and Norman A. N. 1889. A monograph of the marine and freshwater Ostracoda of the North Atlantic and of Northwestern Europe. Section I. Podocopa.— Roy. Dublin Soc., Sci. Trans. ser. 2, v. 4, p. 63—270. pl. 8—23.

Grekoff N. 1957. Ostracodes du Bassin du Congo I. Jurasique superleur et cretace inferieur du Nord du Bassin. Tervueren Belgium, Musée Royal du Congo Belge.— Ann. Sci. Geol., v. 19.

Grekoff N. 1962. Sur le genere d'ostracodes Ovocytheridea Grekoff, 1951.— Rev. Micropaleont., v. 5, No 2, p. 115—122.

Hanai T. 1961. Studies on the Ostracoda from Japan hingement.— J. Faculty of Science, Univ. Tokyo, Sec. II, v. XIII, Part , p. 345—377.
Howe H. V. 1962. Ostracod taxonomy. Louisiana state Universiti Press.
Kellett B. 1936. Carboniferons Ostracodes.— J. Paleont., v. 10, No 8, p. 769—784.
Levinson S. A. 1950. The hingement of Paleozoic Ostracoda and its bearing on orientation.— J. Paleont., v. 27, No 6, p. 761—799.
Morkhoven F. P. C. N. van et Wagner C. W. 1958. Quelques considerations sur L'etude des Ostracodes Genozoigues d'Europe occidentale.— Rev. Micropaleont., v. 1, No 2.
Mertens E. 1958. Zur Kenntnis der Ordnung Ostracoda (Crustracea) I. Tabellarische Ubersicht uber den derzeitigen Stand der Systematik.— Geol. Jb., Bd. 75, s. 311—318.
Morris R. W. A new concept in ostracod taxonomy.— Micropaleont. v. 4, No 6, p. 341—346, t.-f. 1—8.
Muller O. F. 1776. Zoologiae Danicae Prodromus, seu animalium. Daniae et Norvegiae indigenarum characters, nomina, et synonyma imprimis popularium.— Havniae, v. 8.
Muller G. W. 1894. Die Ostracoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meerabschitte.— Fauna und Flora Neapel, Mon. 21.
Muller G. W. 1912. Ostracoda in das Tierreich. Eine Zusammenstellung und Kennzeichunung der rezenten Tierformen.— In Auftrage der Konigl. Preuss. Akad. Wiss., Lief. 31.
Pokorny V. 1958. Grundzuge der Zoologischen Mikropalaeontologie. Bd. II.
Sars G. O. 1866. Oversight of Norges marine Ostracoder. Forhandlinger i videnskabsselskabet.
Sars G. O. 1888. Nye Bidrag til Kundskaben om Middlehavets Invertebratfauna. 4. Ostracoda Nediterranea.— Arch. Math. Naturvidenskab, v. 12.
Sars G. O. 1929. An account of the crustacea of Norway Ostracoda.— Bergen Mus., pt. XV—XVI.
Sohn I. G. 1949. Hinge Mechanism of Paleozoic Ostracoides.— J. Paleont., v. 23, No 6, p. 691.
Sohn I. G. 1960. Paleozoic Species of Bairdia and Related Genera.— Geol. Survey Prof. Paper 300-A.
Sylvester-Bradley P. C. 1948. The ostracoda Genus. Cythereis.— J. Paleont., v. 22, No 6, p. 792—797.
Sylvester-Bradley P. C. 1956. The structure evolution and nomenclature of the ostracod hinge.— Bull. British Mus. (Nat. History). Geol. v. 3, No. 1, p. 1—21, pls. 4.
Swain F. N. 1946. Middle Mesozoic nonmarine Ostracoda from Brazil and New-Mexico.— Paleontol. J., v. 20, No 6, p. 543—555.
Treatise on Invertebrata Paleontology, 1961. Part Q, Artropoda 3, Curstacea, Ostracoda. Ed. Moore.
Triebel E. 1950. Homemorphe Ostracoden-Cattungen.— Senckenbergiana, Bd. 31, N 5/6, S. 313—326, Taf. 1—4.
Triebel E. 1954. Malm-Ostracoden mit amphidontem Schloss.— Senckenbergiana Lethaea, Bd. 35, No 1/2, S. 3—16, taf. 1—4.
Triebel E. 1958. Die Photoprahie im Dienste der Mikropaleontologie. Handbuch der Mikroskopie in der Technik. Bd. II, Teil 3.

СОДЕРЖАНИЕ

Н. А. Волошинова. Степень изученности и пути дальнейшего изучения третичных литуолид 3

М. Я. Серова. Значение некоторых морфологических признаков рода *Cyclammina* для таксономии на примере *Cyclammina cancellata* Brady 13

Е. А. Рейтлингер. О состоянии изученности отряда Endothyrida 30

Г. Д. Киреева. К таксономическому анализу строения стенки некоторых родов фузулинидей на рубеже среднего и позднего карбона 53

С. Ф. Щербович. О роде *Orientoshwagerina* A. M.-Maclay, 1955 57

А. Н. Аносова, Ф. Р. Бенш, Л. П. Гроздилова, С. В. Доброхотова, М. А. Калмыкова, Г. Д. Киреева, Н. С. Лебедева, А. Д. Миклухо-Маклай, Д. М. Раузер-Черноусова, С. Ф. Щербович. Ревизия систематики рода *Schwagerina* и близких к нему родов 60

В. А. Басов. О систематике и принципах разграничения маргинулин и маргинулинопсисов 76

К. И. Кузнецова. Об эволюции некоторых видов маргинулин и методах их исследования 84

З. Г. Щедрина. О некоторых изменениях в системе отряда Rotaliida (Foraminifera) 91

Н. И. Маслакова. К систематике и филогении глоботрунканид 102

Е. К. Шуцкая. Видовые критерии нижнепалеогеновых представителей рода *Globigerina* 118

Н. А. Волошинова и В. Н. Кузнецова. Новые данные по морфологии и эволюционному развитию некоторых представителей семейства Elphidiidae . 138

Б. Т. Голев. О таксономическом значении некоторых морфологических признаков представителей подсемейства Nummulitinae 154

М. В. Ярцева. О некоторых видовых критериях нуммулитов 168

Л. В. Башкиров. Строение раковин и онтогенетическое развитие палеогеновых орбитоидов 175

В. А. Крашенинников. Значение фораминифер открытых тропических бассейнов датского и палеогенового времени для разработки Международной стратиграфической шкалы 190

А. Ф Абушик. Систематика отряда Leperditiida 214

М. И. Мандельштам и Ю. Н. Андреев. Состояние изученности и пути дальнейших исследований ископаемых остракод подотряда Podocopina . . 223

Вопросы микропалеонтологии, вып. 8

Морфология, систематика и состояние
изученности фораминифер и остракод

Утверждено к печати
Геологическим институтом
Академии наук СССР

Редактор *В. С. Ванин*
Технический редактор *А. П. Ефимова*

Темплан 1964 г. № 886. Сдано в набор 1/IX 1964 г.
Т-16591. Подписано к печати 30/XI. 1964 г. Формат 70×108¹/₁₆.
Печ. л. 14,5+18 вкл. (2,25 печ. л.)=Усл. л. 22,9. Уч.-изд. л. 22,6
Тираж 1200 экз. Изд. № 2411. Тип. зак. № 1129.

Цена 1 р. 70 к.

Издательство «Наука»
Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука».
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
47	12 св.	Сирии	Сирри
78	3 св.	batch	Batch
80	26 сн.	Табл. 1, фиг. 1—7	Табл., фиг. 7
119	4 св.	сводным	свободным
121	15 сн.	morpha	morpha *a*
121	4 сн.	morpha	morpha *a*
148	20 сн.	частным	частым
157	Подпись к рис. 1, 1 сн.	удлиненных	в виде удлиненных
217	21 св.	и	у
224	9 сн.	Cytheridea и Cypride	Cytheridae и Cypridae

1 р. 70 к.