

**СИСТЕМАТИКА,
МОРФОЛОГИЯ
И ЭКОЛОГИЯ
СОВРЕМЕННОЙ
И ИСКОПАЕМОЙ
МИКРОФАУНЫ**



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Предисловие	3
В. И. Михалеви ч. Систематическое положение и ранг фораминифер	5
И. И. Маслакова. К ревизии позднемеловых планктонных фораминифер семейства Marginotruncanidae	23
Э. И. Кисельман. Критерии выделения родов фораминифер подсемейства Spiroplectammininae Cushman, 1927 (сем. Textulariidae)	31
Х. М. Саидова. Строение стенки раковин милиолид и ее биофункции	45
В. И. Гудина, Л. К. Левчук. Морфология и таксономия арктических и бореальных четвертичных фораминифер рода Retrolphidium Voloshinova, 1970	50
Е. Ф. Иванова. Позднеюрские фораминиферы из семейства Nodosariidae в Сибири	66
О. И. Богущ. О развитии палеозойских фораминифер рода Endochernella (Foraminifera)	81
Т. А. Гольберт, Т. С. Троицкая, К. Б. Фурсенко. О трех морфологических формах планктонного вида Globigerina pachyderma (Ehrenberg)	88
А. В. Каньгин. О функциональном и таксономическом значении расчлененности раковин палеозойских остракод	94
Л. С. Базарова. Распространение и изменчивость вида Ochescaphella altaica Pol. (Ostracoda) в силуре Горного Алтая	106
Фототаблицы и объяснения к ним	112

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ И ГЕОФИЗИКИ
Выпуск 559

СИСТЕМАТИКА, МОРФОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ СОВРЕМЕННОЙ И ИСКОПАЕМОЙ МИКРОФАУНЫ

Ответственные редакторы
д-р геол.-мин. наук В. И. Г у д и н а,
канд. геол.-мин. наук А. В. К а н ы г и н



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Новосибирск•1983

Систематика, морфология и экология современной и ископаемой микрофауны. - Новосибирск: Наука, 1983.

Сборник включает статьи, посвященные таксономической оценке морфологических особенностей раковин, проблемам систематики и экологии фораминифер и остракод. Приводятся данные, полученные при исследовании этих групп организмов с помощью растрового электронного микроскопа. Обсуждаются новые представления о системе как фораминифер в целом, так и отдельных таксонов фораминифер и остракод. На примере палеозойских остракод проведен популяционный анализ применительно к систематике низших таксонов.

Рассчитан на палеонтологов, стратиграфов, палеобиогеографов, биологов.

Сборник посвящен памяти выдающегося советского ученого, одного из основоположников советской микропалеонтологии Александра Васильевича Фурсенко, 80-летие которого будет отмечаться в 1983 г. А.В.Фурсенко – крупнейший знаток ископаемых и большой специалист по биологии современных фораминифер, много внимания уделял общим проблемам изучения микрофауны, особенно вопросам систематики. Он внес крупный вклад в разработку принципов классификации фораминифер, обосновал главные критерии их систематики. Подчеркивая необходимость комплексного подхода к решению таксономических задач, ученый в то же время придавал первостепенное значение морфологическому критерию, "поскольку именно в строении, в смене форм организмов находит наиболее конкретное выражение процесс эволюционного развития"¹. Намечая пути дальнейшего совершенствования принципов систематики, А.В.Фурсенко указывал на необходимость углубленного изучения экологии и особенно палеоэкологии фораминифер, так как "условия среды не только определяют расселение организмов, но и оказывают на них через посредство отбора моделирующее воздействие"², и поэтому экологические мерки также следует признать одними из ведущих в систематике.

Критерии систематики, разработанные ученым главным образом по данным изучения фораминифер, имеют значение общих принципов, применимых ко всем группам фауны. В сборник включены статьи, в которых развиваются эти идеи А.В. Фурсенко. В частности, в большинстве статей для решения вопросов систематики используются результаты детального морфологического изучения фораминифер и остракод, полученные с помощью растрового электронного микроскопа, позволяющего выявлять такие особенности строения раковин, которые не доступны обычным оптическим приборам. Это позволяет более точно диагностировать таксоны, а в ряде случаев давать более надежную функциональную интерпретацию морфологических признаков.

В нескольких статьях дана оценка таксономического значения признаков с позиций детального изучения отдельных видов на больших выборках, характеризующих диапазон внутривидовой изменчивости и структуру соответствующих видов. Этот подход, в особенности в сочетании с электронно-микроскопическим изучением тонких деталей морфологии, открывает широкие возмож-

¹Фурсенко А. В. Введение в изучение фораминифер. Новосибирск: Наука, 1978, с. 145.

² Там же, с. 154.

ности для разработки систематики низших таксонов (родов и видов) как оперативных единиц, наиболее широко используемых для биостратиграфических целей.

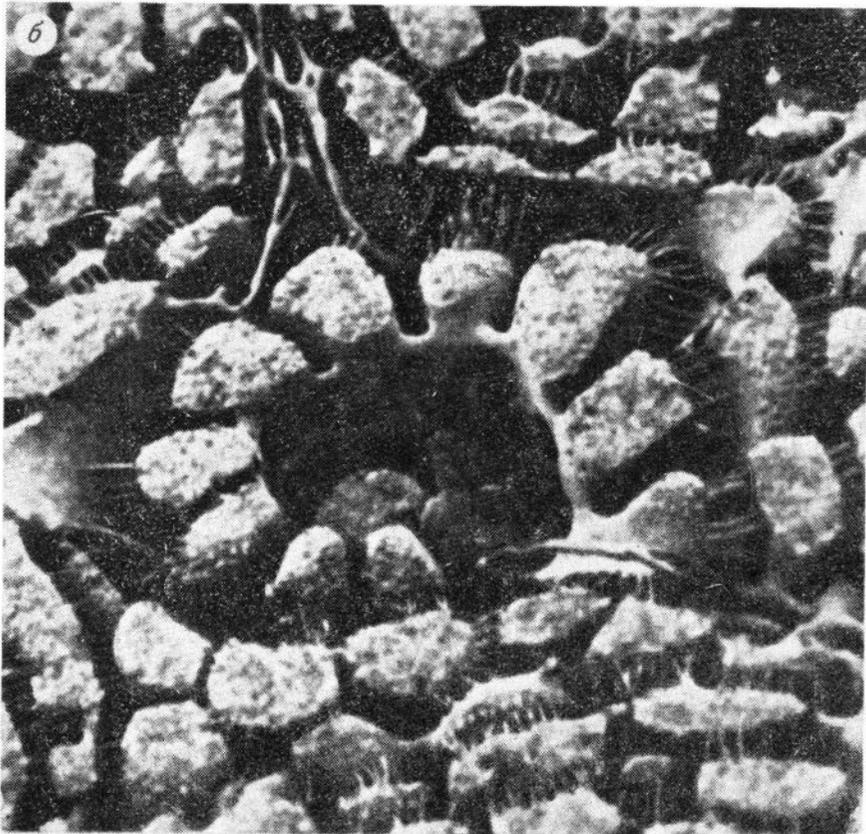
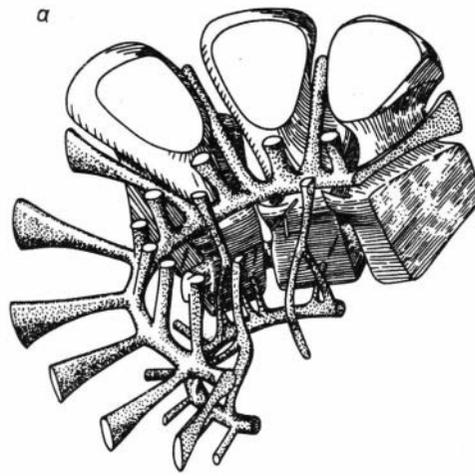
Затрагиваются также вопросы, связанные с обоснованием критериев выделения крупных таксономических категорий. На основе обобщения данных по сравнительной морфологии, экологии и хорологии обсуждается вопрос о систематическом положении и ранге фораминифер в целом, а также объем отдельных семейств и подсемейств фораминифер.

Сборник подготовлен в лаборатории микропалеонтологии Института геологии и геофизики СО АН СССР, которую основал и много лет возглавлял А.В.Фурсенко. В его подготовке также приняли участие ученики и последователи ученого, работающие в других учреждениях страны.

Появление метода электронной микроскопии привело к новым достижениям в цитологии. Исследование ультраструктур позволило выявить глубокие принципиальные различия в строении разных групп простейших. Поэтому возникла необходимость пересмотреть положение и ранг крупных групп Protozoa и их родственные связи. В 1980 г. Международный комитет по систематике и эволюции простейших опубликовал новую систему их классификации [Levine e.a., 1980]. В этом же году систему простейших издали советские авторы [Крылов и др., 1980]. В обеих сводках прослеживается тенденция к пересмотру макросистемы и повышению ранга основных таксонов простейших. Ниже рассмотрим некоторые вопросы, касающиеся систематического положения и ранга фораминифер — едва ли не самой многочисленной и четко обособленной группы среди одноклеточных организмов.

Все известные системы фораминифер основаны на особенностях строения их скелета. Это удобно, так как скелет отражает план^I строения организма, он консервативен и древен. Характерные черты его строения, многокамерность, химический состав отличают фораминиферы от других групп саркодовых, с которыми их с давних пор объединяли. Многокамерность фораминифер, возникающую почти в каждой эволюционной линии их развития, особенно у сильно продвинутых форм (*Orbitolinidae*, *Fusulinidae*, *Alveolinidae*, *Nuttallitidae*), можно рассматривать, учитывая их многоядерность, как особый путь полимеризации и дифференциации тела. Это своеобразное направление эволюции у других организмов не встречается. В определенном плане многокамерность фораминифер можно сравнить с многоклеточностью некоторых низших водорослей (например, харовых с их незначительной дифференциацией, или красных водорослей, все клетки которых связаны протоплазматическими мостиками). Кроме того, высшие многокамерные фораминиферы имеют совершенно уникальную интегрирующую систему каналов, многочисленные тончайшие ответвления которой пронизывают все части раковины (рис. I). В этой системе циркулирует эктоплазма [Hottinger, 1978], выполняющая функции дыхания и снабжения питательными веществами. Если у низших однокамерных фораминифер (*Echinogromia*, *Muxotheca* - *Lagunea*) даже не всегда имеется четкое разделение на эндо- и эктоплазму, то здесь эта дифференциация достигла такой степени, что у эктоплазмы есть собственные скелетные

^I Под планом строения понимается не только геометрия расположения различных частей организма, но и их взаимное размещение в связи с функцией в целом организме.



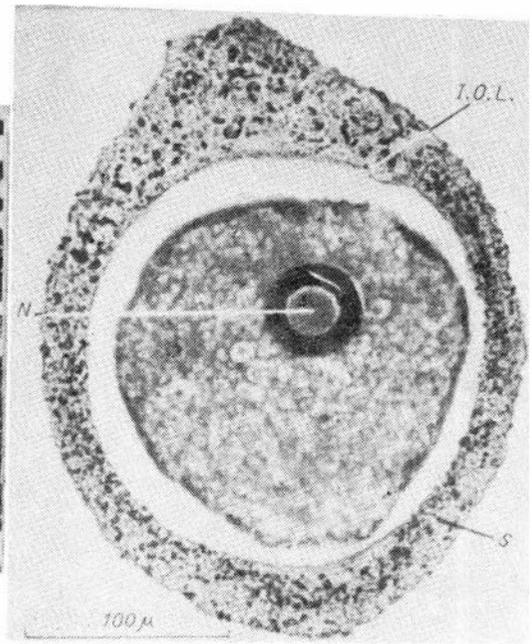
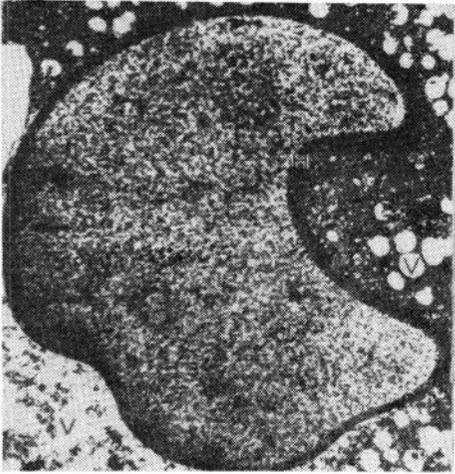
Р и с . I. Фрагмент системы каналов у "*Rotalia*" *beccarii* (по [Hottinger, 1978]) (а), у *Vaculogipsina* sp. (x240) (по [Hottinger, 1978]) (б).

стенки. Ни у какой другой группы простейших ничего подобного нет. Поэтому уже на основании особенностей строения скелета фораминиферы заслуживают особого выделения среди саркодовых и всех простейших.

Однако односторонний подход к использованию скелета в систематике имеет недостатки. Параллелизм и конвергенция в плане строения раковин, столь распространенные у фораминифер [Михалевич, 1981], затрудняют построение естественной системы. Кроме того, всякая система, построенная лишь на одной из структур организма, будет неполной. Мы постарались, в той степени, в какой это возможно в настоящее время, привлечь для понимания системы фораминифер данные по их цитологии [Воронова, 1976, 1978а,б; Lee e.a., 1965; Dahlgren, 1967a,b; Hedley e.a., 1968; Marshalek, 1969; Febvre-Chevalier, 1971; Nyholm K.C., Nyholm P.C., 1975a,б; Hansen, 1975; Muller-Merz, Lee, 1976; McEnery, Lee, 1976; Schwab, 1977; Leutenegger, 1977; Be e.a., 1976; Be e.a., 1977; Anderson, Be, 1978; Hottinger, 1978; Spindler e.a., 1978; Grell, 1979].

Начнем с главной органеллы клетки - ядра. Ядра их сильно варьируют по размерам от очень мелких (5 - 12 мкм) до крупных (100 мкм) и очень крупных (0,6 мм у *Bathysiphon*) [Loeblich, Tappan, 1964]. У них типичная для эукариот оболочка из двух параллельных элементарных мембран, между которыми заключено перинуклеарное пространство. Оболочка пронизана порами, количество и размер которых у исследованных видов различны, но так как они изменяются в зависимости от физиологического состояния клетки, этот признак нельзя считать стабильным [Dahlgren, 1967б]. Внутренняя и внешняя стороны ядерной оболочки фораминифер могут иметь дополнительные наслоения в виде фиброзного слоя (например, у *Globigerina bulloides* - на внешней стороне [Febvre-Chevalier, 1971]). На внутренней стороне ядер фиброзный слой нередко утолщается и образует губчатый или еще более мощный сотовый слой (у *Hippocrepinella alba* [Dahlgren, 1967б], *Glomogullmia longevariabilis* [Nyholm K.C., Nyholm P.C., 1975], *Vodaria albicollaris* [Schwab, 1977]) (рис. 2). Наиболее сильно развиты фибриллярные слои у больших ядер крупных однокамерных фораминифер низших таксонов. Это придает им большую прочность и в то же время жесткость и более постоянные очертания, чаще всего округлые или овальные (рис. 3). Оболочка крупных (вегетативных) ядер высших семейств более эластичная, что позволяет им изменять форму при прохождении через узкие отверстия из камеры в камеру. Они могут быть амебидными или четковидными (рис. 4). Согласно классификации ядер простейших [Райков, 1978], у гамет фораминифер малые, а у гамонт ряда многокамерных фораминифер - большие пузырьковидные ядра. Отличительная особенность тех и других - заметные количества кариолимфы. Пузырьковидные ядра характерны для большинства простейших. У гамонтов (иногда и агамонтов) однокамерных фораминифер известны "овулярные" ядра с множеством периферических ядрышек. Интересно отметить, что среди других простейших такие ядра встречаются еще только у крупных амоб.

В течение сложного жизненного цикла ядра фораминифер проходят ряд различных морфологических, цитологических и, вероятно, биохимических состояний. При этом каждой стадии жизненного цикла соответствует не только



Р и с . 2. Ядро *Boderia albicollaris* с сотовым слоем (x1500), по [Schwab, 1977].

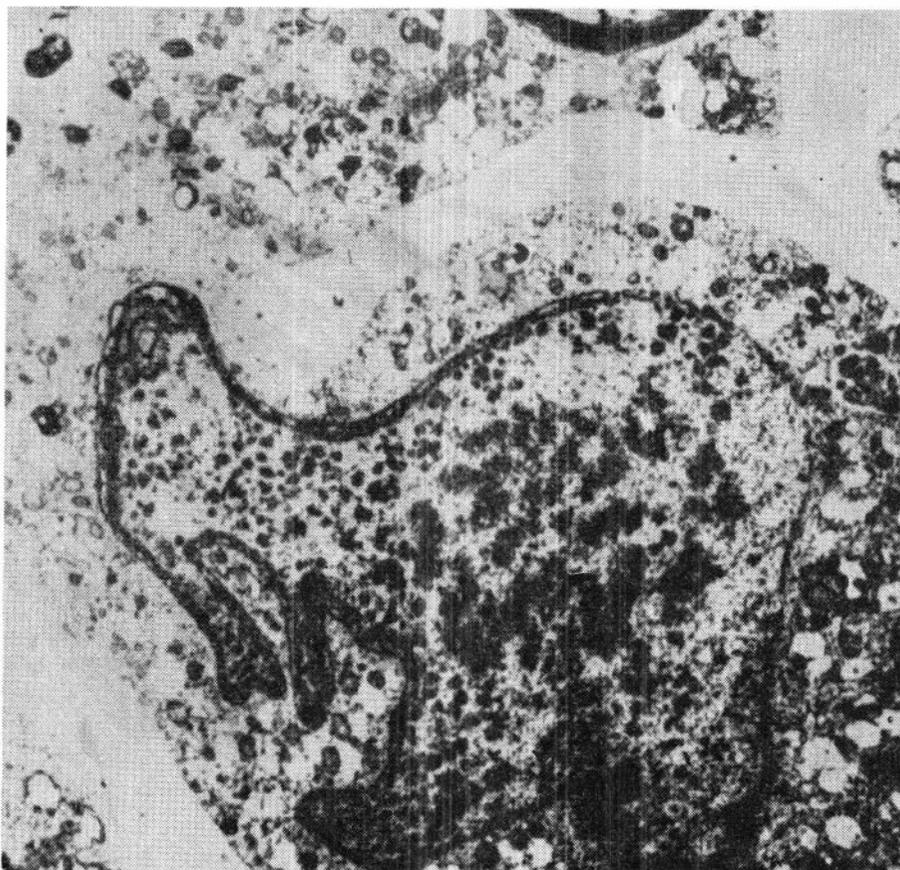
H - сотовый слой ("honeycomb layer"), V - вакуоль.

Р и с . 3. Ядро *Saccamina alba* (x40).

N - ядро, S - раковина, I.O.L. - внутренняя органическая выстилка раковины (по [Hedley, 1962]).

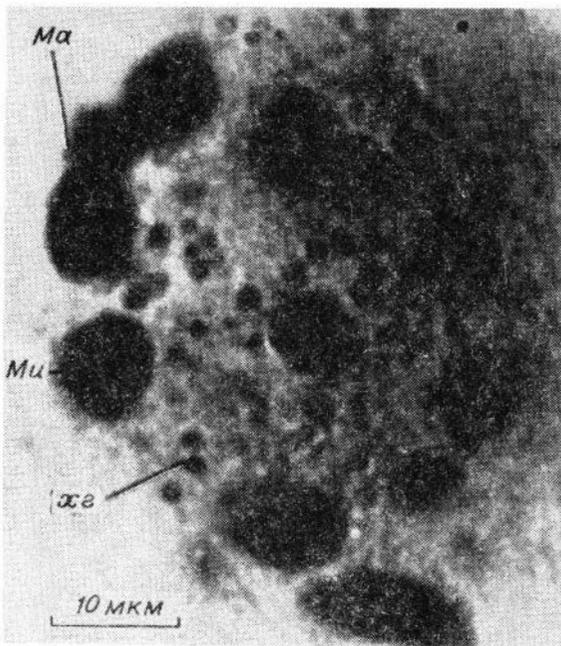
определенное состояние ядерного аппарата, но и различное число ядер. Поэтому общие выводы можно основывать лишь на тех видах, для которых этот цикл исследован более подробно. Сравнение строения ядерного аппарата на соответствующих стадиях жизненного цикла у низших однокамерных фораминифер с агглютинированной стенкой (*Muxotheca arenilega*, *Saccamina sphaerica*, *S. alba*, *Ovaminina orasa*) и у высших секреторных форм (*Sibicides lobatulus*, *Globigerina bulloides*, *Rotaliella heterocariotica*, *R. roscoffensis*, *Metarotaliella parva*, *M. simplex*, *Rubratella intermedia*, *Glabratella sulcata*, *G. patelliformis*) (по данным [Grell, 1958; Dahlgren, 1967a, б; Schwab, 1973; Lee e. a., 1965; Воронова, 1976, 1978a, б]) показало некоторые существенные различия между ними. Одноядерная стадия в жизни агамонта у низших форм, как правило, более продолжительна. У многокамерных видов высокоорганизованных семейств более развита многоядерность. У них одноядерна лишь зигота (*Rotaliella roscoffensis*, *Sibicides lobatulus*). Зрелые гамонты бывают многоядерны и у низших форм.

Одна из самых характерных особенностей ядерного аппарата фораминифер - ядерный дуализм. Дифференцировку ядер на вегетативные (соматические или макронуклеусы) и генеративные (микронуклеусы) можно рассматривать как сле-



Р и с . 4. Соматическое ядро *Globigerina bulloides* амебоидной формы (x2900) (по [Ве е. а., 1977]).

дующий шаг в эволюции ядерного аппарата, интенсификации его функций и повышении метаболической активности. Возникшие при этом морфологические различия ядер связаны с разделением их функций. Такие дифференцированные ядра известны у агамонтов *Rotaliella heterocariotica*, *Metarotaliella parva*, *Sibicides lobatulus*, *Globigerina bulloides* (рис. 5) и некоторых других высших секреторных фораминифер. Чаще встречается одно соматическое ядро и несколько (или множество) генеративных. Известны случаи полимезизации и соматических ядер (4-6 у *Rosalina*, *Glabratella*, *Globigerinoides*, *Sorites*). Гетероморфные ядра агамонтов фораминифер сохраняют свой особый тип дифференцировки длительное время - вплоть до мейоза. Морфофункциональная дифференцировка ядер гамонта была описана лишь у *Sibicides lobatulus* [Воронова, 1978а]. Это пока единственный известный случай ядерного диморфизма гамонта, особенность которого состоит в том, что он возник на гаплоидной основе. Интересно отметить, что в клетках гетерокариотных агамонтов, генеративные ядра которых приступили к мейозу, одновремен-



Р и с . 5. Ядерный аппарат гамонта *Cibicides lobatulus* (x1200).

Соматические и генеративные ядра: Ма - макроуклеус, Ми - микроуклеус, ХГ - хроматические гранулы.

но существуют ядра с диплоидным и гаплоидным набором хромосом. Так как мейозы генеративных ядер происходят несинхронно [Воронова, 1978а, 1979], то и эти ядра в одной и той же клетке могут содержать диплоидные и гаплоидные хромосомные наборы. Такая разнородность встречается у многоклеточных организмов. Возможно, окажется, что среди простейших это явление

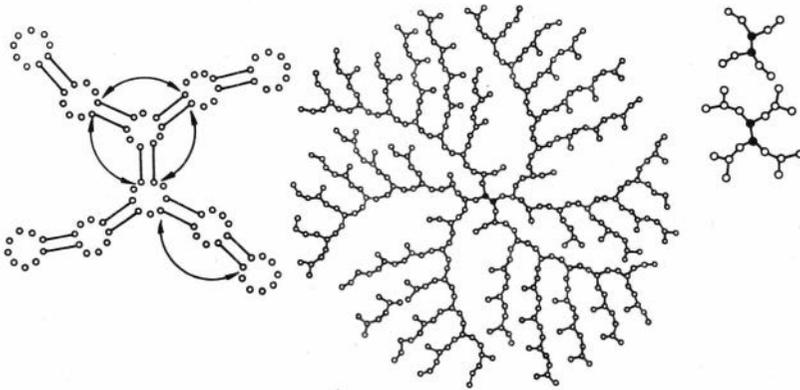
распространено довольно широко - ведь мейозы и их роль пока не исследованы достаточно подробно.

Данные М.Н.Вороновой [1976, 1979] об увеличенном по сравнению с диплоидным количеством ДНК в соматических ядрах агамонтов *Cibicides lobatulus* показывают, что фораминиферы использовали и второй возможный путь в эволюции ядерного аппарата [Полянский, 1971] - увеличение не только числа ядер, но и хромосомного вещества в ядре. "Степень плоидности" макроуклеуса агамонта достигает 30, гамонта - 23 [Воронова, 1979]. Следует, однако, отметить, что в этом направлении, а также по пути дальнейшей олигомеризации ядер (следующая стадия в развитии генома) фораминиферы продвинуты менее, чем инфузории (у которых высшие формы имеют один полигеномный макроуклеус и один микроуклеус), но больше, чем радиолярии (одно полигеномное ядро) или акантарии (многоядерность, без дифференциации ядер и, по-видимому, без полиплоидии). Такую особенность ядерного аппарата, как ядерный дуализм, в настоящее время специалисты рассматривают как диагностический признак таксонов высокого ранга. Именно на основании этого признака инфузории впервые выделены в самостоятельный тип. Особенности организации ядерного аппарата фораминифер настолько существенны, что приводят к необходимости повышения их ранга.

У фораминифер есть еще ряд особенностей. Важным систематическим признаком считается строение их псевдоподий - длинных, очень тонких сократимых выростов эктоплазмы, во много раз превышающих размеры самой раковины. Анастомозирующие между собой псевдоподии образуют ретикулум. Осевая часть псевдоподий (стереоплазма) более плотная, наружная (реоплазма) более жидкая, гранулярного типа. Псевдоподии резко выделяют фораминифер среди

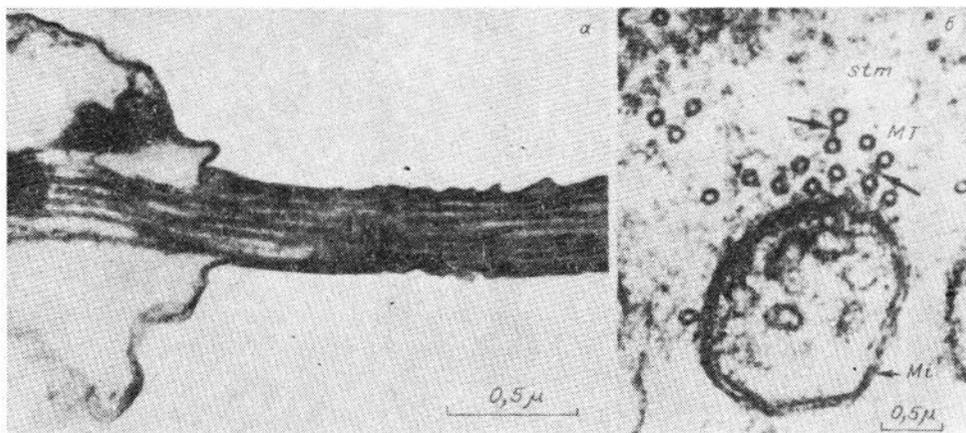
других типов простейших – жгутиковых и инфузорий. В пределах саркодовых они резко отличаются от широких лобоподий амёб и от нитевидных филоподий некоторых других корненожек и, хотя имеют некоторое внешнее сходство с псевдоподиями радиолярий, тем не менее различия между ними видны даже в световой микроскоп: у радиолярий комплекс псевдоподий, пронизывающий каллимму, представляет особое образование – саркоплегму и даже внешне отличается от ретикулума фораминифер. Осевые нити выражены в их псевдоподиях более резко, чем у фораминифер. Электронно-микроскопические исследования позволили изучить их ультраструктуру.

У солнечников, радиолярий, акантарий стереоплазматическая ось их аксоподий состоит из микротрубочек, организованных в сложные пространственные системы. Микротрубочки имеют поперечные фибриллы (в этом случае они называются мультивалентными), с помощью которых образуются видимые на поперечных срезах треугольные, шестиугольные, кольцевые или иные сложные правильные структуры (рис. 6). Они обеспечивают большую жесткость аксоподии и представляют собственно стереоплазму.



Р и с . 6. Схема поперечного разреза аксоподии различных *Sphaerellaria (Radiolaria)* [Щульман, Решетняк, 1980, рис. 3].

Для сравнения рассмотрим ультратонкое строение псевдоподий фораминифер. Скопления микротрубочек и отдельных филаментов были обнаружены в псевдоподиях и донных [Nyholm K.C., Nyholm P.C., 1975a, б], и планктонных [Fevre-Chevalier, 1971] форм (рис. 7, 8). Диаметр их бывает от 22 до 34 нм (у *Iridia diaphana* – 22, у *Cylindrogullmia alba* – 34, у *Globigerina bulloides* – 25 нм). В псевдоподии *Iridia diaphana* видны микротрубочки, которые местами соединены по две с помощью небольших фибрилл. Настоящей сложной стереоплазмы из различно соединенных мультивалентных микротрубочек фораминиферы не создали. Именно поэтому осевая часть их псевдоподий выделяется в световом микроскопе не так резко. Если на световом уровне разница в устройстве псевдоподий радиолярий и фораминифер едва уловима, то на электронно-микроскопическом видны глубокие различия между ними. В псевдоподии планктонного вида *Globigerina bulloides* тоже видны

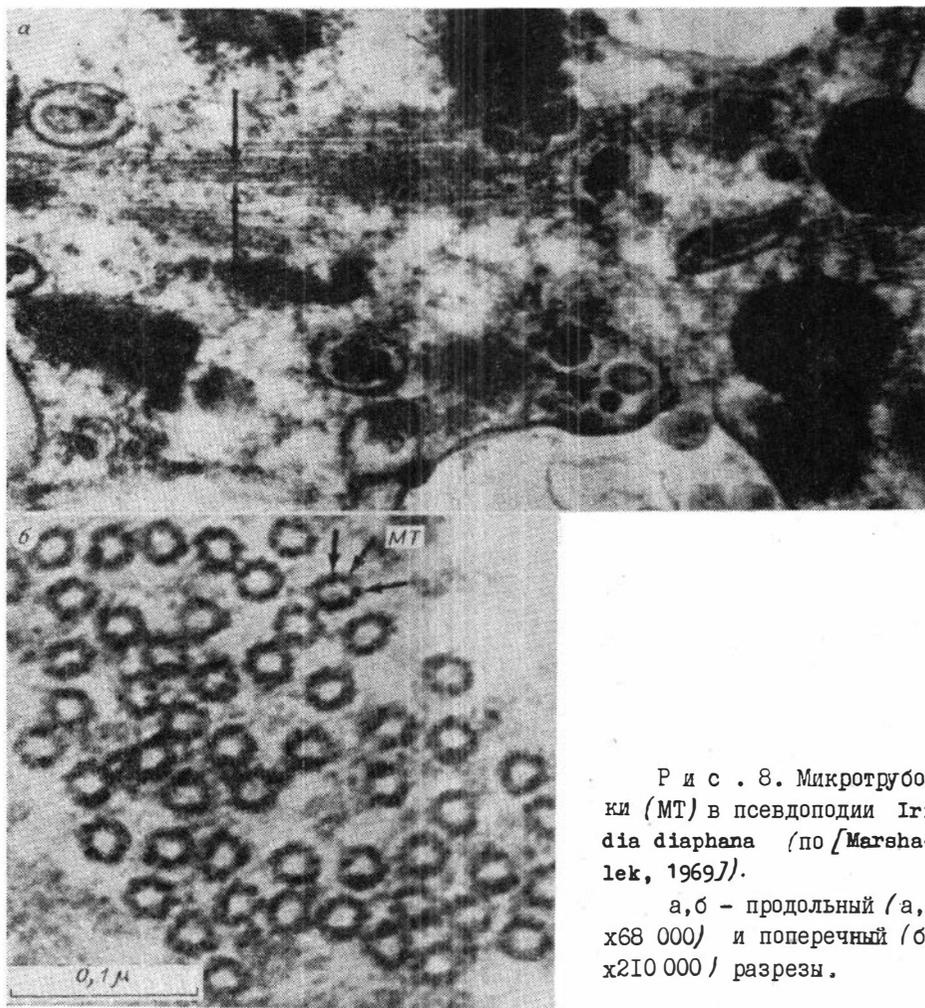


Р и с . 7. Микротрубочки в псевдоподии *Globigerina bulloides*.
 а,б - продольный (а,х34 800) и поперечный (б,х88 000) разрезы,
 stm - микротубулярная стереоплазма, МТ - микротрубочки (стрелки указы-
 вают на мостики между микротрубочками), Мi - митохондрия (по [Febvre-
 Chevalier, 1971]).

лишь небольшие скопления одно- и двухвалентных микротрубочек, местами соединенных по две и по три. Нерегулярные соединения маловалентных микротрубочек можно рассматривать как один из этапов укрепления псевдоподий. Значительно большая ригидность создается у наиболее специализированных планктонных фораминифер растущей внутрь псевдоподии известковой иглой [Adshhead, 1966], т.е. жесткая ось у них не цитоплазматическая, а скелетная.

Фораминиферы приспособились к парению другим путем. Как мы видели, псевдоподии донных и планктонных фораминифер могут сильно различаться. Микротрубочки есть у фораминифер в небольшом количестве и в периферическом слое цитоплазмы (рис. 9). Они имеют такой же диаметр, как микротрубочки псевдоподий тех же видов, и идентичны им [Nyholm K.C., Nyholm P.C., 1975б; Febvre-Chevalier, 1971]. Хорошо известно, как развиты и сложны структуры из микротрубочек в периферическом слое жгутиконосцев, в кортексе инфузорий, где они образуют цитоскелет. В отличие от инфузорий у фораминифер микротрубочки не получили большого развития в периферическом слое цитоплазмы как опорные скелетные структуры; в отличие от радиолярий и акантарий они меньше развиты и в их псевдоподиях. В этом также заключается особенность фораминифер как самостоятельного таксона. Эта своеобразная группа организмов в обоих случаях создала наружные и внутренние жесткие структуры из извести.

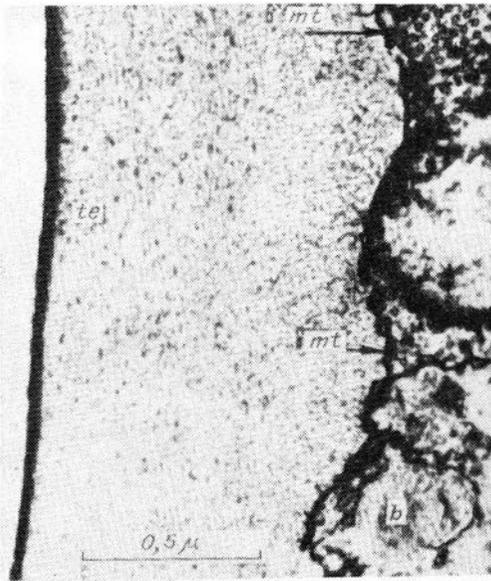
У планктонных фораминифер есть особые специфические цитоплазматические структуры, не известные в других группах простейших. Это, во-первых, криптосомы и, во-вторых, система микровиллей, называемых также фибриллярной системой [Anderson, Be, 1978] и везикулярным ретикуломом [Lee e.a.,



Р и с . 8. Микротрубочки (MT) в псевдоподии *Iridia diaphana* (по [Marshall, 1969]).

а, б - продольный (а, $\times 68\ 000$) и поперечный (б, $\times 210\ 000$) разрезы.

1965; Hansen, 1975]. По данным Ли с соавторами [Lee e. a., 1965], криптосомы округлой или неправильной формы (рис. 10), размером от 15 до 35 мкм, иногда занимают до двух третей цитоплазмы камеры, часто ассоциируются с массой углеводов. Система микровиллей (рис. 11) представляет собой изогнутые, удлиненные, разветвленные трубки диаметром до 10 мкм. Во внутренней полости этих трубок прослеживаются пальцеобразные выросты (около 0,2 мкм в диаметре), сильно увеличивающие поверхность этой органеллы. Система микровиллей окружена мембранами. Обнаружившие их авторы подчеркивали уникальность обеих органелл для планктонных фораминифер. Роль их до сих пор не выяснена, но предполагается, что они связаны с физиологическими процессами, не имеющими отношения к питанию. Позднее их находили у многих планктонных видов [Hansen, 1975; Ве e. a., 1976; Leutenegger, 1977]. Функция криптосом пока остается неясной. Микровилли встречаются и в клетках *Metazoa*. Их функция обычно заключается в адсорбции различных веществ. В нас-



Р и с . 9. Микротрубочки в периферическом слое цитоплазмы *Cylindrogullmia alba* (x36 900) (по [Nyholm, Nyholm, 1975 г]), фрагмент.

mt - микротрубочки, te - раковина, b - бактерия.

тоящее время все исследователи, изучавшие их у фораминифер, считают, что образование микровиллей связано с планктонным образом жизни, и разделяют мнение Хансена [Hansen, 1975] о том, что именно микровилли ответственны за вертикальные движения пелагических форм. Механизм их действия объясняют следующим образом: на поверхности микровиллей происходит ионный обмен - замещение легких ионов тяжелыми, и наоборот. Таким образом регулируются удельный вес всего цитоплаз-

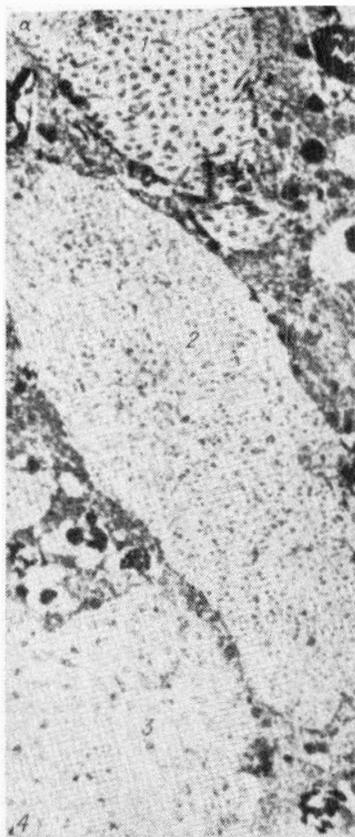
ности микровиллей происходит ионный обмен - замещение легких ионов тяжелыми, и наоборот. Таким образом регулируются удельный вес всего цитоплаз-



Р и с . 10. Криптосомы у *Globigerina bulloides* (x600) (по [Lee e. a., 1965]) (указаны стрелками).

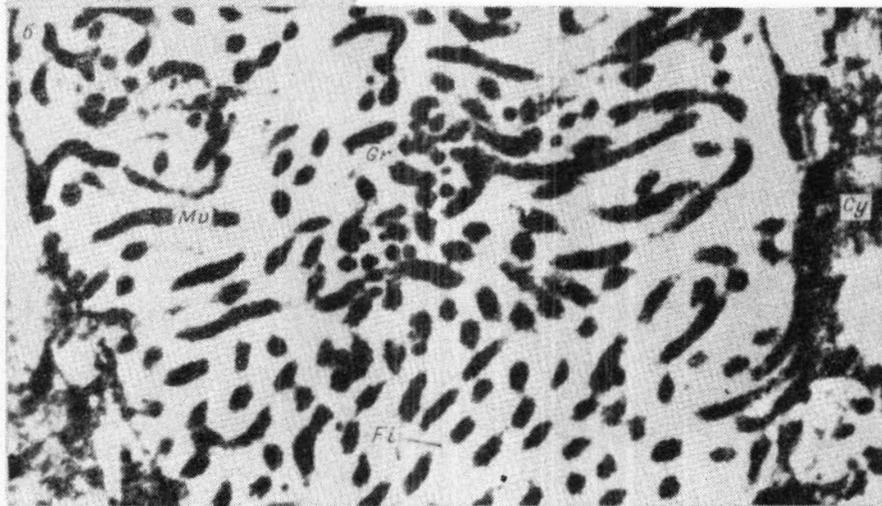
матического тела и его плавучесть. Плавучесть радиолярий и акантарий регулируется иначе.

Одной из чрезвычайно важных особенностей фораминифер следует считать гетерофазную смену поколений. Такого соотношения между поколениями, как у фораминифер, нет ни у одной другой группы саркодовых. При этом гаплоид-I4



Р и с .II. Система микровиллей у *Globigerina* sp. (по [Leutenegger, 1977]).

а - I-4 - различные срезы четырех трубок (x5100), б - детали при большем увеличении (x24000); Мв - микровилли, Gr - интерстициальные гранулы, Fi - филаменты, Cy - цитоплазма.

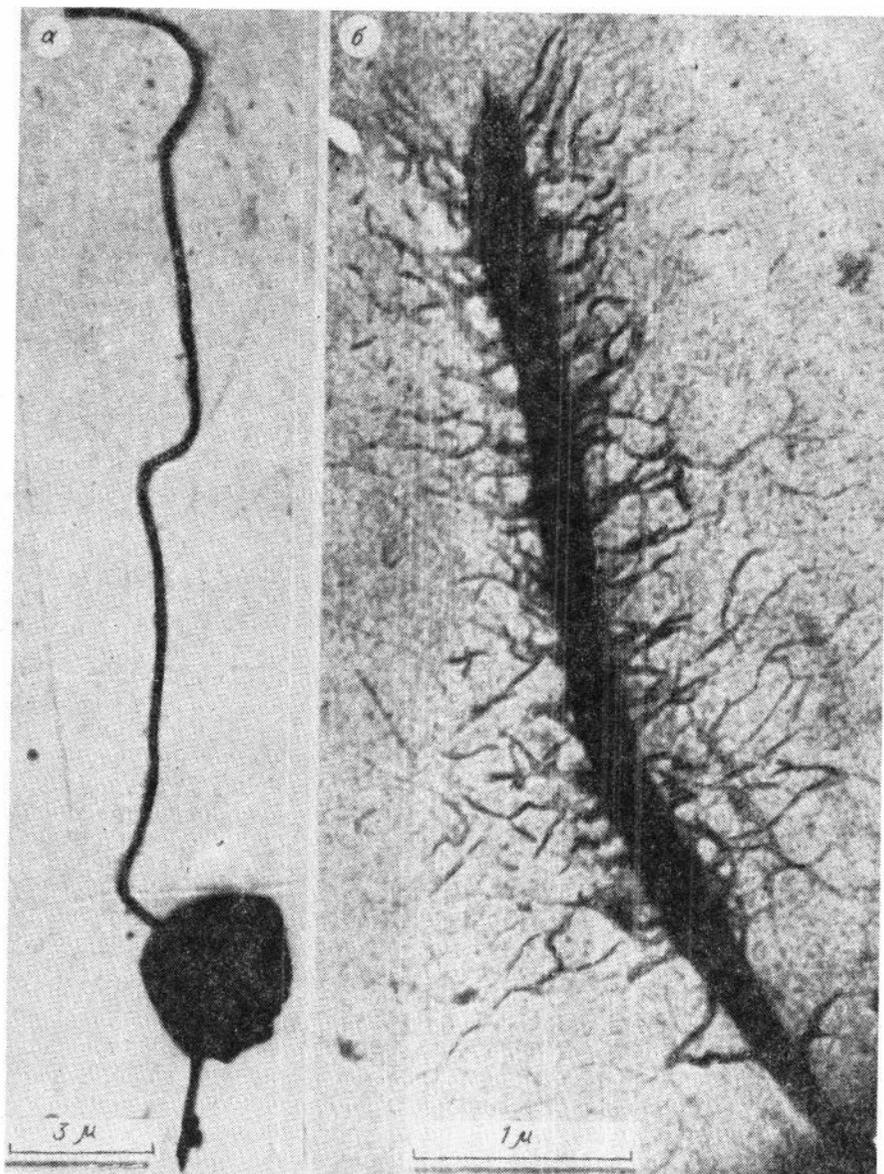


ное (половое) и диплоидное (бесполое) поколения могут быть изоморфными, но чаще между ними образовались некоторые различия, так как гаплоидная и диплоидная формы эволюционируют до некоторой степени автономно. Этот процесс привел к гетероморфной смене поколений, встречающейся у большинства

высших фораминифер. У многих низших форм (среди *Lagunea*) наряду с обычным жизненным циклом встречается еще и простое деление надвое. Агамогонию можно считать следующим этапом бесполого размножения (множественное деление), при этом цитоплазма делится либо на неравные, либо на равные (у большинства) части. Накопленные данные позволяют прийти к выводу, что прогрессивные изменения произошли в процессе эволюции и в половой стадии жизненного цикла — от изогамии (*Glabratella patelliformis*) к анизогамии (*Rubratella*), иногда с избирательной сексуальной активностью гамет, а также к пластогамии (у *Spirillina vivipara*, *Patellina corrugata*). Глубокое своеобразие жизненных циклов фораминифер, их постепенное усложнение в эволюции указывают на длительность и самостоятельность пройденного ими пути и на особенности этой группы, отличающие их не только от других Саркодина, но и от прочих Protozoa. Во "Введении в изучение фораминифер" А.В. Фурсенко писал: "Исключительное своеобразие цикла развития фораминифер при наличии ряда других особенностей позволяют ставить вопрос о повышении ранга этой группы" [Фурсенко, 1978]. Эту мысль разделяет и Ю.И. Полянский, который внес существенные дополнения в первый раздел этой книги.

А.В. Фурсенко придавал также большое значение строению гамет. Подавляющее большинство фораминифер имеет двухжгутиковые гаметы, у некоторых форм (*Rosalina globularis*, *Glabratella sulcata*, *Discorbis patelliformis*) они трехжгутиковые, не встречающиеся более ни в одном из таксонов, которые ранее относили к саркодовым. Ультраструктура жгутика одной из низших фораминифер (*Boderia turneri* [Hedley e.a., 1968]) и представителей одного из классов жгутиконосцев — *Chrysomonada* [Loeblich, 1974] — оказались сходными: два жгута различной длины, один из них с мастигонемами (рис. 12). Такое строение жгутиков также неизвестно среди других саркодовых. На наш взгляд, сближению фораминифер с хризомонадовыми мешает исключительно кремнеземный скелет этих последних (в тех случаях, когда он имеется). Между тем минеральный состав скелета определяется органической матрицей [King, 1977]. Сложный биохимический механизм этого взаимодействия мог возникнуть лишь в процессе длительной эволюции. Как результат его все известные в настоящее время простейшие с различным химическим составом скелета образуют разные таксоны высокого ранга (хризомонады, ксантомонады, радиолярии — с кремнеземным скелетом, акантарии — с целестиновым, кокколитофориды, фораминиферы — с известковым).

В существовании группы фораминифер с кремнеземным скелетом А.В. Фурсенко справедливо видел особую филогенетическую линию развития — "представителей особого ответвления" [Фурсенко, 1978], считая их прежнее положение в системе условным. Оно остается в какой-то мере условным и в предложенной нами системе [Михалевич, 1980]. *Silicinifera* наиболее остро среди всех фораминифер нуждаются в дополнительных исследованиях ультраструктуры и химического состава стенки. Однако игнорировать такой признак, как кремнеземный скелет, имеющий важное таксономическое значение и отмеченный в диагнозах всех общепринятых систем, в настоящее время не представляется возможным. Наличие трех жгутиков и еще ряд особенностей позволяет сближать фораминиферы и с другими жгутиковыми — с классом *Haptomonada* (равным



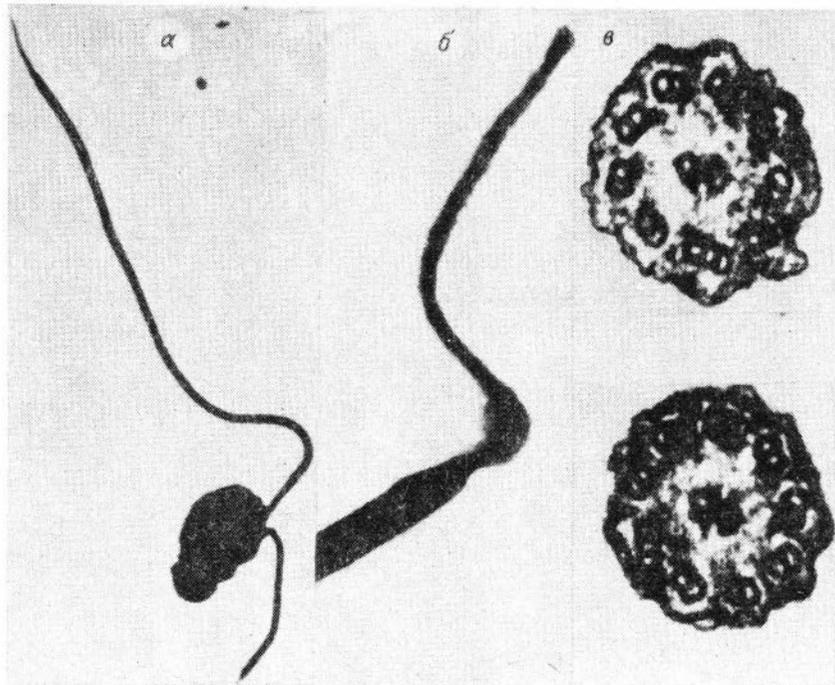
Р и с . 12. Строение жгутиков у *Boderia turneri* (по [Hedley e. a., 1968]).

а - гамета с двумя жгутиками, б - жгутик с двумя рядами мастигонем.

отделу²; Nartophyta в ботанической классификации), родственным *Chryso-*
monada. М.Спидлер с соавторами [Spindler e.a., 1978] также считают

² "Отдел" ботанической классификации примерно соответствует "типу" зоологической номенклатуры.

возможным сближение с гаптомонадовыми на основании ультратонкого строения жгутиков *Hastigerina pelagica* (акронематический жгутик - периферические фибриллы на его конце исчезают) (рис. 13). Строение митохондрий (с трубчатыми кристами, см. рис. 8) тоже одинаково у фораминифер и у обеих названных групп жгутиковых.



Р и с . 13. Строение жгутиков у *Hastigerina pelagica* (по Spindler e. a., 1978/).

а - гамета с двумя жгутиками разной длины, утончающимися на концах (x4500), б - деталь утонченного конца жгутика (x30 000), в - поперечное сечение жгутиков (x85 395) .

Многие гаптомонадовые, в частности кокколитофориды, как и фораминиферы, образуют известковый скелет и обитают в море. К сожалению, об ультратонком строении жгутиков фораминифер пока известно слишком мало, поэтому предположение об их родственных связях с гаптомонадовыми или о наличии общих предковых форм пока остается гипотетическим. Исследование ультраструктуры жгутиков различных групп фораминифер могло бы пролить свет на родственные отношения между ними и на происхождение всех фораминифер. Нам кажется, что в первую очередь было бы интересно такое исследование для милиолид, отличающихся от других высших секреторных фораминифер особым типом строения стенки и имеющих аксостиль у некоторых гамет (*Triloculina*) - образование неясной природы.

Таким образом, на основании особенностей плана строения ядерного аппарата, псевдоподий, жгутиков гамет, а также жизненных циклов и сложност-

роенного многокамерного скелета фораминифер с уникальной интегрирующей системой каналов у высших форм, не встречающихся в других группах Protozoa, можно сделать вывод о высокой специализации и большой эволюционной продвинутости этой группы. Развитие фораминифер в основном было направлено на приспособление к донному образу жизни на разных глубинах, лишь небольшая их ветвь заселяет пелагиаль. Но и в приспособлении к планктонному образу жизни эти организмы пошли по своему особому пути — они не создали ни настоящих аксоподий со сложноорганизованной стереоплазмой, ни калиммы, хотя некоторые особенности их строения можно рассматривать как начальные этапы этих образований. Флотирующий механизм планктонных форм у фораминифер принципиально отличается от флотирующего механизма радиолярий и акантарий. Их сравнение с этими двумя группами, а также с типом инфузорий показывает, что различия между ними относятся к диагностическим признакам крупных таксонов.

Своеобразие морфофизиологической организации, существенные отличия, специализация и продвинутость фораминифер приводят к необходимости повысить их ранг. Не случайно многие специалисты делают попытки поднять ранг некоторых групп фораминифер [Волошинова и др., 1970; Григялис, 1978; Поляков, 1979] или всего таксона в целом [Основы..., 1959; Фурсенко, 1978; Hohenegger, Pillier, 1975]. Всем им в старой системе Protozoa мешали жесткие рамки таксонов более высокого ранга. В последнее время исследователи [Levine e.a., 1980; Крылов и др., 1980] подошли к более правильному пониманию места в системе простейших всех одноклеточных и отдельных их групп, совершивших с момента их возникновения один из самых длительных путей эволюции. В рамках подцарства Protozoa мы рассматриваем фораминиферы как подтип типа Sarcodina. С другой стороны, наличие жгутиков у гамет и в ряде случаев их строение свидетельствуют о значительной близости фораминифер и жгутиконосцев. Процесс перестройки системы Protozoa, и особенно саркодовых, далеко не завершен. В то же время из-за слабой изученности последних их приходится временно оставить в типе Sarcodina.

Ниже мы приводим диагноз подтипа и его состав с включением новых данных, появившихся в печати после 1980 г. Х.м. Саидова (1981) предложила выделить в самостоятельные классы агглютинирующие и милиолидные фораминиферы. Мы полностью поддерживаем это мнение и считаем, что особое строение стенки милиолид делает возможным постановку вопроса об их новом статусе, но этот шаг требует еще дополнительных данных по их цитологии. Обе предложенные системы [Михалевич, 1980; Саидова, 1981] на уровне отрядов в значительной степени совпадают. В дальнейшей совместной работе мы предполагали согласовать синонимию, окончания названий таксонов и некоторые спорные вопросы.

Подтип Foraminifera d'Orbigny, 1826

Саркодовые, тело которых защищено раковиной, у более примитивных форм органической, у более продвинутых — усложненной добавлением секреторного слоя на той же органической основе; у подавляющего большинства

секреционный слой известковый, у сравнительно небольшого числа - кремнеземный. При всех трех перечисленных типах строения скелета существуют формы с агглютинированной стенкой. Раковины имеют снаружи одно, два или несколько крупных отверстий - устьев, служащих местом выхода псевдоподий, и множество мелких пор различного строения у высших и низших представителей. Псевдоподии гранулярной природы, тонкие, разветвленные, анастомозирующие, образующие ретикулум, микротрубочки в центральной части псевдоподий не создают сложной стереоплазмы. Жизненные циклы с чередованием полового и бесполого поколений, с промежуточной редукцией, гаметы трех- и двухжгутиковые, чаще разножгутиковые, могут быть вторично амебидными. Ядерный аппарат со сложными изменениями в течение жизненного цикла, лишь у низших форм часть цикла одноядерна, у остальных многоядерность сохраняется в течение всего жизненного цикла (кроме зиготы), при этом у наиболее продвинутых форм возникает ядерный дуализм агамонтов, реже гамонтов. Мейоз двухступенчатый, митоз по типу закрытого внутриядерного плевромитоза. Кристы митохондрий трубчатые. Преимущественно морские, донные свободно живущие организмы, небольшая часть перешла к планктонному образу жизни, изредка наблюдается переход к паразитизму. Состав подтипа дан в работе В.И. Михалевиц (1980).

Л и т е р а т у р а

- Волошинова Н.А., Кузнецова С.Н., Леоненко Л.С. Фораминиферы неогеновых отложений Сахалина. Л.: Недра, 1970. 303 с.
- Воронова М.Н. О полиплоидии соматических ядер агамонтов фораминиферы *Sibicides lobatulus*. - Цитология, 1976, т. 18, № 4, с. 509-512.
- Воронова М.Н. Ядерный дуализм гамонтов фораминиферы *Sibicides lobatulus*. - Цитология, 1978а, т. 20, № 8, с. 859-867.
- Воронова М.Н. Мейоз у фораминиферы *Sibicides lobatulus*. - Цитология, 1978б, т. 20, № 11, с. 1328-1331.
- Воронова М.Н. Жизненный цикл фораминиферы *Sibicides lobatulus*. Автореф. канд. дис. Л., 1979. 23 с.
- Григялис А.А. О высших таксонах фораминифер. - Палеонтол. журн., 1978, № 1, с. 3-12.
- Крылов М.В., Добровольский А.А., Исси И.В. и др. Новые представления о системе одноклеточных животных. - В кн.: Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л.: изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1980, с. 122-132.
- Михалевиц В.И. Систематика и эволюция фораминифер в свете новых данных по их цитологии и ультраструктуре. - В кн.: Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л.: изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1980, с. 42-61.
- Михалевиц В.И. Параллелизм и конвергенция в эволюции скелетов фораминифер. - В кн.: Эволюция и филогения одноклеточных животных. Л.: изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1981, с. 19-41.
- О с н о в ы п а л е о н т о л о г и и. Общая часть. Простейшие.

М.: Изд-во АН СССР, 1959. 482 с.

П о л я н с к и й Ю.И. О своеобразных чертах прогрессивной эволюции на клеточном уровне организации. - Общая биол., 1971, т. 32, № 5, с. 541-548.

П о я р к о в Б.В. Развитие и распространение девонских фораминифер. М.: Наука, 1979. 172 с.

Р а й к о в И.Б. Ядро простейших. Морфология и эволюция. Л.: Наука, 1978. 326 с.

С а и д о в а Х.М. О современном состоянии системы надвидовых таксонов кайнозойских бентосных фораминифер. М.: изд. Ин-та океанол. им. П.П. Ширшова, 1981. 73 с.

Ф у р с е н к о А.В. Введение в изучение фораминифер. Новосибирск: Наука, 1978. 215 с.

Ш у л ь м а н С.С., Р е ш е т н я к В.В. Реально ли существование в системе простейших надкласса Actinopoda? - В кн.: Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л.: изд. Зоол. ин-та, 1980, т. 94, с. 23-41.

A d s h e a d P.C. Taxonomic significance of pseudopodial development in living planctonic foraminifera. - Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 1966, v.50, p.642-643.

A n d e r s o n O.R., B e A.W.H. Recent advances in foraminifera fine structure research. - In: Foraminifera. V. 3. L., 1978, p.121-202.

B e A.W.H., A n d e r s o n O.R., R o g e r O. Gametogenesis in planctonic foraminifera. - Science, 1976, v.192, N 4242, p.890-892.

B e A.W.H., H e m l e b e n C., A n d e r s o n O.R. e.a. Laboratory and field observations of living planctonic foraminifera. - Micropaleontol., 1977, v.23, N 2, p.155-179.

D a h l g r e n L. On the ultrastructure of the gamontic nucleus and the adjacent cytoplasm of the monothalamous foraminifer *Ovammina opaca* Dahlgren. - Zool. Bidr. Uppsala, 1967a, v.37, p.77-112.

D a h l g r e n L. On the nuclear distribution of RNA and DNA and on the ultrastructure of nucleus and adjacent cytoplasm of the foraminifer *Hipocrepinella alba* Heron-Allen and Earland and *Globobulimina turgida* (Bailey). - Zool. Bidr. Uppsala, 1967 b, v.37, p.113-138.

F e b v r e - C h e v a l i e r C. Constitution ultrastructurale de *Globigerina bulloides* d'Orbigny 1826 (Rhizopoda - Foraminifera). - Protistologica, 1971, t.7, fasc.3, p.311-324.

G r e l l K.G. Studien zum Differenzierungsproblem an Foraminiferen. - Naturwiss., 1958, Bd 45, N 2, S.3-32.

G r e l l K.G. Cytogenetic systems and evolution in foraminifera. - J. Foram. Res., 1979, v.9, N 1, p.1-14.

H a n s e n H.J. On feeding and supposed buoyancy mechanism in four recent *Globigerinid* foraminifera from the gulf of Elat, Israel. - Rev. Esp. Micropaleontol., 1975, v.7, N 2, p.325-341.

H e d l e y R.H., P a r r y D.M., W a k e f i e l d J. St. J. Reproduction in *Boderia turneri* (Foraminifera). - J. Nat. Hist., 1968, N 2, p.147-151.

- H o t t i n g e r L. Comparative anatomy of elementary shell structures in selected larger foraminifera. - In: Foraminifera. V.3. L., 1978, p.203-266.
- H o h e n e g g e r J., P i l l i e r W. Wandstrukturen und Großgliederung der Foraminiferen. - Oster. Akad. Wiss. Sitzungsberichte, 1975, Abt. 1, Bd 184, bis 1, H. 5, S.67-98.
- K i n g K. Jr. Amino acid survey of recent calcareous and siliceous deepsea microfossils. - Micropaleontol., 1977, v.23, N 2, p.180-193.
- L e e J.J., F r e u d e n t a l H.D., K o s s o y V., B e A. Cytological observations on two planktonic foraminifera, *Globigerina bulloides* d'Orbigny, 1826, and *Globigerinoides ruber* (d'Orbigny, 1839) Cushman, 1927. - J. Protozool., 1965, v.12, N 4, p.531-542.
- L e v i n e N.D., C o r l i s s J.O., C o x F.E.G. e.a. A new revised classification of Protozoa. The committee on systematics and evolution of the Society of Protozoologists. - J. Protozool., 1980, v.27, N 1, p.37-58.
- L e u t e n e g g e r S. Ultrastructure de Foraminifères perforés et imperforés ainsi que de leur symbiotes. - Cahiers de Micropaleontol., 1977, N 3, p.1-52.
- L o e b l i c h A.R. Protisten phylogeny as indicated by the fossil record. - Taxon, 1974, v.23, N 2/3, p.277-290.
- L o e b l i c h A.R. (Jr.), T a p p a n H. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part C. Protista 2. Sarcodina. V. 1-2. N.Y.: Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press, 1964. 900 p.
- M a r s h a l e k D.S. Observations on *Iridia diaphana*, a marine foraminifer. - J. Protozool., 1969, v.16, N 4, p.599-612.
- M c E n e r y M.E., L e e J.J. *Allogromia laticollaris*: a foraminifera with an unusual apogamic metagenic life cycle. - J. Protozool., 1976, v.23, N 1, p.94-108.
- M u l l e r - M e r s E., L e e J.J. Symbiosis in the larger foraminiferan *Sorites marginalis* (with notes on *Archaias* sp.). - J. Protozool., 1976, v.23, N 3, p.390-396.
- N y h o l m K.G., N y h o l m P.G. Ultrastructure of monothalamous Foraminifera. - Zoon, 1975a, v.3, N 2, p.141-154.
- N y h o l m K.G., N y h o l m P.G. On the microtubules of some monothalamous Foraminifera, especially *Cylindrogullmia alba*. - Zoon, 1975b, v.3, N 2, p.151-154.
- S c h w a b D. Centrosomal bodies during meiosis in the foraminifer *Myxotheca arenilega* Schaudinn. - Protoplasma, 1977, Bd 78, H. 3, S. 339-341.
- S p i n d l e r M., A n d e r s o n O.R., H e m l e b e n C., B e A.W.H. Light and electron microscopic observations of gametogenesis in *Hastigerina pelagica* (Foraminifera). - J. Protozool., 1978, v.25, N 4, p.427-433.

К РЕВИЗИИ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ПЛАНКТОННЫХ ФОРМИНИФЕР СЕМЕЙСТВА
MARGINOTRUNCANIDAE

В позднемиловых морских бассейнах земного шара планктонные фораминиферы были широко распространены, особенно в низких широтах (так же как и в современных океанах). Наибольшую роль играли формы со спирально-конической раковиной, отнесенные нами ранее к семейству Globotruncanidae, состоящему из четырех подсемейств: Rotaliporinae, Globotruncaninae, Globotruncanellinae, Rugoglobigerininae [Маслакова, 1978]. Представления о системе этой группы фораминифер постоянно претерпевают изменения: выделяются новые таксоны, пересматриваются объем и ранг ранее установленных, притом давно наметилась тенденция к повышению ранга таксонов. Так, первые три из перечисленных выше подсемейств в настоящее время большинство исследователей рассматривают в качестве семейств, хотя родовой состав их они трактуют по-разному. Не останавливаясь на таксономии всей группы, отметим лишь, что, следуя этой тенденции, подсемейство Rugoglobigerininae в равной степени заслуживает перевода в ранг семейства. В таком случае четыре семейства (Rotaliporidae Sigal, Globotruncanidae Brotzen, Globotruncanellidae Maslakova (= Abathomphalidae Pessagno) и Rugoglobigerinidae Subbotina), представляющие собой морфологически обособленную группу генетически связанных планктонных форм, характеризующих определенный этап в развитии фораминифер, следует рассматривать в ранге надсемейства Globotruncanioidea.

Мы рассмотрим один из известных в литературе таксонов планктонных фораминифер - семейство Marginotruncanidae, у которого, как и у глоботрунканид, спирально-коническая раковина. Относительно таксономического ранга и родового состава, а также валидности этого семейства имеются различные точки зрения (см. таблицу).

Семейство Marginotruncanidae было установлено Е. Песаньо [Pessagno, 1967] в составе двух родов: Marginotruncana Hofker и Whiteinella gen. nov. К отличительным признакам этого семейства он отнес положение главного устья, варьирующего от внепупочно-пупочного (extraumbilical-umbilical)¹ до почти пупочного, и длинные устьевые губы (портики), протягивающиеся почти до середины цупка и образующие аксессуарные мелкие устьевые отверстия в шовных контактах соседних губ.

Род Marginotruncana был выделен Я. Гофкером в работе, посвященной результатам изучения глоботрункан северо-западной части ФРГ и Голландии

¹ По нашей терминологии этот тип устья соответствует "пупочно-внутрикраевому" [Маслакова, 1978].

[Pessagno, 1967]		[Porthault, 1970]			[Longoria, Gamper, 1975; Neagu, 1979]		[Bellier, Salaj, 1977]			[Robaszynski, Caron, 1979]				
Сем.	Род	Сем.	Под-сем.	Род	Сем.	Род	Сем.	Под-сем.	Род	Сем.	Под-сем.	Род		
Marginotruncanidae Pessagno, 1967	Marginotruncana Hofker, 1956 emend.	Globo truncanidae Brotzen, 1942	Marginotruncaninae Pessagno, 1967	Marginotruncana Hofker, 1956 emend.	Marginotruncanidae Pessagno, 1967	Marginotruncana Hofker, 1956, emend. Pessagno, 1967	Globo truncanidae Brotzen, 1942	Rotundininae Bellier, Salaj, 1977	Marginotruncana Hofker, 1956, emend. Pessagno, 1967	Globo truncanidae Brotzen, 1942	Marginotruncaninae Pessagno, 1967	Marginotruncana Hofker, 1956		
	Helvetoglobotruncana Reiss, 1957			Praeglobotruncana Bermudez, 1952		Helvetoglobotruncana Reiss, 1957			Helvetoglobotruncana Reiss, 1957			Dicarinella Porthault, 1970	Dicarinella Porthault, 1970	Dicarinella Porthault, 1970
	Whiteinella Pessagno, 1967			Dicarinella Porthault, 1970		Whiteinella Pessagno, 1967			Whiteinella Pessagno, 1967			Dicarinella Porthault, 1970	Whiteinella Pessagno, 1967	Whiteinella Pessagno, 1967
			Rugoglobigerininae Subb., 1959	Whiteinella Pessagno, 1967							Rugoglobigerininae Subb., 1959	Whiteinella Pessagno, 1967		

[Hofker, 1956]. Этот род он поместил в "новое" подсемейство Globotruncaninae² семейства Marginolamellidae³. В основу выделения рода Marginotruncana Я.Гофкер положил два признака: характер устьевых отверстий и радиальные септальные швы на пупочной стороне раковины. Автор указывал для маргинотрункан наличие в последней камере двух типов устьевых отверстий: первичного (protoforamen) и вторичного (deuteroforamen). Рисунки этих устьевых отверстий в его работе [Hofker, 1956, фиг. 1,2] вводили исследователей в заблуждение, поскольку, как показал Е.Песаньо [Pesagno, 1967], под первичным устьем у маргинотрункан он понимал вторичное отверстие, образующееся между соседними устьевыми губами, а под вторичным — первичное, или главное, устье. В качестве типового вида рода Marginotruncana Я.Гофкер указал *Rosalina marginata* Reuss, который оказался слабо изученным. Хотя этот вид описан давно [Reuss, 1845], природа его все еще остается не вполне ясной.

Первоначальное описание *Rosalina marginata*, как и многих других видов, установленных в прошлом столетии, было весьма кратким и сопровождалось мелкими схематичными иллюстрациями. Изображения трех экземпляров этого вида, происходящих из отложений "planermergel" Северной Богемии в Чехословакии, были даны А.Реуссом лишь в двух положениях (со спиральной и пупочной сторон раковины). За голотип он принял экземпляр из Лушиц (Luschitz) [Reuss, 1845, с. 36, табл. 13, фиг. 68а, в]. Другой экземпляр из того же местонахождения представлял собой ядро [табл. 8, фиг. 54], третий происходил из Костиц (Kosstitz) [табл. 8, фиг. 74]. Из-за весьма краткого описания и неполного изображения голотипа Я.Гофкер использовал более позднюю работу А.Реусса, в которой под названием *Rosalina marginata* тот кратко описал и изобразил в трех положениях раковину из туронских отложений (слоев гозау) Восточных Альп [Reuss, 1854, с. 69, табл. 26, фиг. 1, а-с], которая морфологически заметно отличается от голотипа двумя сильно сближенными киями, смещенными к спиральной стороне раковины, и более узким пупком. Это привело к тому, что в дальнейшем исследователи по-разному понимали рассматриваемый вид; большинство из них основывали свои определения на более поздней работе А.Реусса.

Некоторые микропалеонтологи делали попытки внести ясность в понимание вида *Rosalina marginata*. Так, Дж.Кушман изобразил экземпляр этого вида из коллекции А.Реусса, хранящейся в Кембридже [Cushman, 1946, табл. 62, фиг. 1, а-с]. Аутотип происходил из "planermergel" Северной Богемии. Попытку стабилизировать таксономию рассматриваемого вида сделали также Х.Болли, А. Деблик и Х. Тэппен [Bolli e.a., 1957], выбрав один из трех первоначальных синтипов [Reuss, 1845, табл. 13, фиг. 68] в качестве лектотипа, который, как указывалось выше, А.Реусс принял за голотип.

² Я.Гофкер выделил "новое" подсемейство Globotruncaninae, ранее установленное Ф.Бротценом [Brotzen, 1942].

³ Название семейства Marginolamellidae, выделенного Я.Гофкером в 1951 г. и подробно описанного им в 1954 г., недействительно, так как не основывается на названии типового рода.

Наиболее детальное исследование *Rosalina marginata* было предпринято Д. Ировой [Jirova, 1956]. Она изучила типовое местонахождение этого вида в Чехословакии и, поскольку голотип оказался утерянным, выделила неотип *Globotruncana marginata* [Reuss, 1845; Jirova, 1956, с. 241, табл. I, фиг. I, а-с]. Судя по рисунку, неотип имеет уплощенную раковину шаровидные камеры, разделенные каемчатыми выпуклыми радиальными, слегка изогнутыми септальными швами; периферический край раковины килеватый с хорошо развитыми киями, разделенными достаточно четко выраженным межкильевым пространством; широкий пупок окружен окологупочными валиками. По представлению Д. Ировой, вид подвержен сильным изменениям, зависящим от экологических условий. Однако с видовой интерпретацией других форм, отображенных в работе в табл. I-3, согласиться нельзя. Особенности строения устья раковины рассматриваемого вида указаны Д.Ировой в более поздней ее работе [Stemprokova-Jirova, 1970], в которой вместо рисунков приведены фотографии многих форм, хотя то, что некоторые из них относятся к этому виду, вызывает сомнение (например, табл. I0, фиг. 4; табл. II, фиг. I). Д.Ирова отмечает у изученных раковин пупочное положение главного устья и наличие у хорошо сохранившихся экземпляров тегиллы, хотя на фотографиях трудно различить характер устьевых губ; возможно, устьевые губы протягиваются до середины пупка и не образуют тегиллы.

Стратиграфически положение слоев, из которых описан голотип *Rosalina marginata*, по А.Реуссу - верхняя часть турона, тогда как Д.Штемпрокова-Ирова на основании изучения фораминифер относит их к средней части коньякского яруса, к зоне со *Spiroplectinata westfalica* Olbertz и с максимальным распространением *Stensjoia granulata* Olbertz [Stemprokova-Jirova, 1967]. Экземпляры А. Реусса из Костиц [Reuss, 1845, табл. 8, фиг. 74], согласно современным стратиграфическим представлениям, происходят из верхнетуронских отложений.

Я. Гофкер, используя более позднюю работу А.Реусса [Reuss, 1854], отнес к *Rosalina marginata* формы с двумя сильно оближенными киями [Hofker, 1956, фиг. 6-8], морфологически достаточно четко отличающиеся от раковин не только голотипа и неотипа, но и топотипов. Однако Д. Штемпрокова-Ирова, обсудив с Я. Гофкером вопрос о видовой принадлежности раковин, изображенных им как *Marginotruncana marginata*, пришла к выводу о том, что он выбрал нетипичные экземпляры этого вида, но, вероятно, сомневаясь в этом, поместила их в синонимику *Globotruncana marginata* со знаком вопроса [Stemprokova-Jirova, 1970]. Интересно отметить также, что она не включила в синонимику этого вида форму, изображенную А. Реуссом как *Rosalina marginata* из турона Восточных Альп, с которой отождествлял свои раковины Я. Гофкер при выделении рода *Marginotruncana*. В то же время Д. Штемпрокова-Ирова рассматривает вид Я. Гофкера *Marginotruncana paraventricosa* [Hofker, 1956, с. 328, фиг. I7, I8] в качестве синонима *Globotruncana marginata*, с чем вполне можно согласиться. Отсюда следует, что Я. Гофкер в своей работе относил формы с двумя различно расположенными киями к разным видам (*marginata* и *paraventricosa*), считая совершенно справедливо эту особенность строения раковины видовым признаком.

Изложенные выше данные позволяют предполагать, что изображенные А. Реуссом в разное время раковины под названием *Rosalina marginata* относятся к двум разным видам. Один из них происходит из коньякских отложений чешского мела [Reuss, 1845], другой — из турона Восточных Альп [Reuss, 1854]. Вполне возможно, что формы, идентифицированные Я. Гофкером как *Marginotruncana marginata*, относятся к третьему виду.

Нечеткость первоначального диагноза рода *Marginotruncana* не позволяла долгое время исследователям признавать этот таксон валидным, чему способствовало также то, что Я. Гофкер отнес к этому роду ряд видов, принадлежность которых к другим родам не вызвала сомнений. Исправленное описание рода *Marginotruncana* дал Е. Песаньо в монографии по поздне меловым планктонным фораминиферам Северной Америки. Он подчеркнул свойственные этому роду, как и всему семейству, особенности строения устья, а также наличие у маргинотрункан одного или двух килей на периферическом крае раковины. В этот род он включил в основном виды с уплощенной раковинкой и каемчатыми выпуклыми, в различной степени изогнутыми септальными швами на обеих сторонах раковины, считавшихся ранее глоботрунканами (*M. sigali* (Reichel), *M. renzi* (Gand.), *M. marginata* (Reuss), *M. coronata* (Bolli), *M. canaliculata* (Reuss), *M. angusticarinata* (Gand.), и новые виды *M. bouldinensis* Pessagno и *M. pseudolinneiana* Pessagno). Кроме того, к маргинотрунканам Е. Песаньо отнес такие виды, как *Jimbricata* и *indica*, для которых характерны линейные углубленные радиальные септальные швы на пупочной стороне раковины и пупочно-внутрикраевое устье с короткой устьевой губой; приведенные признаки позволяют считать их преглоботрунканами или дикаринеллами. Нельзя также согласиться с Е. Песаньо относительно включения рода *Helvetoglobotruncana* в синонимику маргинотрункан, поскольку, по нашему мнению, он представляет морфологически достаточно обособленный таксон родового ранга.

По представлению Е. Песаньо [Pessagno, 1967], род *Marginotruncana* отличается от глоботрункан внепупочно-пупочным положением главного устья, более мелким пупком и отсутствием тегиллы. Автор не знал о результатах изучения типового вида этого рода, проведенного Д. Ировой, и ошибочно отождествлял с *M. marginata* другой вид, основываясь на более поздней публикации А. Реусса по Восточным Альпам [Reuss, 1854]. После знакомства с изображением неотипа и топотипами, присланными ему Д. Ировой, когда монография была в печати, он в сноске указал [Pessagno, 1967, с. 307], что вид, который он определял как *M. marginata*, должен быть отнесен к *M. difformis* (Gandolfi). При этом он отметил, что в материалах Северной Америки вид *M. marginata* (Reuss) редко встречается в коньякских отложениях.

Б. Портаульт исправил диагноз рода *Marginotruncana* за счет исключения из его состава однокилевых форм с линейными углубленными радиальными септальными швами на пупочной стороне раковины [Porthault.- In: Donze e. a., 1970]. В таком объеме род *Marginotruncana* принимают и другие исследователи [Bellier, Salaž, 1977; Longoria, Gamper, 1975; Neagu, 1979; Robaszynski, Caron, 1979]. В атласе, посвященном результатам изучения планктонных фораминифер среднего мела [Robaszynski, Caron, 1979], к

роду *Marginotruncana* помимо видов, перечисленных выше, в работе Е. Песаньо (считавшихся ранее глоботрунканами) отнесены такие виды, как *M. marianov* (Douglas), *M. paraconcaevata* Porthault, *M. scheegansi* (Sigal), *M. sinuosa* Porthault, *M. tarfayaensis* (Lehmann), *M. undulata* (Lehmann).

Итак, можно сказать, что, несмотря на существовавшую в литературе путаницу в определении типового вида, сказавшуюся на различном толковании рода *Marginotruncana*, следует признать его валидным, но недостаточно изученным. Для обеспечения стабильности и единообразия номенклатуры считать типовым видом *Rosalina marginata*, первоначально описанный А. Реуссом из коньякских отложений чешского мела. Для решения вопроса о видовой принадлежности восточно-альпийского экземпляра, изображенного им под тем же видовым названием из слоев гозау (турон) [Reuss, 1854], послужившего Я. Гофкеру основой для выделения рода *Marginotruncana* [Hofker, 1956], необходимо в дальнейшем изучить его как в коллекционном, так и топотипическом материале.

Наиболее существенным морфологическим признаком маргинотрункан, отличающим их от глоботрункан, является, по определению Е. Песаньо [Pessagno, 1967], отсутствие тегиллы. Именно такие формы в филогенетическом отношении представляют недостающее важное звено в развитии семейства *Globotruncanidae*, позволяющие понять его становление. Развитие этого семейства шло в направлении расширения пупочной области и удлинения устьевых губ с образованием сначала портиков, доходящих до середины пупка у маргинотрункан, а затем тегиллы у глоботрункан, прикрывающей всю пупочную область. Исходя из этих представлений, мы помещаем род *Marginotruncana* в семейство *Globotruncanidae*, считая его родоначальным для этого семейства. Пупочное положение главного устья у *M. marginata* (Reuss) - типового вида рода *Marginotruncana* - служит также подтверждением сделанного вывода. Однако мы допускаем, что у некоторых наиболее древних видов маргинотрункан, видимо, помимо пупочной части устья частично имеется также и внутрикраевое. Нестабильность этого признака вполне возможна у родоначальных форм, которым обычно свойственна пластичность.

Для уточнения видового состава и характеристики рода *Marginotruncana* необходимо в дальнейшем детально изучить устьевые особенности раковин как у некоторых перечисленных выше видов, которые в литературе относят к маргинотрунканам, так и у других, считающихся в настоящее время глоботрунканами, распространенными в интервале от туронского до сантонского времени.

Род *Whiteinella*, выделенный Е. Песаньо [Pessagno, 1967] в составе семейства *Marginotruncanidae*, одни исследователи относят к подсемейству *Rugoglobigerinidae* семейства *Globotruncanidae* [Porthault.- In: Donze e. a., 1970; Robaszynski, Caron, 1979], другие рассматривают его как синоним рода *Rotundina* подсемейства *Rotundinidae* семейства *Globotruncanidae* [Bellier, Salaj, 1977] или рода *Helvetoglobotruncana* семейства *Marginotruncanidae* [Longoria, Gampfer, 1975; Neagu, 1979] (см. таблицу). За типовой вид рода *Whiteinella* был принят *W. archaocretacea* Pessagno, описанный автором вида из туронских отложений Северной Америки [Pessagno, 1967].

В качестве характерных признаков рода *Whiteinella* E. Песаньо указывал, как и для маргинотрункан, "внепупочное - пупочное", часто почти пупочное положение главного устья, длинные устьевые губы (портики) с аксессуарными устьями близ их шовных контактов, а также наличие (часто) непористого периферического пояса. Последняя особенность периферического края раковины, по данным E. Песаньо, отличает рассматриваемый род от маргинотрункан, обладающих киями. Отсюда, а также из раздела "Замечания" следует, что к вайтнеллам автор относил формы не только с приостренным непористым периферическим краем, подобным *W. archaеосretacea* или *W. inornata*, но и с округлым пористым, свойственным хедбергеллам, не считая, по-видимому, эту особенность раковин существенной для родовой характеристики.

По нашему мнению, строение периферического края раковины (приостренный непористый или округлый пористый) служит у планктонных фораминифер важным признаком родового ранга. Поэтому мы исключаем из состава вайтнелл формы с округлым пористым периферическим краем раковины и выделяем их в самостоятельный род. Что касается рода *Whiteinella*, то необходимо отметить, что по форме раковины, характеру пупочной области и пупочно-внутрикраевому главному устью он весьма сходен с глоботрунканеллами. Для рода *Globotruncanella* E. Песаньо, вслед за A. Лебличом и X. Тэппен [Loeblich, Tappan, 1964, фиг. 529, 3, a-c], указывает наличие тегаллы [Pessagno, 1967, с. 373]. Отсутствие ее у вайтнелл подтверждает валидность этого родового таксона, характеризующего собой важное (самое раннее) звено в эволюции семейства *Globotruncanellidae* (= *Abathomphalidae*).

Ниже дано описание нового рода, выделенного из состава рода *Whiteinella*.

С е м е й с т в о *Rugoglobigerinidae* Subbotina, 1959
(transl. ex *Rugoglobigerininae* Subbotina, 1959)

Род *Hedbergellita* Maslakova, gen. nov.

Н а з в а н и е от рода *Hedbergella*.

Whiteinella (pars) : Pessagno, 1967, с. 298.

Т и п о в о й в и д - *Whiteinella baltica* Douglas et Rankin, 1969; коньяк-нижний сантон; Дания, о-в Борнхольм.

О п и с а н и е . Раковина уплощенная или спирально-выпуклая с шаровидными камерами, разделенными линейными углубленными септальными швами, периферический край округлый, пористый. Пупок широкий. Главное устье пупочно-внутрикраевое, почти пупочное; длинные устьевые губы (портики) с аксессуарными устьями близ их шовных контактов. Поверхность камер шиповатая.

С о с т а в . В настоящее время в литературе известны несколько видов, которые могут быть отнесены к новому роду: *H. baltica* Douglas et Rankin, *H. aprica* (Loeblich et Tappan), *H. hiezli* (Hagn et Zeil), *H. brit-*

tonensis (Loeblich et Tappan), *H. paradubia* (Sigal).

С р а в н е н и е . От рода *Hedbergella* отличается широким пупком и более пупочным положением главного устья, а также длинными устьевыми губами (портиками) с аксессуарными устьями. От рода *Whiteinella* отличается округлым пористым периферическим краем раковины.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Верхи сеномана, турон - сантон, повсеместно.

Л и т е р а т у р а

М а с л а к о в а Н.И. Глоботрунканиды юга европейской части СССР. М.: Наука, 1978. 166 с.

B e l l i e r J.P., S a l a j J. Les Rotundininae, un nouveau taxon de la famille des Globotruncanidae Brotzen, 1942. Actes du VI Colloque Africain de Micropaleontologie Tunis 1974. - Annales des Mines et de la Geologie, Tunis, 1977, N 28, p.319, 320.

B o l l i H.M., L o e b l i c h A.R., T a p p a n H. Planctonic foraminiferal families Hantkeninidae, Orbulinidae, Globorotaliidae and Globotruncanidae. - U.S.Nat.Mus., 1957, Bul.215, p.3-50.

B r o t z e n F. Die Foraminiferengattung *Cavelinella* nov.gen. und die Systematik der Rotaliiforme. - Sver. Geol. Undersök., 1942, v. 36, N 8, ser.C, p.1-60.

C u s h m a n J.A. Upper Cretaceous Foraminifera of the Gulf Coastal region of the United States and adjacent areas. - U.S.Geol. Sur., Prof. Paper, 1946. 241 p.

D o n z e P., P o r t h a u l t B., T h o m e l G., de V i l l o u t r e y s O. Le Sénonien inférieur de Puget-Théniers (Alpes-Maritimes) et sa microfaune. - Géobios. Lyon, 1970, v.3, N 2, p.41-106.

D o u g l a s R.G., R a n k i n G. Cretaceous planctonic Foraminifera from Bornholm and their zoogeographic significance. - Letia, 1969, v.2, p.185-217.

H o f k e r J. Die Globotruncanen von Nordwest-Deutschland und Holland. - Neues Jahrb. Geol. und Paläont., 1956, v.103, N 3, S.312-340.

J i r o v a D. The genus *Globotruncana* in the Upper Turonian and Emscherian of Bohemia. - Univ. Carolina Geol., 1956, v.2, N 3, p.239-255.

L o e b l i c h A.R. (Jr.), T a p p a n H. Treatise on Invertebrate paleontology. Pt. C, Protista 2. Sarcodina. V.1, 2. N.Y.: Geol.Soc. Amer. and Univ. Kansas Press, 1964. 900 p.

L o n g o r i a J.F., G a m p e r M.A. The classification and evolution of Cretaceous planktonic Foraminifera. - Rev. Esp. Micropaleontol., 1975, Numero Especial, p.61-69.

N e a g u T. Micropaleontologie. Protozoare. Bucuresti: Editura Technica, 1979. 404 p.

P e s s a g n o E.A.Jr. Upper Cretaceous planktonic Foraminifera from the western Gulf Coastal Plain. - Palaeont. Amer., 1967, v.37, p. 250-441.

Reuss A.E. Die Versteinerungen der Böhmisches Kreideformation, Pt. 1. Stuttgart, 1845. 58 S.

Reuss A.E. Beiträge zur Charakteristik der Kreideschichten in der Ostalpen, besonders in Gosauthale und am Wolfgangsee. V.7, pt.1. Wien: K. Akad. Wiss. 1854. 156 S.

Robaszynski F., Caron M. Atlas de Foraminifères planctoniques du Crétacé Moyen (mer Boréale et Téthys). Cahiers de Micropaleontol. Nat. Res. Sci. France Paris, 1979. 185 p.

Stempřokova - Jirova D. Spiroplectinata westfalica Olbertz, 1942 (Foraminifera) from the Bohemian Cretaceous. - Acta. Univ. Carol. Geol., 1967, N 4, p.79-90.

Stempřokova - Jirova D. Variation of Globotruncana marginata (Reuss, 1845) (Foraminifera, Protozoa) at its type locality. - Acta Univ. Carol. Geol., 1970, N 4, p.303-318.

Э.Н. Кисельман

КРИТЕРИИ ВЫДЕЛЕНИЯ РОДОВ ФОРАМИНИФЕР
подсемейства Spiroplectammininae
Cushman, 1927 (сем. Textulariidae)

Изучению стенки раковин и ее микроструктуре в настоящее время уделяется большое внимание. Некоторые исследователи микроструктуре стенки раковин придают ведущее значение при определении семейств и родов. Микроструктура стенки фораминифер семейства Textulariidae еще слишком мало изучена, чтобы судить определенно о ее таксономическом значении. В настоящее время к семейству Textulariidae отнесены фораминиферы, имеющие однослойную агглютинированную стенку раковин, при этом соотношение агглютинированных и секреторных частей очень различно. Такие фораминиферы являются организмами с неустойчивой системой агглютинация - секреция [Раузер-Черноусова, 1972]. У них изменчив также минеральный состав и размер зерен агглютинанта. Иногда стенка полностью сложена кальцитовыми зернами, но, к сожалению, очень трудно установить происхождение этих зерен не только на ископаемом, но и на современном материале [Саидова, 1975]. У многих маастрихтских текстуляриид Западно-Сибирской равнины стенка раковин состоит преимущественно из микрозернистого кальцита с незначительным количеством зерен кварца. Изучая стенку в шлифах в проходящем свете при увеличении в 600-1000 раз, литологи пришли к выводу, что слагающий ее кальцит подвергался вторичной перекристаллизации. Вполне возможно также, что у ископаемых текстуляриид могло происходить замещение первичного состава цемента вторичным. Так, вид *Bolivinopsis rosula* (/Ehrenberg) (= *Bolivinopsis capitata* Jakovlev) из верхнекампанских бескарбонатных отложений Западно-Сибирской равнины имеет кремнистую стенку, а в стенке этого вида из маастрихтских известковистых глин ганькинской свиты преобладают мелкозер-

нистый кальцит (до 70%), пелитоморфные глинистые частицы и очень мелкие зерна кварца [Кисельман, см. Фораминиферы меловых . . ., 1964, с. 156, 188, табл. XXVI, фиг. II, а-в, 12].

Изучение микроструктуры стенки раковин с помощью электронного сканирующего микроскопа при увеличении от 1110 до 2220 раз подтверждает, что соотношения агглютированных и секреторных (?) частиц у особей рода *Spiroplectammina* из маастрихта Западно-Сибирской равнины колеблются (табл. I). Стенка раковин *Spiroplectammina kasanzevi* Dain из Танапчан-Надымского района Западно-Сибирской равнины (х 2220) сложена преимущественно агглютированными зернами, нераскристаллизованная (бесформенная) масса (секреторная?) составляет не более 10%. Стенка раковин у особей этого же вида из центральной части Западно-Сибирской равнины (х 2220) — вся сплошь из нераскристаллизованной массы (секреторной?). Стенка *Spiroplectammina variabilis* Neskaја (см. табл. I) из западной части Западно-Сибирской равнины (Туринская скважина) (х 883) полностью сложена хаотически расположенными агглютированными зернами неопределенной формы, различного размера. У этого же вида из центрального района равнины сочетаются примерно в равном количестве агглютированные зерна и бесформенная масса. Стенка *Spiroplectammina optata* Kisselman (Тюменская область, Заводоуковская скв. 3-Р, гл. 445 м, верхняя часть верхнего кампана; х 2220) целиком состоит из бесформенной известковой массы (секреторной?) (табл. I, фиг. 7). Изучение в шлифах стенки *S. optata* из этого же местонахождения показало, что она выполнена мелкозернистым кальцитом с очень редкими включениями зерен кварца. По терминологии, предложенной Д.М. Раузер-Черноусовой и А.А. Герке (1971), она секреторная известковая с 3-5% агглютированных частиц. Экземпляры этого вида из некарбонатных глин верхней части березовского горизонта (верхи верхнего кампана, Покуровская скв. I-Р; Ханты-Мансийская скв. I-Р) не реагируют на действие соляной кислоты. Можно предположить, что первичный состав стенки раковин в данном случае замещен в процессе диагенеза.

Неустойчивость системы агглютинация — секреция стенки раковин семейства Textulariidae, изученных в основном на примере подсемейства Spiroplectammininae Cushman, 1927 из верхнемеловых отложений Западно-Сибирской равнины, возможности замещения первичного состава и его перекристаллизации свойственны многим фораминиферам отрядов Ammodiscida, Ataxophragmiida и др. Отсюда следует, что состав и строение стенки раковин не может быть критерием семейства. На ископаемом материале этот признак не характеризует род, а в большинстве случаев даже вид. Аналогичную оценку таксономического значения строения и состава стенки раковин фораминифер подсемейства Spiroplectammininae дала Ю.П. Никитина (1966), изучавшая палеогеновых представителей данного подсемейства юго-восточной окраины Русской платформы.

С применением электронного сканирующего микроскопа для изучения стенки раковин при увеличении от 1000 до 10 000 раз появились сведения о наличии у текстуляриид пор в виде отверстий от округлых до неправильно четырехугольных, называемых "канальцами", или "псевдопорами". Американские исследователи Ф. Беннер и П. Перейра [Banner, Pereira, 1981] на-

личие или отсутствие пор рассматривают как родовой признак, так как "поры являются одним из наиболее важных систематических признаков" [Основы . . ., 1959, с. 130]. О наличии или отсутствии пор в стенке раковин у одного рода и даже вида в настоящее время в литературе приводятся противоречивые сведения. Наиболее полно они отражены в названной выше работе Ф. Беннера и П. Перейра. Так, у "*Textularia*" *sagittula* Defrance = *Spiroplectinella wrighti* (Silvestri) = *Spirorutilus wrighti* (Silvestri), по данным А. Нерванга [Norvang, 1966] и Н. Ергенсена [Jorgensen, 1977], поры отсутствуют. Я. Мюррей [Murray, 1971, 1973] при увеличении в 1200, 2400 раз у этого вида также не увидел пор. Однако на протравленной стенке при увеличении в 1400 раз он различил поры-трубки (каналы). У "*Spiroplectamina*" *carinata* (Orb.) (= *Spiroplectinella carinata* (Orb.) = *Spirorutilus carinata* (Orb.) Е. Галиц и З. Рейс [Halicz, Reis, 1979] на протравленных раковинах обнаружили круглые, многоугольные, не выходящие на поверхность псевдопоры, оконтуренные органическим материалом. Итак, у представителей рода *Spiroplectinella* Kisselman, 1972 [*Spirorutilus* Hofker, 1976 = по А. Нервангу *Textularia* Defrance in de Blainville, 1824] по данным одних исследователей поры есть, по данным других - отсутствуют.

Противоречивые сведения приводятся и для рода *Textulina* Norvang, 1966 [Norvang, 1966]. А. Нерванг, Р. Реймент [Reyment, 1969] и Я. Хейнес [Haynes, 1973] у особей этого рода обнаружили псевдопоры - округлые или четырехугольные отверстия. Я. Мюррей [Murray, 1971] их не нашел. Род *Textulina* Norvang, 1966 по наличию пористой стенки Ф. Беннер и П. Перейра (1981) отнесли к роду *Textularia* Defrance in de Blainville, 1824 (в понимании А. Леблика и Х. Тетпен [Loeblich, Tappan, 1964]). Они не придают таксономического значения дополнительной камере, имеющейся в начальной части раковины рода *Textulina* и расположенной в другой плоскости с пролокуломом.

Отсутствие пор у поздне меловых двухрядных фораминифер с агглютинированной стенкой и известковистым цементом (изучены при увеличении в 275 раз), ранее относившихся к роду *Textularia*, послужило Ф. Беннеру и П. Перейра [Banner, Pereira, 1981] основанием для выделения нового рода *Textulariopsis* с типовым видом *T. portsdownensis* Banner et Pereira.

В результате изучения семи видов рода *Spiroplectamina* из верхне-неонских отложений Западно-Сибирской равнины у трех были обнаружены в стенке раковин псевдопоры - редкие отверстия округлой и неправильной четырехугольной формы (табл. I, II).

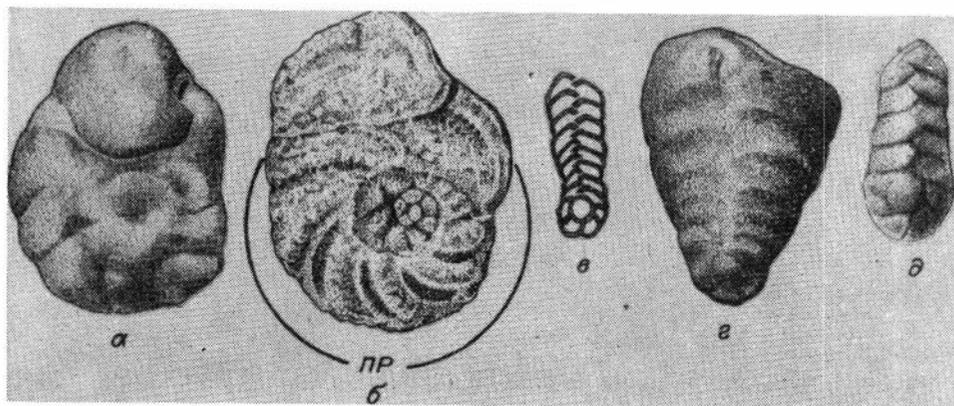
Противоречивость данных о наличии или отсутствии поровых отверстий в стенке раковин у представителей одного рода, а иногда и вида свидетельствует, что пока еще рано делать определенные выводы о таксономическом ранге этого признака для семейства *Textulariidae*. Необходима методика для изучения пор у агглютинирующих фораминифер. Вполне возможно, что иногда их трудно обнаружить из-за слишком малых размеров.

Следовательно, современный уровень знаний о составе и строении стенки раковин у представителей семейства *Textulariidae* позволяет считать основным таксономическим признаком родов этого семейства морфологическое

строение раковины, тем более что "следует рассматривать каждую сформировавшуюся раковину не только как определенное морфологическое образование, но и как продукт жизнедеятельности цитоплазмы" [Фурсенко, 1978]. Значит, необходимо изучать морфологические признаки раковин.

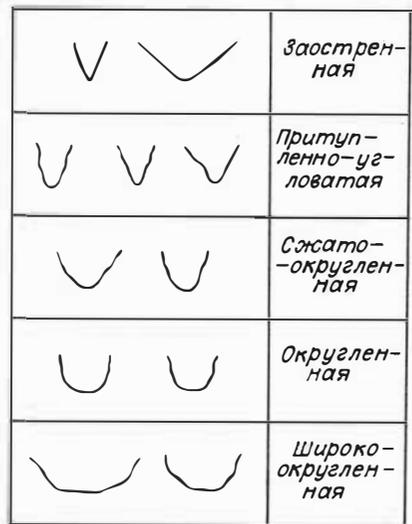
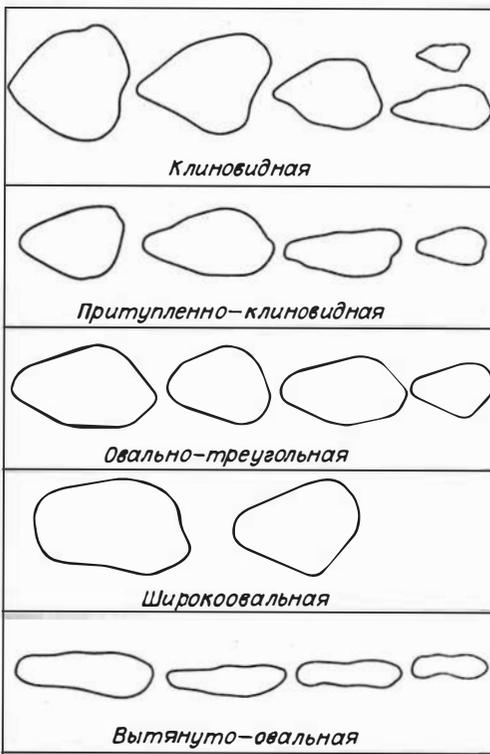
Учитывая, что в терминологии при описании морфологических признаков строения раковин семейства Textulariidae нет единообразия, мы предприняли попытку в какой-то мере восполнить этот пробел. Рассмотрим морфологические признаки только тех Textulariidae, которые встречаются в верхнемеловых отложениях Западной Сибири. При описании этих признаков употребляются термины, приведенные в работах В.Т.Балахматовой (1955, 1964), Т.И. Шлыкковой [Основы..., 1959], Л.Г.Даин (1961), В.И.Василенко (1961), Э.Н. Кисельман (см. [Фораминиферы меловых..., 1964]), А.В.Фурсенко (1978) и др. Для терминов, которые ранее употреблялись редко, ниже дается объяснение. Названия сечений раковины заимствованы из работы А.А.Герке (1967). Таблицы, иллюстрирующие ряд морфологических признаков раковин, составлены по образцам, приведенным также в работе А.А.Герке.

К подсемейству Spiroplectammininae Cushman, 1927 относятся биморфные и триморфные раковины фораминифер, начальная часть которых спирально-плоскостная, поздняя - двухрядная, может переходить в однорядную. Для установления родовой принадлежности фораминифер данного подсемейства следует изучить сначала строение спирально-плоскостного отдела: количество составляющих его оборотов спирали, особенности навивания спирали или степень охвата одного оборота другим. В зависимости от этого спирально-плоскостной отдел может быть эволютным, инволютным или полуинволютным (полуэволютным) (рис. I). Оборот спирали полный (замкну-



Р и с . I. Строение спирально-плоскостного отдела.
а - инволютный, б - полуинволютный (пр - периферическая часть спирали), в-д - эволютный.

тый) или неполный (незамкнутый) (см. рис. I, в-д). Рассматривается количество камер, составляющих периферическую часть спирально-плоскостного оборота. У биморфных раковин это часть спирально-плоскостного от-



Р и с . 2. Форма раковины (вид с боковой стороны).

Р и с . 3. Форма начальной части раковины.

Уплощенность	Удлиненность			
Градация	$\frac{Г}{Ш}$	$\frac{В}{Ш}$	$\frac{Ш}{В}$	Градация
очень слабо уплощенные	от 0,91 до 0,71	от 1,5	от 0,9	слабо удлиненные
слабо уплощенные	от 0,70 до	от 1,6 до 1,9	0,63 до 0,5	
умеренно уплощенные	от 0,50 до 0,41	от 2,0 до 2,9	от 0,5 до 0,34	умеренно удлиненные
сильно уплощенные	от 0,40 до 0,30	от 3,0 до 3,9	от 0,33 до 0,26	сильно удлиненные
плоские	от 0,29 до 0,15 и меньше	от 4,0 и больше	от 0,25 и меньше	очень сильно удлиненные

Р и с . 4. Форма раковины (уплощенность, удлиненность).

Р и с . 5. Форма раковины (расширение раковины по мере роста).

$\frac{Ш_1}{Ш}$	$\frac{Ш}{Ш_1}$	$\frac{ДСШ}{Ш}$		$\frac{Ш}{ДСШ}$	
Градация					
от 1,1 и больше	от 0,9 и меньше	суживающиеся			
1,0	1,0	ровные			
от 0,9 до 0,6	от 1,1 до 1,9	очень слабо расширяющиеся			
от 0,5 до 0,34	от 2,0 до 3,0	узко-клиновидные	притупленные, узко-клиновидные		
от 0,33 до 0,26	от 0,31 до 4,0	умеренно клиновидные	притупленные, умеренно клиновидные	овально-треугольные	
от 0,25 до 0,1	от 4,1 до 0,0 и больше	широко-клиновидные	притупленные, ширококлиновидные	широко-овально-треугольные	

дела, выходящая к периферическому краю раковины (см. рис. I, б). Спирально-плоскостной отдел по отношению к двухрядному может быть обособленным, когда диаметр его (DC) значительно больше ширины начальной части двухрядного отдела ($Ш_1$), и необособленным, с постепенным переходом в двухрядный, диаметр его равен или меньше ширины начальной части двухрядного отдела (см. рис. I, в-д).

Ф о р м а р а к о в и н ы . Вид с боковой стороны обычно принято считать формой раковины (рис. 2). Она в значительной степени зависит от формы начальной части (рис. 3), а также от высоты (B) и наибольшей ширины ($Ш$). Отношение высоты к наибольшей ширине выражает удлиненность раковины (рис. 4), отношение ширины к начальной части ($Ш_1$) (DC_1) к максимальной ширине показывает расширение раковины по мере роста (рис. 5). В зависимости от перечисленных выше величин раковины могут быть: клиновидные, притупленно-клиновидные, овально-треугольные, широкоовальные, вытянуто-овальные (см. рис. 2). Для определения степени удлиненности раковины приняты градации (см. рис. 4): очень сильно, сильно, умеренно и слабо удлиненная. Раковина считается очень сильно удлиненной, если ее длина в 4 и более раз превышает наибольшую ширину, сильно удлиненной — если длина в 3 и более раз превышает наибольшую ширину, и т.д. Для обозначения расширения раковины по мере роста (см. рис. 5) также приняты градации: суживающаяся, ровная, очень слабо расширяющаяся, узко, умеренно и ширококлиновидная раковина или притупленно-клиновидная.

Ф о р м а н а ч а л ь н о й ч а с т и р а к о в и н ы в значительной степени зависит от наличия или отсутствия спирально-плоскостного отдела, а также от количества составляющих его оборотов. Если этот отдел у раковины отсутствует, то начальная часть ее бывает чаще заостренной или притупленно-угловатой. Заостренная начальная часть соответствует клиновидной форме раковины, а притупленно-угловатая — притупленно-клиновидной. У раковин, имеющих спирально-плоскостной отдел, начальная часть чаще бывает сжато-округленная, округленная или широкоокругленная. Если спирально-плоскостной отдел состоит из неполного оборота спирали, то начальная часть раковины часто притупленно-угловатая. Сжато-округленная и округленная начальная часть соответствует овально-треугольной и вытянуто-овальной формам (см. рис. 3). У вытянуто-овальных раковин края почти параллельны. Широкоокругленная начальная часть в основном характерна для широкоовальной формы.

Ф о р м а р а к о в и н ы с о с т о р о н ы у с т ь я зависит от контура двух последних камер в поперечном сечении. Он часто отвечает поперечному сечению раковины, иногда значительно больше, но почти всегда повторяет форму поперечного сечения, которая отражает родственные в филогенетическом отношении группы видов. В отдельных случаях это родовой признак. Форма раковины со стороны устья бывает лентовидной, неправильно овальной, овальной, овально-ромбической, ромбической, округлой (рис. 6). Все названные формы могут быть слабо двураздельные. Для более полной характеристики описываемого признака вычисляется отношение толщины раковины к ширине $\left[\frac{T}{Ш} \right]$. В зависимости от полученной величины

	<i>Лентовидная</i>	
	<i>Неправильно-овальная</i>	
	<i>Овальная</i>	
	<i>Овально-ромбическая</i>	<i>умеренно-уплощенная</i>
		<i>очень слабоуплощенная</i>
		<i>вздутая</i>
		<i>слабодвурядельная</i>
	<i>Ромбическая</i>	<i>плоская</i>
		<i>умеренно-уплощенная</i>
		<i>слабоуплощенная</i>
	<i>Округлая</i>	

Р и с . 6. Форма устьевой поверхности раковины.

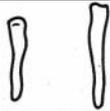
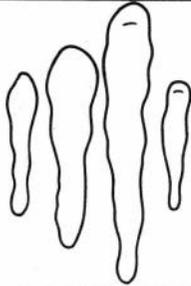
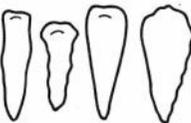
применяются градации, установленные А.А. Герке (1967) : очень слабо, слабо, умеренно и сильно уплощенные и плоские (см. рис. 4) . Если $\frac{T}{III} = I$, то раковина со стороны устья круглая или квадратная.

Форма периферического края раковины рассматривается, как обычно принято, с периферической стороны, а также со стороны боковой поверхности. Периферический край со стороны боковой поверхности может быть ровным, слабо лопастным, лопастным. Эта форма показывает изменение толщины раковины по мере роста. Она бывает лентовидной, вытянутой, неправильно овальной, узко-, широко-, тупоклиновидной (рис. 7, а) . В зависимости от изменения толщины по мере роста раковина может быть плоской, очень слабо утолщенной или слабо, умеренно, сильно и очень сильно утолщенной (рис. 7, б) . Если толщина раковины по мере роста не изменяется ($T_I = T$) или изменяется очень слабо, то боковые стороны раковины параллельны. В зависимости от высоты принято различать раковины мелкие (до 0,4 мм), средних размеров (от 0,41 до 0,8 мм) и крупные (0,81 мм и более) .

При описании видов, принадлежащих к подсемейству *Spiroplectammina*, необходимо учитывать, что большинство из них представлено особями микро- и мегалосферического поколений.

Сначала приводится характеристика общих признаков. Затем дается отдельно описание строения спирально-плоскостного отдела. При этом следует указать размер начальной камеры, количество камер в спиральной части, количество оборотов спирали, число камер, выходящих к периферической части спирали, эволютность или инволютность спирально-плоскостного отдела. Если в строении двухрядной части у форм, принадлежащих к различным поколениям, отмечаются также значительные отличия, то нужно давать описание и этой части для каждого поколения отдельно.

При опубликовании нового вида, принадлежащего к семейству *Textulariidae*, для лучшего его понимания необходимо дать изображение в трех проекциях: с боковой стороны, со стороны устья, с периферического края. Если

а		б	
	<i>Лентовидная</i>		<i>Утолщенность</i>
	<i>Вытянутая неправильно- овальная</i>	$\frac{T_1}{T}$	<i>Градации</i>
	<i>Узкоклин- видная</i>	<i>от 0,99 до 0,60</i>	<i>очень слабо утолщенные</i>
	<i>Ширококлин- видная</i>	<i>от 0,59 до 0,51</i>	<i>слабо утолщенные</i>
	<i>Тупоклин- видная</i>	<i>от 0,50 до 0,41</i>	<i>умеренно утолщенные</i>
		<i>от 0,40 до 0,21</i>	<i>сильно утолщенные</i>
		<i>от 0,2 и меньше</i>	<i>очень силь- но утол- щенные</i>

Р и с . 7. Форма периферического края (а), толщина раковины (б).

на фотографии или рисунке боковой стороны, сделанном с раковины, не смоченной какой-либо просветляющей жидкостью, не ясно строение начальной части, то необходимо привести схематический рисунок начальной части или всей раковины, смоченной в ксилоле и просмотренной в проходящем свете. Однако и просмотр не всегда дает положительный результат. В таком случае нужно сделать с раковины аншлиф или тонкий шлиф и привести его изображение. Без выполнения указанных выше требований публикация нового вида недопустима, так как без знания строения начальной части раковины и спирально-плоскостного отдела нельзя определить родовую принадлежность вида.

Большой фактический материал по подсемейству *Spiroplectammininae*, собранный из верхнемеловых и палеогеновых отложений Западно-Сибирской равнины и многих районов европейской части Союза, позволил проследить в развитии видов ряд естественных групп, наметить направление изменчивости некоторых морфологических признаков, имеющих таксономическое значение. Наиболее важными из них, как уже было отмечено выше, мы считаем строение на-

чального спирально-плоскостного отдела, в прямой зависимости от которого находится форма раковины (соотношение диаметра спирально-плоскостного отдела (ДС) и наибольшей ширины (Ш) двухрядного отдела) и форма поперечного сечения двухрядного отдела. Все эти признаки необходимо проследивать у микро- и мегалосферических форм и сопоставлять формы, относящиеся к одному поколению. Замеченные особенности строения спирально-плоскостного отдела, выражающиеся в полуинволютивности или даже инволютивности (спиральная часть образована более чем одним оборотом — до 3,5) или в эволютивности при наличии одного оборота, не случайны. Существует группа видов, связанных генетическим родством, у которых спирально-плоскостной отдел всегда состоит более чем из одного оборота и каждый последующий оборот частично или полностью охватывает с боков предыдущий (полуинволютный или инволютный); и только у мегалосферических особей A_1 он состоит иногда из одного оборота и почти эволютивный (рис. 8). Как пример можно назвать виды, последовательно сменяющие друг друга в позднем сеноне: *Spiroplectamina optata* Kisselman, *S. kelleri* Dain, *S. suturalis* Kalinin, *S. kasanzevi* Dain [Калинин, 1937; Даин, 1961; Кисельман, см. Фораминиферы меловых..., 1964; Акимец, 1961]. Близкий тип строения спирально-плоскостного отдела у группы видов рода *Spiroplectamina* из верхнеюрских отложений Западно-Сибирской равнины: *S. tobolskensis* Beljaevskaja et Komissarenko, *S. suprajurassica* Kosyreva, *S. vicinalis* Dain, *S. paravicinalis* Dain [Комиссаренко, см. Фораминиферы верхнеюрских..., 1972]. Прослежена также группа видов, распространенных в мелу, палеогене, неогене и современном бассейне, у которых спирально-плоскостной отдел всегда эволютивный, состоит из четырех-пяти, значительно реже шести камер (считая проложурум) [Василенко, 1961; Никитина, 1966; Кисельман, 1972; Саидова, 1975; и др.]. Вполне вероятно, что для этой группы видов, выделенной в род *Spiroplectinella* [Kisselman, 1972], а Я. Гофкером в род *Spirorutilus* [Hofker, 1976], предковыми формами являются представители рода *Spiroplectamina*, у которых мегалосферические особи эволютивные с одним оборотом спирали. В данном случае возникновение новых морфологических особенностей строения раковины произошло на более ранней стадии индивидуального развития по типу девиации (по [Серверцев, 1949]). Один из видов рода *Spiroplectinella*, вероятно, дал начало в позднем мелу роду *Bolivinospis* Jakovlev, 1890 [Кисельман, 1972]. Эволюционному изменению подвергался двухрядный отдел. Он резко сузился, увеличился в длину. Раковина стала вытянуто-удлиненной. У мегалосферических форм A_2 заметно обособился спирально-плоскостной отдел, а его диаметр стал больше ширины двухрядного отдела. Раковина у таких особей суживается к устьевой части. От рода *Spiroplectamina* род *Bolivinospis* резко отличается строением спирально-плоскостного отдела, а также формой раковины мегалосферических особей A_2 (см. рис. 8).

Строению спирально-плоскостного отдела придается таксономическое значение не только для подсемейства *Spiroplectamininae*: как родовой критерий он рассматривается для семейств *Lituolidae*, *Vaginulinidae* [Введение..., 1981]. Однако в отечественной литературе до сих пор этот признак не считается диагностическим. Чтобы отнести вид к роду *Spiroplectamina*, достаточно, чтобы раковина была биморфной со спирально-плоскостным ранним

Род	Микросферические особи	Мегалосферические особи A ₁	Мегалосферические особи A ₂	Со стороны устья	С периферического края
<i>Spiroplectamina</i> (взрослый мел)					
<i>Spiroplectamina</i> (юра)					
<i>Spiroplectamina</i> (взрослый мел)					
<i>Spiroplectinella</i>					
<i>Bolivinospis</i>					

Р и с . 8. Сопоставление основных морфологических признаков родов подсемейства Spiroplectaminae Cushman, 1927.

отделом и двурядным поздним. В статье А.А.Григялиса и др. (1980) к роду Spiroplectamina отнесены виды *Bolivinospis rosula* (Ehrenberg), *Spiroplectinella baudouiniana* (d'Orb.) и *Spiroplectamina suturalis* [Kalinin]

Основные морфологические признаки родов подсемейства Spiroplectammininae Cushman, 1927

Род	Spiroplectammina Cushman, 1927		Spiroplectinella Kisselman, 1972		Bolivinopsis Jakovlev, 1890	
Типовой вид	Textularia agglutinans var. biformis Parker et Jones, 1865		Spiroplecta wrightii Silverstri, 1903		Spiroplecta rosula Ehrenberg, 1854	
Основные признаки строения раковины	Микросферические особи (B)	Мегалосферические особи (A)	Микросферические (B)	Мегалосферические (A)	Микросферические (B)	Мегалосферические (A)
Форма и строение спирально-плоскостного отдела	Округленная или широкоокругленная		Притупленно-угловатая, заостренная		Округленная	Округленная, часто обособлена
	Полуинволютное. Более одного оборота до 3,5	Полуинволютное до эволютного, реже инволютное. От I до 3 оборотов	Эволютное. Не превышает одного оборота	Эволютное. Менее одного оборота	Эволютное. Один оборот, реже 1,5	Эволютное. Менее одного оборота
Соотношение диаметра спирально-плоскостного отдела с наибольшей шириной двухрядного отдела	Диаметр меньше, реже равен		Диаметр значительно меньше		Диаметр меньше	Диаметр равен или больше

Очертание раковины	Овально-треугольное, широкоовальное или вытянуто-овальное	Ширококлиновидное, призматично-клиновидное	Вытянуто-овальное, чаще сильно удлиненное
Поперечное сечение	Овальное, нецарильно-овальное, ленто-видное, реже овально-ромбическое	Овально-ромбическое или ромбическое	Овальное, овально-ромбическое
Периферический край	Вытянутый, нецарильно-овальный, ленто-видный	Узкоклиновидный, ширококлиновидный, реже тупоугольно-видный	Вытянутый нецарильно-овальный
Строение стенок	Агглютинированно-секреционное, секреционно-агглютинированное	Агглютинированно-секреционное, секреционно-агглютинированное	Секреционно-агглютинированное
Возраст	Средний и верхний карбон, пермь, верхняя яра, мел, современные	Мел, палеоген, неоген, современные	Верхний м-л, палеоген, современные

и др. Если допустить, что эти авторы морфологические отличия между указанными видами не считают родовыми, то и тогда непонятно, почему они относят все эти виды к роду *Spiroplectamina*, а не к *Bolivinopsis*. Род *Bolivinopsis*, типовым видом которого является *Spiroplectata rosula* Ehrenberg, 1854 (= *Bolivinopsis capitata* Jakovlev) [Macfadyen, 1933; Кисельман, см. Фораминиферы меловых..., 1964, с. 187], был установлен значительно раньше [Яковлев, 1890], чем род *Spiroplectamina* [Cushman, 1927]. Следует обратить внимание, что в основных работах по систематике мелких фораминифер [Cushman, 1848; Шлыкова, см. Основы..., 1959; Loeblich, Tappan, 1964] оба рода рассматриваются как валидные. Основным отличием между этими родами считалась известковистость стенки *Bolivinopsis*. Пользуясь современной терминологией, она у одних видов рода *Bolivinopsis* секреционно-агглютинированная, а у других кремнистая (вполне возможно, что в результате вторичных процессов).

Некоторую путаницу при установлении родовой принадлежности фораминифер семейства *Textulariidae* вносят противоречивые данные о морфологическом строении раковины типового вида рода *Textularia T. sagittula* DeFrance, 1824. Однако она не может отразиться на валидности родов *Bolivinopsis* и *Spiroplectamina*, а лишь вызывает сомнения в валидности рода *Spiroplectinella* Kieselmann, 1972 (= *Spirorettilis* Hofker, 1976). Если допустить, что прав А. Нерванг [Norvang, 1966] установивший неотип типового вида рода *Textularia* по экземпляру

Textularia sagittula Defrance из Средиземного моря, имеющему эволютивный сокращенный спирально-плоскостной отдел, то род *Spiroplectinella* - синоним рода *Textularia*. Однако неотип *A.Нерванга* не отвечает требованиям Международного Кодекса Зоологической номенклатуры, так как голотип *T. sagittula* Defrance был ископаемой особью. По данным А.Леблика и Х.Тэппен [Loeblich, Tappan, 1964; Banner, Pereira, 1981], *T. sagittula* Defrance представляет собой двухрядную раковину. В таком случае род *Spiroplectinella* - валидный. Диагностические признаки родов подсемейства *Spiroplectammininae* приводятся в таблице.

Л и т е р а т у р а

А к и м е ц В.С. Стратиграфия и фораминиферы верхнемеловых отложений Белоруссии. - В кн.: Палеонтология и стратиграфия БССР. Сборник III. Минск: Изд-во АН БССР, 1961, с. 3-245.

Б а л а х м а т о в а В.Т., Л и п м а н Р.Х., Р о м а н о в а В.И. Характерные фораминиферы мела и палеогена Западно-Сибирской низменности. Л.: изд. ВСЕГЕИ, 1955, нов.сер., вып.2, палеонт. и стратигр. 122 с.

Б а л а х м а т о в а В.Т. Новые представители *Textulariidae* из палеогена Туркмении. Л.: изд. ВСЕГЕИ, 1964. 93 с.

В в е д е н и е в изучение фораминифер/ Под ред. Субботина Н.Н., Волошинова Н.А., Азбель А.Я. и др. Л.: Недра, 1981. 211 с.

В а с и л е н к о В.П. Фораминиферы верхнего мела полуострова Мангышлак. Л.: Гостоптехиздат, 1961. 486 с.

Г е р к е А.А. О морфологических признаках двусимметричных нодозариид (фораминиферы) и содержание видовых описаний. - Учен. зап. НИИГА, 1967, вып. 19, палеонт. и стратигр., с. 5-34.

Г р и г я л и с А.А., А к и м е ц В.С., Л и н н и к Е.С. Филогенез бентосных фораминифер - основа зональной стратиграфии верхнемеловых отложений (на примере Восточно-Европейской платформы). - Вопр. микропалеонтол., 1980, вып. 23, с. 145-161.

Д а и н Л.Г. Некоторые виды фораминифер меловых отложений Щумихинского района Челябинской области. - В кн.: Микрофауна СССР. Л.: Гостоптехиздат, 1961, с. 3-37.

К а л и н и н Н.А. Фораминиферы меловых отложений Бактыгарына. - Этюды по микропалеонтологии. М.: изд. МГУ, 1937. 61 с.

К и с е л ь м а н Э.Н. Верхнемеловые и палеоценовые фораминиферы нового рода *Spiroplectinella*. - В кн.: Материалы по стратиграфии и палеонтологии Сибири. Новосибирск, 1972, с.134-139. (Тр.СНИИГТимС, вып. 146).

Н и к и т и н а Ю.П. Таксономическое значение некоторых морфологических признаков спиروطектаммин морфологической группировки *Spiroplectamina carinata*. - Вопр. микропалеонтол., 1966, вып. 10, с. 359-375.

О с н о в ы п а л е о н т о л о г и и. Общая часть. Простейшие. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 367 с.

Р а у з е р - Ч е р н о у с о в а Д.М. Основные моменты в историческом развитии строения стенки раковин фораминифер. - Вопр. микропалеонтол., 1972, вып. 15, с. 3-18.

Раузер - Черноусова Д.М., Герке А.А. Терминологический справочник по стенкам раковин фораминифер. М.: Наука, 1971.

192 с.

Саидова Х.М. Бентосные фораминиферы Тихого океана. М.: изд. Ин-та океанологии АН СССР, 1975. 875 с.

Северцев А.Н. Морфологические закономерности эволюции. Собрание сочинений. В 5-ти т. Т. 5. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 533 с.

Фораминиферы меловых и палеогеновых отложений Западно-Сибирской низменности / Субботина Н.Н., Алексейчик-Мицкевич Л.С., Барановская О.Ф. и др. Л.: Недра, 1964. 320 с.

Фораминиферы верхнеюрских отложений Западной Сибири / Бульникова С.П., Даин Л.Г., Козырева В.Ф. и др. Л.: Недра, 1972. 271 с.

Фурсенко А.В. Введение в изучение фораминифер. Новосибирск: Наука, 1978. 241 с.

Яковлев В. Описание нескольких видов фораминифер. Харьков : Унив. типография, 1890, т. XXIV, с. 341-364. (Тр. Об-ва испыт. природы).

Vanнер F.T., Pereira P.G. Some biserial and triserial agglutinated smaller foraminifera: their wall structure and significance. - J. Foram. Res., 1981, v.11, N 2, p.85-117.

Cushman J.A. An outline of a reclassification of the Foraminifera. - Contr. Cushman Lab. Foram. Res., 1927, v.3, pt.1, p.1-105.

Cushman J.A. Foraminifera, their classification and economic use. Cambridge: Mass. Harv. Univ. Press, 1948. 605 p.

Halicz E., Reiss Z. Recent Textulariidae from the Gulf of Elat (Agaba) Red Sea. - Rev. Esp. Micropal., 1979, v.11, N 2, p.295-320.

Haynes J.R. Cardigan Bay Recent foraminifera (Cruises of the R.V. Antur, 1962-1964). - Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zoology. Suppl. 4, 1973, p.1-245.

Hofker J. Further studies on Caribbean foraminifera: studies, fauna Curacao and other Caribbean Islands. V.29, 1976. 256 p.

Jorgensen N.A. Wall structure of some arenaceous foraminifera from the Maastrichtian White Chalk (Denmark). - J. For. Res., 1977, v.7, N 4, p.313-321.

Loeblich A. R. (Jr.), Tappan H. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part C. Protista 2. Sarcodina. V.1-2. N.Y.: Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press, 1964. 900 p.

Masfadyen W.A. A note on the foraminiferal genus Bolivinosia Yakovlev. - J. Boy. Micr. Soc., 1933, v.53, p.139-141.

Murray I.W. An atlas of British Recent foraminifera. L.: Heinemann Educational Books, 1971. 244 p.

Murray I.W. Wall structure of some agglutinated Foraminifera. - Paleontology, 1973, v.16, N 4, p.777-786.

Norvang A. Textilina nov. gen., Textularia DeFrance and Spiroplectamina Cushman (foraminifera). - Biol. Skrifter, Kong. Danske Videns-Kabernes, 1966, v.15, N 3, p.1-16.

Х.М. Саидова

СТРОЕНИЕ СТЕНКИ РАКОВИН МИЛИОЛИД
И ЕЕ БИОФУНКЦИИ

До последнего времени стенку раковин милиолид относили к фарфоровидной. Этот термин был предложен в прошлом веке и включал следующее понятие: непрозрачная карбонатная субстанция, имеющая фарфоровый вид [Williamson, 1858]. В настоящее время этот термин считается условным [Раузер-Чернусова, Герке, 1971].

В 1938 г. впервые при изучении милиолид (псевдомассилин) было установлено трехслойное строение стенки их раковин. Наружный и внутренний слои сложены из кристаллов кальцита, имеющих определенную ориентацию. Средний, наиболее мощный слой, состоит из беспорядочно расположенных кристаллов [Lacroix, 1938]. В дальнейшем такое строение стенки раковин милиолид было выявлено у видов родов *Quinqueloculina*, *Triloculina*, *Pyrgo*, *Sigmoilina*, *Spirosigmoilina*, *Spiroloculina*, *Massilina*, *Articulina*, *Meandroloculina*, *Dogielina*, *Hauerina*, *Podolia* [Серова, 1960, 1961].

Блеск наружного слоя стенки раковин милиолид вызван плотно расположенными кристаллами, ориентированными параллельно поверхности раковин [Серова, 1961; Нау е.а., 1963; Towe, Cifelli, 1967; Hemleben, 1969]. Предполагается, что образование слоев стенки раковин фарфоровидных милиолид идет спонтанно, а органическая основа с непостоянной структурой, пронизывающая всю раковину, действует как катализатор [Towe, Cifelli, 1967; Hemleben, 1969].

Наши исследования поверхности стенки раковин современных милиолид показали, что у многих их видов она не глазурная, а матовая и шероховатая [Саидова, 1975]. Ниже мы рассмотрим результаты изучения внешнего слоя стенки раковин милиолид с помощью электронного сканирующего микроскопа. На особое строение поверхностного слоя раковин милиолид указывали ранее многие исследователи [Lynts, Pfister, 1967; Murrey, Wright, 1970; Haake, 1971; Murrey, 1971; Cherif, Flick, 1974]. Этот слой различные авторы называют по-разному: наружный, покровный, глазурный, облицовка, булыжник. Мы предлагаем поверхностный слой стенки раковин милиолид называть "крустула" (от латинского *crustula* - уменьшительное от *crust* - кора, скорлупа, инкрустация).

Близкий к предлагаемому нами английский термин *crust* или *calccitic crust* (краст, кальцитовая корка) употребляется микропалеонтологами для обозначения дополнительного скелетного вещества раковин планктонных фораминифер, наслаивающегося поверх слоев нарастания [Раузер-Чернусова,

Герке, 1971]. Поверхностный слой этого краста называется кортикальным.

М.Я. Серова предполагает, что наружный слой стенки раковин мллиолид служит для упрочнения раковины и предохраняет ее от механических воздействий в прижизненном состоянии [Серова, 1961]. Наши исследования показали, что основное назначение крустулы – предохранять стенки раковин от растворяющего действия морских вод. Мы установили, что агрессивность вод по отношению к карбонатным раковинам фораминифер увеличивается с глубиной и от экватора к полюсам и зависит от насыщенности их растворенным карбонатом кальция [Саидова, 1958, 1976]. Она увеличивается от 100% в полярных областях до 600% в тропиках и уменьшается с глубиной. На глубине 6 км во всех широтных зонах океана она не превышает 50% [Ляхин, 1968, 1972; Алекин, Катунин, 1974].

Изучение крустулы раковин мллиолид под электронным сканирующим микроскопом при увеличении до 10 000 раз показало, что ее строение определяется формой, размерами и расположением секреторных образований кальцита [Саидова, 1980]. Эти образования могут представлять или один кристалл, или сростки кристаллов. У всех изученных мллиолид в крустуле между ними имеются отверстия, различные по размерам и форме. По строению крустулы можно разделить на два типа – сплошные и разряженные. Сплошная крустула покрывает всю поверхность раковины, разряженная – не сплошным слоем, а в виде ветвящихся наростов, решеток, ребер.

У современных мллиолид обнаружено 8 типов строения сплошной крустулы

1. Крустула состоит из пластиновидных кристаллов, кулисообразно расположенных под небольшим углом к поверхности камеры раковины, налегающих друг на друга и ориентированных в одном направлении (табл. I, фиг. I). Эта крустула обнаружена у видов родов *Cycloduga*, *Quinqueloculina*, *Purgo*, *Sigmoilina*, *Sigmoinea*, *Triloculinellus*, обитающих во всех областях океана в холодных водах, температура которых менее 5–6°C, а насыщенность растворенным карбонатом кальция менее 200%.

2. Крустула сложена прямоугольными плоскими кристаллами, расположенными параллельно поверхности камеры, прилегающими друг к другу и ориентированными в одном направлении (табл. I, фиг. 2). Такая крустула обнаружена у видов родов *Triloculina* и *Quinqueloculina*, обитающих на шельфах бореальной области Атлантического океана, и у видов рода *Spiroloculina* из плейстоценовых отложений на Сицилии [Нау е. а., 1963; Нааке, 1971; Murrey, 1971]. Эти виды живут в холодных водах, насыщенных растворенным карбонатом кальция до 100%.

3. Крустула из игольчатых кристаллов, расположенных параллельно или под небольшим углом к поверхности камер, прилегающих друг к другу и ориентированных в одном направлении (табл. I, фиг. 3); обнаружена у видов родов *Purgo*, *Quinqueloculina*, *Cycloduga*, *Cornuspirella* из бореальной области океана, обитающих на глубинах в среднем до 2,5 км, при температурах вод менее 5–6°C и насыщенности их растворенным карбонатом кальция 100%.

4. Крустула зернистая сложена из зерновидных кристаллов (табл. I, фиг. 4). Встречается у видов рода *Miliolinella* из тропиков с глубин от 0,3 до 1,1 км при температуре воды 5–10°C и насыщенности их растворенным карбонатом кальция 100–200%.

5. Крустула сложена столбиковидными кристаллами, расположенными параллельно или под небольшим углом к поверхности камер, но ориентированными в разных направлениях (табл. I, фиг. 5), присуща видам родов *Sigmoidilina* и *Bosigmoidilina* из тропической области с глубин от 0,5 до 4 км при температурах вод менее 4⁰С и насыщенности их растворенным карбонатом кальция менее 100%.

6. Крустула бесструктурная, по-видимому, состоит из очень мелких кристаллов, которые не видны при увеличении 10 000 раз. Условно ниже мы будем называть ее скрытокристаллической. Она есть у видов родов *Quinqueloculina*, *Spiroloculina*, *Sigmoidilina*, *Massilina*, *Pateoris*, *Purgo*, *Miliolinella*, *Triloculina*, *Cruciloculina*. Более 60% видов с такой крустулой обитают в холодных водах, температуры которых менее 5–6⁰С, а насыщенность растворенным карбонатом кальция менее 200%. Эти фораминиферы распространены по всем широтам и различным глубинам.

7. Крустула скрытокристаллическая с округлыми отверстиями – орифициумами (от латинского *orificium* – отверстие) (табл. I, фиг. 6); обнаружена у видов родов *Pseudomassilina*, *Hauerina*, *Heterellina*, *Riveroia*, живущих на шельфах при температурах вод более 15⁰С и насыщенности их растворенным карбонатом кальция более 300%.

8. Крустула скрытокристаллическая струйчатая с щелями – ангиустумами (от латинского *angustum* – ущелье) (табл. II, фиг. I); встречается у видов родов *Purgo*, *Triloculina*, *Quinqueloculina*, *Spiroloculina*, обитающих в тропической области океанов на глубинах до 2,5 км при температурах вод более 3–4⁰С и насыщенности их растворенным карбонатом кальция более 100%.

У современных милиолид обнаружено 3 вида строения разряженной (скультуровидной) крустулы.

1. Крустула скрытокристаллическая пемзовидная в виде ветвящихся наростов, промежутки между которыми, называемые фоссамы (от латинского *fossa* – ров), не покрыты ею (табл. II, фиг. 2,3); характерна для видов рода *Quinqueloculina* из тропической области океанов с глубин менее 500 м при температурах вод более 10⁰С и насыщенности их растворенным карбонатом кальция более 300%.

2. Крустула скрытокристаллическая ситовидная с округлыми отверстиями – фовеолами (от латинского *foveola* – ямка) (табл. II, фиг. 4); обнаружена у видов родов *Spiroloculina*, *Quinqueloculina*, *Triloculina*, живущих на шельфах тропиков при температурах вод более 10⁰С и насыщенности их растворенным карбонатом кальция более 400%.

3. Крустула скрытокристаллическая располагается на поверхности стенки в виде правильных параллельных ребер, промежутки между которыми – валлисы (от латинского *vallus* – долина) – не покрыты ею (табл. II, фиг. 5, 6); присуща видам родов *Cyclogyra*, *Fisherina*, *Nodobaculariella*, *Spiroloculina*, *Cribrulinoides*, *Edentostomina*, *Quinqueloculina*, *Massilina*, *Triloculina*, *Flintina*, *Pseudomassilina*, *Purgo*, *Cruciloculina*, *Miliola*, *Miliolinella*, обитающих в основном в тропической области океанов при температурах вод более 10–15⁰С и насыщенности их растворенным карбонатом более 400–500%, на глубинах менее 500 м.

Изучение строения поверхностного слоя стенки секреторных кальцитовых раковин миллиолид - крустулы - показало, что она может быть кристаллической или скрытокристаллической структуры. Прободренность крустулы бывает трех порядков: низшего, среднего и высшего. К низшему порядку следует отнести отверстия между неплотно уложенными кристаллами крустулы. В этом случае крустула покрывает камеру сплошь. Отверстия среднего порядка более крупные (ангустидумы, орифидаумы) в плотной сплошной скрытокристаллической крустуле, сложенной, по-видимому, из сростков кристаллов. К высшему порядку относятся крупные промежутки в скульптуровидной плотной скрытокристаллической крустуле различной формы (валлисы, фовеолы, фоссы). Все эти отверстия и промежутки в крустуле служат для газообмена.

Строение крустулы раковины - систематический признак видового ранга. Анализ строения крустулы раковин миллиолид и условий их обитания показывает, что оно определяется в основном температурой придонных вод и насыщенностью их кальцитом. Холодноводные виды, живущие в водах, недонасыщенных кальцитом, имеют крустулу сплошную или сложенную из кристаллов, расположенных гладкими гранями наружу, или плотную скрытокристаллическую. Такая крустула устойчива к растворению и изолирует внутренний рыхлый слой стенки раковины от растворяющего действия вод, агрессивных по отношению к карбонатам. Опыты по искусственному растворению кристаллов показали, что гладкие участки граней кристаллов, не несущие скульптур роста и дефектов поверхности, остаются гладкими, как бы интенсивно они ни растворялись в других местах [Фекличев, 1966].

У видов, живущих в теплых водах, насыщенных кальцитом, крустула может быть разряженная и покрывать менее 50-60% поверхности камер. Она необходима для механического упрочнения стенки раковины. Форма ее обычно скульптуровидная.

Знания о строении крустулы раковин фораминифер можно использовать при восстановлении палеосреды обитания ископаемых видов.

Л и т е р а т у р а

А л е к и н О.Л., К а т у н и н И.М. Насыщенность поверхностных вод океанов карбонатом кальция. - Океанология, 1974, т. XIV, № 2, с. 269-273.

Л я х и н Ю.И. Насыщенность карбонатом кальция вод Тихого океана. - Океанология, 1968, т. VIII, № I, с. 58-68.

Л я х и н Ю.И. Насыщенность вод Атлантического океана карбонатом кальция. - Океанология, 1972, т. XII, № 6, с. 1010-1019.

Р а у з е р - Ч е р н о у с о в а Д.М., Г е р к е А.А. Терминологический справочник по стенкам раковин фораминифер. М.: Наука, 1971. 191 с.

С а и д о в а Х.М. Новые данные по экологии фораминифер. - Природа, 1958, № 10, с. 107-110.

С а и д о в а Х.М. Бентосные фораминиферы Тихого океана. М.: изд. Ин-та океанологии АН СССР, 1975. 875 с.

вину с полыми септальными мостиками и фоссетами, обычно неправильных очертаний, часто с пупочной шишкой из прозрачного раковинного материала. Они были выделены Н.А. Волошиновой в особый род *Retroelphidium*.

Наша статья посвящена результатам исследования наиболее распространенных ретроэльфидиумов в плейстоценовых отложениях севера СССР. Представители этого рода – характерный элемент в изученной фауне фораминифер, они составляют не менее, а иногда и более 50% их комплексов. В объеме рода *Retroelphidium* принято выделять несколько видов, которые нередко объединяли под видовыми названиями *Elphidium clavatum* Cushman или *E. excavatum* (Terquem). Однако, как было показано ранее [Гудина, 1964, 1966, 1969; Гудина и др., 1968, 1975], виды имеют не только четкие морфологические различия, но и занимают определенное стратиграфическое положение, приурочены к определенной географической и экологической обстановке [Гудина, 1976, 1981; Gudina, 1979]. Такие же наблюдения были проведены Р.В. Фейлинг-Хансеном [Feyling-Hanssen, 1972] и Дж. Уилкинсоном [Wilkinson, 1979], которые также обратили внимание на значительную их морфологическую изменчивость, связанную с различным географическим распространением и экологическими условиями. Эти различия они рассматривали либо как экофенотипические (Р.В. Фейлинг-Хансен), либо как подвидовые (Дж. Уилкинсон).

Анализ изученного нами обширного материала дает возможность рассматривать эти формы в качестве самостоятельных видов, что будет обсуждено более подробно ниже.

Методика исследования

Ультраструктура внешних морфологических признаков ретроэльфидиумов изучалась с применением электронного сканирующего микроскопа (ISM - 35), внутреннее строение их раковин – путем просветления иммерсионными жидкостями и шлифованием. Исследование внутреннего строения раковины представляется нам необходимым условием для выявления особой полового (гаплоидного) и бесполого (диплоидного) поколений, так называемых микро- и мегасферических генераций, отображающих особенности жизненного цикла фораминифер. Смена циклов размножения у высших фораминифер выражается чаще всего в гетероморфности раковин. Так, обычно у ретроэльфидиумов микросферической генерации, как и в целом у многих фораминифер, небольшая (не более 50 мкм) начальная камера (пролюкус), значительное число оборотов (2-3) и общее количество камер (иногда до 30), а также, как правило, более крупная раковина. У мегасферической генерации – большая по размеру начальная камера (обычно более 50 мкм), меньше число оборотов и камер. Установление принадлежности гетероморфных раковин к одному и тому же виду помогает выявить диапазон внутривидовой, внутри- и межпопуляционной изменчивости, что, в свою очередь, дает обоснование для таксономического разделения морфологически изменчивых форм. Следует заметить, что исследованию группы видов *Elphidium clavatum*, s.l. кроме упомянутых работ был посвящен ряд публикаций и других микропалеонтологов [Brodniiewicz, 1972; Vuzas, 1965; Lütze, 1965; Knudsen, 1978; и др.]. Однако ни в одной из этих работ не

С а и д о в а Х.М. Бентосные фораминиферы Мирового океана. М.: Наука, 1976. 155 с.

С а и д о в а Х.М. Микроструктура стенки раковин видов надсемейства Miliolidea (Foraminifera). - Материалы УШ Микрорепалеонтологического совещания " Систематика и морфология микроорганизмов". Баку: изд. ЭЛМ, 1980, с. 92,93.

С е р о в а М.Я. Милиолиды палеогеновых отложений Арало-Тургайской низменности. - *Вопр. микрорепалеонтол.*, 1960, вып. 3, с. 83-130.

С е р о в а М.Я. Таксономическое значение некоторых особенностей микроструктуры стенки и строения камер раковин милиолид. - *Вопр. микрорепалеонтол.*, 1961, вып. 5, с. 128-134.

Ф е к л и ч е в В.Г. Микрорепалеонтологический анализ. М.: Наука, 1966. 200 с.

C h e r i f O.H., F l i c k H. On the taxonomic value of the wall structure of Quinqueloculina. - *Micropaleontol.*, 1974, v.20, N 2, p.236-244.

H a a k e F.W. Ultrastructures of Miliolid walls. - *J. Foram. Research*, 1971, v. 1, N 4, p.187-189.

H a y W.W., T o w e K.M., W r i g h t R.S. Ultramicrostructure of some selected foraminiferal test. - *Micropaleontol.*, 1963, v. 9, N 2, p.171-195.

H e m l e b e n Ch. Ultrastrukturen bei kalkschaligen Foraminiferen. - *Naturwissenschaft*, 1969, v.56, N 11, p.534-538.

L a s r o i x E. Sur une texture meconnue de coquille de diverse Massilines des mers tropicalis. - *Bul. Inst. Oceanog. Monaco*, 1938, N 532 p.1-12.

L y n t s G.W., P f i s t e r R.M. Surface ultrastructure of some tests of Recent Foraminiferide from the Dry Totugao Florida. - *J. Protozool.*, 1967, v.14, N 3, p.387-399.

M u r r a y J.W. An Atlas of British Recent Foraminiferids. L.: 1971. 224 p.

M u r r a y J.W., W r i g h t C.A. Surface textures of Calcareous Foraminiferids. - *Paleontology*, 1970, v.13, pt.2, p.184-187.

T o w e K.M., C i f e l l i R. Wall ultrastructure in the Calcareous Foraminifera: crystallographic aspects and a model for calcification. - *J. Paleontol.*, 1967, v.41, N 3, p.742-762.

W i l l i a m s o n W.C. On the Recent Foraminifera of Great Britain. L.: Ray Soc. Publs., 1858. 107 p.

приводятся данные по внутреннему строению раковины и выявлению диплоидного и гаплоидного поколений. В этом, несомненно, кроется причина таксономической путаницы, а подчас и ошибок. Состояние изученности группы этих форм подробно освещено в работах В.И.Гудиной (1966, 1976), Р.В.Фейлинг-Ханссена [Feuling-Hanssen, 1972], Дж.Уилкинсона [Wilkinson, 1979].

Раковины шлифовали по методике, подробно описанной в монографии А.В. Фурсенко (1978). Процесс шлифования очень трудоемкий и довольно длительный, в связи с чем он применялся редко, в тех случаях, когда раковина не поддавалась просветлению иммерсионными жидкостями. Например, это относится к инволютным раковинам, имеющим значительную толщину и плотно сомкнутые дупочные концы (*R. boreale*, *R. obesum*, *R. propinquum*). Большинство же раковин других видов хорошо просветлялись иммерсионными жидкостями по методике, изложенной в статье В.М.Подобиной (1963), суть которой сводится к следующему. Раковину помещают на предметное стекло с углублением, а затем погружают в каплю иммерсионной жидкости, которая подбирается по номеру или показателю преломления в зависимости от состава стенки раковины и заполняющего раковину материала. Для известковистых раковин обычно применяют иммерсионные жидкости с показателем преломления 1,522-1,612. Чтобы жидкость не улетучилась, приготовленный препарат закрывают покровным стеклом и оставляют для пропитывания на некоторое время (до 24 ч). Необходимо учитывать, что чем дольше раковина находится в иммерсионной жидкости, тем она лучше пропитывается, а следовательно, и отчетливее видно ее внутреннее строение. Пользуясь биологическим микроскопом (МБИ-3), можно рассмотреть начальную камеру, количество камер и внутренних оборотов, строение и толщину стенки. Препарат можно зарисовать или сфотографировать. После соответствующего исследования раковину извлекают из иммерсионной жидкости, тщательно промывают спиртом и возвращают в камеру.

У всех изученных видов из различных местонахождений от Кольского полуострова до Таймыра была выявлена изменчивость основных параметров раковин, связанная с чередованием поколений, возрастом, географическим положением осадков, в которых они были найдены. Полученная информация дана при описании видов в табл. 1-6.

Коллекция описанных видов хранится в монографическом отделе Центрального сибирского геологического музея при Институте геологии и геофизики Сибирского отделения АН СССР под № 623.

ОТРЯД ROTALIIDA

Семейство Elphidiidae Galloway, 1933

Р о д Retroelphidium Voloshinova, 1970

Retroelphidium : Волошинова и др., 1970, с. 155. Фораминиферы..., 1979, с. 165; Гудина, Левчук, 1983 (в печати).

Т и п о в о й в и д: *Elphidium longipontis Støhrina*, 1962, Белое море, современный.

МОРФОЛОГИЯ И ТАКСОНОМИЯ АРКТИЧЕСКИХ
И БОРЕАЛЬНЫХ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ ФОРАМИНИФЕР РОДА
RETROELPHIDIUM VOLOSHINOVA, 1970

Эльфидииды - наиболее распространенное и многочисленное семейство фораминифер в отложениях от неогена до нашего времени. Их доминирование и морфологическое разнообразие как в ископаемых, так и современных сообществах, естественно, привлекают внимание микропалеонтологов в связи с попыткой понять сложное строение их раковин, классифицировать, дать объяснение и реконструкцию по ним условий обитания их различных представителей. Им посвящена обширная литература, имеющая почти двухвековую историю. Д. Монфор [Montfort, 1808] все раковины фораминифер с мостиками на швах, независимо от их формы, количества, расположения, а также структуры стенки и системы внутренних каналов, объединил в род *Elphidium* с типовым видом *Nautilus macellus* Fichtel et Moll. Дальнейшее детальное изучение природы и морфологии мостиков, системы внутренних каналов и строения стенки привело к выделению из объема этого рода ряда новых родов: *Elphidiella* Cushman, 1936; *Cribrononion* Thalmann, 1947; *Cribroelphidium* Cushman et Bronnimann, 1948; *Protelphidium* Haynes, 1956; *Canalifera* Krashennnikov, 1960; *Retroelphidium* Voloshinova, 1970; *Haynesina* Banner et Culver, 1978 и др. Валидность этих родов признают многие исследователи. Однако следует заметить, что в последние годы появилась тенденция снова объединить все формы, имеющие септальные и межсептальные^I мостики, в один род *Elphidium* [Hansen, Lykke-Andersen, 1976]. Наши результаты исследований плейстоценовых и современных эльфидий не позволяют согласиться с этим. Результаты изучения внешней и внутренней морфологии раковин эльфидий с помощью электронного микроскопа изложены в наших предыдущих статьях [Гудина, Левчук, 1983; Левчук, 1983], в которых поддерживается и мотивируется разделение рода *Elphidium* Montfort, s.l. на упомянутые выше роды с четкими диагностическими признаками, включая экологическую характеристику, и дается их описание. Так, обосновывается признание рода *Elphidium* Montfort, s.s., который помимо отличительных морфологических черт (инволютная, килеватая, иногда шиповатая раковина с многочисленными выпуклыми межсептальными мостиками и фосsetами правильной удлиненной формы и т.д.: табл. I, фиг. I) имеет также ограниченное географическое распространение. Их представители встречаются только в теплых современных и древних бассейнах Тропической области. Н.А. Волошинова [Волошинова и др., 1970] подметила, что другие формы эльфидий, широко распространенные и многочисленные среди современных и кайнозойских фораминифер Арктической и Бореальной областей, имеют иногда неполностью инволютную рако-

^I Терминологию см. в работах Н.А. Волошиновой и др. (1970) и В.И. Гудиной, Л.К. Левчук (1983, в печати).

Д и а г н о з. Раковина инволютная (иногда не полностью), обычно с закругленным периферическим краем. Швы от уплощенных до углубленных, с отчетливыми полыми от неправильной до сравнительно правильной формы септальными мостиками и фоссетами, очень редко парафоссетами. В пупочной области монолитная или разделенная на части шишка из непористого раковинного материала. Каналы меридиональные (типа межсептальных полостей) и спиральные. Пупочные вертикальные каналы редко развиты у мегасферических генераций. Устье и форамен дырчатые в основании септальной поверхности. Стенка радиально-лучистая.

С о с т а в р о д а. *Retroelphidium atlanticum* (Gudina), *R. anabarense* Levitchuk et Gudina, *R. boreale* (Nuzhdina), *R. ex gr. boreale* (Nuzhdina), *R. clavatum* (Cushman), *R. gudinae* Polovova, *R. hyalinum* (Brodniewicz), *R. hughesi* (Cushman et Grant), *R. hughesi foraminosa* (Cushman), *R. longipontis* (Stshedrina), *R. milletti* (Heron-Allen et Earland), *R. obesum* (Gudina), *R. propinquum* (Gudina), *R. ex gr. propinquum* (Gudina), *R. subclavatum* (Gudina), *R. subcrispum* (Nakamura), *R. subgranulosum* (Asano), *R. terminatum* (Wilkinson) и ряд других форм, которые еще требуют изучения.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Миоцен-современные. Арктическая и Бореальная области.

Retroelphidium atlanticum (Gudina)

Табл. I, ф и г . 2-4

Elphidium atlanticum: Гудина и др., 1975, с. 101, табл. XI, фиг. 6-22; табл. XII, фиг. 1-24.

Г и п о т и п ы: ИГиГ, № 623/2,3; Кольский полуостров, р. Варзуга, абс. выс. 10 м, понойские (средневалдайские) слои; № 623/4, п-ов Таймыр, р. Ниж. Таймыра, абс. выс. 14,5 м, каргинские слои.

Д и а г н о з. Раковина крупная, довольно вздутая, контур почти округлый. Периферический край закругленный у микросферических особей и несколько суженный у мегасферических. Пупочная монолитная шишка только у мегасферических особей, у микросферических шишки нет, пупочные концы камер смыкаются, образуя небольшое углубление, куда и открываются швы. Септальные короткие мостики и фоссеты более или менее правильной формы, у микросферических особей прослеживаются на всех швах последнего оборота (от 2 до 8); у мегасферических - только между последними двумя-тремя камерами (от 1 до 4). Толщина стенки от 10 до 35 мкм.

Размеры, мм	623/2	623/3	623/4
Диаметр	0,48	0,31	0,41
Толщина	0,24	0,15	0,20

Р а с п р о с т р а н е н и е и в о з р а с т. Север СССР, Северо-Атлантическая подобласть Бореальной области. Средний плейстоцен - современные (табл. 1).

Т а б л и ц а I

Основные параметры раковин вида *Retroelphidium atlanticum* (Gudina)

Признак	Современные моря					
	Баренцево		Белое		Карское	
	Б	А	Б	А	Б	А
Диаметр (D _T)	0,46- 0,60	0,28- 0,60	0,31- 0,39	0,25- 0,36	0,40- 0,43	0,36- 0,42
Толщина (Т)	0,21- 0,28	0,13- 0,30	0,15- 0,18	0,13- 0,19	0,19- 0,22	0,16- 0,21
Число камер в последнем обороте	10-12	10-12	8-10	9-10	9-10	8-9
Общее число камер	18-24	14-20	Нет данных		18-25	14-20
Число оборо- тов	2,0- 2,5	1,5- 2,0	2,0- 2,1	1,5-2	2,0- 3,0	1,5- 2,3
Размер на- чальной каме- ры, мкм	43-54	54-75	Нет данных		32-54	54-66
Размер шишки, мм	-	0,03- 0,07	-	0,03- 0,06	-	0,04- 0,07
D _T : Т	2,1	2,0- 2,1	2,1	1,9	1,9- 2,1	2,0- 2,2

П р и м е ч а н и я: I. Б - микросферические, А - мегасферические

Retroelphidium anabarensis Levtschuk et Gudina, sp. nov.

Табл. I, ф и г . 5-7

Г о л о т и п: ИГиГ, № 623/5; Анабарский залив, скв. 54, гл.16 м; голоцен.

П а р а т и п ы: ИГиГ, № 623/6,7; местонахождение и возраст те же.

Д и а г н о з. Раковина средних для рода размеров. Периферический край от слабо закругленного у микросферических до суженно-закругленного у мегасферических особей, особенно в начальной части последнего оборота. Пупочная монолитная шишка только у мегасферических особей; у микросферических пупочные концы камер плотно смыкаются, образуя точечное углубление, в которое открываются швы. Септальные мостики короткие, широкие, фоссеты имеют неправильно округлую, а ближе к пупочной области - более правильную вытянутую форму; у микросферических особей от 2 до 7, у мегасферических от 1 до 3 только между последними 1-2 камерами, иногда не наблюдаются совсем. Толщина стенки до 30 мкм.

Плейстоценовые отложения					
Санчуговские		Каргинские			
бассейн Печоры		Кольский полуостров		Таймыр	
Б	А	Б	А	Б	А
0,34-	0,28-	0,40-	0,31-	0,32-	0,24-
0,42	0,37	0,48	0,42	0,64	0,38
0,16-	0,15-	0,18-	0,13-	0,15-	0,12-
0,19	0,16	0,24	0,21	0,30	0,17
8-9	8-9	9-12	9-II	9-II	8-10
16-18	13-20	18-24	19-20	19-25	16-20
2-2,1	1,5-	2,0-	2,0-	2-2,5	1,6-
	2,0	2,5	2,1		2,0
47-57	47-66	37-47	47-66	38-47	57-76
-	0,01-	-	0,03-	-	0,03-
	0,04		0,06		0,06
2,1-	1,9-	2,0-	2,0-	2,1	2,0-
2,2	2,3	2,2	2,3		2,2

особи. 2. Здесь и в табл. 3,4 тире - "шишка отсутствует".

Размеры, мм	Голотип 623/5	Паратип 623/6	623/7
Диаметр	0,42	0,27	0,20
Толщина	0,20	0,13	0,09

Изменчивость вида связана с триморфизмом, она слабо выражена во внешних морфологических признаках, но довольно четко видна во внутреннем строении раковин (табл.2).

С р а в н е н и е. Вид близок к *Retroelphidium boreale* (Nuzhdina), но отличается несколько меньшими размерами, более плоской раковиной, более суженным периферическим краем, более уплощенными камерами, менее правильными септальными мостиками. От *Retroelphidium obesum* (Gudina) отличается менее вздутой и меньших размеров раковиной, отсутствием непористых швов и более грубопористой стенкой раковины; от *Retroelphidium atlanticum* (Gudina) - более суженным периферическим краем, менее правильными септальными мостиками и менее вздутой раковиной; от *Retroelphidium hyalinum* (Brodnewicz) - более крупной и более вздутой раковиной, ме-

Т а б л и ц а 2

Генерации	Размеры начальной камеры, мкм	Число камер	Число камер в последнем обороте	Число оборотов
Микро (B)	18-28	22-29	10-11	2,3-3,0
Мега (A ₁)	38-47	15-21	8-9	1,8-2,5
Мега (A ₂)	66-85	8-12	8	1,0-1,2

нее лопастным периферическим краем, большим числом камер в последнем обороте (8-11 против 7-11, чаще 9), инволютной раковиной, отсутствием пупочной шишки у микросферической генерации, более грубопористая; от *Retroelphidium propinquum* (Gudina) - менее линзовидной раковиной, менее вздутой пупочной областью, отсутствием пупочной шишки у микросферических особей, меньшим числом камер в последнем обороте (8-11 против 10-13), наличием септальных мостиков на всех швах последнего оборота.

Р а с п р о с т р а н е н и е и в о з р а с т. Север Средней Сибири. Голоцен - современные (табл.3).

Retroelphidium boreale (Nuzhdina)

Табл. П, ф и г . 1-3

Elphidium excavatum boreale: Гудина, Нуждина, Троицкий, 1968, с. 46, табл.1, фиг. 1-3.

Elphidium boreale: Гудина, 1969, с. 3, табл.10, фиг. 4,5, табл.П, фиг. 1-4; Гудина, Евзеров, 1973, табл.12, фиг. 5,6, табл.13, фиг.1-3.

Г и п о т и п ы: ИТиГ, № 390/87,88; Кольский полуостров, р. Чапома, абс. выс. 7 м, понойские (средневалдайские) слои; № 623/8, п-ов Таймыр, р. Ниж. Агапа, абс. выс. III м, казанцевские (верхнеплейстоценовые) слои.

Д и а г н о з. Раковина крупная, вздутая. Периферический край от широкозакругленного у микросферических до суженного у мегасферических форм, что придает им линзовидное очертание. Пупочные концы камер у микросферических особей утолщены и обычно плотно сходятся в пупочной области, у мегасферических швы не достигают углубления вокруг монолитной шишки. Септальные мостики и фосsetы очень отчетливые, довольно правильной удлинённой формы, от 3-8 на всех швах последнего оборота у микро-, от 2 до 5 у мегасферических особей. Толщина стенки 20-40 мкм.

Размеры, мм	390/87	390/88	623/8
Диаметр	0,70	0,60	0,70
Толщина	0,31	0,30	0,35

Р а с п р о с т р а н е н и е и в о з р а с т. Север СССР, Бо-реальная область. Поздний плейстоцен - современные? (см.табл.3).

Т а б л и ц а 3

Основные параметры раковин

Признак	Retroelphidium hyalinum (Brodnievicz)		Retroelphidium boreale (Nuzhdina)			Retroelphidium anabarense Levtchuk et Gudina	
	Таймыр		Таймыр		Кольский полуостров	Таймыр	
	Б	А	Б	А	Б+А	Б	А
Диаметр (D _T)	0,27-0,49	0,15-0,30	0,40-0,72	0,18-0,35	0,40-0,73	0,28-0,56	0,15-0,40
Толщина (Т)	0,11-0,25	0,09-0,16	0,19-0,45	0,12-0,21	0,19-0,32	0,15-0,27	0,09-0,19
Число камер в последнем обороте	8 - II (обычно 9)		9-II (обычно 10)	8-9	8-II	9-II	8-9
Общее число камер	15-22	12-18	16-25	10-15	17-22	22-29	8-21
Число оборотов	1,8-2,3	1,3-2,0	1,7-2,2	1,1-1,6	1,5-2,5	2,3-3,0	1,0-2,5
Размер начальной камеры, мкм	30-40	50-70	50-60	70-100	40-80	20-30	40-85
Размер шишки, мм	0,01-0,09		-	0,04-0,06	0,03-0,06	-	0,01-0,07
D _T : Т	2,5-2,0	1,6-1,9	2,1-2,0	1,5-1,6	2,1-2,3	1,9-2,1	1,6-2,1

Retroelphidium hyalinum (Brodniewicz)

Табл. II, ф и г . 4,5

Elphidium hyalinum: Brodniewicz, 1972, с. 475, табл. 9, фиг. I-6, табл. 10, фиг. 3-7, табл. II, текст. табл. 20.

Г и п о т и п ы: ИГиГ, № 623/9,10; п-ов Таймыр, р. Чура, абс. выс. 28,7 м, казанцевские (верхнеплейстоценовые) слои.

Д и а г н о з. Раковина небольших размеров, у мегасферических особей слегка эволютная, с боковых сторон уплощенная. Контур слаболопастный. Периферический край закругленно-суженный. В слабо углубленной пупочной области варьирующая в размерах шишка, которая у мегасферических форм сливается с пупочными концами камер начальной части последнего оборота (походит на перевернутую запятую). Швы открываются в пупочную область только между двумя-тремя последними камерами. Септальные мостики неправильной формы, у микросферических особей от I до 5 между последними 3-4 камерами, у мегасферических практически отсутствуют, фоссеты у тех и других удлиненные. Толщина стенки до 20 мкм.

Размер, мм	623/9	623/10
Диаметр	0,45	0,25
Толщина	0,22	0,11

Р а с п р о с т р а н е н и е и в о з р а с т. Северная Европа и Север СССР. Поздний плейстоцен (см.табл.3).

Retroelphidium obesum (Gudina)

Табл. III, ф и г . I,2

Elphidium obesum: Гудина, 1964, с. 77, табл. I, фиг. II, I2; 1966, с. 52, табл. 4, фиг. I2, I3, табл. I0, фиг. 5; 1969, с. 32, табл. II, фиг. 5-7.

Г и п о т и п ы: ИГиГ, № 623/II, I2; Западная Сибирь, бас. Енисея, скв. Б-7, гл. I26 м, туруханские (миндель-рисские) слои.

Д и а г н о з. Раковина относительно крупная, довольно вздутая. Периферический край широкозакругленный, более суженный у мегасферических и в начальной части последнего оборота у микросферических особей. Область швов непористая и четко выделяется более темной окраской на общем фоне крупнопористой стенки камер. Пупочная область у микросферических особей в виде небольшого углубления, заполненного мелкозернистым раковинным материалом, неправильной формы. Пупочные концы камер иногда частично или полностью сливаются. У мегасферических особей крупная пупочная шишка. Септальные мостики и фоссеты неправильной и различной формы, 1-6 на всех швах последнего оборота у микросферических форм, у мегасферических - 2-3. Толщина стенки до 30 мкм.

Размеры, мм	623/II	623/12
Диаметр	0,57	0,48
Толщина	0,30	0,27

Распространение и возраст. Север СССР. Средний плейстоцен (табл. 4).

Т а б л и ц а 4

Основные параметры раковин вида *Retroelphidium obesum* (Gudina)

Признак	Бассейн Печоры (скв. I28)		Западная Сибирь (скв. Б-7)	
	Б	А	Б	А
Диаметр (D_1)	0,36-0,40	0,22-0,34	0,30-0,72	0,33-0,46
(D_2)	0,30-0,34	0,18-0,31	0,33-0,49	0,27-0,39
Толщина (Т)	0,15-0,21	0,13-0,18	0,21-0,37	0,27-0,39
Число камер в последнем обороте	9 - 10	8 - 9	9 - 12	9 - 11
Общее число камер	15 - 20	13 - 18	18 - 25	12 - 21
Число оборотов	2,0-2,2	1,5-2,0	2,5-3,0	1,3-2,3
Размер начальной камеры, мкм	40 - 50	50 - 60	30 - 50	60 - 85
Размер шипки, мм	-	0,03-0,06	-	0,03-0,06
$D_1:T$	2,4-1,9	1,7-1,8	1,4-1,9	2,2-2,0
$D_1:D_2$	1,2-1,1	1,2-1,1	0,9-1,4	1,2-1,2

Retroelphidium propinquum (Gudina)

Табл. III, ф и г . 3,4

Elphidium propinquum: Гудина и др., 1975, с. 100, табл. II, фиг. 5.

Г и п о т и п ы: ИГиГ, № 623/13,14; европейская часть СССР, бас. Печоры, обн. Вастьянский конь, абс. выс. 20 м, казанцевские (верхнеплейстоценовые) слои.

Д и а г н о з. Раковина линзовидная. Периферический край суженный. Пупочная область вздутая с крупной шипкой у обеих генераций. У микросферических особей утолщенные пупочные концы камер образуют "розетку", внутри которой расположена довольно крупная пупочная шипка, выступающая над поверхностью раковины; у мегасферических пупочная шипка часто сливается с пупочными концами камер. Септальные мостики короткие и узкие, довольно правильной формы, развиты на швах обеих генераций, в количестве от одного до шести. Толщина стенки до 20 мкм.

Размеры, мм	623/13	623/14
Диаметр	0,39	0,34
Толщина	0,25	0,18

Распространение и возраст. Север СССР. Поздний плейстоцен (табл. 5).

Retroelphidium subclavatum (Gudina)

Табл. Ш, фиг. 5,6

Elphidium subclavatum: Гудина, 1964, с. 69, табл. I, фиг. 4 - IO, 1966, с. 45, табл. IV, фиг. 4-10, табл. IX, фиг. 3, табл. X, фиг. 3.

Гипотипы: ИГиГ, № 623/15,16; Западная Сибирь, бас. Енисей, скв. 24-Т, гл. 109-112 м, туруханские (миндель-рисские) слои.

Диаметр. Раковина небольших размеров, от уплощенной с боковых сторон у микросферических до слабо линзовидной у мегасферических особей. Периферический край закругленно-суженный. В пупочной области монолитная, уплощенная, варьирующая в размере шипка, окруженная углублением и валиком, образованным сомкнутыми пупочными концами камер. Швы в пупочное углубление не открываются, за исключением шва между двумя последними камерами. Септальные мостики и фосеты довольно широкие и короткие, от одного до семи почти на всех швах у микросферических особей и не более двух-трех между двумя последними камерами у мегасферических. Толщина стенки до 20 мкм.

Размер, мм	623/15	623/16
Диаметр	0,45	0,27
Толщина	0,21	0,12

Распространение и возраст. Север СССР. Средний плейстоцен (табл. 6).

Описанные выше формы в нашем материале часто встречаются в одной конкретной выборке совместно. Например, *R. subclavatum* и *R. obesum* в обских (миндель-рисских) отложениях; *R. propinquum*, *R. atlanticum*, *R. hyalinum*, *R. boreale* (в различных сочетаниях) - в казанцевских (рисс-вюрмских) отложениях; *R. atlanticum*, *R. hyalinum*, *R. ex gr. boreale* - в каргинских (средневюрмских) отложениях. У каждой из этих форм различаются две генерации - микро- и мегасферическая. На наш взгляд, это позволяет решить вопрос о систематическом положении рассмотренных форм, учитывая их морфологические, стратиграфические и экологические различия, в пользу их видового, а не подвидового ранга, поскольку само определение подвида как ограниченной строгими географическими рамками части вида исключает симпатрическое существование нескольких форм этого ранга вместе.

Как видно из описаний и изображений, существенные различия в морфологии раковин появляются в половом поколении, которое несет более прогрессивные признаки, в то время как представители бесполой стадии часто повторяют более примитивные предковые черты [Михалевич, 1980]. В случае

Т а б л и ц а 5

Основные параметры раковин вида *Retroelphidium propinquum* (Gudina)

Признак	Бассейн Печоры		Бассейн Енисея		Таймыр	
	Б	А	Б	А	Б	А
Диаметр (D_1)	0,36-0,40	0,24-0,39	0,40-0,48	0,34-0,40	0,39-0,48	0,21-0,43
(D_2)	0,30-0,34	0,19-0,31	Нет данных	0,30-0,34	Нет данных	
Толщина (Т)	0,18-0,21	0,13-0,21	0,15-0,22	0,18-0,25	0,13-0,21	0,13-0,22
Число камер в последнем обороте	10 - 12	9 - 10	11 - 12	9 - 11	11 - 12	10 - 12
Общее число камер	19 - 30	11 - 23	20 - 35	15 - 18	32 - 37	17 - 27
Число оборотов	2,0-3,1	1,1-1,5	2,5-3,0	1,7-2,0	2,8-3,0	1,5-2,4
Размер начальной камеры, мкм	10 - 50	60 - 75	10 - 20	60 - 75	10 - 20	50 - 70
Размер шишки, мм	0,04-0,06	0,04-0,06	0,01-0,04	0,04	0,01-0,04	0,02-0,07
$D_1:T$	2,0 - 1,9	1,8 - 1,8	2,7 - 2,2	1,6 - 1,9	3,0 - 2,3	1,6 - 2,0
$D_1:D_2$	1,1 - 1,2	1,3 - 1,3	Нет данных	1,1 - 1,2	Нет данных	

Основные параметры раковин вида *Retroelphidium subclavatum* (Gudina)

Признак	Бассейн Печоры (скв. 125, 128, 35)		Западная Сибирь (скв. I, 2 Азовы - Мужжи; скв. I, 2 Мужжи - Тильтим; скв. 24-Т)	
	Б	А	Б	А
Диаметр (D ₁)	0,37-0,51	0,25-0,37	0,27-0,47	0,19-0,33
(D ₂)	0,25-0,42	0,22-0,34	0,31-0,36	0,16-0,27
Толщина (Т)	0,16-0,22	0,13-0,22	0,15-0,21	0,12-0,16
Число камер в пос- леднем обороте	8 - 12	7 - 9	9 - 12	8 - 10
Общее число камер	15 - 25	12 - 21	20 - 30	14 - 21
Число оборотов	2-2,5	1,2-1,8	2-3	1,3-2,0
Размер начальной камеры, мкм	30 - 50	60 - 75	20 - 35	35 - 50
Размер шишки, мм	0,01-0,04	0,04-0,09	0,01-0,04	0,04-0,09
D ₁ :Т	2,3-2,4	1,9-1,7	1,8-2,2	1,6-2,1
D ₁ :D ₂	1,4-1,3	1,2-1,1	0,9-1,3	1,2-1,2

с видами *Retroelphidium* у раковин мегасферической генерации (бесполоя стадия) всегда присутствует пупочная шишка (элемент несомненно консервативный). Она иногда присутствует в различных вариациях и у микросферических особей некоторых видов (*R. hyalinum*, *R. propinquum*, *R. subclavatum* и др.). Следовательно, уже по этому единственному признаку все перечисленные формы нельзя объединить в один вид *E. (R.) clavatum* или, по другим авторам, *E. (= R.) excavatum* (Terquem)². О принадлежности к тому или иному виду следует судить по совокупности признаков, и прежде всего необходимо выявлять наличие мега- и микросферических генераций.

В изученных видах *Retroelphidium* намечаются две группы с различными линиями развития (см. рисунок). Первая группа видов - *R. subclavatum* и др. - разделяется во времени на две подгруппы (см. рисунок). Все ее представители как половой, так и бесполой стадии имеют пупочную шишку. У относительно древнего в группе среднеплейстоценового вида *R. subclavatum* (см. рисунок, A₁) пупочные концы камер и швы не достигают углубления вокруг пупочной шишки, а, смыкаясь, образуют валик перед углублением. От этого вида, вероятно, в дальнейшем во времени прослеживаются две подгруппы, или линии, изменчивости. В одной из них (A₁-D₁) в позднем плейстоцене появилась форма (*R. propinquum*, B₁), для обеих гене-

² Дж. Уилкинсон [Wilkinson, 1979] сравнил типовые изображения *Polystomella excavata* Terquem и его неотип *E. clavatum*, s.l. и нашел, что виды отчетливо различимы. Мы поддерживаем эту точку зрения.

Отдел	Первая группа видов		Вторая группа видов	
	Подотдел	Горизонт	Подотдел	Горизонт
Плейстоценовый	Голоцен	голоценовый		
	Верхний	карагунский		
Средний	казанцевский			
Средний	самугоевский			
Средний	обский			

Развитие некоторых ретроэльфидумов в четвертичный период.

A_1 - *Retroelphidium subclavatum*, A_2 - *R. obesum*, B_1 - *R. propinquum*, B_2 - *R. atlanticum*, B_1 - *R. hyalinum* (Brodniewicz), B_2 - *R. boreale* (Nuzhdina), G_1 - *R. propinquum*, G_2 - *R. ex gr. boreale* (Nuzhdina), D_1 - *R. clavatum* (Cushman), D_2 - *R. anabarensense* Levtschuk et Gudina, E_1 - *Retroelphidium* sp.

раций которой характерны также монолитные шишки, но в отличие от *R. subclavatum* швы открываются в пупочную область, а утолщенные пупочные концы камер образуют розетку. Видимо, к этой же подгруппе следует отнести форму *R. ex gr. propinquum* (Γ_1), у которой строение пупочной области близко к *R. propinquum*, но пупочная шишка неправильно-округлой формы, и в ней лишь намечается разделение на несколько гранул. Присутствие в пупочной области ряда отдельных гранул служит характерным признаком, по Дж. Кушману [Cushman, 1930], для *Elphidium clavatum* (см. рисунок, Δ_1), на что обращали внимание В.И.Гудина (1964, 1966) и М.Бузас [Buzas, 1965]. Этот вид специфичен для современных вод Северо-Атлантической подобласти Бореальной области.

В другой подгруппе (B_1-E_1) при наличии монолитной, неразделенной шишки намечается тенденция к эволютности раковины, частичной у *R. hyalinum* (B_1) и почти полной у современного *Retroelphidium* sp. (E_1). У последнего все предыдущие обороты симметричной раковины прикрыты крупной пупочной шишкой из прозрачного раковинного материала.

Вторая группа включает виды ретроэльфидиумов, у полового поколения которых нет пупочной шишки; швы открываются в небольшое по размеру умбональное углубление, вокруг него смыкаются пупочные концы камер, иногда неправильных очертаний. Во второй группе намечается общая тенденция к развитию септалных мостиков и фоссет от неправильных по очертаниям (*R. obesum*, A_2) к более правильным, но еще коротким и немногочисленным, как, например, у *R. atlanticum* (B_2), и далее к более удлинненным и многочисленным у *R. boreale* (B_2) и удлинненным, но менее правильной формы у *R. ex gr. boreale* (Γ_2), *R. anabarense* (Δ_2). Описанные группы видов различаются также по толщине стенки раковины: у первой стенка более тонкая (до 20 мкм), у второй более грубая и утолщенная (до 35 мкм).

Описанные виды имеют также различные экологические и возрастные характеристики. Так, из среднеплейстоценовых видов *R. subclavatum* - более глубоководный и требующий солености вод, близкой к нормальной, по сравнению с *R. obesum*, который встречается в более мелководных фациях, где он или численно преобладает над *R. subclavatum*, или присутствует автономно. В казанцевских (верхнеплейстоценовых) отложениях, образовавшихся в относительно глубоководных условиях, встречаются совместно *R. hyalinum*, *R. atlanticum*, причем преобладает, как правило, *R. hyalinum*, а в более мелководных - *R. propinquum* и *R. boreale*. Из двух последних *R. boreale* наиболее характерен для регрессивных фаций. То же самое можно сказать и о каргинском *R. ex gr. boreale*. Форма *Retroelphidium* sp. обнаружена в современных осадках моря Лаптевых, вблизи впадения р.Оленек, в условиях мелководья.

Л и т е р а т у р а

Волошинова Н.А., Кузнецова В.Н., Леоненко Л.С. Фораминиферы неогеновых отложений Сахалина. Л.: Недра, 1970. 300 с.

Гудина В.И. Некоторые эльфидииды из четвертичных отложений севера Западно-Сибирской низменности. - Геол. и геофиз., 1964, № 9, с.66-80.

Г у д и н а В.И. Фораминиферы и стратиграфия четвертичных отложений северо-запада Сибири. М.: Наука, 1966. 132 с.

Г у д и н а В.И. Морской плейстоцен Сибирских равнин. Фораминиферы Енисейского Севера. М.: Наука, 1969. 80 с.

Г у д и н а В.И. Фораминиферы, стратиграфия и палеозоогеография морского плейстоцена Севера СССР. Новосибирск: Наука, 1976. 125 с.

Г у д и н а В.И. Значение фораминифер для стратиграфии и фациального анализа северного плейстоцена СССР. - В кн.: Четвертичное оледенение Западной Сибири и других областей Северного полушария. Новосибирск: Наука, 1981, с. 41-46.

Г у д и н а В.И., Е в з е р о в В.Я. Стратиграфия и фораминиферы верхнего плейстоцена Кольского полуострова. Новосибирск: Наука, 1973. 146 с.

Г у д и н а В.И., Л е в ч у к Л.К. Морфология и классификация эльфидаид (Foraminifera) . - В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983, в печати.

Г у д и н а В.И., Н у ж д и н а Н.А., Т р о и ц к и й С.Л. Новые данные о морском плейстоцене Таймырской низменности. - Геол. и геофиз., 1968, № 1, с. 40-48.

Г у д и н а В.И., Т р о и ц к а я Т.С., Ф у р с е н к о А.В., Ф у р с е н к о К.Б. Экология и распространение современных и четвертичных эльфидаидов Арктической и Бореальной областей. - В кн.: Образ жизни и закономерности расселения современной и ископаемой микрофауны. М.: Наука, 1975, с. 94-106.

Л е в ч у к Л.К. Род *Haynesina* Banner et Culver, 1978 (Foraminifera) в плейстоцене севера Сибири. - В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983, в печати.

М и х а л е в и ч В.И. Систематика и эволюция фораминифер в свете новых данных по их цитологии и ультраструктуре. - В кн.: Принципы построения макросистемы одноклеточных организмов. Л.: изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1980, с. 42-61.

П о д о б и н а В.М. О применении иммерсионных жидкостей для изучения внутреннего строения раковин фораминифер. - Геол. и геофиз., 1963, № 12, с. 156-158.

Ф о р а м и н и ф е р ы дальневосточных морей СССР / Фурсенко А.В., Троицкая Т.С., Левчук Л.К. и др. Новосибирск: Наука, 1979. 397 с.

Ф у р с е н к о А.В. Введение в изучение фораминифер. Новосибирск: Наука, 1978. 215 с.

Щ е д р и н а З.Г. Фораминиферы заливов Белого моря. - В кн.: Биология Белого моря. М.: Изд-во МГУ, 1962, с. 51-69.

B r o d n i e w i c z I. Pleistocene Foraminifers of the area of the Lower Vistula (Northern Poland). - Acta Paleontol. Polonica, 1972, v. XVII, N 4, p.423-560.

B u z a s M. Foraminifera from Late Pleistocene Clay near Waterville, Maine. - Bul. Smiths. Miscell. Coll., 1965, v.145, N 8. 30 p.

C u s h m a n J.A. The Foraminifera of the Atlantic Ocean. Pt. 7. Nonionidae, Camerinidae and Alveolinellidae. Bul. Smiths. Inst. U.S. Nat. Mus., 1930, v.104. 76 p.

G u d i n a V.I. The value of Foraminifera for stratigraphy and facies analysis of the Pleistocene of the North USSR. - In: Quaternary glaciatics in the Northern hemisphere. Report N 5 on the session in Novosibirsk (USSR), 1978. Project 73/1/24. Prague, 1979, p.129-137.

F e y l i n g - H a n s s e n R.W. The foraminifer *Elphidium excavatum* (Terquem) and its variant forms. - *Micropaleontol.*, 1972, v.18, N 3, p.337-354.

H a n s e n H.J., L y k k e - A n d e r s e n A.-L. Wall structure and classification of fossil and recent elphidiid and nonionid Foraminifera. - *Fossil and Strata*, 1976, N 10, p.3-37.

K n u d s e n K.L. Foraminiferal faunas of the Quaternary Hostrup Clay from northern Jutland, Denmark. - *Boreas*, 1978, v.6, p.229-245.

L ü t z e G.T. Zur Foraminiferen-Fauna der Ostsee. - *Meyniana*, 1965, v.15, p.75-147.

M o n t f o r t D. Conchyliologie systematique et classification methodique des conquilles. 1808. 409 p.

W i l k i n s o n J.P. Taxonomy, morphology and distribution of the Quaternary and Recent foraminifera *Elphidium clavatum* Cushman. - *J. Paleontol.*, 1979, v.53, N 3, p.628-716.

Е.Ф. И в а н о в а

ПОЗДНЕЮРСКИЕ ФОРАМИНИФЕРЫ

ИЗ СЕМЕЙСТВА NODOSARIIDAE В СИБИРИ

Представители нодозариид изучены из отложений верхней юры, естественные выходы которых установлены на восточном склоне Приполярного Урала (Приполярное Зауралье) - в бассейнах рек Ятрия, Лопсия, Волья, Толья и Ляпин (Западная Сибирь); на р. Боярка, п-ове Пакса и на Восточном Таймыре (Средняя Сибирь). В указанных районах они послойно охарактеризованы аммонитами, белемнитами, двустворчатыми моллюсками и фораминиферами. Эти отложения вскрыты многочисленными скважинами, содержат редкие остатки макрофауны и всегда фораминиферы.

Монографическое описание нодозариид из отложений кимериджа Приполярного Зауралья позволило выявить и описать новые виды, уточнить таксономические признаки и объемы рода *Dainitella* Putrja и дать развернутое сравнение с близкими родовыми таксонами.

Коллекция описанных видов хранится в монографическом отделе Центрального сибирского геологического музея при Институте геологии и геофизики Сибирского отделения АН СССР (ЦСИМ ИГиГ СО АН СССР) под № 250 и 610.

Фотографии раковин фораминифер сделаны под сканирующим микроскопом ISM-35 при различных увеличениях.

ОТРЯД LAGENIDA

Надсемейство Nodosariidea

Семейство Nodosariidae

Подсемейство Lenticulininae

Р о д *Dainitella* Putrja, 1972 emend. E.Ivanova

Т и п о в о й в и д: *Dainitella explanata* Putrja; Западная Сибирь, верхняя юра, нижний подъярус волжского яруса.

О п и с а н и е и р а с п р о с т р а н е н и е приведены в работе Ф.С.Путри (1972).

С р а в н е н и е и з а м е ч а н и я. Автор рода Ф.С.Путри (1972, с. 157, 158) характерными признаками его считает компактно свернутую спираль в I-I,5 оборота и округленно-треугольное сечение выпрямленной части. В кратком описании рода, к сожалению, не дано развернутое сравнение с близкими таксонами. Изучение оригинального материала (голотипов и паратипов), находящегося в коллекции Ф.С.Путри (г. Тюмень, ЗапсибНИИНИ), а также нашего материала позволило внести дополнения в характеристику рода *Dainitella*, в том числе и в расчет оборотов по внутренней и внешней спирали. Оказалось, что виды, входящие в состав рода, обладают спиральной частью от 0,5 до I,12 оборота по внутренней спирали и 0,36-0,92 по периферической. Таким образом, уточнен важный таксономический признак рода (количество оборотов в составе спирали), а также привлечено внимание и к другим признакам, которые необходимо учитывать при определении систематического положения таксона.

При просмотре типового и других видов, а также коллекционного материала, в котором обнаружены представители рода *Dainitella*, выяснилось, что швы углубленные и поверхностные. Спиральный отдел образован 5-17 изогнуто-треугольными камерами, последняя из которых бывает пальцевидной. Они составляют 0,5-1,12 (200-405⁰) оборота по внутренней спирали и 0,36-0,92 (130-330⁰) по периферической. Угол изгиба сериальной оси раковины ($\angle a$)^I от 45 до 75⁰. Устье лучистое; лучи в виде остроугольных треугольников с расширенным основанием и сильно суженными дистальными концами,

^I $\angle a$ - изгиб сериальной оси в градусах, $\angle d$ - угол наклона швов по отношению к спинному краю, $\angle l$ - угол между боковыми сторонами раковины у спинного края, L - длина, B - ширина, H - толщина, L/B - удлиненность, B/H - уплощенность; K_v, K_u - число камер в спиральной и развернутой частях, l_p - длина (большой диаметр) начальной камеры, b_p - ширина (малый диаметр) и d_p - диаметр ее, l - высота, b - ширина камер, h_a - высота устьевой поверхности последней камеры, h_{am} - срединная ее высота, h_t - высота и d_t - диаметр устьевой трубки [Иванова и др., 1975].

соединяющимися в центре устья. Между лучами – узкие лентообразные бороздки-отверстия. Не исключено, что бороздки были прикрыты "мембраной", которая имела отверстия и перегородки (табл. I, фиг. 3,4). Стенка радиально-волоконистая (столбчатая).

Представители рода *Dainitella* отличаются от таковых рода *Astacolus* округленно-треугольным поперечным сечением; удлиненно-овальным, иногда несколько расширенным к устьевому концу фронтальным сечением; вогнутым, слабоволнистым брюшным краем (не всегда) и относительно широкой брюшной стороной; меньшей уплотненностью раковины (I–I,6 против I,2–2,6 у *Astacolus*); относительной меньшей длиной камер в развернутой части (0,18–0,27 мм против 0,2–0,5 мм у *Astacolus*) (см. таблицу). Устьевая поверхность у

Сравнительные данные по размерам видов и подвидов рода *Dainitella*, мм

Вид, подвид	L	B	H	L/B	B/H	Ks	Ku	Возраст
I	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>D. borealis</i>								
 <i>borealis</i>								J ₃ ^v ₃
Голотип 250/10 ^X	1,38	0,48	0,38	2,9	1,3	8	4	
Паратипы 250/11 ^X	1,07	0,52	0,35	2,0	1,5	8	2	
250/30	1,83	0,48	0,35	3,7	1,3	10	6	
Экземпляры								
250/74	1,13	0,45	0,35	2,5	1,2	8	5	
250/75	0,98	0,38	0,30	2,5	1,2	9	3	
250/76	1,43	0,43	0,38	3,3	1,1	8	6	
Пределы изменения ^{XX}	0,77– 2,12	0,38– 0,55	0,35– 0,45	1,4– 4,0	1,1– 1,6	7–10	I–6	
<i>D. borealis maj-</i>								
 <i>metchensis</i>								K ₁ br
Голотип 800/540 ^{XX}	0,87	0,45	0,30	1,9	1,7	8	2	
Пределы изменения	0,72– 2,30	0,37– 0,55	0,27– 0,41	1,9– 4,6	1,2– 1,8	7–9	I–6	
<i>D. explanata</i>								J ₃ ^v ₁
Голотип 107 ^{XXX}	1,75	0,53	0,50	3,1	1,0	9	6	
Паратип 226 ^{XXX}	1,76	0,52	0,48	3,3	1,1	8	5	
Трлотип 602/158	0,85	0,54	0,37	1,5	1,4	8	I+облом.	
Гомотипы								
602/159	1,35	0,54	0,39	2,1	1,3	9	5	
602/160	2,10	0,57	0,52	3,6	1,1	8	6	

I	2	3	4	5	6	7	8	9
Пределы изме- нения	0,85- 2,10	0,52- 0,57	0,37- 0,52	1,5- 3,6	1,0- 1,4	8-9	1-6	
D. elongata								J ₃ ^v ₁
Голотип II3 ^{xxx}	1,30	0,48	0,37	2,7	1,3	8	5	
Экземпляр ^{xxx}	1,20	0,38	0,30	3,1	1,3	8	4	
Гомотип 602/164	1,20	0,51	0,46	2,3	1,1	8	4	
Пределы изме- нения	1,20- 1,30	0,38- 0,51	0,30- 0,46	2,3- 3,1	1,1- 1,3	8	4-5	
D. insidiosa								J ₃ ^{ох} ₂ ¹
Голотип I06 ^{xxx}	0,83	0,43	0,36	1,9	1,2	8	2	
Экземпляр ^{xxx}	0,86	0,44	0,38	1,9	1,1	8	2	
Пределы изме- нения	0,83- 0,86	0,43- 0,44	0,36- 0,38	1,9	1,1- 1,2	8	2	
D. perrarum								J ₃ ^v ₁
Голотип I09 ^{xxx}	1,27	0,60	0,50	2,1	1,2	10	2-3	
D. kunovatsensis								J ₃ ^{ох}
Голотип II2 ^{xxx}	0,72	0,29	0,23	2,4	1,2	9	3	
Экземпляр ^{xxx}	0,67	0,29	0,23	2,3	1,2	8	2	
Пределы изме- нения	0,67- 0,72	0,29	0,23	2,3- 2,4	1,2	8-9	2-3	
D. voicarensis								J ₃ ^{ох} ₂
Голотип I08	0,98	0,50	0,31	1,9	1,6	13	2	
D. lopsiensis								J ₃ ^{км} ₂
Голотип 610/1	0,82	0,46	0,36	1,7	1,3	5	2	
Паратип 610/2	0,63	0,39	0,31	1,6	1,2	5	2	
Экземпляр 610/3	0,52	0,34	0,28	1,5	1,1	6	1	
Пределы изме- нения	0,52- 0,82	0,34- 0,46	0,28- 0,36	1,5- 1,7	1,1- 1,3	5-6	1-2	
D. aperta								J ₃ ^{км} ₂
Голотип 610/7	0,69	0,31	0,24	2,2	1,3	6	3	
Другие экземпляры	0,42- 0,61	0,22- 0,30	0,19- 0,25	1,8- 2,0	1,2- 1,3	5	2-3	

I	2	3	4	5	6	7	8	9
Пределы изме- нения	0,42- 0,69	0,22- 0,31	0,10- 0,25	1,8- 2,2	1,1- 1,3	5-6	2-3	
<i>D. lingulata</i>								$J_3 km_2$
Голотип 610/4	0,42	0,24	0,21	1,7	1,1	6	2	
Паратип 610/6	0,48	0,22	0,18	2,1	1,2	5	3	
Экземпляр 610/5	0,37	0,21	0,16	1,7	1,3	8	2	
Пределы изме- нения	0,37- 0,48	0,21- 0,24	0,16- 0,21	1,7- 2,1	1,1- 1,3	5-8	2-3	

X Внесены некоторые исправления автором вида.

XX Номера и замеры даны по В.А.Басову (1967).

XXX Номера и некоторые замеры даны по Ф.С.Путре (1972).

Dainitella округленно- или овально-треугольная, выпуклая, с широкоокруглым, иногда вогнутым посередине основанием; у *Astacolus* - обратно ланцетовидная или треугольная с узкоокруглым основанием, или каплевидная, обычно короткая.

От рода *Marginulinopsis* род *Dainitella* отличается округленно-треугольным поперечным сечением, прямоугольной или округло-прямоугольной брюшной стороной.

Род *Dainitella* близок к роду *Saracenaria*, но достаточно четко отличается более крупной спиральной частью (у большинства представителей), округленно-треугольным поперечным сечением, выпуклой устьевой поверхностью, прямым или слегка волнистым, несколько выпуклым брюшным краем.

С о с т а в р о д а: *D. insidiosa* Putrja, *D. explanata* Putrja, *D. perrarum* Putrja, *D. voicarensis* Putrja, *D. elongata* Putrja, *D. kunovatensis* Putrja, *D. borealis borealis* (E.Ivanova), *D. borealis majmetchensis* (Bassov), *D. lopsiensis* E.Ivanova, sp. nov., *D. aperta* E.Ivanova, sp. nov., *D. lingulata* E.Ivanova, sp. nov.

Dainitella borealis (Ivanova)

Табл. I, ф и г . 3,4

Marginulinopsis borealis Ivanova: Басов, 1967, с. 78, табл. I, фиг. 4; табл. VI, фиг. 1-6; табл. VIII, фиг. 5.

Г о л о т и п: ЦСГМ ИГиГ СО АН СССР, № 250/10; Хатангская впадина, р. Хета, обн. 18, волжский ярус (верхний подъярус), зона *Taimyroceras taimyrense*.

О п и с а н и е , р а з м е р ы и р а с п р о с т р а н е н и е даны в работе В.А.Басова [1967].

С р а в н е н и е и з а м е ч а н и я. Вид имеет округло- или овално-треугольное поперечное сечение; устье, образованное 12 лучами и 12 лентообразными бороздками-отверстиями (табл. I, фиг. 3, 4). От близкого вида *D. explanata* Putrja [Путря, 1972, с. 160, 161] он отличается меньшим диаметром начальной камеры (0,05 мм против 0,12 мм у *D. explanata*), меньшей толщиной и несколько большей уплощенностью, меньшей величиной большого диаметра спиральной части. Описываемый вид отличается от *D. elongata* Putrja [Путря, 1972, с. 166] меньшими размерами начальной камеры (0,5 мм против 0,10 мм у *D. elongata*), большим числом камер в составе спирали, незначительно большей шириной (0,42-0,55 мм против 0,38-0,48 мм) и толщиной (0,35-0,45 мм против 0,3-0,37 мм).

С о с т а в в и д а: 2 подвида - *D. borealis borealis* (Ivanova), *D. borealis majmetchensis* (Bassov).

Dainitella lopsiensis E. Ivanova, sp. nov.

Табл. I, ф и г . 5-10

Название вида дано по названию р. Лопсия.

Г о л о т и п: ЦСМ ИГиГ СО АН СССР, № 610/1; Западная Сибирь, Приполярное Зауралье, р. Лопсия, обн. 41, сл. 7; верхняя юра, верхний киммеридж, зона *Virgatioxoceras dividuum*. Паратип 610/2, местонахождение и возраст те же.

М а т е р и а л: 4 раковины хорошей сохранности.

О п и с а н и е. Раковина биморфная, слабо удлинённая, в раннем отделе спирально-плоскостная, слабо сжатая с боков, изогнутая, несколько расширенная и утолщающаяся к устьевому концу. Периферический край от пригупленно-угловатого у форм, имеющих только спиральную часть, до угловатого у раковин с развернутой частью. Брюшной край вогнут и короче спинного. Изгиб сериальной оси ($\angle a$) составляет 45° . Поперечное сечение округленно-треугольное. Спиральный отдел раковины состоит из 5-6 выпуклых камер изогнуто-треугольной формы, образующих 0,63 оборота по внутренней спирали и 0,4 по периферической. Начальная камера крупная, шарообразная, 0,09 мм (94,75 мкм). Камеры выпрямленной части в виде широких четырехугольников. Септальная поверхность последней камеры треугольная, заметно выпуклая, с расширенным прямым основанием. Швы в спиральной части поверхностные, в выпрямленной - незначительно углубленные. Устье лучистое, расположено у периферического края раковины. Стенка матовая, светлая или желтоватая, поверхность гладкая.

Размеры, мм	L	B	H	L/B	B/H	Kв	Ku
Голотип 610/1	0,89	0,46	0,36	1,7	1,3	5	2
Паратип 610/2	0,63	0,39	0,31	1,6	1,2	5	2
Экземпляр 610/3	0,52	0,34	0,28	1,5	1,1	6	1

Изменчивость. Проявляется в длине раковины и ее толщине, а следовательно, в ее удлинненности и уплотненности (незначительно).

Сравнение и замечания. Описываемый вид по форме раковины и камер близок к *D. elongata* Putrja из нижневолжских отложений Западной Сибири [Путря, 1972], отличается меньшим числом камер в спиральном и выпрямленном отделах, несколько меньшим диаметром начальной камеры и наличием неполного оборота спирали, а также меньшими общими размерами раковины. По неполному обороту спирали новый вид близок к *D. kunovaten-sis* Putrja из низов верхнеоксфордских отложений [Путря, 1972, с. 164-166], существенно отличаясь формой раковины, диаметром начальной камеры, общими размерами раковины, но меньшим числом камер, выпуклой септальной поверхностью камер.

Распространение. Западная Сибирь, Приполярное Зауралье; верхняя юра, верхний кимеридж, зона *Virgatoxioceras dividuum*.

Dainitella aperta E. Ivanova, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1-3

Название вида *aperta* (лат.) - Открытая.

Голотип: 610/7, ЦСГМ ИГиГ СО АН СССР; Западная Сибирь, Приполярное Зауралье, р. Лопсия, обн. 41, сл. 7; верхняя юра, верхний кимеридж, зона *Virgatoxioceras dividuum*.

Материал: 6 раковин хорошей сохранности.

Описание. Раковина биморфная, в раннем отделе спирально-плоскостная, равномерно сжатая с боков, с параллельными боковыми сторонами. Периферический и спинной края притупленно-угловатые, брюшной - почти прямой, $\angle \alpha = 45^\circ$. Поперечное сечение округленно-треугольное. Спиральная часть образована 5-7 камерами треугольной формы, составляющими 0,56 оборота по внутренней спирали и 0,36 по периферической. Начальная камера округлая, ее диаметр: $1r = 0,07-0,12$ мм, $br = 0,06-0,09$ мм ($1r = 75,8-123,17$; $br = 56,85-94,75$ мкм), расположена у периферии брюшной стороны. Выпрямленная часть состоит из 2-3 камер, имеющих форму широких четырехугольников. Камеры не перекрывают одна другую. Их высота (1) изменяется от 0,07-0,12 мм на ранней стадии развития до 0,15 мм на поздней; ширина (b) от 0,1-0,22 до 0,27 мм соответственно. Септальная поверхность последней камеры слабо или заметно выпуклая, высотой 0,34 мм, шириной 0,24 мм. Стенка однослойная, лучистая, ее толщина 18,95 мкм с увеличением до 28,42 мкм в предшовных утолщениях.

Размеры, мм	L	B	H	L/B	B/H	Kв	Kи
Голотип 610/7	0,61	0,30	0,22	2,0	1,3	5	3
Другие экземпляры	0,43- 0,72	0,24- 0,34	0,19- 0,28	1,8- 2,1	1,1- 1,2	5-7	2-3

Изменчивость. Незначительно варьируют общие размеры рако-

вины, ее удлиненность и уплощенность, толщина. Остальные признаки относительно постоянны.

С р а в н е н и е и з а м е ч а н и я. Описываемый вид по общей форме раковины и по эволютной спирали можно сравнить с *D. kurovatis* Futrja [Футря, 1972, с. 164-166] из оксфордских отложений Западно-Сибирской равнины, но отличается меньшим числом камер в составе спирали и раковины, формой и большим диаметром начальной камеры (к сожалению, диаметр мегалосферической формы *D. kurovatis* не указан), поверхностными швами и высокотреугольно-овальной формой септальной поверхности.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Западная Сибирь, Приполярное Зауралье; верхняя юра, верхний кимеридж, зона *Virgatoceras dividuum*.

Dainitella lingulata E. Ivanova, sp. nov.

Табл. II, ф и г . 4-10

Название вида *lingulata* (лат.) - языкообразная.

Г о л о т и п: 610/4, ЦСГМ ИГиГ СО АН СССР; Западная Сибирь, Приполярное Зауралье, р. Лопсия, обн. 41, сл. 7; верхняя юра, верхний кимеридж, зона *Virgatoceras dividuum*. Паратип 610/6; местонахождение и возраст те же.

М а т е р и а л: 4 раковины хорошей сохранности.

О п и с а н и е. Раковина биморфная, сандалевидная, в раннем отделе спирально-плоскостная, равномерно сжатая с боков, слабо или заметно расширяющаяся к устьевому концу. Периферический и спинной края притупленно-угловатые. Брюшной край слабоогнутый или почти прямой, короче спинного, $\angle a = 30^\circ$. Поперечное сечение треугольное. Спиральный отдел раковины состоит из 5-II треугольных камер, образующих 0,5-1,12 оборота по внутренней и 0,25-0,92 по периферической спирали. Начальная камера овальная или округлая: $1p = 0,04$ мм; $bp = 0,03$ мм; $dp = 0,12$ мм ($1p = 47,37$; $bp = 28,48$; $dp = 123,17$ мкм), что указывает на наличие микро- (B) и мегалосферической (A_1) генераций. Выпрямленный отдел образован 1-3 скошенно-треугольными камерами. Камеры не перекрывают одна другую. Высота камер 0,03-0,12 мм, ширина 0,04-0,25 мм. Септальная поверхность последней камеры треугольной формы, плоская или слабовыпуклая с характерным языкообразным основанием. Высота устьевой поверхности 0,16-0,30 мм, срединная ее высота 0,19-0,34 мм; $\angle 1 = 80^\circ$. Септальные швы отчетливые, тонкие, изогнутые у спинного края, почти прямые, поверхностные, $\angle d = 75^\circ$. Стенка однослойная, ее толщина 9,47 мкм с увеличением в предшовных утолщениях до 28,42 мкм. Устье лучистое, расположено на устьевом горлышке: $ht = 0,45$ мм, $dt = 0,45$ мм. Поверхность раковины гладкая.

Размеры, мм	L	B	H	L/B	B/H	Kв	Kи
Голотип 610/4	0,45	0,24	0,21	1,7	1,1	6	2
Паратип 610/6	0,48	0,22	0,18	2,1	1,2	5	3
Экземпляр 610/5	0,37	0,21	0,16	1,7	1,3	8	2

Изменчивость касается диаметра начальной камеры, степени удлиненности раковины и числа камер в спиральной части, которая связана с микро- и мегалосферической генерациями.

Сравнение и замечания. Описываемый вид можно сравнить с *Saracenaria* (?) *carzevae* (Gerke et Scharovskaja) [Шаровская, 1961, с. 65-67; Путря, 1972, с. 168, 169] по наличию в составе вида вытянутых раковин, по числу камер в спиральной части и по диаметру начальной камеры у мегалосферической раковины нового вида. По остальным многочисленным признакам данный вид отличается от сравниваемого.

Распространение. Западная Сибирь, Приполярное Зауралье; верхняя юра, верхний кимеридж, зона *Virgatoxioceras dividuum*.

Saracenaria oripara E. Ivanova, sp. nov.

Табл. III, ф и г . 1-5

Название вида *oripara* (лат.) - великолепная.

Г о л о т и п: 610/33, ЦСГМ ИГиГ СО АН СССР; Западная Сибирь, Приполярное Зауралье, р. Толья, обн. 28, сл. 2; верхняя юра, верхний кимеридж, зона *Virgatoxioceras dividuum*. Паратип 610/34; местонахождение и возраст те же.

М а т е р и а л: 4 раковины хорошей сохранности.

О п и с а н и е. Раковина биморфная, удлиненная, состоит из спиральной и выпрямленной частей. Поперечное сечение треугольное. Спинной, брюшной и периферический края изогнутые, килеватые и несущие кили, которые не выражены у последних одной-двух камер. Брюшная сторона слабоогнута в области последних камер, уплощенная или слабовыпуклая, прямоугольная или заметно расширяющаяся к последней камере. Спиральная часть состоит из 5-6 камер, образующих $0,63$ (225°) оборота по внутренней спирали и $0,37$ (185°) по периферической. Начальная камера сферическая, $d_p = 0,10-0,12$ мм ($94,75 - 113,70$ мкм), последующие камеры треугольной формы, слабовыпуклые или уплощенные, изогнутые в спиральной части и скошенные в выпрямленной, постепенно увеличивающиеся в размерах: $l = 0,06-0,18$ мм, $b = 0,12-0,39$ мм (без кила). Последняя камера может быть меньше предыдущей, ее септальная поверхность высокотрехугольной формы, уплощенная или слабовыпуклая, высотой $0,24-0,39$ мм.

Септальные швы двухконтурные, прозрачные или полупрозрачные, поверхностные, к брюшному краю становятся слабовыпуклыми, переходящими в прозрачные ребра-кили, которые обрамляют брюшную сторону; их ширина до $0,04$ мм. Швы изогнутые в спиральной части и очень слабо изогнутые в выпрямленной, прямые, заметно- или слабоогнутые на брюшной стороне. Толщина швов $0,03$ мм ($37,9$ мкм). Устье открытое, лучистое, состоящее из 14 недлинных и нешироких лучей, слабо суживающихся, как бы заостренных у дистального конца, который в разрезе представляет собой остроугольный треугольник. Лучи разделены глубокими бороздками-отверстиями (см. табл. III, фиг. 2). Стенка радиальная, с короткочерепицеобразным приращением, толщина ее $9,47-$

18,95 мкм, в предшовных утолщениях до 28,42 мкм; толщина стенки последней камеры 9,47 мкм.

Размеры, мм	L	B	H	L/B	B/H	Kв	Ku
Голотип 610/33	1,45	0,45	0,42	3,2	1,0	5	8
Паратип 610/34	0,87	0,37	0,28	2,3	1,2	8	4
Другие экземпляры	0,87-	0,40-	0,39-	2,0-	1,0	5	4-5
	0,90	0,45	0,45	2,2			

Изменчивость. Меняется число камер выпрямленной (4-8) части и толщина раковины; остальные признаки достаточно постоянны.

Сравнение и замечания. Описываемый вид по общему числу камер и наличию эволютной спирали можно сравнить с *Saracenaria pravoslavlevi* Furss. et Pol., описанной А.В.Фурсенко и Е.Н.Поленовой (1950) из отложений волжского яруса (средний подъярус, зона *Pavlovia panderi*) северо-западного побережья Индерского озера (овраг Караджир). Новый вид отличается округлой формой начальной камеры и ее диаметром, острыми прозрачными киями, обрамляющими брюшную сторону и едва заметными под биноклем МБС-1 ребрышками на боковых сторонах, которые хорошо видны под сканирующим микроскопом (табл. III, фиг. I).

От *Saracenaria pravoslavlevi* Furss. et Pol., описанной Ф.С.Путрей (1972) под родовым названием *Pravoslavlevia* из отложений волжского яруса (нижний и средний подъярусы) Западной Сибири, новый вид отличается большими размерами, более развитой выпрямленной частью и более эволютной спиралью. Следует отметить, что эти сравниваемые виды более близки, чем *S. pravoslavlevi* из отложений волжского яруса Индерского озера и Западной Сибири.

Авторский вид [Фурсенко, Поленова, 1950; Кузнецова, 1962, с. 74-76] отличается от *S. pravoslavlevi*, описанной Ф.С.Путрей (1972, с. 127-129), наличием раковин микро- и мегалосферической генераций, округлой или овальной начальной камерой; $dp = 0,07 \times 0,04$ мм; $0,10 \times 0,06$ мм; $0,15 \times 0,10$ мм и $0,09$ мм (замеры раковин из коллекции топотипов, определенных А.В.Фурсенко) против $0,1$ мм у сибирского вида. По всей вероятности, вид из волжских отложений Западной Сибири не принадлежит *pravoslavlevi* и требует дополнительных исследований. От *Saracenaria fursenkoi* Putrja [Путря, 1972, с. 124, 125] данный вид отличается меньшим числом камер в составе спиральной части и большим в выпрямленной, наличием килей по бокам брюшной стороны и ребрышек на боковых сторонах.

Распространение. Западная Сибирь, Приполярное Зауралье; верхняя юра, верхний кимеридж, зона *Virgatoxiceras dividuum*.

Planularia postseptentrionalis E. Ivanova, sp. nov.

Табл. III, ф и г. 6-10

Название вида *postseptentrionalis* (лат.) - "после (позднее) вида *septentrionalis*".

Г о л о т и п: 610/18, ЦСГМ ИГиГ СО АН СССР; Западная Сибирь, Приполярное Зауралье, р. Ятрия, скв. 13-Р, гл. 23,2- 28,2 м; верхняя юра, нижний кимеридж, зона *Rasenia borealis*. Паратипы 610/19; местонахождение и возраст те же.

М а т е р и а л: 9 раковин хорошей сохранности.

О п и с а н и е. Раковина биморфная, вытянутая, достаточно уплощенная, с параллельными боковыми сторонами. Основание ее скошенно-округленное или крючкообразно загнутое. Периферический и спинной края изогнутые, ровные и угловатые, брюшной сжатокругленный, ровный прямой или слабоизогнутый. Поперечное сечение лентовидное или узкоовальное, фронтальное - лентовидное.

Раковина состоит из 5-7 низких и широких камер, из которых 4-6 образуют эволютную спираль (0,47 оборота по внутренней спирали и около 0,25 по периферической). Начальная камера яйцевидная или удлинненно-яйцевидная: $l_p = 0,07 - 0,12$ мм (75,80 - 123,17 мкм), $br = 0,04 - 0,06$ мм (47,37 - 66,12 мкм), расположена в основании раковины и образует тупой, иногда почти прямой угол с брюшным краем. Вторая камера часто меньше первой. Камеры спирали треугольные, изогнутые, выпрямленной части - серповидно-изогнутые. Длина их 0,04-0,13, ширина 0,06-0,4 мм. Первые 4-6 камер расположены по быстро раскручивающейся спирали и внутренними концами доходят до начальной камеры или приближаются к ней. Последние 1-3 камеры, сильно скошенные, образуют выпрямленный отдел.

Септальные швы узкие, двухконтурные, поверхностные, изогнутые у спинного края, с которым образуют угол 50° , слабо изогнутые в спиральной части и наклонные, почти прямые в выпрямленной. Последние 1-2 шва слабоогнутые. Септальная поверхность последней камеры выпуклая, срединная высота ее 0,16 - 0,37 мм. Устье лучистое, открытое, расположено на оттянутом конце последней камеры у спинного края, состоит из шести коротких, треугольно-заостренных лучей, видимо, соприкасающихся дистальными концами. Между лучами - короткие прямоугольные углубления-бороздки (табл. III, фиг. 8).

Размеры, мм	L	B	H	L/ B	B/H	K _в	K _и
Голотип 610/18	0,54	0,21	0,12	2,5	1,7	5	2
Паратипы 610/19	0,52	0,24	0,15	2,1	1,6	6	1
Другие экземпляры	0,33- 0,43	0,13- 0,21	0,09- 0,13	2,0- 2,6	1,3- 1,9	4- 5	1- 3

И з м е н ч и в о с т ь. Варьируют общие размеры раковины, иногда ее форма на ранней стадии развития (крючкообразно загнутое основание), форма начальной камеры и ее размеры.

С р а в н е н и е и з а м е ч а н и я. Раковина описываемого вида очень близка к *P. septentrionalis*, описанной А.А.Герке и Н.В.Шаровской [Шаровская, 1961] из отложений оксфорда Нордвикского района. Но меньшие общие размеры раковины (в том числе толщины и ширины ее), меньшие размеры начальной камеры ($l_p = 75,80-123,17$ мкм, $br = 47,37-66,12$ мкм против $l_p = 100-190$ мкм и $br = 50-100$ мкм у *P. septentrionalis*), менее углуб-

ленные швы у последних камер, а также временное и пространственное различие не позволяют отождествить данный вид с *P.septentrionalis*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Западная Сибирь, Приполярное Зауралье; верхняя юра, нижний кимеридж, зона *Rasenia borealis*.

Dentalina optanda E.Ivanova, sp. nov.

Табл. П, ф и г . II, I2; табл. Ш, ф и г . II-I3

Название вида *optanda* (лат.) - желательная, желанная.

Dentalina fraasi Schwager: Фораминиферы..., 1972, табл. XXXIV, фиг. I4.

Г о л о т и п: 6I0/2I, ЦСГМ ИГиГ СО АН СССР; Западная Сибирь, Приполярное Зауралье, р. Лопсия, обн. 4I, сл. 7; верхняя юра, верхний кимеридж, зона *virgatoceras dividuum*. Паратип 6I0/22; местонахождение и возраст те же.

М а т е р и а л: IO раковин хорошей сохранности (у некоторых сломаны последние камеры).

О п и с а н и е. Раковина относительно крупная, длинная и узкая, очень медленно или вовсе не расширяющаяся к устьевому концу, слабо, но заметно изогнутая. Спинной край прямой и вогнутый, брюшной слабовыпуклый и иногда слабоволнистый в области последних камер. Поперечное сечение почти или совсем круглое. Раковина состоит из 4-I камер. Поскольку у крупных раковин обломаны последние камеры, то трудно точно назвать их общее количество (по всей вероятности, не более II-I2). Начальная камера овальной или полуовальной формы: $l_p = 0,7-0,13$ мм (75,80-I32,65 мкм), $b_p = 0,06-0,10$ мм (66,12-I04,22 мкм). Внутренняя полость начальной камеры лимонovidная: $l_p = 0,07-0,10$ мм (75,80-I04,22 мкм), $b_p = 0,03-0,06$ (37,90 - 56,85 мкм). Шип, которым снабжена начальная камера, имеет длину 0,03-0,07 мм, длиннее у раковин с крупной начальной камерой, и расположен по центру или смещен к брюшному краю. Размеры второй ($l_p = 0,09$ мм (94,75 мкм), $b_p = 0,07$ мм (75,80 мкм)) и третьей камер несколько меньше первой или начальной камеры, но высота и ширина их внутренних полостей визуалью почти одинаковые. Внутренняя полость второй камеры: $l_p = 0,07$ мм (75,80 мкм), $b_p = 0,05$ мм (56,85 мкм). Последующие камеры постепенно и равномерно увеличиваются в размерах, их видимые высота и ширина одинаковые, и только последние 2-3 камеры выше и чуть выпуклее у брюшного края. Иногда последняя камера заметно выпуклая и больше по размеру, как это наблюдалось у молодой раковины. Камеры весьма слабо скошенные, необъемлющие, с округленными, почти равнобокими полостями. Вершины полостей (устьевые концы) заходят за наружные швы. Последняя камера скошенно-яйцевидная с оттянутым устьевым концом, смещенным к спинному краю.

Швы очень слабо наклонные, прямые, двухконтурные, поверхностные, между последними слабовыпуклыми камерами кажутся едва вогнутыми. Устье лучистое, состоит из четырех бутылковидных лучей, суживающихся и соединяющихся у дистального конца, и имеющее посередине небольшую вогнутость. Лучи разделены высокотреугольными отверстиями (табл. II, фиг. I2, табл. III, фиг. I2).

Устье расположено на конусовидной вершине, у юной раковины – на вершине узкой устьевой трубочки. Поверхность раковины под оптическим микроскопом гладкая, полупрозрачная или непрозрачная, под сканирующим микроскопом – тоннокристаллическая, причем кристаллы расположены перпендикулярно к поверхности раковины, сливаясь в звездчатые пластинки; скульптура радиально-кристаллическая. В ранней части раковины стенка утолщенная (18,95–28,42 мкм; 0,019–0,028 мм), многослойная, в области первой и второй камер обычно с четырьмя слоями нарастания (пятислойная), затем количество слоев в наружной стенке убывает и толщина ее уменьшается до 9,47 мкм (0,094 мм) в последних 3–4 камерах, стенка которых становится однослойной. Толщина септ несколько увеличивается с уменьшением толщины стенки.

Размеры, мм	L	B	H	L/B	B/H	Ku
Голотип 610/21	0,67	0,12	0,12	5,5	1,0	7
Паратип 610/22	0,57	0,12	0,13	4,5	0,9	6
Другие экзем- пляры	0,34– 1,21	0,12– 0,19	0,12– 0,18	2,8– 6,3	0,9– 1,0	4– 8+облом.

Изменчивость. Наличие раковин с различным диаметром начальной камеры $l_p = 0,07–0,09$ мм (75,80–94,75 мкм), $b_p = 0,06–0,08$ мм (66,12–85,27 мкм) и $l_p = 0,10–0,13$ мм (94,75–122,65 мкм), $b_p = 0,09–0,10$ мм (94,75–104,22 мкм) позволяет говорить о присутствии мегало- и микросферической генераций. Раковины микросферической генерации, по всей вероятности, отличаются большим числом камер (до II–I2), а следовательно, и большим размером. Более развитый шип у мегалосферических раковин. Несколько изменяется удлиненность раковины ($L/B = 2,8–6,3$); уплощенность практически постоянная, равная I.

Сравнение и замечания. Вид по форме раковины и наличию шипа близок к *Dentalina arundinacea* E. Ivanova, описанной Е.Ф. Ивановой (1973) из отложений волжского яруса (средний и верхний подъярус) Средней Сибири (Северный Таймыр и Таймырская низменность), отличаясь от нее меньшими размерами, формой начальной камеры и тем, что вторая и третья камеры, как правило, меньше начальной; слабо скошенными септальными швами и камерами, географическим и стратиграфическим распространением. Не исключено, что *D. arundinacea* – потомок *D. optanda* sp. nov.

Описываемый вид можно сравнить с *D. chochiai* Dain, описанной Л.Г. Даин [Фораминиферы ..., 1972, с. II2–II4, табл. XXXIV, фиг. 13] из отложений верхнего кимериджа (зона *Aulacostephanus pseudomutabilis*) восточного склона Урала (р. Лопсия, обн. 41), т.е. из того же местонахождения. Новый вид отличается большим числом камер, формой и размером начальной камеры, слабонаклонными поверхностными швами. Судя по изображению *D. fraasi* Schwager, приведенному Л.Г. Даин [Фораминиферы..., 1972, табл. XXXIV, фиг. 14] из верхнего оксфорда (зона *Amoebocegas alternans*) Поларного Зауралья (пос. Обской), можно предполагать большое сходство с *D. optanda* sp. nov., возможно даже, что они идентичны. Новый вид и фрагмент под названием *D. fraasi* отличаются от *D. fraasi*, кратко описанной К. Швагером [Schwager, 1865, с. II0, табл. III, фиг. 24], овальной или полуовальной

ной формой начальной камеры с хорошо развитым шипом, общими размерами раковины, слабонаклонными швами и формой камер (у *D.fraasi* камеры цилиндрические, а начальная камера конической формы), а также яйцевидной формой последней камеры, которая очень слабо и почти невыпуклая у бршного края; у *D.fraasi* последняя камера очень крупная, у бршного края выпуклая.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Западная Сибирь, Приполярное и Полярное Зауралье; верхняя яра, оксфордский и кимериджский ярусы; Средняя Сибирь, Нордвик, Анабарская губа и п-ов Пакса; оксфордский ярус.

Виды, входящие в состав рода *Dainitella*, в Приуральской части Западной Сибири приурочены: в оксфорде - к темно-серым глинам и аргиллитам, местами известковистым и глауконитизированным, с прослоями песчаников и известняков; в кимеридже - к темно-серым слабоизвестковистым, иногда глауконитизированным аргиллитам; в низах волжского яруса - к темно-серым аргиллитам, иногда алевритистым и известковистым [Путря, 1972, с. 30-37].

Автор обнаружил виды родов *Dainitella*, *Planularia*, *Saracenaria*, *Dentalina* в верхнекимериджских синевато-серых алевритистых глинах, содержащих прослой глинистого известняка, выходы которых изучены в бассейне рек Лопсия и Толья (Приполярное Зауралье). Фации верхнего кимериджа, в которых обитали известковистые фораминиферы, в том числе и представители указанных родов, принадлежали в основном к прибрежно-мелководному типу. Содержащие их отложения формировались в условиях средней и верхней сублиторали прибрежной зоны (глубина 20-40 м)². Соленость вод, судя по составу макро- и микроорганизмов, была близка к нормальной (32-34 ‰). Температура вод в бассейне Приполярного Урала в позднем оксфорде - раннем кимеридже была достаточно высокой: 16,7-17,1⁰ (средняя 16,1⁰), в ранневолжское время - 14,1-18,4⁰ (средняя 16,5⁰) [Мазур и др., 1971]. Грунты были в основном глинисто-алевритовые.

Отложения содержат немногочисленные остатки пелагических головоногих (аммонитов и белемнитов) и относительно разнообразный бентос - двустворки (иногда многочисленные), гастроподы; остракоды и пелициподы редки. Фораминиферы в основном известковистые и редко песчанистые. Комплексы фораминифер прибрежно-мелководного сообщества изучены нами в позднем кимеридже Приполярного Зауралья (реки Лопсия, Толья). Сообщество, в составе которого присутствуют виды родов *Dainitella*, *Planularia*, *Saracenaria* и *Dentalina*, образовано позднекимериджским - ранневолжским комплексом (зоны *Aulacostephanus vosvaensis* - *Eosphinctoceras magnum*).

Основу сообщества составляют нодозарииды, разнообразные в родовом и видовом отношении (20 родов и около 60 видов в позднем кимеридже). Наибольшее количество экземпляров родов *Dainitella*, *Saracenaria* и *Dentalina* зафиксировано в конце позднекимериджского времени (зона *Virgatoloceras dividuum*), т.е. в указанный момент были, видимо, наиболее благоприятные условия для их существования. Представители упомянутых родов встречены совместно с представителями *Nodosaria*, *Lenticulina*, *Astacolus*, *Saracenaria*, *Marginulina*, *Vaginulinopsis*, *Pseudolamarckina*, которые в то время также были многочисленными.

² Деление сублиторали принимается на верхнюю (0-20 м), среднюю (20-80 м) и нижнюю (80-200 м).

В бассейне Средней Сибири виды рода *Dainitella* обнаружены в алевроитах и алевролитах волжского яруса (зоны *Chetaites sibiricus*, *Craspedites okensis*, *Taimyroceras taimyrense*; реки Боярка и Хета) и в глинистых алевроитах и алевроитистых глинах берриасского яруса (зоны *Nestoroceras kochi*, *Surites analogus*; реки Лев. Боярка и Маймеча). Отложения содержат значительное количество аммонитов, белемнитов, двустворчатых моллюсков, брахиопод, гастропод, остатки иглокожих, ракообразных и мшанок.

Наличие и состав пелагических и бентосных организмов указывают на умеренно теплые воды (15,6–16,0° в ранневолжское время, по [Тейс и др., 1968] и нормальную соленость [Граница..., 1972, с. 42, 43]. Отложения, содержащие органические остатки, в том числе и известковистые фораминиферы (виды и подвиды рассматриваемых родов), формировались в спокойноводной удаленной от берега обстановке: верхняя – средняя сублитораль. Фацции, в которых обитал микробентос, относятся к прибрежно-мелководному типу. Грунты были илистыми алевролитовыми. В комплексах фораминифер прибрежно-мелководного сообщества преобладали известковистые формы из семейств *Nodosariidae*, *Polymorphinidae* и *Ceratobuliminidae*.

Обзор условий существования представителей родов *Dainitella*, *Planularia*, *Saracenaria* и *Dentalina* в бассейнах Западной и Средней Сибири в конце юрского и начале мелового периодов позволяет сделать вывод о том, что они предпочитали спокойноводную обстановку прибрежно-мелководных фаций.

Л и т е р а т у р а

Б а с о в В.А. Фораминиферы родов *Marginulina* и *Marginulinopsis* из волжских и берриасских отложений бассейна реки Хеты (Хатангская впадина). – Учен. зап. НИИГА. Палеонтол. и биостратигр., 1967, вып. 18, с. 38–90.

Г р а н и ц а юры и мела и берриасский ярус в Бореальном поясе. Новосибирск: Наука, 1972. 370 с.

И в а н о в а Е.Ф. Фораминиферы волжского века бореальных бассейнов СССР. Новосибирск: Наука, 1973. 140 с.

И в а н о в а Е.Ф., Р о м а н о в а В.И., Б е н ь я м о в с к и й В.Н., А з б е л ь А.Я. Группа плотно свернутых нодозариид *Lenticulina - Robulus*. – В кн.: Проблемы систематики спиральных нодозариид. Вильнюс: Минтис, 1975, с. 35–54.

К у з н е ц о в а К.И. Род *Saracenaria* и его представители из верхней юры Русской платформы. – В кн.: Вопросы микропалеонтологии. Вып. 6. М.: Наука, 1962, с. 73–90.

М а з у р В.М., Г о ф м а н Е.А., Р о в н и н а Л.В. Температурный режим позднерурских бассейнов Западно-Сибирской низменности. – Докл. АН СССР, 1971, № 1, с. 186–189.

П у т р я Ф.С. Лентикюлиниды верхнерурских отложений Западно-Сибирской низменности. М.: Недра, 1972. 304 с.

Тейс Р.В., Найдин Д.П., Сакс В.Н. Определения позднеюрских и раннемеловых палеотемператур по изотопному составу кислорода в рострах белемнитов. - В кн.: Мезозойские морские фауны Севера и Дальнего Востока СССР и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 1968, с. 51-72.

Ф о р а м и н и ф е р ы верхнеюрских отложений Западной Сибири. Л.: Недра, 1972. 271 с.

Ф у р с е н к о А.В., П о л е н о в а Е.Н. Фораминиферы нижнего волжского яруса Эмбенской области (район Индерского озера). - В кн.: Геология Эмбенской области. Л.-М.: Гостехиздат, 1950, с. 5-92.

Ш а р о в с к а я Н.В. Некоторые виды фораминифер из верхнеюрских отложений Нордвикского района. - Сб. статей по палеонтол. и биостратигр., 1961, вып. 27, с. 17-78.

S c h w a g e r C. Beitrag zur Kenntniß der mikroskopischen Fauna jurassischer Schichten. - Jahresh. Ver. vat. Naturk. Württemberg, 1865, Bd 21. 151 S.

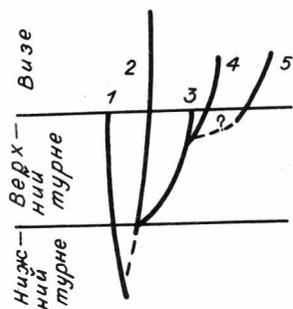
О.И. Б о г у ш

О РАЗВИТИИ ПАЛЕОЗОЙСКИХ ФОРАМИНИФЕР
РОДА ENDOCHERNELLA (FORAMINIFERA)

Р.Кониль и М.Лис [Conil, Lys, 1977] описали новый род *Endochernella*. Основные признаки рода: чернышинеллоидный ювенариум и эндотироидная конечная часть; стенка у примитивных форм однородная, у более развитых имеет тенденцию к дифференциации на три слоя; дополнительные отложения в виде заполнения углов камер. На основании этих признаков Р.Кониль и М.Лис относят род *Endochernella* к семейству *Chernyushinellidae* (подсемейству *Chernyushinellinae*) и рассматривают как переходный от чернышинелл к некоторым крупным эндотирам.

Представители рода *Endochernella* и близкие ему формы довольно широко распространены в верхнем турне и нижней части визе Сибири (см. рисунок), хотя нигде не встречаются в массовом количестве. Различные толщина и степень дифференциации стенки, особенности септации и формы камер, изменение размеров позволяют говорить о присутствии в сибирских разрезах трех видов эндочернелл, находящихся на разных ступенях развития.

Наиболее примитивные черты у форм, предположительно отнесенных к эндочернеллам [Conil, Lys, 1977], описанных предыдущими исследователями как *Chernyushinella gelida* Durkina и *Plectogyra chernyushinelliformis* Lipina. Асимметричное расположение чернышинеллоидных камер предпоследнего оборота у голотипа *Chernyushinella gelida* показывает несомненную связь с чернышинеллами, а вид *Plectogyra chernyushinelliformis* с асимметричными камерами и довольно короткими септами в последнем обороте обнаруживает большое сходство с *Chernyushinella paucisamerata*. Однако более развитая



Предположительные филогенетические связи представителей рода *Endochnernella*.

1 - *Chernyshinella paucicamerata*; 2 - *Endochnernella chernyshinelliformis*; 3 - *E. quaesita*; 4 - *E. postquaesita*; 5 - *Globoendothyra* (?) *pseudotumida*.

септации (септы, а не псевдосепты), более многочисленные камеры и почти плоскоспиральный последний оборот у *Chernyshinella gelida* и *Plectoguga chernyshinelliformis* дают достаточно оснований относить их к роду *Endochnernella*. Следует заметить, что упомянутые виды очень близки друг другу и, возможно, представляют один вид, описанный по разным сечениям. Отсутствие в нашем материале хороших продольных сечений не позволяет решить этот вопрос окончательно, и в этой статье вид описан как *Endochnernella chernyshinelliformis* (Lip.).

Стенка у сибирских представителей *E. chernyshinelliformis* (Lip.), распространенных преимущественно в верхнем турне Кузбасса, как правило, тонкая темная однородная; лишь у единичных экземпляров из самых верхов верхнего турне в ней намечается слабая дифференциация - обособление светлого срединного слоя (табл., фиг. 5, экз. № 406/59a).

Endochnernella quaesita (Gan.) из сибирских разрезов отличается от типичной более короткими септами. Несколько смягченный чернышинеллоидный характер камер хорошо виден в предпоследнем обороте и очень сходен с таковым в последнем обороте *E. chernyshinelliformis*. Камеры разделены настоящими септами, хотя и непостоянными по длине. У некоторых экземпляров из разрезов Кузбасса наблюдается слабая дифференциация стенки.

Endochnernella postquaesita sp. nov., распространенная в самых верхах турне и основании визе, более крупная, стенки ее толще, сохраняет характер навивания, присущий *E. quaesita*. Достоверные поперечные сечения в нашем материале отсутствуют; о них можно судить лишь по сечению предпоследнего оборота. Короткие косые септы и асимметрия камер также сближают этот вид с *E. quaesita*. Дифференциация стенки более отчетливая.

Таким образом, у трех известных в Сибири видов эндочернелл в пределах верхнего турне и низов визе снизу вверх по разрезу наблюдается некоторое увеличение размеров, утолщение и более отчетливая дифференциация стенки, усиление септации и смягчение асимметрии камер. *E. postquaesita* по конфигурации камер сходна с примитивными глобоэндотирами. Так, описываемая в настоящей статье *Globoendothyra* (?) *pseudotumida* sp. nov., очень близкая *G1. tumida* Volzckh. [Войцеховская, 1961], имеет большое сходство по способу навивания и септации с *Endochnernella postquaesita*, но стенка у нее отчетливо дифференцирована. По этим причинам мы считаем, что необходимо пересмотреть видовой состав глобоэндотир, так как некоторые из видов этого рода, возможно, являются потомками эндочернелл, конвергентными глобоэндотирам.

Типовой вид: *Plectogyra quaesita*: Ганелина, 1966, с. 106, 107, табл. X, фиг. 5-7.

Диагноз. Раковина с чернышинеллоидной септацией в начальной части и эндотироидной в конечной. Стенка от однородной тонкозернистой до слабодифференцированной на три слоя: темный тонкий внешний слой (тектум), более светлый срединный и темный внутренний. Дополнительные отложения в виде слабых заполнений углов камер и выстилания основания оборотов; у форм с дифференцированной стенкой иногда присутствуют слабо развитые непостоянные бугорки в основании камер.

Замечания. Ясно выраженная асимметрия камер в ранних оборотах дает основание искать филогенетические корни рода *Endochernella* среди представителей чернышинелл.

Распространение. Верхний турне Горловского бассейна, Сибирской платформы, Колымского массива и европейской части СССР; верхний турне и визе Кузбасса, Северного Алтая и Восточного Таймыра; нижний турне Турции, турне Западной Европы; турне и визе Северной Америки.

Видовой состав: *Endochernella chernyshinelliformis* (Lip.), *E. quaesita* (Gan.), *E. postquaesita* Bogush sp. nov.

Endochernella chernyshinelliformis (Lipina, 1960)

Табл., фиг. 3-8

Plectogyra chernyshinelliformis: Липина, 1960, с. 123, 124, табл. I, рис. 1-3; Conil, Lys, 1964, p. 174, Pl. XXVI, fig. 511.

Описание. Раковина средних размеров, сжатая по оси навивания с лопастным периферическим краем; дупки от слабо вогнутых до слабо выпуклых. Число оборотов 2,5-4. Диаметр раковины $D = 0,35-0,69$ мм, в одном случае 0,83 мм; ширина раковины $T = 0,16-0,37$ мм; $T:D = 9,47-0,71$; высота последнего оборота $h = 0,10-0,21$ мм, у мелких (с $D = 0,35-0,41$ мм) уклоняющихся экземпляров 0,05-0,09 мм. Навивание колеблющееся, последний оборот навит почти в одной плоскости, обычно повернут к предпоследнему почти под прямым углом. Камеры асимметричные (чернышинеллового типа), септы косые короткие, на ранних оборотах - псевдосепты. Число камер в предпоследнем обороте 5-6, реже 7, в последнем обычно 6-7, редко 5. Стенка темная, тонкозернистая, у единичных экземпляров с намечающимся светлым срединным слоем; толщина ее 0,016-0,029 мм. Дополнительные отложения не развиты; у отдельных экземпляров намечаются слабые непостоянные утолщения в основании камер.

Изменчивость. Раковины сильно варьируют по размерам и со-

ответственно высоте оборотов при одинаковом числе оборотов; выделяются крупные ($D = 0,52-0,83$ мм; $h = 0,13-0,21$ мм), средние ($D = 0,46-0,49$ мм; $h = 0,10-0,12$ мм) и мелкие экземпляры ($D = 0,35-0,41$ мм, $h = 0,05-0,09$ мм).

С р а в н е н и е. Поперечные сечения не обнаруживают отличий от типичной *Endochernella chernyshinelliformis* (Lip.) [Липина, 1960], за исключением очень слабых непостоянных дополнительных отложений у некоторых экземпляров. Продольные сечения сходны с голотипом *Chernyshinella gelida* Durk. [Дуркина, 1959].

З а м е ч а н и я. Большое сходство признаков *Chernyshinella gelida* Durk. и *Plectogyra chernyshinelliformis* Lip. (= *Endochernella chernyshinelliformis*) приводит к мысли, что они принадлежат к одному виду. Недостаточная сохранность продольных сечений в нашем материале заставляет, однако, пока воздержаться от окончательного решения этого вопроса и описать вид под названием *E. chernyshinelliformis* (Lipina) на основании сравнения поперечных сечений.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний турне Сибирской платформы и Колымского массива; верхний турне и визе Кузбасса и Восточного Таймыра; верхний турне (черепетский и кизеловский горизонты) европейской части СССР; Тн₂ Бельгии.

М а т е р и а л. 27 экз., в том числе 15 экз. - Кузбасс, из них 5 экз. - р. Бол. Мозжуха (3 экз. - северный конец нового карьера в 1 км северо-западнее с. Мозжуха, 2 экз. - обнажение на повороте дороги у северо-западного конца с. Мозжуха), верхний турне, тайдонский горизонт; 2 экз. - левый берег р. Томь между с. Мозжуха и д. Денисово, верхний турне, пограничные отложения тайдонского и фоминского горизонтов; 1 экз. - правый берег р. Томь в 1 км выше д. Подъяково, визе, подъяковский горизонт, мозжухинская толща; 5 экз. - левый берег р. Чумыш (4 экз. - в 3,5 км юго-западнее д. Костенково, верхний турне, тайдонский и фоминский горизонты; 1 экз. - выше д. Костенково, верхний турне, фоминский горизонт); 2 экз. - в 4 км северо-восточнее с. Крапивино, скв. П1700, интервал 419-422 м, верхний турне, тайдонский горизонт; 7 экз. - Сибирская платформа: 1 экз. - восточное побережье оз. Пясино, скв. Т-185-100, верхний турне, ханельбиринский горизонт; 6 экз. - район оз. Кета, скв. ЮИС-5 (4 экз.) и ЮИС-6 (2 экз.), верхний турне, ханельбиринский горизонт, в том числе 3 экз. - уклоняющаяся, с более низким последним оборотом; 4 экз. - Восточный Таймыр, бассейн р. Нюнькараку-Тари (3 экз. - верхний турне, бинюдинский горизонт и 1 экз. - визе, вентинский горизонт); 1 экз. - Колымский массив, правобережье р. Поповка, руч. Каменка в 4,5-5 км выше устья, верхи турне - низы визе.

Endochernella quaesita (Ganelina, 1966)

Табл. , ф и г . 10-12

Plectogyra (*Latiendothyra*) *quaesita*: Ганелина, 1966, с. 106, 107, табл. X, фиг. 5-7.

Endothyra quaesita: Богущ, Шерев, 1970, табл.У, фиг. 16.

О п и с а н и е. Раковина эволютная, с широко округленным периферическим краем; пупки от слабо выпуклых до слабо вогнутых. Число оборотов 3-4. Навивание колеблющееся, последний оборот, реже 1,5 оборота резко повернуты по отношению к предыдущему (до 90°). D^* = 0,54-0,79 мм; T = 0,42-0,46 мм; T/D = 0,57-0,68. Спираль в последних оборотах разворачивается быстро, h = 0,12-0,17 мм, у крупных экземпляров до 0,21 мм. Число камер 6-7 в предпоследнем и до 8 в последнем оборотах. Камеры ассиметричные: более выпуклые с заднего конца. Септы умеренной длины, скошены и слабо выпуклы в сторону навивания. Диаметр начальной камеры 0,042-0,05 мм. Стенка довольно толстая, тонкозернистая с включениями более светлых зерен кальцита, толщина ее 0,02-0,042 мм в последнем обороте. Дополнительные отложения отсутствуют.

С р а в н е н и е. От типичной *Endochernella quaesita* отличается несколько более короткими септами у некоторых экземпляров.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний турне Кузбасса, Горловского бассейна, Сибирской платформы, Колымского массива, Русской платформы и Урала; турне Бельгии.

М а т е р и а л. 14 экз., в том числе 1 экз. - Кузбасс, левый берег р. Чумыш выше д. Костенково, верхний турне, верхи фоминского горизонта; 3 экз. - Горловский бассейн, р. Китерня, нижнекитернинская подсвита, верхний турне; 2 экз. - Сибирская платформа (1 экз. - район оз. Кета, скв. ЮИС-5, гл. 324 м; 1 экз. - западное побережье оз. Пясино, скв. П-15, гл. 153-156 м), верхний турне, ханельбиринский горизонт; 8 экз. - Колымский массив (4 экз. - правобережье р. Поповка, руч. Каменка, 4,5-5 км выше устья; 4 экз. - правый берег р. Исачная ниже устья руч. Тарыннах), верхний турне.

Endochernella postquaesita Bogush, sp. nov.

Табл., ф и г . 13-16

Г о л о т и п: № 406/936; Кузбасс, 4 км северо-восточнее с. Крапивино, скв. П1700, инт. 255-258 м, обр. А, шлиф 1, верхи турне - низы виле (?) (верхи крапивинской - ? низы семенушкинской толщ).

О п и с а н и е. Раковина эволютная, с широко округленным периферическим краем; пупки от слабо выпуклых до слабо вогнутых. Число оборотов 3 - 3,5, в единичных случаях 4,5; последние 1-1,5 оборота навиты почти под прямым углом к предыдущему. D = 0,80-1,24 мм; T = 0,37-0,62 мм; T/D = 0,52-0,68. Спираль быстро возрастает в высоту, особенно в последнем обороте; h = 0,20-0,29 мм, у уклоняющегося экземпляра 0,18 мм. Число камер в предпоследнем обороте 6-8. Камеры слабо-, реже умеренновыпуклые, нес-

* Здесь и ниже объяснение сокращений см. в описании *Endochernella chernyshinelliformis*.

колько асимметричные - более выпуклые у заднего конца. Септы средней длины, скошены в сторону навивания. Диаметр начальной камеры 0,07-0,073 мм, у одного экземпляра 0,11 мм. Стенка дифференцированная: при хорошей сохранности видны отчетливый тонкий темный слой (тектум) и более светлый серый слой, переходящий в сторону тектума в светлый срединный слой; толщина ее в последнем обороте 0,021-0,046 мм. Дополнительные отложения непостоянны, в виде слабо выраженных бугорков в основании последнего оборота и заполнения углов камер.

Изменчивость. В алтайском материале встречен уклоняющийся экземпляр с более низким последним оборотом ($h = 0,18$ мм), более короткими камерами и большим (4) числом оборотов.

Сравнение. По морфологии раковина близка к *Endochemella quaezita*, но отличается дифференцированной стенкой, наличием очень слабых дополнительных отложений и большими размерами.

Распространение. Верхний турне Кузбасса; верхний турне и нижний визе Северного Алтая.

Материал. Ю экз., в том числе: 4 экз. - Кузбасс, 4 км северо-восточнее с. Крапивино, скв. П1700, гл. 255-258 м, верхняя часть верхнего турне (верхи фоминского горизонта); 6 экз. - Северный Алтай, кл. Филаретов у д. Черемшанка (3 экз. - верхний турне и 3 экз. - низы визе).

? Род *Globoendothyra* Reitlinger, 1959
Globoendothyra (?) *pseudotumida* Bogush, sp. nov.

Табл., ф и г . 17

Голотип. № 406/143; Кузбасс, правый берег р. Томь у д. Подъяково, обр. I2/24, шифр I; визе, подъяковский горизонт, мозжухинская толща.

Описание. Раковина слабо асимметричная, в последнем обороте эволютная с широкозакругленным периферическим краем и слабовыпуклыми пупками. Число оборотов 3-3,5, в одном случае 4. Последний оборот у типичных экземпляров навит почти под прямым углом к предыдущему. $D = 0,60-0,87$ мм, в одном экземпляре, возможно, 0,93 мм; $T = 0,48-0,66$ мм; $T:D = 0,6-0,71$. Спираль быстро возрастает в высоту, $h = 0,17-0,25$ мм. Число камер в последнем обороте 7-8, в одном случае 9; в предпоследнем обороте у голотипа 6 камер. Камеры умеренно выпуклые, слегка асимметричные. Септы довольно длинные, по толщине равны стенке, иногда слабо утолщаются на концах, скошены в сторону навивания. Диаметр начальной камеры 0,054-0,09 мм. Стенка дифференцированная: состоит из тонкозернистого темного внешнего слоя (тектума) толщиной не более 0,002 мм и более светлого внутреннего со следами поперечной исчерченности (пористости?); во внутреннем слое, по мере приближения к тектуму, возрастает количество светлых зерен кальцита, образующих еще более светлый срединный слой. Внутренние полости камер выстилает непостоянный слой светлого, лучистого кальцита, происхождение которого, по-видимому, вторично, так как он выстилает стенку как с наруж-

ной, так и с внутренней стороны, облекая дополнительные отложения и септы. Общая толщина стенки 0,03-0,04 мм. Дополнительные отложения имеют вид непостоянных бугорков в основании оборотов и заполнения углов.

С р а в н е н и е. Наиболее близка к *Globoendothyra* (?) *tumida* *Voizekh.*, от которой отличается меньшим числом оборотов и камер в обороте и менее вздутой срединной областью.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхи верхнего турне (?) и визе Кузбасса.

М а т е р и а л. 6 экз. - Кузбасс, правый берег р. Томь в I км выше д. Подъяково, в том числе 5 экз. - визе, подъяковский горизонт, мозжухинская толща, I экз. (уклоняющийся) - верхний турне, верхи фоминского горизонта.

Л и т е р а т у р а

Б о г у ш О.И., Ю ф е р е в О.В. Описание фораминифер. - В кн.: Карбон Омолонского и юго-западной части Колымского массивов. М.: Наука, 1970, с. 68-105.

В о й ц е х о в с к а я А.А. Представители семейства *Endothyridae* (*Foraminifera*) из нижнекаменноугольных отложений Крайнего Севера. - В кн.: Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии Науч.-исслед. ин-та геологии Арктики. Вып. 24. Л.: изд. НИИГА, 1961, с. 16-45.

Г а н е л и н а Р.А. Фораминиферы турнейских и нижневизейских отложений некоторых районов Камско-Кинельской впадины. - В кн.: Микрофауна СССР. Сборник XIV. Л.: Недра, 1966, с. 64-175.

Д у р к и н а А.В. Фораминиферы нижнекаменноугольных отложений Тимано-Печорской провинции. - В кн.: микрофауна СССР. Сборник X. Л.: Гос-топтехиздат, 1959, с. 132-389.

Л и п и н а О.А. Стратиграфия турнейского яруса и пограничных слоев девонской и каменноугольной систем восточной части Русской платформы. М.: Госгортехиздат, 1960, с. 3-135.

Л и п и н а О.А. Система турнейеллид. М.: Наука, 1965. II 6 с.

С о n i l R., L y s M. *Algues et Foraminiferes.* - In: *Materiaux pour l'Etude Micropaleontologique du Dinantien de la Belgique et de la France (Avesnois) Pt. I, II.* Louvain: Inst. Geol. d l'Universite, 1964, XXIII. 372 p.

С о n i l R., L y s M. *Les transgressions dinantiennes et leur influence sur la dispersion et l'evolution des foraminiferes.* - Mem. Inst. géol. Univ. Louvain. T.29, 1977, p.9-55.

О ТРЕХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМАХ ПЛАНКТОННОГО ВИДА

GLOBIGERINA PACHYDERMA (EHRENBERG)

Сведения о морфологии и распространении арктического вида *G. pachyderma* в водах и толще рыхлых осадков северных акваторий Атлантического и Тихого океанов приведены в работах многих отечественных и зарубежных исследователей. В последнее время благодаря возможностям, которые дает электронный сканирующий микроскоп, более детально были изучены морфологические признаки раковин *G. pachyderma*. Оказалось, что в популяциях этого вида можно выделить три группы особей с четкими признаками [Herman, 1974, 1980; Keller, 1978]. Для каждой из этих "морф" или "форм" характерна своя экологическая обстановка, а в толще осадков — определенный стратиграфический уровень, на котором число особей той или иной формы возрастает или уменьшается. И.Херман [Herman, 1974] исследовала вид *G. pachyderma*, в.л. из осадков Центральной Арктики и выделила из его объема вид *G. osclusa*, который отличается от типичной *G. pachyderma* более вытянутой последней камерой и более открытой апертурой. Позже, в связи с тем, что это видовое название оказалось преокупированным [Eames et al., 1962], она дала новое название — *G. cryophila* [Herman, 1980]. В работе 1974 г. И.Херман отметила, что среди раковин, относимых обычно к виду *G. pachyderma*, обособляются также в отдельную группу формы, имеющие в последнем обороте 5 и 5,5 камер. Для всех трех указанных ею разновидностей приводится распространение в толще осадков по всему разрезу мощностью около 5 м [Herman, 1974, с. 321, фиг. 14]. Указывается, что *G. cryophila* и "пятикамерная" *Globigerina*, по И.Херман, *G. sp. cf. G. pachyderma A* (далее в данной статье — *Globigerina sp. A*) увеличиваются в комплексе в более теплые периоды, а обычная *G. pachyderma* — в более холодные. Показано, что *Globigerina sp. A* встречается в меньшем количестве, чем *G. pachyderma* и *G. cryophila* (*G. osclusa*, по [Herman, 1974]). Отмечается, что в современных водах в этой акватории (широта $79^{\circ}11'$; долгота $179^{\circ}09'$), где температура поверхностных вод $-1,6 - 0^{\circ}\text{C}$, соленость 29–34 ‰, на глубине 2285 м, в комплексе планктонных фораминифер *G. pachyderma* составляет 51%, *G. cryophila* — 35%, *Globigerina sp. A* отсутствует, тогда как в голоцене ее количество достигало 7–8%. Таким образом, видимо, "пятикамерный" вид — наиболее тепловодный в этой группе.

Несколько позже вид *G. pachyderma* (в его широком понимании) был изучен Г.Келлер [Keller, 1978] из колонок, расположенных у западных берегов Америки между 60° с.ш. и 39° ю.ш. Она исследовала 9 разрезов, подробно рассмотрела два из них, расположенные в Северном полушарии. Первый разрез — ст. 173, где глубина моря 2927 м, мощность разреза около 150 м, вскрывает верхи плиоцена (75 м) и весь плейстоцен (также 75 м); второй — ст. 310, глубина моря 3516 м, мощность осадков около 60 м, к плейстоцену относятся верхние 24 м. На трех станциях Южного полушария рассмотрен

только современный комплекс. Г.Келлер также выделила три формы *G. pachyderma*. Первая форма (*G. pachyderma* f. 1) имеет плотносвернутую квадратную по контуру раковину, у которой в последнем обороте 4 камеры. У второй формы (*G. pachyderma* f. 2) также четырехкамерная раковина, но последняя камера значительно больше и несколько вытянута. Эта форма идентична виду, описанному И.Херман как *G. coryophila* [Herman, 1974, 1980]. Третья форма *G. pachyderma* f. 3 - это 4,5 - 5-камерные, более крупные, с лопастным периферическим краем раковины. При описании морфологических признаков каждой из форм даны сведения о характере стенки, форме и числе пор на поверхности камер. У "формы 1" беспорядочно расположенные простые мелкие отверстия в сравнительно небольших углублениях. Поры "формы 2" устроены сложнее, ячейки-углубления больше, напоминают неправильные соты, на дне которых сами поры окружены концентрическими валиками, иногда с мелкой грануляцией. Поры у "формы 3" не скульптурированы, как у "формы 2", но гораздо крупнее, чем у обеих предыдущих форм. Сведения о стратиграфической приуроченности каждой из них мы приводим в табл. I. Они согласуются со сведениями, изло-

Т а б л и ц а I

Изменения процентного соотношения "форм" *G. pachyderma* s.l. в бассейне Тихого океана в пространстве и во времени (по [Keller, 1978])

Стратиграфические уровни, время	Широта	Форма 1	Форма 2	Форма 3
Плиоцен зоны № 18, 19, 21	47	75	25	-
	40	50	35	15
	33	> 5	25	70
Нижний плейстоцен зона № 22	60	100	-	-
	50	95	5	-
	40	85	15	-
Верхний плейстоцен зоны № 22, 23	33	65	25	10
	60	100	-	-
	50	100	-	-
Современные осадки	40	100	-	-
	47	100	-	-
	40	98	2	-
	33	55	40	5
	28	51	44	5
	33 - 39	75 - 90	10 - 15	10

П р и м е ч а н и я: 1. 33-39 - южные широты. 2. Тире - форма отсутствует.

женными в работе И.Херман [Herman, 1974]. Так же, как и в центральной части Арктики, "форма 1" - наиболее холодноводная, а "форма 3" - тепловодная. Последняя в современных осадках Тихого океана встречается только от 33° с.ш. до 39° ю.ш. Ископаемые экземпляры наиболее многочисленны также в низких широтах: в плиоцене - 70%, в нижнем плейстоцене - 10%, а в верхнем плейстоцене не встречаются совсем. "Форма 2" занимает по количественному соотношению среднее положение между этими двумя формами (см. табл.1).

В нашем распоряжении был материал (73 образца), взятый ударной трубкой в районе плато Хаттон-Роколл (Северная Атлантика). Глубина моря 1650 м, мощность вскрытых осадков 332 см. По миграционной последовательности и изменению процентного соотношения вида *G.pachyderma* (в широком его понимании) с другими более тепловодными планктонными видами отложения были разделены на несколько слоев - от межледниковья (вюрм-2) до голоцена [Геворкьян и др., 1982]. Четко выделяются слои, в которых *G.pachyderma*, s.l. доминирует, достигая в комплексе 98-100%. Эти слои мы отнесли к последнему оледенению (вюрм-3). Более подробное изучение раковин *G.pachyderma* s.l. с применением электронного сканирующего микроскопа (ISM-35) позволило нам убедиться, что по морфологическим признакам их можно разделить на те же три группы, которые описаны в работах И.Херман [Herman, 1974, 1980] и Г.Келлер [Keller, 1978]. Формы, имеющие плотносвернутую, четырехкамерную в последнем обороте раковину, мы относим к *G.pachyderma* s.s. (табл., фиг. 1-4). Формы, у которых в последнем обороте также 4 камеры, но последняя несколько вытянута и заметно больше остальных, - это *G.cryophila* Herman (табл., фиг. 5-8). Небольшая группа сравнительно крупных раковин имеет лопастной периферический край, 4,5-5,5 камер в последнем обороте и более открытой, чем у двух предыдущих форм, дупочную область (табл., фиг. 9-13). Это группа так называемых пятикамерных *Globigerina* sp.A (по Г.Келлер - *G.pachyderma* f.3 ; по И.Херман *G.sp.cf. G.pachyderma* A, с 5-5,5 камерами в последнем обороте). По мнению И.Херман (устное сообщение) и авторов этой статьи, "пятикамерная" группа особой также представляет собой самостоятельный вид, описание которого будет сделано по мере накопления материала. Поверхность камер, пористость стенки у всех трех видов также различается. Так, у *G.pachyderma* s.s. мелкие простые отверстия, беспорядочно расположенные как бы в морщинах поверхности стенки камеры. У *G.cryophila* поры почти такого же размера, но находятся на дне обособленных углублений. Поверхность раковин *Globigerina* sp.A "пятикамерная", покрыта крупными углублениями, расположенными в шахматном порядке. Сами поры также заметно большего размера, чем у двух предыдущих (табл., фиг. 3,6,9) соответственно. Необходимо отметить, что поры относительно хорошо видны на последней камере. Перед фотографированием раковины следует тщательно отмыть 5%-ным раствором перекиси водорода, после чего опылать золотом. По размерам экземпляры, встреченные в отложениях ст. 37, несколько крупнее описанных И.Херман и Г.Келлер (табл. 2).

Анализ распределения этих видов по разрезу ст. 37 (см. рисунок) показал, что структура комплекса, процентное соотношение *G.pachyderma* s.s., *G.cryophila* и *Globigerina* sp.A значительно изменяются. Для детального

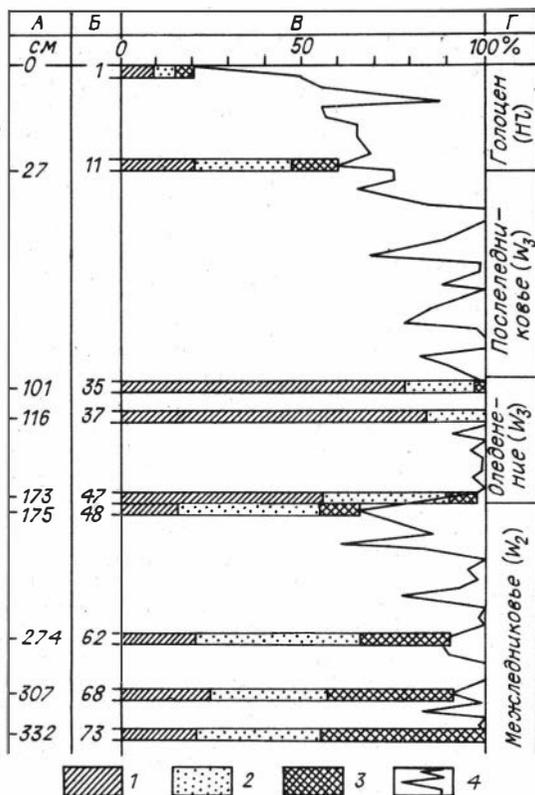
Т а б л и ц а 2

Диаметр раковин, мм

Вид	Ст. 37, Сев. Атлан- тика	Ст. А-6, Центр.Аркти- ка [Нерман, 1974]	Тихий океан [Keller, 1978]
<i>G.pachyderma s.s.</i> (= <i>G.pachyderma f.1</i>)	0,21-0,33	-	менее 0,23
<i>G.cryophila</i> (= <i>G.pachyderma f.2</i>)	0,21-0,34	0,21-0,32	0,23-0,30
<i>Globigerina sp. A</i> (= <i>G.pachyderma f.3</i>)	0,27	-	Более 0,30

анализа было взято 9 образцов. Выявлено, что в условиях теплого межледникового (обр. 48-73) количество арктического вида *G.pachyderma s.s.* составляет 15-23%. В то же время более тепловодные *G.cryophila* и *Globigerina sp.A* преобладают, причем содержание более тепловодной "пятикамерной" от образца к образцу сокращается соответственно от 47% в обр. 73 до 11% на границе с осадками, отложившимися в период оледенения (обр. 48). В обр. 47 (начало оледенения) количество *G.pachyderma s.s.* увеличивается до 55%, *G.cryophila* уменьшается до 35%, а *Globigerina sp.A* составляет всего 8%, тогда как в межледниковье содержание этой формы достигало 47%. В двух других образцах этого холодного периода содержание *G.pachyderma s.s.* возрастает (до 84 и 78%), а *G.cryophila* резко сокращается (до 16-18%), *Globigerina sp. A* в обр. 37 исчезает совсем, появляясь только в конце оледенения (2%, обр. 35). На границе послеледниковья и голоцена уменьшается общее количество этой холодноводной группы (до 60%), причем *G.pachyderma s.s.* составляет всего 20%, *G.cryophila* увеличивается до 27%, *Globigerina sp. A* до 13%. В современных осадках весь холодноводный комплекс сокращается до 20% (*G.pachyderma s.s.* - 9%, *G.cryophila* - 6%, *Globigerina sp.A* - 5%).

Таким образом, изучение морфологических признаков, устойчивых для каждой группы раковин, стратиграфическая приуроченность и соответствующие каждой группе условия среды позволяют нам на основании критериев систематики фораминифер, разработанных А.В.Фурсенко (1960, 1978), считать эти группы не формами одного вида, как это делает Г.Келлер [Keller, 1978], а самостоятельными видами. Четырехкамерные квадратные раковины ("форма 1", по [Keller, 1978]) следует отнести к общеизвестному виду *G.pachyderma (Ehrenberg)*. Четырехкамерные раковины, у которых последняя камера более крупная по сравнению с предыдущими, вполне обоснованно выделены И.Херман в самостоятельный вид *G.cryophila* [Нерман, 1974, 1980]. Пятикамерные раковины, упомянутые И.Херман [Нерман, 1974] и описанные Г.Келлер как "форма 3" [Keller, 1978], также, как уже отмечалось ранее, относятся



Распределение холодно-водных видов планктонных фораминифер по разрезу ст.37 (плато Хаттон-Роколл).

1 - *G.pachyderma s.s.*, 2 - *G.cryophila*, 3 - *Globigerina sp.A*, 4 - весь холодно-водный комплекс планктонных фораминифер (т.е. *G.pachyderma s.l.*, по [Геворкьян и др., 1982]); А - места отбора исследованных образцов, Б - номер образца, В - изменение соотношения видов планктонных фораминифер, Г - климато-стратиграфические подразделения и индексы геохронологических уровней.

к самостоятельному виду.

Сравнение распространения этих видов по размерам (ст. 37, Сев. Атлантика; ст. Т.367-3, Центральная Арктика и ст. 173 и 310, Тихий океан) позволяет говорить об иден-

тичной направленности хода изменений среды обитания. Везде в наиболее холодное время преобладает, а иногда и доминирует *G.pachyderma s.s.*, в наиболее теплые периоды - *G.cryophila* вместе с "пятикамерной" *Globigerina sp.A* при минимальном содержании в комплексе *G.pachyderma s.s.* Вероятно, правильно будет считать *G.pachyderma* арктическим видом, *G.cryophila* - арктобореальным, а *Globigerina sp.A* - бореальным.

Нам представляется целесообразным обратить внимание на то, что выделение из объема *G.pachyderma* двух новых видов имеет значение не только для познания систематического разнообразия планктонных видов, а также для большей надежности палеогеографических реконструкций и биостратиграфического расчленения отложений. Если оставить выделенные виды по-прежнему в объеме одного *G.pachyderma s.l.*, то практически во всех упомянутых разрезах можно по соотношению этого вида с тепловодной группой выявить только крупные похолодания. Соотношение же трех видов внутри этой "холодной" части комплекса фораминифер позволяет уточнить степень похолодания. Мы кроме планктонных фораминифер в осадках разреза ст. 37 изучили и бентосные. По температурной характеристике комплекс бентосных фораминифер из осадков межледниковья (обр. 48 - 73) не совпадал с планктонным. Создавалось впечатление, что условия были более теплые. Тогда возникал вопрос,

почему в планктонной части комплекса доминирует *G. pachyderma* (90-100%). Теперь же, после выделения двух самостоятельных видов (см. рисунок), ясно, что никакого противоречия нет. Планктонная часть, хотя и состоит из холодноводных видов, но содержание арктического вида *G. pachyderma* *s.s.* всего 15-24%, а два других вместе - более 70%, причем содержание *Globigerina* *sp.A* (47%) наибольшее по сравнению с любым из вышележащих слоев.

Проведенное исследование еще раз подтверждает, как важны принципы систематики и критерии вида фораминифер, разработанные А.В.Фурсенко (1960, 1978), и сколь необходимо для решения практических и теоретических задач биостратиграфии и палеогеографии тщательное видовое определение.

Мы приносим благодарность И.Херман и В.И.Гудиной за просмотр нашей коллекции, консультации и замечания. Мы выражаем признательность В.Х.Геворкьяну (Геологический институт АН УССР) за любезно предоставленный материал для исследований.

Л и т е р а т у р а

Геворкьян В.Х., Троицкая Т.С., Фурсенко К.Б. Расчленение донных осадков в колонках Северной Атлантики по миграционной последовательности комплексов планктонных фораминифер. - В кн.: Проблемы стратиграфии и палеогеографии плейстоцена Сибири. Новосибирск: Наука, 1982, с. 124-130.

Фурсенко А.В. О критериях систематики фораминифер. - В кн.: Четвертичная микропалеонтология. М.: Госгеолтехиздат, 1960, с. II-22.

Фурсенко А.В. Введение в изучение фораминифер. Новосибирск: Наука, 1978. 215 с.

Еames F.E., Vanneer F.T., Blow W.H., Clark W.J. Fundamentals of Mid-Tertiary Stratigraphical Correlation. L.-N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1962. 163 p.

Герман Яв. Arctic Ocean Sediments, microfauna and the Climatic record in Late Cenozoic time. - In: Marine Geology and Oceanography of the Arctic Seas. N.Y.-Heidelberg-Berlin: Springer-Verlag Publ., 1974, p. 283-349.

Герман Яв. *Globigerina cryophila*, new name for *Globigerina occlusa*, Herman 1974. - J. Paleontol., 1980, v.54, N 3, p.631.

Keller G. Morphologic variation of *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg) in sediments of the marginal and central North-east Pacific Ocean and paleoclimatic interpretation. - J. Foram. Research, 1978, v.8, N 3, p.208-224.

О ФУНКЦИОНАЛЬНОМ И ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ
РАСЧЛЕНЕННОСТИ РАКОВИН
ПАЛЕЗОЙСКИХ ОСТРАКОД

Отличительная особенность большинства палеозойских остракод, относящихся к отряду *Palaeosorida*, — своеобразная, часто резко выраженная вертикальная расчлененность раковин, которая существенно отличает их от представителей других отрядов *Myodosorida* и *Podosorida*. Характер расчленения створок определяется количеством, формой, размерами, положением и степенью выраженности основных элементов рельефа раковины — борозд и лопастей. Различные сочетания этих признаков в совокупности с другими морфологическими особенностями ее (общей формой, характером охвата, типом диморфных образований) составляют морфологическую специфику тех или иных групп и служат основой для подразделения ископаемых остракод на таксономические категории.

В ископаемом состоянии встречаются, как правило, только раковины остракод, поэтому палеонтологи практически лишены возможности опираться при их классификации на анатомические особенности животных (строение конечностей, полового аппарата), на которых основана система современных остракод. Поэтому единственный критерий при выявлении генетических связей ископаемых остракод — данные сравнительно-морфологического анализа их раковин. Для того чтобы правильно определить таксономическое значение морфологических признаков, необходимо выявить закономерности их возникновения и развития, поскольку только такой путь поможет понять их биологическую роль в жизни организма. Это касается прежде всего таких морфологических структур, которые неизвестны у современных остракод и поэтому не могут быть расшифрованы в результате непосредственного изучения анатомии животных.

Морфологии раковин ископаемых остракод касались в той или иной мере многие исследователи. В ранних работах она рассматривалась без достаточной связи с онто- и филогенетическими изменениями, обычно на уровне формально-морфологического анализа. Р.Басслер и Б.Келлет, например, исходя из того, что наблюдается определенная "упорядоченность" в расположении морфологических структур, пришли к выводу, что "деление на разнообразные лопасти и образования борозд на створках, а также наличие больших выпуклостей или бугров с наружной стороны является ничем иным, как внешним проявлением внутреннего анатомического строения самих животных" [Bassler, Kellert, 1934, с. 37]. Такой же точки зрения придерживались Е.Куммеров [Kummerow, 1933, с. 595], Г.Золле [Solle, 1935, с. 18] и, по-видимому, ряд других исследователей, которые, не касаясь специально этого вопроса, в своей практической работе следовали указанным принципам. При таком упрощенном понимании связи рельефа раковины с анатомическими особенностями тела животных, по существу, не делалось различий между унаследованными

и экологическими признаками. Это привело к искусственному объединению многих групп, не имеющих близкого родства.

Ф.Сверц [Swartz, 1933] показал, что у родственных форм могут быть значительные различия в степени расчлененности раковин, и наоборот, у представителей отдельных групп иногда присутствуют сходные структуры. Любой признак, взятый в отдельности, не может, таким образом, служить достаточным критерием для подразделения остракод на таксономические группы, его необходимо учитывать только в совокупности с другими. Ф.Сверц наиболее правильно интерпретировал накопившиеся к тому времени данные, однако его выводы не были подкреплены детальным изучением морфологии раковин, и поэтому критерии генетического родства оставались не вполне ясными. Следует отметить, что стремление Ф.Сверца к комплексному использованию морфологических особенностей сочеталось с умалением значения отдельных структур: говоря, например, о бороздах и лопастях, он указывал на их "сомнительную генетическую ценность" [Swartz, 1936, с. 544].

Такой взгляд на таксономическое значение лопастей и борозд особенно укрепился после работы Е.Трибеля [Triebel, 1941], в которой сделана первая попытка выяснить природу морфологических образований раковин. Основываясь на изучении внутреннего строения современных остракод и сравнении их с ископаемыми (главным образом мезозойскими), он пришел к выводу, что единственные элементы рельефа раковины, непосредственно связанные со строением мягких частей тела животного, — две передние борозды (или ямки) и лопасть или бугор между ними. Остальные лопасти и бугры, широко развитые у древних остракод, по мнению Е.Трибеля, либо предопределены экологическими и механическими условиями, либо это результат "некоторого общего избытка жизненной силы или жизненной полноты у видов" и, "может быть, никогда не будут объяснены" [Triebel, 1941, с. 325, 326].

Недооценка степени расчлененности раковин в качестве таксономического критерия нашла отражение почти во всех работах последующего периода, посвященных систематике палеозойских остракод. Г.Хенингсмуен, например, писал, что "отсутствие борозды или наличие 1-3 борозд не является... указанием на важные особенности животных, а представляет только модификации створок, которые могут быть обусловлены воздействием среды. Это в такой же степени относится и к выпуклостям створок..." [Henningmoen, 1953, с. 191]. В.Яануссон также считает, что "возможности использования внешних особенностей раковин ограничены" [Jaanusson, 1957, с. 215].

Палеонтологические данные свидетельствуют, что многие морфологические признаки (в том числе борозды и лопасти) действительно могут приобретать сходную форму в разных группах. Однако это еще не доказательство того, что они не связаны с анатомией животного и беспричинны (Е.Трибель) или имеют только экологическую природу (Г.Хенингсмуен, В.Яануссон). Определенные закономерности в расположении борозд и лопастей, их строгая приуроченность к одним и тем же частям раковины и, наконец, ограниченный градиент изменений этих структур в пределах тех или иных групп нельзя не рассматривать как проявления каких-то общих и вместе с тем специфических особенностей, связанных со строением животных. Расчлененность раковины развивается в ходе эволюции направленно, она подчинена одинаковым онтогене-

тическим и филогенетическим закономерностям. Уже сам по себе этот факт предполагает тесную связь рельефа раковины с функциональными особенностями внутренних органов. Изучение морфогенеза в ходе индивидуального и исторического развития, а также данные по современным остракодам позволяют наметить некоторые аспекты такой связи.

Борозды. Е.Трибель [Triebel, 1941] первый обратил внимание на тесную связь мускулатуры животных с бороздами. Он полагал, что борозды или другие углубления на внешней поверхности раковины образуются в результате воздействия мускулов на неотвердевшую створку сразу же после линьки животного. "Если иногда у раковины... эти борозды отсутствуют, то это можно объяснить тем, что мускулы были сравнительно слабо развиты, отдельные мышечные пучки распределялись равномерно на большой поверхности и вследствие этого воздействие их было малоэффективно. Или хитиновая основа раковины была развита так сильно, что смогла противостоять влиянию мускула сразу же после линьки" [Triebel, 1941, с. 304, 305]. Таким образом, Е.Трибель рассматривает борозды как продукт определенных механических напряжений, эффективных в течение весьма кратких периодов в жизни животного. В сущности, проблему образования борозд он сводит к статическим условиям раковины остракод (ее прочности, хрупкости и эластичности) в связи с воздействием на нее определенной силы. С точки зрения современных биологических представлений, никакие морфологические элементы, в том числе борозды, не могли бы образоваться и тем более наследоваться из поколения в поколение, если бы они были бесполезными образованиями, не обеспечивающими никаких преимуществ животному.

К решению вопроса о происхождении борозд, следовательно, нужно подходить с точки зрения функциональной связи их с мускулами, имея в виду, что форма и функция всегда взаимно обусловлены.

Мускульная система у остракод, как известно, развита чрезвычайно сильно. В первую очередь это относится к аддукторной (замыкательной) группе мышц. Интенсивное развитие замыкающих мускулов связано, очевидно, с необходимостью возможно более плотно смыкать створки. Кроме мускулов, этой цели могут способствовать различные механические способы сочленения створок: с помощью зубного аппарата, охватом одной створки другой, а также разного рода приспособления (валики, желобки и т.п.) на свободном крае раковины. Естественно, что наиболее мощная замыкательная мускулатура должна быть у тех форм, у которых механические приспособления развиты незначительно. И действительно, срединная борозда присутствует, как правило, именно у тех семейств, у которых зубной аппарат устроен примитивно, а охват не выражен совсем или развит сравнительно слабо (семейства *Isochilnidae*, *Bassleratiidae*, *Beurichiidae*, *Hollinidae*, *Soanellidae* и др.). И наоборот, борозды совсем отсутствуют или имеют второстепенное значение у тех групп, у которых механические способы сочленения створок выражены достаточно отчетливо и, следовательно, могут компенсировать слабое развитие мускулатуры (сем. *Architiidae*, отряд *Podocoripida*, многие семейства отряда *Mydocoripida*).

Проследивая историческое развитие остракод, можно наметить определенную тенденцию в эволюции тех морфологических образований раковин, которые

обеспечивают сочленение створок. В нижнем палеозое резко преобладают остракоды с расчлененными раковинами, характернейшая их черта – наличие срединной борозды. Наряду с ними существует группа остракод (семейства *Lepiditidae*, *Arachitidae*), у которых срединной борозды нет, но отчетливо выражен охват. Уже в силуре остракоды с расчлененными раковинами постепенно начинают утрачивать доминирующее положение и вытесняются формами с неравносторонними раковинами. Важно подчеркнуть, что как у ордовикских, так и у силурийских остракод замок устроен довольно примитивно: основными его элементами служат простое углубление (желобок) на одной створке и соответствующий ему валик на другой.

Отчасти в среднем, но главным образом в верхнем палеозое начинается постепенное усложнение замочного устройства. Совершенствование замочного аппарата в какой-то степени компенсировало функциональную роль замыкающих мускулов и должно было вести к постепенному ослаблению их. Становится понятным, почему с развитием замка постепенно утрачивает значение срединная борозда, связанная с функцией аддуктора. Для мезозойских остракод, у которых замочный аппарат очень сложен, расчлененность и, в частности, основной ее элемент – срединная борозда, играет весьма незначительную роль (отряд *Myodocorida*, большинство представителей отряда *Podocorida*).

Совершенствование механических способов сочленения створок и связанная с этим редукция замыкающей группы мышц – прогрессивный этап в развитии остракод. Функционирование сильно развитой мускульной системы требовало интенсивного обмена веществ и больших затрат энергии. Развитие механических средств сочленения раковины освобождало животное от части этих затрат.

В палеозое существовали только две группы остракод, у которых отсутствие срединной борозды не компенсируется (или во всяком случае компенсируется в значительно меньшей степени, чем у других групп) усложнением охвата и замочного аппарата: семейство *Aechminidae* и надсемейство *Drepanelalacea*.

Зато у них есть другие элементы, которые можно рассматривать как защитные приспособления: острые бугры, ребра, шипы.

Каким же образом осуществляется функциональное взаимодействие срединной борозды с замыкающими мускулами? Ответ на этот вопрос нужно искать; очевидно, в физиологических особенностях мышечной системы. В настоящее время установлено, что сила мышечного сокращения зависит только от поперечного сечения мышцы (мускула) и совершенно не зависит от ее длины. Это явление объясняется особым механизмом действия мускулов: реакция отдельного мышечного волокна могла быть только максимальной (закон "все или ничего") (см., например, [Вилли, 1964, с. 367–375]).

Таким образом, экономия мускульной энергии достигается за счет укорочения мышц. Любые приспособления организма, способствующие укорачиванию мускулатуры, с этой точки зрения прогрессивны. Длина мускулов определяется их физиологической ролью и положением в системе других органов. Поэтому изменение ее возможно только таким путем, который не влечет за собой нарушения или затруднения функционирования самих этих мускулов или связанных с ними органов. У большинства остракод замыкающие мускулы приурочены

к центральной части оаковины, ограниченной местом прикрепления мантийной складки к телу. Именно в пределах этой зоны мускулы могут идти от тела животного к наружному (обыкновенному) листку створки. За пределами ее наличие замыкающих мускулов исключается. Это ограничивает возможность перемещения аддуктора к периферической части раковины, где ширина ее наименьшая, и препятствует укорочению мускулатуры таким путем. К тому же центральное положение замыкающих мускулов наиболее оптимально потому, что момент силы здесь наименьший. Дело в том, что аддуктор действует по принципу рычага II рода, поэтому смещение его к "точке опоры" (к спинному краю) требует значительного увеличения силы мышцы для обеспечения такого же эффекта, а смещение к брюшному краю влечет за собой резкое увеличение амплитуды мышечных сокращений. Оба случая связаны с дополнительными затратами энергии, что, конечно, невыгодно для организма.

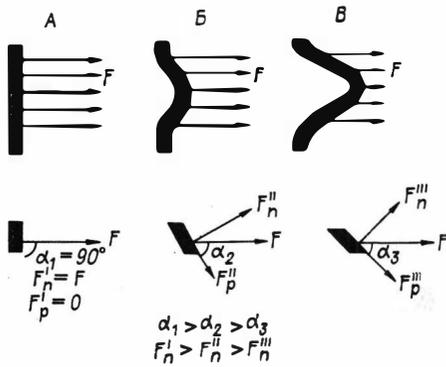
Следовательно, единственно возможными средствами, обеспечивающими укорочение замыкающего мускула, остаются образование бугорка - "фундамента" для мускула; "вгибание" той части створки, к которой прикреплен аддуктор или, другими словами, образование борозды, ямки или депрессии.

Первый способ малоэффективен, поскольку мускульный бугорок должен быть достаточно большим, чтобы заметно повлиять на длину мускула, а это влечет за собой утяжеление раковины, не увеличивая в то же время ее прочности. В действительности мускульные бугорки никогда не бывают сильно развиты, их скорее можно истолковать как средство для более крепкого сочленения мускула с раковиной, если допустить, что в месте прикрепления отлагалось какое-то количество цементирующих солей кальция.

Второй способ - вгибание створки внутрь - наиболее эффективный и простой. В силу физиологических особенностей тела животного ширина раковины в средней спинной части не препятствует жизненным отправлениям организма, так как здесь проходит граница туловищного и головного отделов тела, т.е. неподвижная и наиболее узкая его часть. Вгибание створки (образование борозды или ямки) не только способствует более рациональному функционированию аддуктора, но и уменьшает эффект мускульной силы, действующей на излом раковины. Последнее обстоятельство, вероятно, немаловажно, если учесть, что аддуктор, судя по его отпечаткам, достигал очень большой толщины и должен был обладать огромной для маленькой и хрупкой раковины силой. Очень сильное развитие аддуктора - вообще характерная черта почти всех животных, имеющих двустворчатую раковину. Хорошо известно, например, что у современных моллюсков створки смыкаются с такой силой, что их почти невозможно раскрыть.

На рис. I схематически показаны три варианта сочленения аддуктора со створкой.

Предположим, что во всех трех случаях на раковину действует одинаковая мускульная сила (напомним, что площади сечения мускулов при одинаковой силе равны). Сила аддуктора равна сумме сил, создаваемых сокращениями отдельных мышечных волокон. В первом случае каждое из этих волокон направлено под углом 90° к поверхности створки, и вся сила мышечного сокращения действует на излом раковины (см. рис. I, A). Если аддуктор прикреплен к вогнутой поверхности, какая-то часть мышечных волокон действует на створку



Р и с . I. Схема сочленения замыкающих мускулов с раковиной.

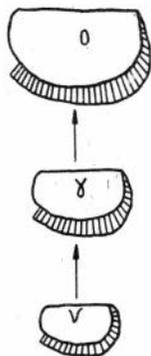
А-В - аддуктор прикреплен к гладкой (А), слабо выпуклой Б и сильно выпуклой (В) части створки; F - сила сокращения отдельного мышечного волокна, F_n'' - составляющая этой силы, действующая на излом раковины, F_p'' - составляющая, действующая на разрыв раковины; $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$ - углы между направлением мышечной силы и плоскостью створки в месте их сочленения.

под острым углом, и всю мышечную силу можно разложить на две составляющие, одна из которых направлена перпендикулярно к створке и представляет собой силу, действующую на излом; другая - параллельна створке и действует на разрыв. Пользуясь законами механики, можно показать, что составляющая действующая на разрыв раковины (F_p''), изменяется пропорционально уменьшению угла между направлением мускульной силы и плоскостью створки (см. рис. I, Б, В). Очевидно, в рассматриваемых случаях минимальный эффект этой силы будет при наименьшем угле α , т.е. тогда, когда замыкающие мускулы прикреплены к максимально вогнутой створке. Нетрудно доказать, что сферическая или конусообразная форма выпуклости обеспечивает наиболее оптимальные условия для уменьшения "изламывающего" эффекта мускульной силы. Не здесь ли причина того, что у наиболее хрупких, тонкостенных раковин, обычно лишенных охвата, были глубокие аддукторные ямки (роды *Laccochilina*, *Coelochilina*, *Chilobolbina*)?

Срединная борозда образуется под влиянием не только замыкающих мышц, но и спинной группы мышц, причем роль последних первоначально, по-видимому, преобладала. У многих древних родов развита только короткая вдавленность (род *Tergumella*) или депрессия (род *Dogoriella*) в среднеспинной части раковины. По своему положению эта вдавленность (или депрессия) отвечает месту прикрепления спинной группы мышц. Вдавленность всегда удлиняется по направлению к брюшному краю (обычно она достигает середины высоты створки или опускается несколько ниже). Очевидно, удлинение и углубление борозды связано уже с воздействием замыкающих мускулов. Часто можно наблюдать отчетливое углубление в брюшной части срединной борозды (например, у рода *Volbinella*). На внутренней поверхности створки этому углублению соответствует выпуклость, к которой и прикрепляется аддуктор. Образование углубления - в ряде случаев начальная стадия редукции срединной борозды и превращения ее в аддукторную ямку.

Подобная тенденция отчетливо видна в онтогенетическом ряду вида *Coelochilina laccochilinoidea* V. Ivanova. Наиболее ранние личиночные стадии этого вида не известны, однако еще на предпоследней личиночной стадии хорошо различается срединная борозда, открытая к спинному краю; брюшная часть ее сильно углублена. На последней личиночной стадии спинная часть

борозды заметно выполаживается, а углубление локализуется в самостоятельную ямку. У взрослых раковин спинная часть борозды полностью редуцируется и остается только аддукторная ямка (рис. 2).



Р и с . 2. Преобразование срединной борозды в аддукторную ямку у *Coelochilina laccochilinoidea* V. Ivanova в ходе индивидуального развития.

У некоторых форм борозды в ходе эволюции не редуцируются, а дифференцируются на аддукторную и дорсальную ямки. Например, у ордовикского подрода *Laccochilina* (*Eochilina*) V. Ivanova наряду с глубокой аддукторной ямкой присутствует и отчетливая дорсальная, отделенная от нее тонкой перемычкой. Как правило, дорсальная ямка выражена значительно слабее аддукторной, но у отдельных видов она почти не уступает последней. Характерно, что вертикальные оси этих ямок (и соответствующих им на внутренней поверхности створки бугров) пересекаются под та-



Р и с . 3. Схематический рисунок поперечного сечения одного из видов *Laccochilina* (*Eochilina*). Стрелками показано направление аддукторной и спинной групп мышц.

кими же углами, как и замыкающая и спинная группы мышц (рис. 3).

Имеющийся материал не позволил проследить онтогенетические изменения аддукторной и дорсальной ямок у представителей подрода *Laccochilina* (*Eochilina*). Тем не менее можно довольно определенно говорить о том, что эти изменения имели в общем такой же характер, как и у *Coelochilina*, за исключением одной отличительной черты: у *Coelochilina* от срединной борозды сохранилась только аддукторная ямка, а у *Laccochilina* (*Eochilina*) кроме нее осталась и дорсальная. Это подтверждается наблюдениями над личинками последних личиночных стадий некоторых видов (более молодые личинки не известны): перемычка между обеими ямками у них всегда выражена слабее, чем у взрослых раковин.

Срединная борозда (или соответствующая ей по положению и функциональному назначению аддукторная и спинная ямки) представляет собой один из наиболее устойчивых морфологических элементов раковин больших групп остракод. Кроме срединной борозды, на их раковинах часто присутствует передняя борозда S_1 , которая, как правило, короче и мельче S_2 . Е.Трибель [Triebel, 1941, с. 297] связывает ее происхождение с мускулами, идущими от обеих антенн (саяжков).

Срединная и передняя борозды — основные элементы рельефа раковины, происхождение которых связано с мускульной системой остракод. Что касает-

ся задней борозды (S_3), то она в большинстве групп возникает как результат дифференцированного "выпячивания" створок и образования лопастей L_3 и L_4 .

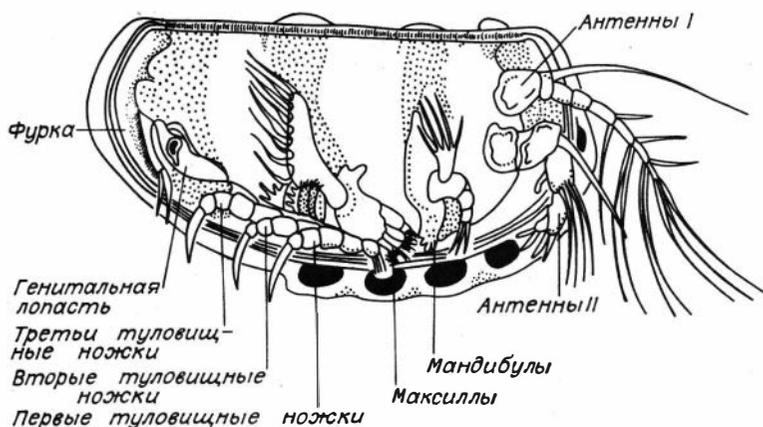
Лопастя. Как известно, тело остракоды может непосредственно соприкасаться с раковиной только на границе туловищного и головного отделов, так как в остальной части оно отделено от створок внутренним листком мантийной складки кожи. Это обстоятельство позволило Е.Трибелю [Triebel, 1941] утверждать, что лопасти, бугры и другие морфологические образования на раковинах остракод, расположенные вне центральной области, не имеют никакой связи с мягкими частями животного. Сама по себе эта предпосылка вовсе не дает оснований отрицать взаимосвязь рельефа раковины и тела животного, поскольку образование тех или иных морфологических элементов обусловлено не механическим воздействием каких-то органов на раковину, как это понимает Е.Трибель, а является результатом постепенного накопления полезных изменений в ходе эволюции. Лопастя или бугры могли возникнуть, например, в связи с сильным развитием определенных органов, в результате чего возникла необходимость расширять "жизненное пространство" внутри раковины. У некоторых палеозойских остракод (семейства *Soanellidae*, *Beurichiidae*, *Sigmooridae*, *Tetradellidae* и др.) лопасти бывают настолько сильно развиты, что составляют весьма значительную часть общего объема раковины. Естественно предположить, что они были заняты какими-то органами или, по крайней мере, отдельными их частями. Расположение основных органов у всех остракод остается более или менее постоянным, и поэтому они должны быть приурочены к одним и тем же лопастям в пределах не только вида, но и больших групп (родов, подсемейств, семейств), так как лопасти всегда занимают на раковинах строго определенное и почти неизменное положение.

Какие же органы могли занимать лопастные полости? Размеры лопастных полостей, их расположение и градиент изменений указывают на то, что эти органы должны были обладать по крайней мере тремя особенностями: они должны быть внешними органами, т.е. расположенными вне головы и туловища животного, так как в противном случае пришлось бы допустить для четырехлопастных раковин резкую четырехчленную сегментацию тела, чему противоречат данные изучения современных остракод; они должны иметь достаточно большие размеры, чтобы занять крупные полости. Это условие, впрочем, отпадает, если предположить, что к лопастным полостям было приурочено несколько органов; они должны быть способными к очень сильным изменениям размеров в пределах родов и более высоких таксономических категорий вне зависимости от изменений общих размеров животного.

Всем этим трем условиям отвечают только конечности, половые органы и фурка (у современных остракод она не всегда развита). Конечности и половой аппарат у современных остракод отличаются исключительной сложностью и разнообразием, размеры их, особенно конечностей головного отдела, могут резко меняться у разных семейств, подсемейств, родов и даже иногда видов в соответствии с той функциональной ролью, которую они приобретают.

Возможное расположение конечностей у остракод с четырехлопастной раковиной рассмотрено Р.Кеслингом [Kesling, 1952] на примере девонского вида *Stenoloculina cicatricosa* (Warthin). Он пришел к выводу, что к L_1

могут быть приурочены обе пары антенн, к L_2 - мандибула и к L_3 - максиллы. В лопастной полости L_4 , расположенной у *Stenoloculina cicatricosa* у заднего конца, могли располагаться, по мнению Р.Кеслинга, фурка и части генитального аппарата (рис. 4).



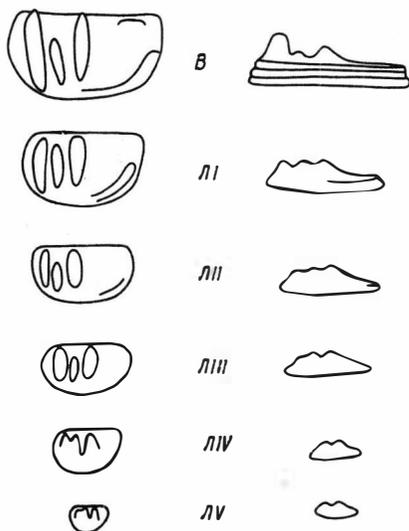
Р и с . 4. Реконструкция конечностей у ископаемых остракод с четырехлопастной раковиной (по [Kewling, 1952]).

Последовательность появления лопастей на раковинах и темпы их роста в ходе индивидуального развития хорошо согласуются с онтогенетическими изменениями конечностей современных остракод.

Онтогенетическое развитие лопастей можно проследить на примере одного из представителей семейства Soanellidae - вида *Egorovella dorsilodata*. Наиболее ранние из известных личиночных стадий этого вида (LУ) представлены сравнительно сильно выпуклыми раковинами, у которых отчетливо выражена только срединная борозда, по обе стороны которой расположены две очень пологие лопасти с расплывчатыми очертаниями; в брюшной части они сливаются друг с другом, образуя единую подковообразную лопасть. Наибольшая выпуклость раковины приурочена к ее передней половине, задняя же заметно сужена. Перед срединной бороздой располагается короткая вдавленность у спинного края, которая намечает положение передней борозды (S_1). На стадии LУ срединная борозда удлиняется, а S_1 становится более отчетливой, напоминая удлиненную депрессию. В пределах передней лопасти начинают оформляться две самостоятельные L_1 и L_2 , причем L_1 напоминает скорее не лопасть, а уступ. На стадии LШ происходит обособление всех трех передних лопастей; L_1 при этом остается наиболее низкой, а у L_2 и L_3 высота одинаковая. Начиная со стадии LШ углубление борозд (т.е. вгибание створок) прекращается или, во всяком случае, становится значительно менее интенсивным, зато резко начинает увеличиваться в высоту L_1 (происходит выпячивание створок). На этой стадии становится заметным перегиб от боковой поверхности к брюшной, наиболее отчетливо выраженный в заднебрюшной части раковины. На последней личиночной стадии происходит дальнейшее выпячивание

створки у заднебрюшного края и довольно четко оформляется продолговатая лопасть. Передние три лопасти приобретают одинаковую высоту за счет более интенсивного роста L_1 , которая "догоняет" L_2 и L_3 . Особенно резкие изменения расчлененности раковины происходят при переходе от последней личиночной стадии к взрослой. Все лопасти становятся очень четкими и резко ограниченными. Борозды (S_1 и S_2), по существу, превращаются в уплощения, сравнительно широкие промежутки между лопастями и утрачивают следы вгибания створки в этих местах. Обращает на себя внимание чрезвычайно резкое увеличение передней лопасти по сравнению со всеми остальными. Средняя лопасть (L_2) вместе с тем практически не изменяет объема, она лишь более четкая и узкая. В результате морфологических преобразований во время последней линьки L_2 у *Egorovella dorsilobata* становится значительно ниже не только L_1 , но и L_3 .

Следует сказать несколько слов о соотношении процессов вгибания и выпячивания створки, в результате которых образуется расчлененность раковины. На двух наиболее ранних стадиях (LV и LIV) происходит постепенное вгибание створок в пределах S_2 и S_1 на фоне некоторого общего увеличения выпуклости раковины (рис. 5). Лопасты на этих стадиях, по-видимому, еще не



Р и с . 5. Онтогенетический ряд *Egorovella dorsilobata* Кан. LV, LIV, VIII, VII, VI, V—возрастные стадии.

развиваются как самостоятельные структуры. На последующих стадиях заметную роль в дифференциации раковины начинают играть не только вгибание S_1 и S_2 , но и выпячивание L_1 , L_2 и L_3 . Развитие борозд и лопастей на этих стадиях происходит с о п р я ж е н н о. Резкую грань между этими процессами провести невозможно, и трудно установить момент, когда выпячивание лопастей начинает преобладать над вгибанием борозд. Борозды окончательно формируются,

по-видимому, на одной из последних стадий. Во всяком случае, переход от последней личиночной стадии к взрослой отмечен только резким увеличением лопастей, которое не сопровождается заметным прогибанием борозд.

Необходимо подчеркнуть, что кроме *Egorovella dorsilobata* подобная последовательность развития лопастей наблюдается и у других представителей семейства *Soanellidae*. Это дает основание предполагать, что развитие лопастей связано с какими-то значительными возрастными преобразованиями тела животного, имеющими общий характер. Как уже отмечалось выше, лопасти могут служить "вместилищами" конечностей остракод. Посмотрим, какова же связь между индивидуальным развитием конечностей у современных остракод

и онтогенетическими изменениями лопастей у раковин семейства *Soanellidae*. Личинки *Egorovella dorsilobata* известны начиная со стадии *LV*. У всех современных остракод, за исключением живородящих представителей семейства *Darwinulidae* и *Cytheridae*, этой стадии предшествуют четыре более ранних. На первой стадии обычно развиты две пары антенн и примитивные мандибулы. В течение последующих трех стадий возникают еще две конечности — максиллы и фурка. Первая туловищная, еще зачаточная, ножка появляется после пяти линек, а вторая и третья еще позже. Формирование и усложнение конечностей происходит в течение всего индивидуального развития животного, от одной стадии к другой. За исключением фурки, которая у остракод появляется довольно рано, все конечности и многие внутренние органы появляются в ходе онтогенеза в направлении от переднего конца к заднему, вследствие чего головной отдел у остракод на ранних стадиях занимает больший объем, чем туловищный. Поэтому срединная борозда у раковин личинок, отмечающая границы двух отделов, расположена относительно дальше от переднего конца, чем у взрослых экземпляров, а передняя часть раковины обычно сильнее вздута, чем задняя.

В связи с тем, что антенны, мандибулы и максиллы образуются прежде туловищных "ножек", у раковин остракод в первую очередь оформляются те лопасти, которые связаны с этими конечностями. В задней лопастной полости *Egorovella dorsilobata* могли помещаться максиллы, которые после четвертой линьки у современных остракод представляют уже довольно крупный и сложный орган, а в передней (почти не расчлененной на ранних стадиях) — антенны и максиллы. Мандибулярная группа мышц у остракод располагается непосредственно под аддуктором, и поэтому постепенное усиление мандибулярных мускулов, связанное с развитием этого органа, могло вызывать вгибание створки на продолжении S_2 . Такое удлинение борозды, вызывающее распад единой подковообразной лопасти на две самостоятельные, отчетливо наблюдается у *Egorovella dorsilobata* на стадиях *LIV* и *LII*.

Передняя борозда (S_1) соответствует, как известно, местам прикрепления мускулов антенн. Так как вторые антенны несколько запаздывают в развитии по сравнению с первыми, то и функционально связанная с сяжковыми мускулами борозда должна прогибаться в направлении от спинного края к брюшному, т.е. от первых антенн ко вторым. Именно так и развивается S_2 у *Egorovella dorsilobata*.

С развитием передней борозды передняя лопасть оказывается разделенной на две части: L_1 и L_2 . К лопастной полости L_1 приурочены обе пары антенн, а к L_2 — мандибулы. Чем сильнее выражена борозда, тем больше ограничены возможности аккомодации антенн и мандибул: они могут развиваться дальше только в пределах лопастей. Естественно, что увеличение их и связанное с этим усиление мускулатуры приводит к еще большему прогибанию борозды и обособлению лопастей, которое возможно только за счет увеличения объема лопастных полостей путем выпячивания створки.

Неудивительно, что у *Egorovella dorsilobata* после этого особенно интенсивно растет передняя лопасть, а вторая лопасть в то же время, достигнув определенной величины, почти останавливается в развитии. Мандибулы, приуроченные ко второй лопасти, уже после второй линьки приобретают

типичную форму — они состоят из жевательного ствола, щупальца и жаберного придатка; в дальнейшем увеличиваются очень незначительно и почти пропорционально общему увеличению тела. Антенны же развиваются вплоть до последней линьки и могут быть в окончательном виде самой разной длины и формы в зависимости от тех функций, которые они выполняют в тех или иных биотопах при плавании, ползании, рыллении ила и т.д. В силу функциональных особенностей антенны более, чем другие конечности, резко различаются не только у разных стадий одного вида, но и у различных, иногда весьма близких видов. Совершенно то же самое можно сказать и о передней лопасти расчлененных остракод (например, *Egorovella dorsilobata*, *E. captiosa*, *E. coroniformis* и др.).

Если принять, что две передние лопасти — это "вместилище" антенн и мандибул, то становится понятным и их относительное положение на раковине: почти у всех лопастных раковин передняя лопасть доходит до спинного края или даже выступает за него, а вторая лопасть несколько смещена к брюшному краю (у *Egorovella*, *Egorovellina*, *Quadrilobella*, *Sibiritella*, *Fidellitella*, *Ungiella*, *Tallinella*, *Sigmoopsis* и многих других родов). Такое положение L_1 и L_2 станет ясным, если вспомнить, что первые антенны приурочены к переднеспинной части раковины, вторые — к переднебрюшной; и те и другие находятся примерно на одной вертикали. Мандибулы располагаются позади антенн в брюшной половине раковины.

Четвертая лопасть *Egorovella dorsilobata*, соответствующая по положению туловищным ножкам, появляется на одной из последних стадий — точно так же, как и туловищные конечности у современных остракод. Надо отметить, однако, что L_4 у егоровелл очень разнообразны по форме и положению, а у близкого рода *Egorovellina* отсутствуют совсем. Это обстоятельство заставляет предполагать, что у L_4 иное назначение. Впрочем, у отдельных видов их можно рассматривать как приспособление, связанное с аккомодацией туловищных ножек.

Таким образом, лопасти у раковин остракод, так же как и борозды, — важные особенности тела, поэтому их можно считать существенными таксономическими признаками. Однако расчлененность раковины отражает лишь самые общие черты животного, и, по-видимому, сходные типы могут вырабатываться в результате конвергентного или параллельного развития. К тому же на характер расчлененности, вероятно, накладывают отпечаток структуры, обусловленные экологическими причинами, которые как бы затушевывают и затрудняют использование ее в качестве надежного систематического признака. Именно поэтому при классификации ископаемых остракод необходим комплексный анализ всех признаков.

Л и т е р а т у р а

- В и л л и К. Биология. М.: Мир, 1964. 685 с.
В а в л е р R.S., К е л л е т В. Bibliographic index of Paleozoic Ostracoda. — Geol. Soc. Am., Special Paper N 1, 1934. 500 p.
Н е п п и н г ш о е н G. Classification of Paleozoic straight-

thinged ostracods. - Norsk Geologisk Tidsskrift, 1953, Bd 31, p.185-288.

J a n u s s o n V. Middle Ordovician Ostracodes of the Central and Southern Sweden. - Bul. Geol. Inst. Uppsala, 1957, v.37, p.173-442.

K e s l i n g R.V. A study of *Ctenoloculina cicatricosa* (Warthin). - Contrib. Mus. Paleontol. Michigan Univ., 1952, v.9, p.247-290.

K u m m e r o w E. Zur Paläobiologie der Ostracoden und Trilobiten. - Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol., Jahrg, 1933, Abt B, N 1, S. 42-53.

S o l l e G. Die devonischen Ostracoden Spitzbergens. I. Leperdiidae. - Skr. Svalbard og Ishavet, Oslo, 1935, N 64, S. 1-61.

S w a r t z F.M. Dimorphism and orientation in ostracodes of the family Kloedenellidae from the Silurian of Pennsylvania. - J. Paleontol., 1933, v.7, N 3, p.231-260.

T r i e b e l E. Zur Morphologie und Ökologie der fossilen Ostracoden. - Senckenbergiana, 1941, Bd 23, N 4-6, p.294-400.

Л.С. Б а з а р о в а

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДА
OSCHESCAPHELLA ALTAICA POL. (OSTRACODA)
В СИЛУРЕ ГОРНОГО АЛТАЯ

В 1970 г. Е.Н.Поленова (1970) установила новый род и вид остракод *Oschescaphella altaica* из отложений куймовской и черноануйской свит Горного Алтая. Куймовская свита вскрыта в бассейне р. Иня, в окрестностях пос. Комсомолец, черноануйская - на левобережье р. Черга, в окрестностях с. Черный Ануй. К этому виду, со знаком открытой номенклатуры, она отнесла также несколько форм, происходящих из чагырской свиты, вскрытой в бассейне р. Иня, вблизи пос. Комсомолец.

К настоящему времени по этой группе ископаемых организмов у нас накопился большой материал, позволяющий расширить местообитание вида и показать его широкую фенотипическую изменчивость. Наиболее представительны его выборки из тигерекского разреза, расположенного у дороги из с. Чинета, которые были сделаны нами в 1970, 1971 гг. совместно с В.А.Желтоноговой, Е.А.Елкиным и Н.В.Сенниковым и нами в 1975 г. Кроме того, в наше распоряжение были предоставлены коллекции остракод из этого района, собранные Н.П.Кульковым в 1963 г. и Е.А.Елкиным в 1966 г., а также оригинальные материалы, описанные Е.Н.Поленовой из коллекций Н.П.Кулькова. Таким образом, при анализе вида мы обобщаем материал, происходящий из бассейнов рек Черга и Иня из чагырской, куймовской и черноануйской свит Горного Алтая.

Тигерекский разрез, к которому относится основной материал, сейчас не имеет однозначной трактовки как в отношении возраста, так и по разбивке на свиты. Так, Н.П.Кульков (устное сообщение) относит его полностью к куймовской свите, обосновывая лудловский возраст отложений, а Е.А.Елкин

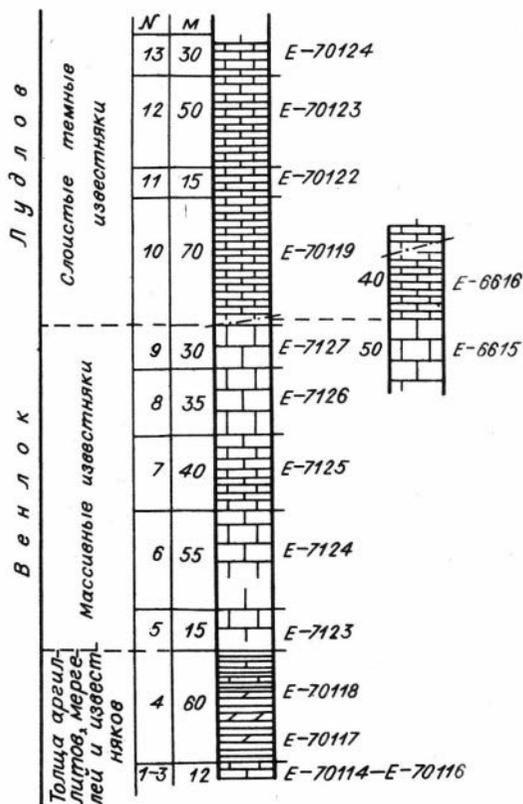


Рис. 1. Местонахождение остракод в силурийских отложениях района с. Тигерек.

считает, что куимовской свите соответствует только верхняя часть этого разреза. В то же время все исследователи признают четкое трехчленное деление: внизу переслаивание аргиллитов, мергелей и известняков (70 м), в средней части массивные известняки (165 м), в верхней - слоистые темные известняки (165 м) [Елкин, Желтоногова, 1974]. Представители *Ochescaphella altaica* присутствуют во всех трех толщах, наиболее распространены в средней толще массивных известняков (рис. 1).

ОТРЯД PALAEOPOIDA*

Семейство Beyrichiidae Matthew, 1886
Ochescaphella altaica Polenova, 1970

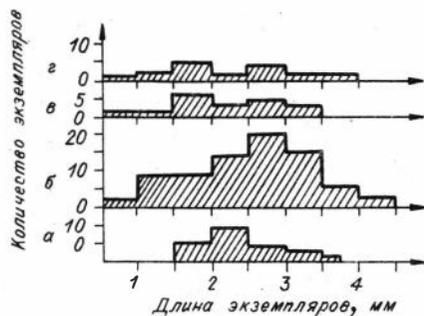
Табл. I, ф и г. I-I0; табл. II, ф и г. I-6

Г о л о т и п: 67/297, ИГиГ, правый берег р. Иня, окрестности пос. Комсомолец; куимовская свита (обр. К-63/50), лудлов.

О п и с а н и е. Раковины крупные, высокие, от усеченно- до косоовальных. Взрослые раковины достигают длины 4,25 мм. Наиболее многочисленны раковины длиной 3 мм (рис. 2). При одинаковой длине раковины ее высота несколько варьирует (например, $l - 4$ мм, $h - 2,6$ мм; $l - 4$ мм, $h - 2,9$ мм), но в общем между этими величинами сохраняется прямая зависимость (рис. 3).

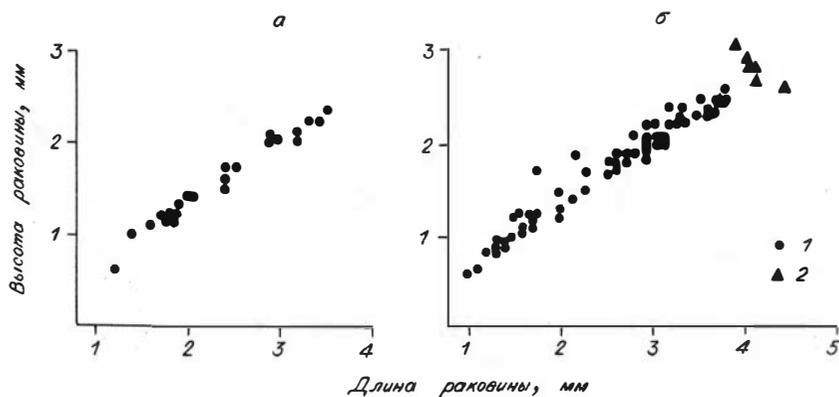
Спинной край незначительно выгнут в средней части, максимальная длина его у взрослых форм колеблется от 2,27 мм до 3,62 мм. Длина спинного

* Коллекция изображенных экземпляров хранится в монографическом отделе Геологического музея Института геологии и геофизики Сибирского отделения АН СССР под № 628.



Р и с . 2. Вариация длины раковины *Ochescaphella altaica*.

а - выборки Е-70114, Е-70115, Е-70118 (нижняя подсветка чагырской свиты), б - выборки Е-7125, Е-70140, Б-755 (верхняя подсветка чагырской свиты), в - выборка Е-70167 (верхи верхней подсветки чагырской свиты), г - выборка Е-70122 (куимовская свита).



Р и с . 3. Соотношение длины и высоты раковин *Ochescaphella altaica*.

а - выборка Е-70167 (верхняя часть чагырской свиты), б - выборки Е-7125, Е-70140 (средняя часть чагырской свиты).

края при одинаковых размерах раковины варьирует: например, при 4,2 мм спинной край от 3,1 до 3,6 мм. Замочный край прямой. Концы раковины одинаковой высоты, слегка приподняты над уровнем спинного края.

Спинные углы резко очерченные. Переднеспинные углы тупые, заднеспинные изменяются от почти прямых до тупых. Раковины сжаты на концах, у одних экземпляров незначительно, у других со стороны спинного края раковина выглядит веретенообразной (у самцов). Брюшной край выгнутый, степень выгнутости различна: от круто выгнутого до равномерно округлого. Задний конец скошен к брюшному краю, передний всегда более округлый. Левая створка охватывает правую по свободному краю, наиболее значительно в срединной части брюшного края, к концам раковины охват постепенно уменьшается. Правая створка выступает над левой вдоль спинного края, выпрямляясь к концам. Очертания спинного выступа различны – обычно он четко обозначен, хотя иногда наблюдаются экземпляры с едва намечающимся поднятием. Наибольшая высота располагается в средней части раковины, величина эта непостоянна. Наибольшая выпуклость приурочена к середине или несколько смещена к заднему концу. Наибольшая длина расположена посередине.

Створки сильно выпуклые. Поверхность раковин равномерно пористая, но пористость наблюдается не на всех экземплярах. На раковинах имеется выпуклость значительных размеров. На ядрах раковин самцов и личинок наблюдается выпуклость в задней половине раковины. Раковины самок вздуты сильнее и равномернее, чем раковины самцов. Отчлененность выводковой камеры отчетливо наблюдается на ядрах самок. Выводковая камера располагается вдоль брюшного края. У раковин самок со стороны брюшного края параллельно линии смыкания створок по обе стороны от нее образуются две глубокие борозды.

Экземпляр	Размер, мм				
	l	l ₁	h	d	h:l
№ 628/5 (обр.Е-7I25), правая створка самки	4,0	3,12	2,62	1,67	0,65
№ 628/12 (обр.Е-7I25), раковина самца	3,72	3,17	2,45	2,15	0,65
№ 628/3 (обр.Е-7I25), раковина самки	3,52	2,57	2,5	2,42	0,71
№ 628/13 (обр.Е-7I25), раковина самца	3,5	3,0	2,5	2,25	0,71
№ 628/16 (обр.Е-7I25), раковина самца	3,3	3,02	2,22	1,95	0,7
№ 628/1 (обр. Е-70I40), раковина самца	3,2	2,8	2,2	2,1	0,68
№ 628/4 (обр.Е-70I40), раковина самца или личинки	2,65	2,37	1,77	1,75	0,66
№ 628/2 (обр.Е-7I25), раковина самца или личинки	2,1	1,8	1,4	1,4	0,66

№ 628/8 (обр.Е-7I25), раковина личинки	1,72	1,37	1,15	1,02	0,66
№ 628/7 (обр.Е-7I25), раковина личинки	1,37	1,15	0,95	0,82	0,69

Изменчивость. Длина раковины из толщи мергелей и известняков достигает 3,7 мм, из массивных известняков – 4,25 мм, из слоистых – 3,5 мм. В зависимости от высоты раковины встречаются экземпляры либо вытянутые, либо высокие. Например, у раковины с длиной 2,9 мм высота меняется от 1,8 до 2,2 мм. Величина спинного края при длине раковины 4,2 мм варьирует от 3,1 до 3,6 мм, при длине раковины 3,5 мм – от 2,7 до 3 мм.

Толщина раковин колеблется от 0,65 до 2,6 мм. У раковин одинаковой длины разная толщина створок, иногда более короткие раковины могут быть толще длинных: при 3,5 мм толщина раковины 2,5 мм, а при 3,7 мм – 2,1 мм. Незначительно меняется величина спинных углов. Заднеспинной угол всегда тупой, переднеспинной угол меняется от острого к тупому.

Возраст и распространение. Силур. Венлок, лудлов, Горный Алтай.

Материал и местонахождение. Горный Алтай, окрестности с. Тигерек: обн. Е-70II4 (14 экз.), Е-70II5 (6 экз.), Е-70II8 (5 экз.), Е-7I2I (2 экз.) – низы чагырской свиты; обн. Е-7I23 (4 экз.), Е-7I24 (10 экз.), Е-7I25, Е-70I40, Е-755 (свыше 100 экз.), Е-7I26 (10 экз.), Е-7I27 (3 экз.) – чагырская свита; обн. Е-7I22 (3 экз.), Е-70I22 (20 экз.), Е-70I24 (8 экз.) – кумовская свита; окрестности пос. Комсомолец: обн. Е-70I67 (23 экз.), К-63/29 (10 экз.) – чагырская свита.

Послойное рассмотрение остракод *Ochescaphella altaica* из тигерекского разреза показало, что они имеют широкую фенотипическую изменчивость по всему разрезу. В то же время устанавливается зависимость некоторых фенотипических признаков от определенных фаций.

В самых низах разреза, сложенного чередующимися аргиллитами, мергелями и известняками (обр. Е-70II4), раковины угнетенные, их покров небольшой толщины, поры на нем практически отсутствуют. Здесь преобладают длинные раковины уплощенной формы, выше по разрезу в темных слоистых плотных известняках – равномерно округлые массивные раковины с хорошо развитой пористостью (обр. Е-70II5) и длинные раковины с удлинённым спинным краем (обр. Е-70II8). В средней части разреза, представленного массивными известняками, остракоды этого вида наиболее многочисленны и имеют весь набор признаков, описанных для вида в целом (обр. Е-70I40, Е-7I25, Е-755). Для этой части разреза характерно широкое распространение массивных яснопористых раковин взрослых самцов с длиной от 3 до 3,5 мм. В верхней части разреза, в слоистых темных известняках, численность остракод вида резко падает, уменьшается и размер раковин (обр. Е-70II9, Е-70I22, Е-70I23, Е-70I24). Кроме того, здесь преобладают не целые раковины, а отдельные равномерно округлые неяснопористые створки.

Анализ площадного распространения остракод *Ochescaphella altaica* на Горном Алтае показал, что остракоды этого вида, развитые в отложениях II0

куимовской и черноануйской свит бассейна р. Иня, обнаруживают по изменчивости морфологических признаков и типу захоронений наибольшее сходство с остракодами нижней и верхней толщи тигерекского разреза. Остракоды же из средней части тигерекского разреза, представленной массивными известняками, полностью идентичны остракодам из верхней части чагырской свиты разреза вблизи пос. Комсомолец [Кульков, 1967] (обр. Е-70167, К-6329), что, по-видимому, свидетельствует в пользу того, что эта часть разреза относится к чагырской свите.

В результате проведенного анализа можно сделать три основных вывода:

в изученных совокупностях остракод наблюдается широкая непрерывная изменчивость всех морфологических признаков, что позволило разные морфологические формы отнести к одному виду - *Ochescaphella altaica*;

количественные показатели того или иного признака этого вида зависели как от индивидуальных особенностей отдельных форм, так и от условий их обитания;

вид имеет широкое стратиграфическое распространение: от чагырской свиты (венлок) до черноануйской свиты (лудлов).

Л и т е р а т у р а

Е л к и н Е.А., Ж е л т о н о г о в а В.А. Древнейшие дехенеллиды (трилобиты) и стратиграфия силура Горного Алтая. Новосибирск: Наука, 1974. III с.

К у л ь к о в Н.П. Брахиоподы и стратиграфия силура Горного Алтая. М.: Наука, 1967. 151 с.

П о л е н о в а Е.Н. Остракоды позднего силура и раннего девона Алтае-Саянской области. М.: Наука, 1970. 140 с.

**ФОТОТАБЛИЦЫ
И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ**

На всех фигурах "а" - вид раковины с боковой стороны.

Ф и г . I-4. *Spiroplectammina kasanzevi* Dain.

Западно-Сибирская равнина, верх. маастрихт, ганькинский горизонт, зона *Spiroplectammina kasanzevi*: 1а - Тюменская область, профиль Танапча-Надым, скв. 6-К, гл. 403 м, мегалосферическая особь, х55; 1б - наружная поверхность раковины, х2220; 2а - Омская область, Саргатская скв. 2-Р, гл. 666-660 м, микросферическая особь, х52; 2б - наружная поверхность раковины последней камеры, х2220; 3а - Тюменская область, Малиновская скв. I-Р, гл. 626-620 м, мегалосферическая особь, А, х47; 3б - наружная поверхность раковины в спиральном отделе, х400; 4 - шлиф, мегалосферическая особь, А, х52.

Ф и г . 5,6. *Spiroplectammina variabilis* Neesku.

Экз. № 1а в коллекции СНИИГТГМС, Западно-Сибирская равнина, Свердловская область, Туринская скв. I-К, гл. 341-334 м, ниж. маастрихт, ганькинский горизонт, зона *Gaudryina rugosa spinulosa*: 5а - мегалосферическая особь, х43; 5б - наружная поверхность стенки, х833; 6 - наружная поверхность раковины, х833. Вид не изображен.

Ф и г . 7. *Spiroplectammina optata* Kisselman.

Голотип 204 в коллекции СНИИГТГМС, Западно-Сибирская равнина, Тюменская область, Заводуковская скв. 3-К, гл. 445 м, верх. верхнего кампана, ганькинский горизонт, зона *Spiroplectammina optata*: 7а - мегалосферическая особь, А, х48 [Фораминиферы..., 1964, табл. XIX, фиг. 6]; 7б - наружная поверхность стенки, х2220.

Таблица II

Ф и г . I. *Spiroplectinella baudouiniana* (Orbigny).

Экз. № 2а в коллекции СНИИГТГМС, Западно-Сибирская равнина, Тюменская область, Заводуковская скв. 3-Р, гл. 433 м, ниж. маастрихт, ганькинский горизонт, зона *Gaudryina rugosa spinulosa*: 1а - мегалосферическая особь, х52; 1б - наружная поверхность раковины последней камеры (видны поры), х1110.

Ф и г . 2. *Spiroplectinella carinatiformis* (Mogozova).

Экз. № 2I7 в коллекции СНИИГТГМС, Западно-Сибирская равнина, Тюменская область, Покурская скв. I-Р, гл. 500-499 м, верх. зоцен, льдинворский горизонт, слои со *Spiroplectinella carinatiformis*: 2а - микросферическая особь, х52 [Фораминиферы..., 1964, табл. XXIV, фиг. 12а-в]; 2б - наружная поверхность раковины последней камеры (поры?), х1110.

Ф и г .3. *Bolivinopsis aktursensis* Aisenstat.

Экз. № 3а в коллекции СНИИГТИМС, Северный Кавказ, Ново-Георгиевская скв. 10-К, гл. 246 м; верх. палеоцен, свита "горячего ключа": 3а - микросферическая особь, х52; 3б - наружная поверхность раковины (средняя часть), х2220.

Ф и г .4. *Spiroplectamina optata* Kisselman.

Экз. № 4а в коллекции СНИИГТИМС, Западно-Сибирская равнина, Томская область, Нарымская скв. 3-К, гл. 278-283 м, верхняя часть верхнего кампана, ганькинский горизонт, зона *Spiroplectamina optata*: 4а - микросферическая особь, х40; 4б - наружная поверхность раковины, средняя часть, х1110.

Ф и г .5,6. *Bolivinopsis rosula* (Ehrenberg).

Экз. № 5а в коллекции СНИИГТИМС, Западно-Сибирская равнина, Кокчетавская область, Озерная скв. I-B, гл. 231-227 м, ниж. маастрихт, ганькинский горизонт, зона *Gaudryina rugosa spinulosa*: 5а - у экземпляра обломле на спиральная часть, х52; 5б - наружная поверхность раковины, средняя часть, х2220; 6 - наружная поверхность раковины последней камеры, х2220 (экземпляр не изображен на таблице).

Ф и г .7. *Bolivinopsis rosula* (Ehrenberg).

Экз. № 6а в коллекции СНИИГТИМС, Западно-Сибирская равнина, Омская область, Уйский профиль, скв. 20-К, гл. 617 м, верх. маастрихт, ганькинский горизонт, зона *Spiroplectamina kasanzevi*: 7а - мегалосферическая особь, А₁, х52; 7б - наружная поверхность раковины спирального отдела, х2220.

Таблица I к статье Х.М. Саидовой "Строение стенки..."

Ф и г .1. *Triloculinellus politus* Saidova. Ст. 3978, НИС "Витязь", гл. 488 м.

а - общий вид, х160, б - поверхность крустулы, х10 000.

Ф и г .2. *Quinqueloculina seminulum* (Linne). Сублитораль у о-вов Великобритании и Ирландия (по [Murray, 1971]).

а - общий вид, х60, б - поверхность крустулы, х10 000, и вскрытый средний слой.

Ф и г .3. *Cyclogyra involvens* (Reuss). Сублитораль у о-вов Великобритании и Ирландия (по [Murray, 1971]).

а - общий вид, х30, б - поверхность крустулы, х6000.

Ф и г .4. *Miliolinella oceanica* (Cushman). Ст. 3927, гл. 25 м.

а - общий вид, х280, б - поверхность крустулы, х3000.

Ф и г .5. *Bovismoilina alta* Saidova. Ст. 39П, НИС "Витязь", гл. 2246 м.

а - общий вид, х120, б - поверхность крустулы, х10 000.

Ф и г .6. *Pseudomassilina macilenta* (Brady). Ст. 3988, гл. 34 м.

а - общий вид, х240, б - поверхность крустулы, х1000.

Таблица II

Ф и г . 1. *Triloculina plumosa* Saidova. Ст. 3505, НИС "Витязь", гл. 120 м.

а - общий вид, х140, б - поверхность крустулы, х1000.

Ф и г . 2. *Quinqueloculina distorta* Cushman. Ст. 3988, НИС "Витязь", гл. 34 м.

а - общий вид, х160, б - наросты крустулы, х3000.

Ф и г . 3. *Quinqueloculina philippinensis* (Cushman) . Ст. 3988, НИС "Витязь", гл. 34 м.

а - общий вид, х180, б - наросты крустулы, х1000.

Ф и г . 4. *Spiroloculina foveolata* Egger. Ст. 38П, НИС "Витязь", гл. 850 м.

а - общий вид, х100, б - поверхность крустулы, х3000.

Ф и г . 5. *Quinqueloculina inaequalis* (Brady) . Ст. 3505, НИС "Витязь", гл. 120 м.

а - общий вид, х160, б - крустула в виде ребер, х600.

Ф и г . 6. *Furgo striolata* (Brady). Ст. 3512, НИС "Витязь", гл. 170 м.

а - общий вид, х200, б - крустула в виде ребер, х600.

Таблица I к статье В.И.Гудиной, Л.К.Левчук "Морфология..."

Ф и г . 1. *Elphidium macellum* (Fichtel et Moll), х30.

Гипотип 623/1, Калифорния, плиоцен. Линзовидная раковина, многочисленные правильной формы межсептальные мостики и фоссеты.

Ф и г . 2-4. *Retroelphidium atlanticum* (Gudina), с. 53.

2 - гипотип 623/2, микросферическая особь, Кольский полуостров, р. Варзуга, абс. выс. 10 м, понойские (средневалдайские) слои: а - вид сбоку, х60, б - пупочная область без шишки, септальные мостики и фоссеты относительно правильной формы, х180, в - внутреннее строение раковины (в иммерсионной жидкости), х70; 3 - гипотип 623/3, мегасферическая особь, местонахождение и возраст те же: а - вид сбоку, б - с периферического края, х60, в - пупочная область с шишкой, септальные мостики и фоссеты практически отсутствуют, х240, г - внутреннее строение (в иммерсионной жидкости), х70; 4 - гипотип 623/4, микросферическая особь, х110, п-ов Таймыр, р. Няж. Таймыра, абс. выс. 14,5 м, каргинские слои.

Ф и г . 5-7. *Retroelphidium anabarense* Levtschuk et Gudina, sp. nov., с. 54.

5 - голотип 623/5, микросферическая особь, море Лаптевых, Анабарский

залив, скв. 54, гл. 16 м, голоцен: а - вид сбоку, б - с периферического края, х60, в - пупочная область без шишки, септальные мостики и фоссеты довольно правильной формы, х180, г - пористость стенки, х240, д - внутреннее строение раковины (шлиф), х100, паратипы: 6а,б - 623/6, 7а - 623/7, мегасферические особи, х60, 6в, 7б - то же, внутреннее строение этих раковин (в иммерсионной жидкости), х70.

Таблица II

Ф и г . I-3. *Retroelphidium boreale* (Nuzhdina), с. 56.

I - гипотип 390/87, микросферическая особь, Кольский полуостров, р. Чапома, абс. выс. 7 м, понойские (средневалдайские) слои: а - вид сбоку, б - с периферического края, х60, в - внутреннее строение раковины (шлиф), х100; 2 - гипотип 390/88, мегасферическая особь, местонахождение и возраст те же: а - вид сбоку, б - с периферического края, х60, в - внутреннее строение раковины (шлиф), х100; 3 - гипотип 623/8, микросферическая особь, п-ов Таймыр, р. Ниж. Агапа, абс. выс. III м, казанцевские слои: а - вид сбоку, х60, б - пупочная область без шишки, концы камер утолщены, неправильной формы, х120.

Ф и г . 4,5. *Retroelphidium hyalinum* (Brodniewicz), с. 58.

4 - гипотип 623/9, микросферическая особь, п-ов Таймыр, р. Пура, абс. выс. 28,7 м, казанцевские слои: а - вид сбоку, х60, б - пупочная область с шишкой, септальные мостики и фоссеты слабо развиты, неправильной формы, х240; в - внутреннее строение раковины (в иммерсионной жидкости), х70, г - вид с периферического края; 5 - гипотип 623/10, мегасферическая особь, местонахождение и возраст те же: а - вид сбоку, х60, б - на конечной стадии последнего оборота видна эволютность раковины, х360, в - внутреннее строение раковины (в иммерсионной жидкости), х70.

Таблица III

Ф и г . I,2. *Retroelphidium obesum* (Gudina), с. 58.

I - гипотип 623/11, микросферическая особь, бас. Енисей, скв. Б-7, гл. 126 м, туруханские (миндель-рисские) слои: а - вид сбоку, б - с периферического края, х60, в - септальные мостики и фоссеты неправильной формы, пупочная область без шишки, х155, г - внутреннее строение раковины (шлиф), х100; 2 - гипотип 623/12, мегасферическая особь, местонахождение и возраст те же: а - вид сбоку, х60, б - внутреннее строение (шлиф), х100.

Ф и г . 3,4. *Retroelphidium propinquum* (Gudina), с. 59.

3 - гипотип 623/13, микросферическая особь, бас. Печоры, обн. Вастьянский Конь, абс. выс. 20 м, казанцевские (верхнеплейстоценовые) слои: а - вид сбоку, х60, б - с периферического края, х175, в - пупочная область раковины, утолщенные концы камер образуют "розетку" вокруг пупочной шишки, х200; 4 - гипотип 623/14, мегасферическая особь, местонахождение и

возраст те же: а - вид сбоку, х60, б - внутреннее строение (в иммерсионной жидкости), х100.

Ф и г . 5,6. *Retroelphidium subclavatum* (Gudina), с. 60.

5 - гипотип 623/15, микросферическая особь, бас. Енисей, скв. 24-Т, гл. I09-II2 м, туруханские (миндель-рисские) слои: а - вид сбоку, б - с периферического края, х60, в - пупочная область раковины, концы камер, смыкаясь, образуют валик вокруг пупочной шишки, х155, г - внутреннее строение раковины (шлиф), х100; 6 - гипотип 623/16, мегасферическая особь, местонахождение и возраст те же: а - вид сбоку, х60, б - пупочная область также с шишкой, х300, в - внутреннее строение раковины (в иммерсионной жидкости), х100.

Таблица I к статье Е.Ф.Ивановой "Позднеюрские фораминиферы..."

Ф и г . I,2. *Dainitella explanata* Putrja.

I - гомотип 602/159, устье, х555; 2 - гомотип 602/160, стенка, х120. Западная Сибирь, Шаимский район, с. Половинка, скв. I00-Р, гл. I885,95-1889,45 м; верхняя юра, волжский ярус (нижний подъярус).

Ф и г . 3,4. *Dainitella borealis borealis* (Ivanova), с. 70.

Паратип 250/30: 3 - устье, общий вид, х300; 4 - деталь устья, х830. Средняя Сибирь, Хатангская впадина, р. Хета, обн. 22; верхняя юра, волжский ярус (верхний подъярус), зона *Taimyroceras taimyrense*.

Ф и г . 5-II. *Dainitella lopsiensis* E.Ivanova, sp. nov., с. 71.

Голотип 610/I: 5 - общий вид раковины, х65; 6 - вид с брюшной стороны, х60; 7 - устье, общий вид, х330; 8 - паратип 610/2, общий вид, х65; 9 - устье, видно место соединения лучей в его центре, х365; I0,II - контурный рисунок раковин голотипа и паратипа. Западная Сибирь, Приполярное Зауралье, р. Лопсия, обн. 4I, сл.7; верхняя юра, верхний кимеридж, зона *Virgatoceras dividuum*.

Таблица II

Ф и г . I-3. *Dainitella aperta* E.Ivanova, sp. nov., с. 72.

Голотип 610/7: I - общий вид раковины, х70; 2 - вид с брюшной стороны, х85; 3 - устье, х430, к сожалению, обломанное и замазанное клеем; хорошо видно устьевое отверстие. Западная Сибирь, Приполярное Зауралье, р. Лопсия, обн. 4I, сл. 7; верхняя юра, верхний кимеридж, зона *Virgatoceras dividuum*.

Ф и г . 4-8. *Dainitella lingulata* E.Ivanova, sp. nov., с. 73.

4-6 - голотип 610/4: 4 - вид с брюшной стороны, х120, 5 - со стороны устья, х165, 6 - устье, дистальные концы лучей обломаны, х200; 7 - контурный рисунок раковины голотипа; 8 - паратип 610/6, общий вид раковины

(последняя камера сломана), х120; 9 - стенка, х1330; 10 - контурный рисунок раковины голотипа. Западная Сибирь, Приполярное Зауралье, р. Лопсия, обн. 41, сл.7; верхняя юра, верхний кимеридж, зона *Virgatoxioceras dividuum*.

Ф и г . II, I2. *Dentalina optanda* E.Ivanova, sp.nov., с. 77.

Голотип 610/21: II - общий вид, х80; I2 - устье, х830. Западная Сибирь, Приполярное Зауралье, р. Лопсия, обн. 41, сл.7; верхняя юра, верхний кимеридж, зона *Virgatoxioceras dividuum*.

Таблица III

Ф и г . I-5. *Saracsenaria oripara* E.Ivanova, sp.nov., с. 74.

I,2 - голотип 610/33: I - общий вид, х40, 2 - устье, х330; 3-5 - паратип 610/34: 3 - общий вид, х55; 4 - устье, х300; 5 - деталь устья, х1110, хорошо видны пластинки, по-видимому, прикрывающие отверстия между лучами. Западная Сибирь, Приполярное Зауралье, р. Толья, обн.28, сл.2; верхняя юра, верхний кимеридж, зона *Virgatoxioceras dividuum*.

Ф и г . 6-10. *Planularia postseptentrionalis* E.Ivanova, sp.nov., с. 75.

6-8 - голотип 610/15: 6 - общий вид, х85, 7 - вид с периферического края, х85, 8 - устье, х500 (к сожалению, обломанное); 9,10 - паратип 610/19: 9 - общий вид, х100, 10 - устье, х555 (обломанное). Западная Сибирь, Приполярное Зауралье, р. Ятрия, скв. I3-Р, гл. 23,2-28,2 м; верхняя юра, нижний кимеридж, зона *Rasenia borealis*.

Ф и г . II-13. *Dentalina optanda* E.Ivanova, sp. nov., с. 77.

Паратип 610/22: II - общий вид, х100, I2 - устье, х555, I3 - деталь устья, х555, хорошо видны соединяющиеся в центре лучи. Западная Сибирь, Приполярное Зауралье, р. Лопсия, обн. 41, сл.7; верхняя юра, верхний кимеридж, зона *Virgatoxioceras dividuum*.

Таблица I к статье О.И.Богущ "О развитии ..."

Экземпляры коллекции 406 хранятся в ЦСГМ ИГиГ СО АН СССР.

Ф и г . I,2. *Chernyshinella raucisamerata* Lipina.

I - голотип 3415/141 (ГМН), Урал, Губаха, кизеловский горизонт (Липина, 1965, табл. XIX, фиг. 14), х70; 2 - экз. №406/43, Сибирская платформа, район оз. Кета, скв. ЮМС-5, обр. 332,8, шлиф I, верхний турне, ханельбиринский горизонт, х60.

Ф и г . 3-8. *Endochernella chernyshinelliformis* (Lipina), с. 83.

3 - экз. № 406/137, Кузбасс, в 4 км северо-восточнее с. Крапивино, скв. II700, обр. 419-422Д, шлиф 3, верхний турне, тайдонский горизонт, х60; 4 - экз. № 406/138, обр. 419-422Д, шлиф 2, местонахождение и возраст те

же, х60; 5 - экз. № 406/59^B, Кузбасс, левый берег р. Чумыш, 3,5 км юго-западнее д. Костенково, обр. 420-36к, шлиф 4, верхний турне, х60; 6 - экз. № 406/60, экземпляр, близкий *Endochernella quaesita* (Gan.), Сибирская платформа, скв. КИС-5, обр. 336,3, шлиф I, верхний турне, ханельбиринский горизонт, х60; 7 - экз. № 406/139, Вост. Таймыр, бас. р. Нюнькараку-Тари, руч. Бокситовый, обр. 16/43, шлиф 4, вize, вентинский горизонт, х60; 8 - голотип 3415/308 (ГИН), Русская платформа, с. Палогино, верхний турне, черепетский горизонт [Липина, 1960, табл. I, рис. 2], х60.

Ф и г . 9. *Endochernella gelida* (Durkina).

Голотип I22 (ЦИЛ Ухткомбината), Юго-Восточное Пригиманье, верхний турне, черепетский горизонт [Дуркина, 1959, табл. II, фиг. 8], х70.

Ф и г . 10-12. *Endochernella quaesita* (Ganelina), с. 84.

10 - голотип 544/101 (ВНИГРИ), Западное Предуралье, Камско-Кинельская впадина, верхний турне, кизеловский горизонт, х58; 11 - паратип 544/103 (ВНИГРИ), местонахождение и возраст те же [Ганелина, 1966, табл. X, фиг. 5, 6], х58; 12 - экз. № 406/140, Кольмский массив, правобережье р. Поповка, руч. Каменка, 4,5 - 5 км выше устья, обр. 5-45, шлиф I, верхний турне, х60,

Ф и г . 13-16. *Endochernella postquaesita* Vogush, sp. nov., с. 85.

13 - экз. № 406/93а, Кузбасс, в 4 км северо-восточнее с. Крапивино, скв. II700, обр. 255-258А, шлиф I, верхний турне, верхи фоминского горизонта, х60; 14 - экз. № 406/141, уклоняющийся экземпляр, Северный Алтай, кл. Филаретов у дер. Черемшанка, обр. 559/3а, шлиф 3, верхний турне, х60; 15 - экз. № 406/142, местонахождение то же, основание вize, х60; 16 - голотип 406/93б, Кузбасс, в 4 км северо-восточнее с. Крапивино, скв. II700, обр. 255-258А, шлиф I, верхний турне, верхи фоминского горизонта, х60.

Ф и г . 17. *Globoendothyra* (?) *pseudotumida* Vogush, sp. nov., с. 86.

Голотип 406/143; Кузбасс, правый берег р. Томь у дер. Подъяково, обр. 12/24, шлиф I, вize, подъяковский горизонт, мозжухинская толща, х60.

Таблица I к статье Гольберт Т.А., Троицкой Т.С., Фурсенко К.Б. "К вопросу..."

Ф и г . 1-4. *Globigerina pachyderma* (Ehrenberg).

1 - брюшная сторона, диаметр раковины (Д) - 0,22 мм, х120, экз. 627/1; 2 - поверхность последней камеры, х1350, простые мелкие поры, расположенные беспорядочно; 3 - брюшная сторона, Д 0,26 мм, х135, экз. 627/2; 4 - поверхность последней камеры, простые мелкие поры, х3000.

Ф и г . 5-8. *Globigerina sruophila* Herman.

5 - брюшная сторона, Д 0,21 мм, х120, экз. № 627/3; 6 - поверхность последней камеры, х1350, поры расположены в углублениях, вокруг пор скульптура в виде концентрически расположенных морщин; 7 - брюшная сторона, молодой экземпляр, Д 0,18 мм, х120, экз. № 627/4; 8 - поверхность последней камеры, х3000.

Ф и г . 9-13. *Globigerina* sp. A. "пятикамерная".

9 - брюшная сторона, Д 0,29 мм, х120, экз. № 627/5; 10 - поверхность последней камеры, крупные поры, расположенные в шахматном порядке, х1350; 11 - брюшная сторона, Д 0,22 мм, х120, экз. № 627/6; 12 - поверхность последней камеры, х1350; 13 - тот же участок поверхности, х3000.

Все экземпляры взяты из разреза ст. 37, интервал 0-0,1 см. Коллекция изображенных видов хранится в монографическом отделе Центрального сибирского геологического музея при Институте геологии и геофизики СО АН СССР.

Таблица I к статье Л.С.Базаровой "Распространение..."

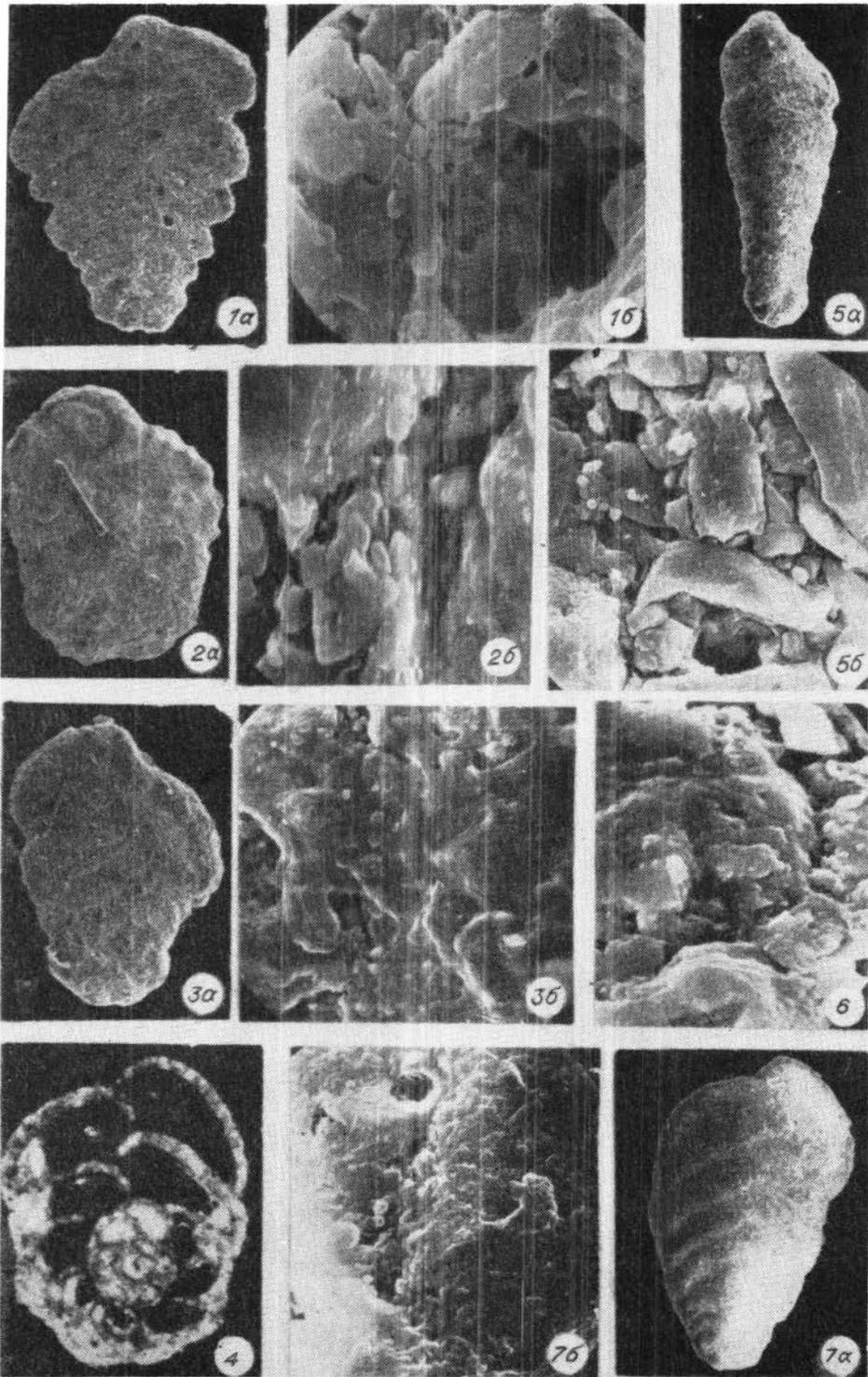
Ф и г . I-10. *Ochescaphella altaica* (Pol.) , I5, с. 107.

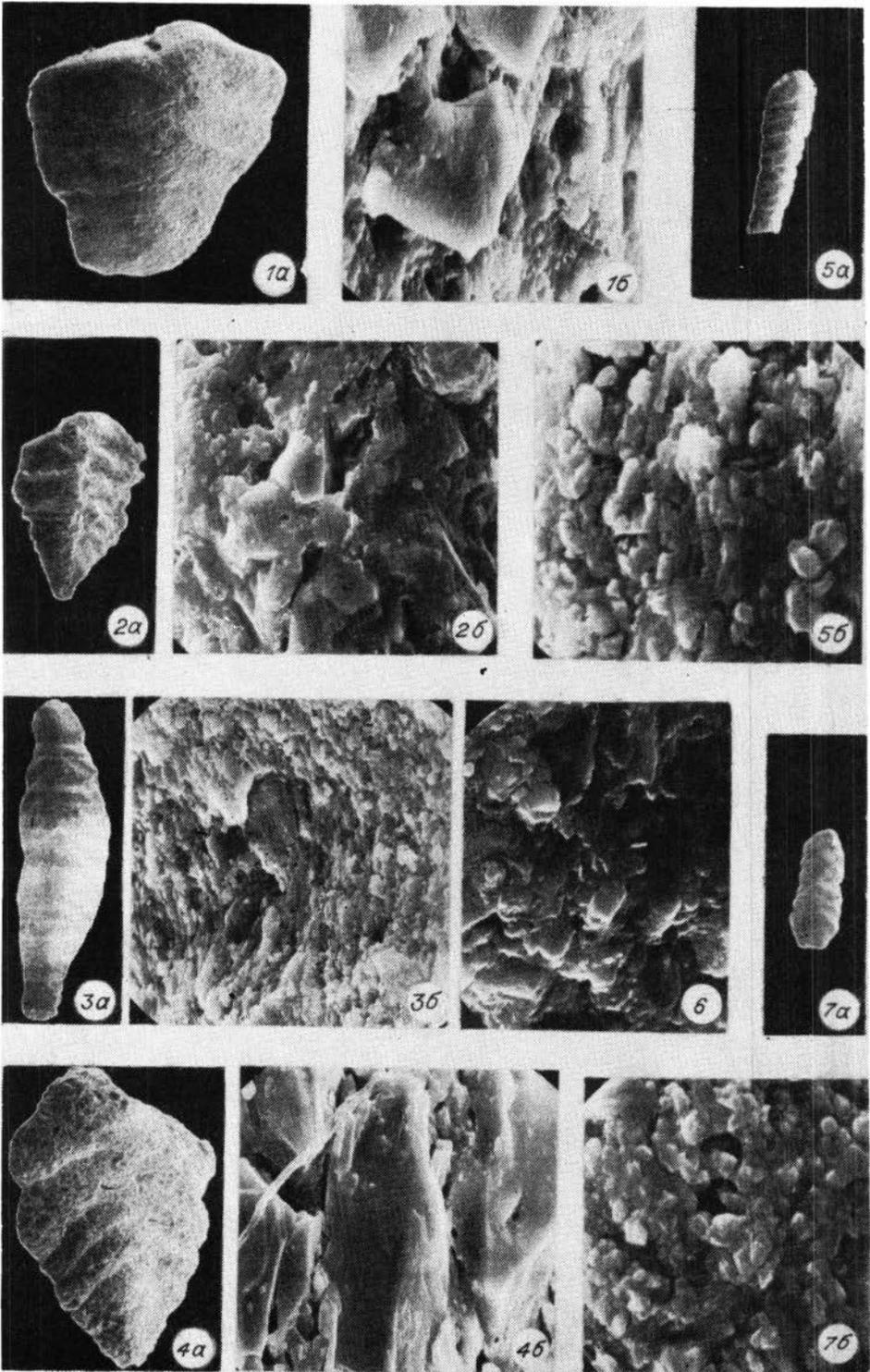
1пр - экз. № 628/1 (обр. E-70140) , раковина самца со стороны правой створки, 1с - со стороны спинного края, 1б - со стороны брюшного края; 2пр - экз. № 628/2 (обр. E-7125) , раковина взрослого или личиночного экземпляра со стороны правой створки; 3б - экз. № 628/3 (обр. E-7125) , раковина самки со стороны брюшного края; 4пр - экз. № 628/4 (обр. E-70140) , раковина взрослого или личиночного экземпляра со стороны правой створки; 5пр - экз. № 628/5 (обр. E-7125) , правая створка самки сбоку, 5б - со стороны брюшного края; 6пр - экз. № 628/6 (обр. E-7126) , раковина личинки со стороны правой створки; 7пр - экз. № 628/7 (обр. E-7125) , раковина личинки со стороны правой створки, 7б - со стороны брюшного края; 8л - экз. № 628/8 (обр. E-7126) , раковина личинки со стороны левой створки; 9 - экз. № 628/9 (обр. E-7125) , ядро самки; 10 - экз. № 628/10 (обр. E-7125) , ядро самца; Горный Алтай, с. Тигерек, чагырская свита.

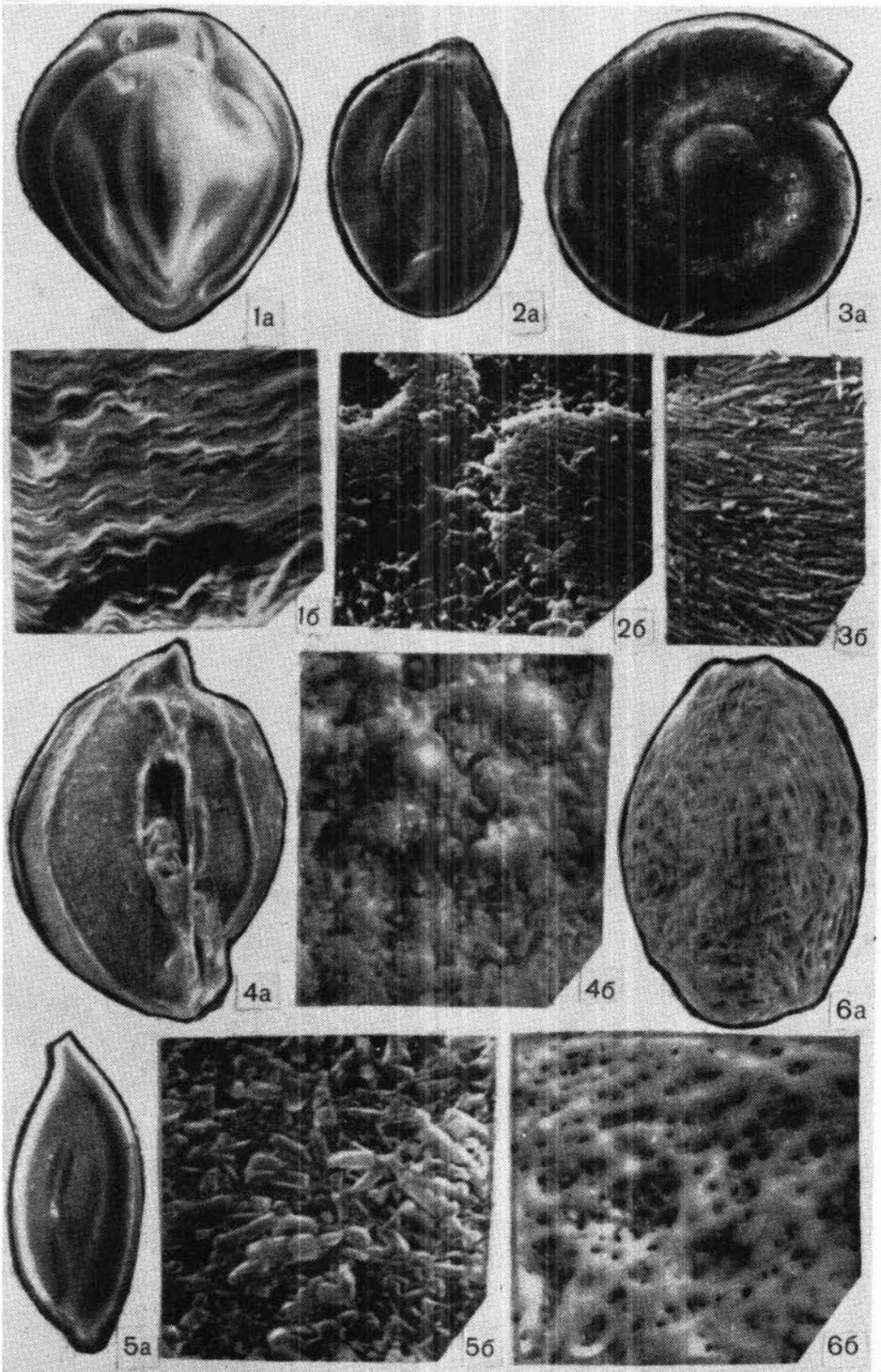
Таблица II

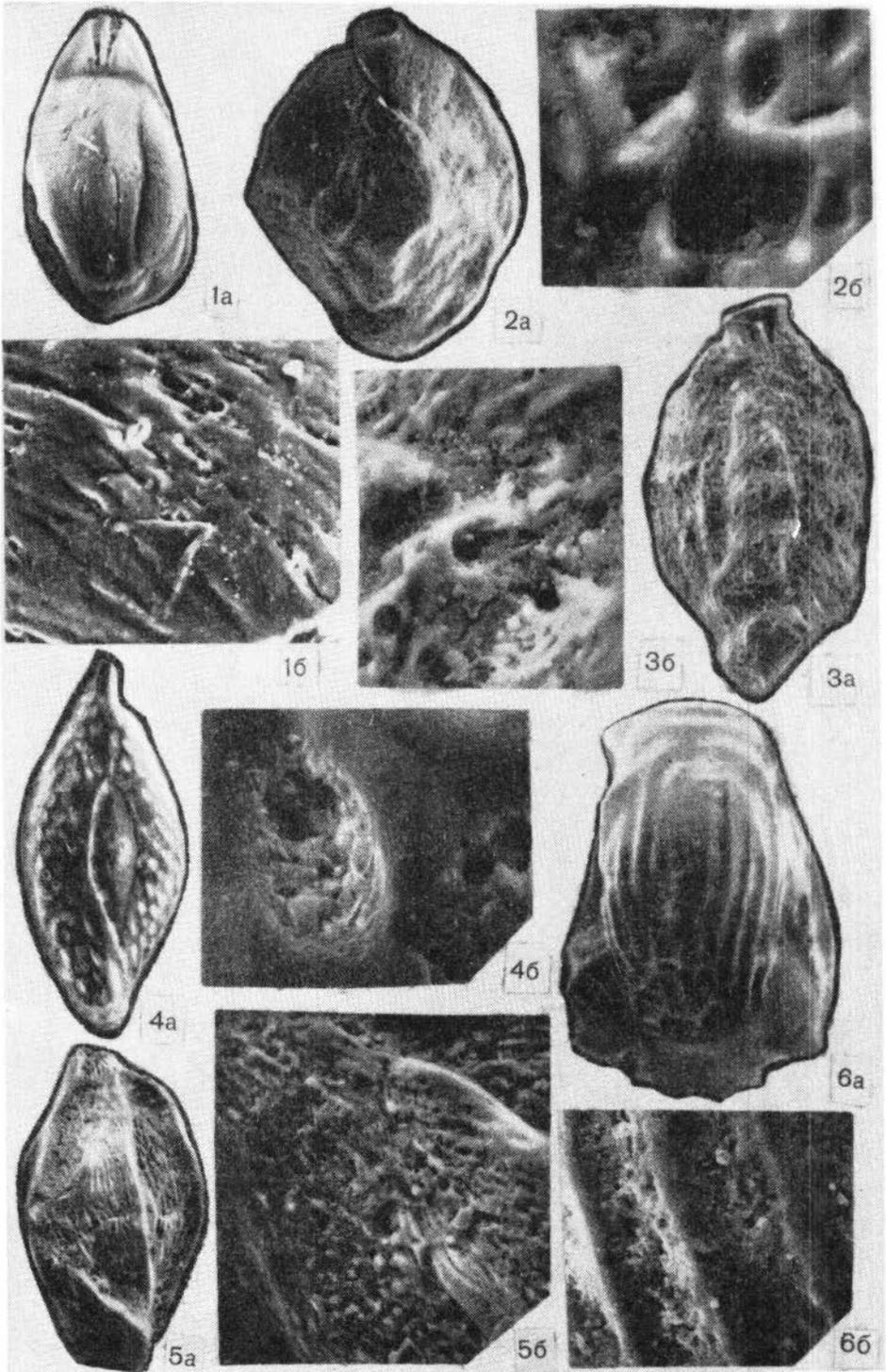
Ф и г . I-6. *Ochescaphella altaica* (Pol.) , I5, с. 107.

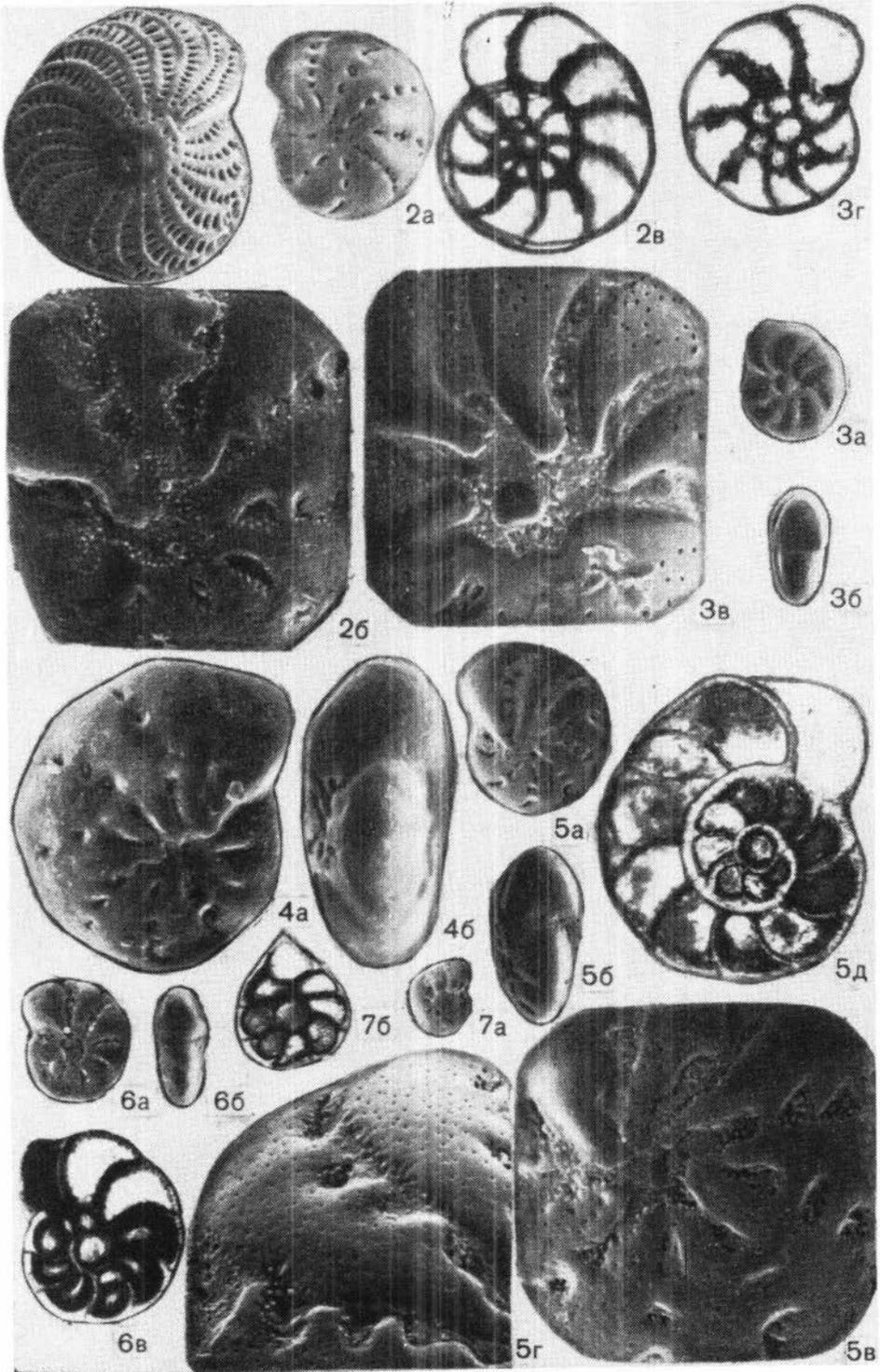
1пр - экз. № 628/11 (обр. E-7125) , раковина самца со стороны правой створки; 2пр - экз. № 628/12 (обр. E-7125) , раковина самца со стороны правой створки, 2л - со стороны левой створки, 2с - со стороны спинного края, 2б - со стороны брюшного края; 3пр - экз. № 628/13 (обр. E-7125) , раковина самца со стороны правой створки, 3б - со стороны брюшного края; 4пр - экз. № 628/14 (обр. E-70114) , раковина самца со стороны правой створки; 5б - экз. № 628/15 (обр. E-70167) , раковина самца с брюшной стороны; 6пр - экз. № 628/16 (обр. E-7125) , раковина самца со стороны правой створки. Горный Алтай, с. Тигерек, чагырская свита.

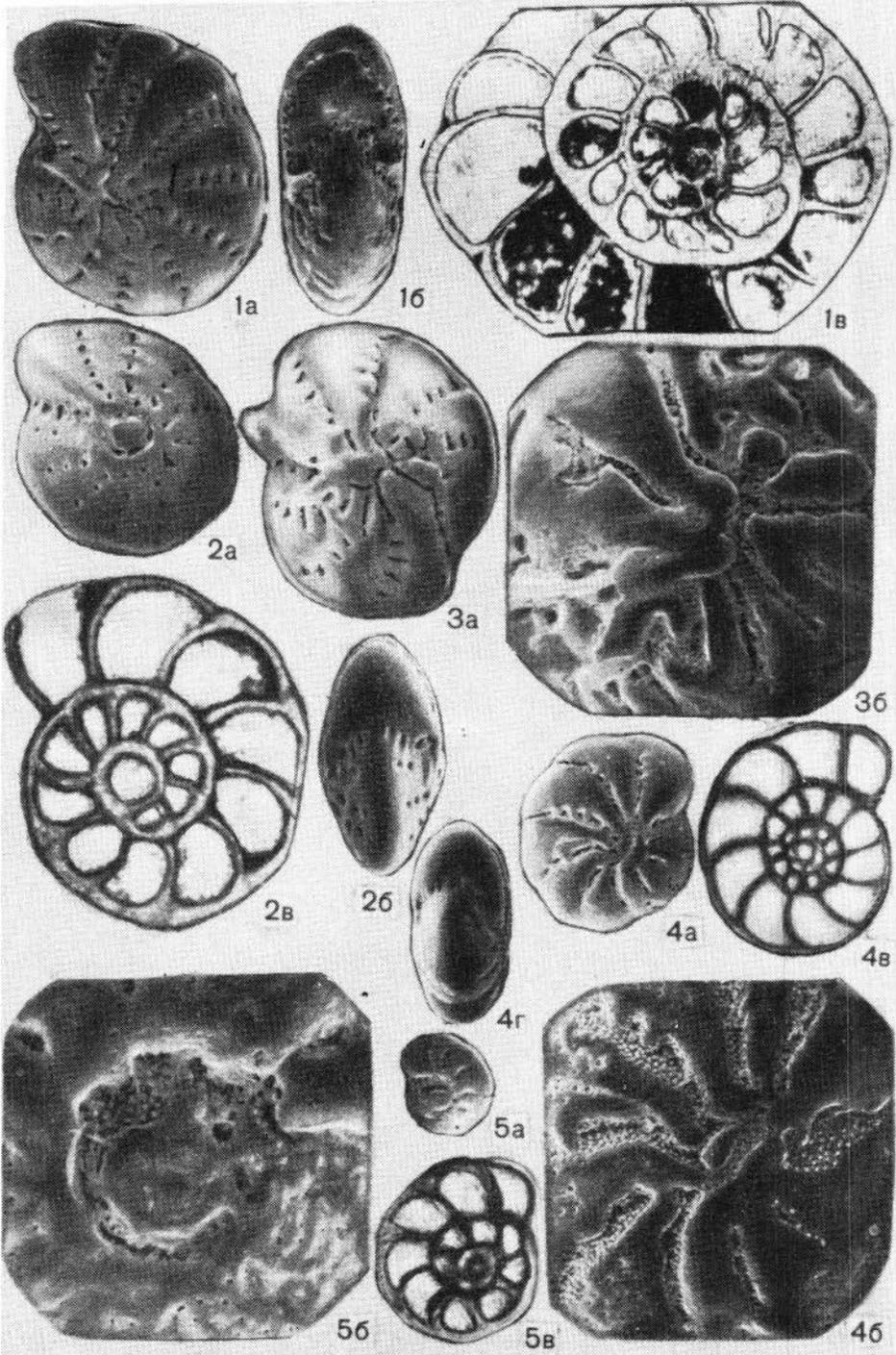


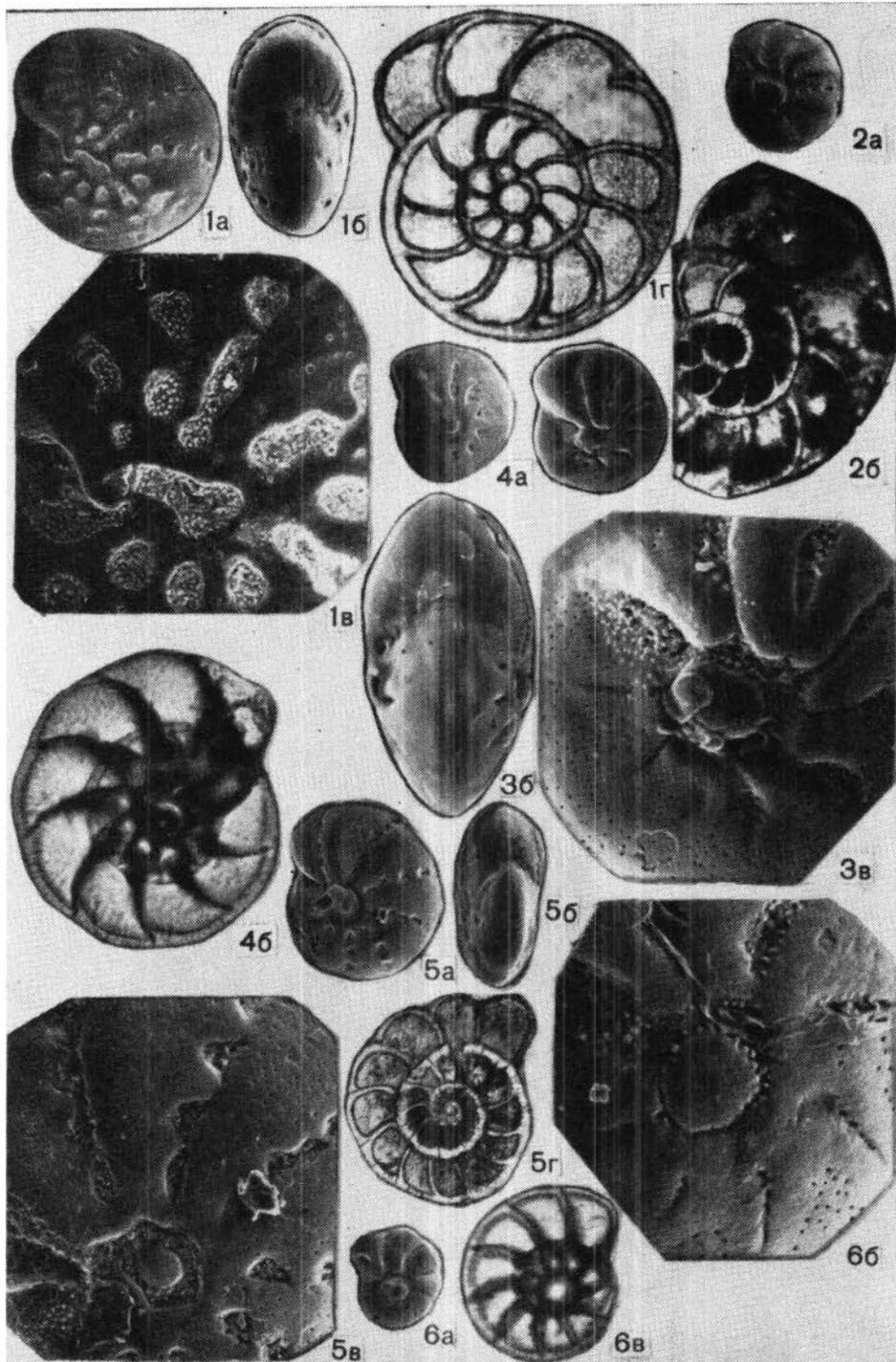


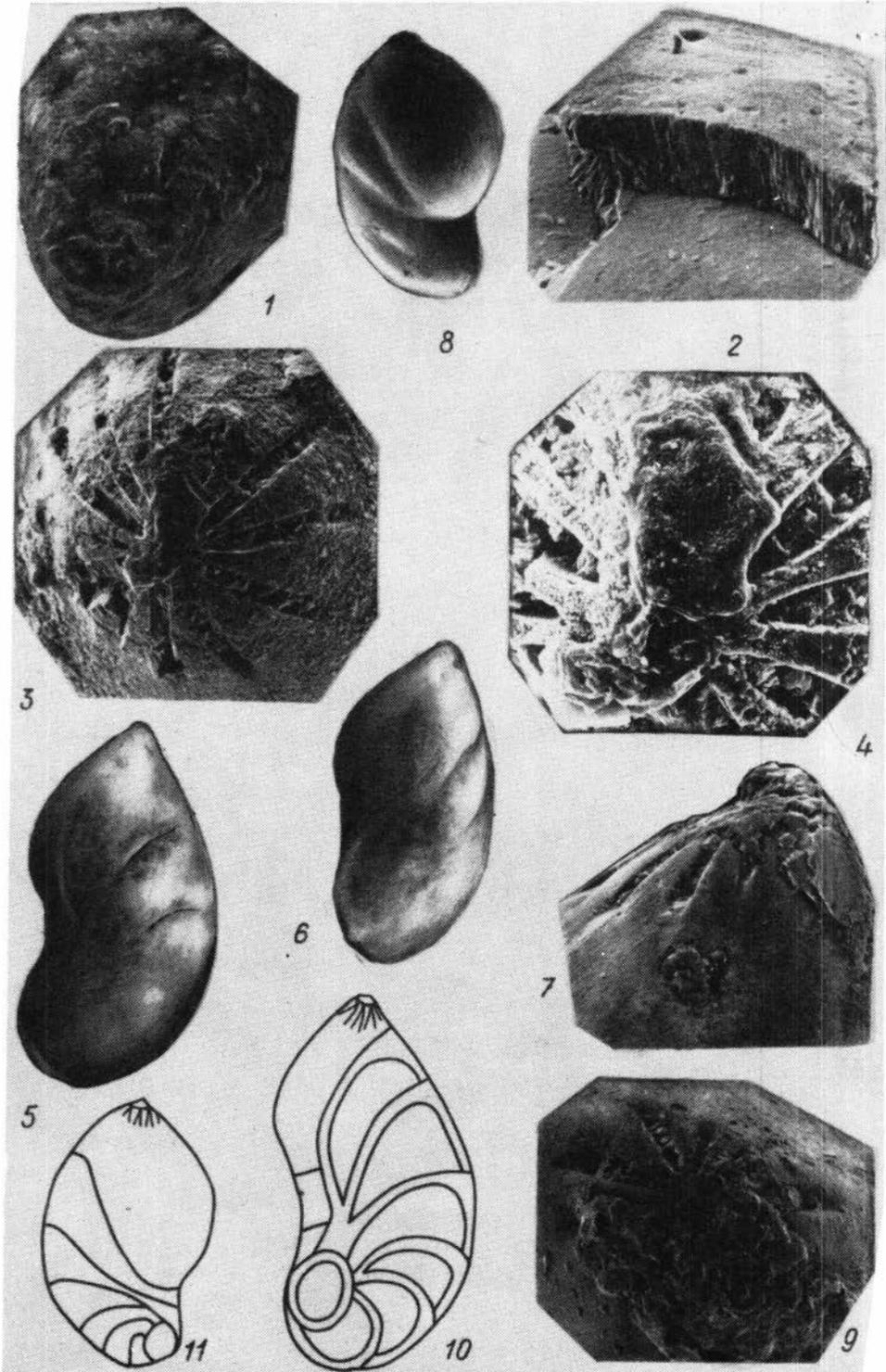


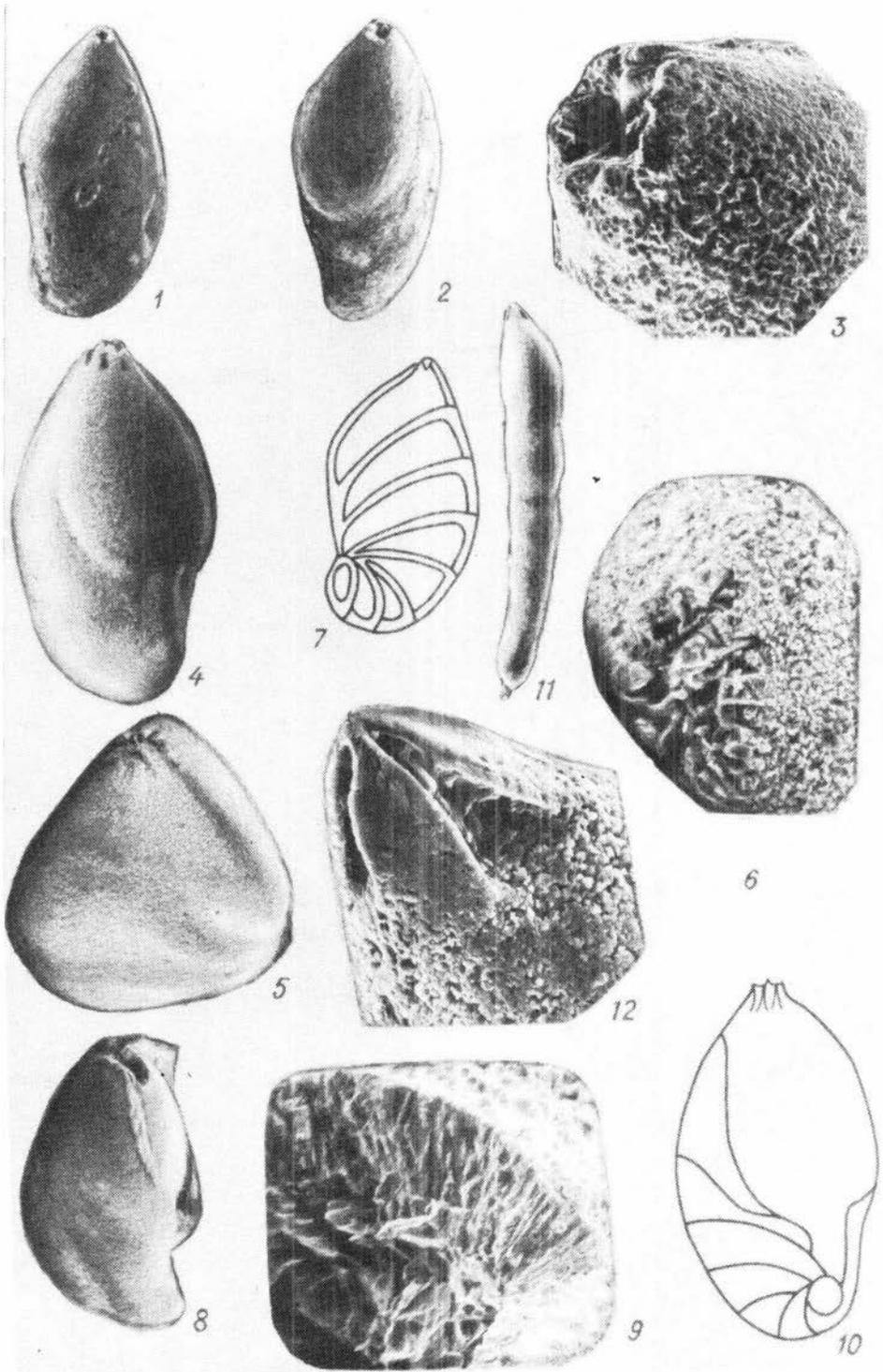


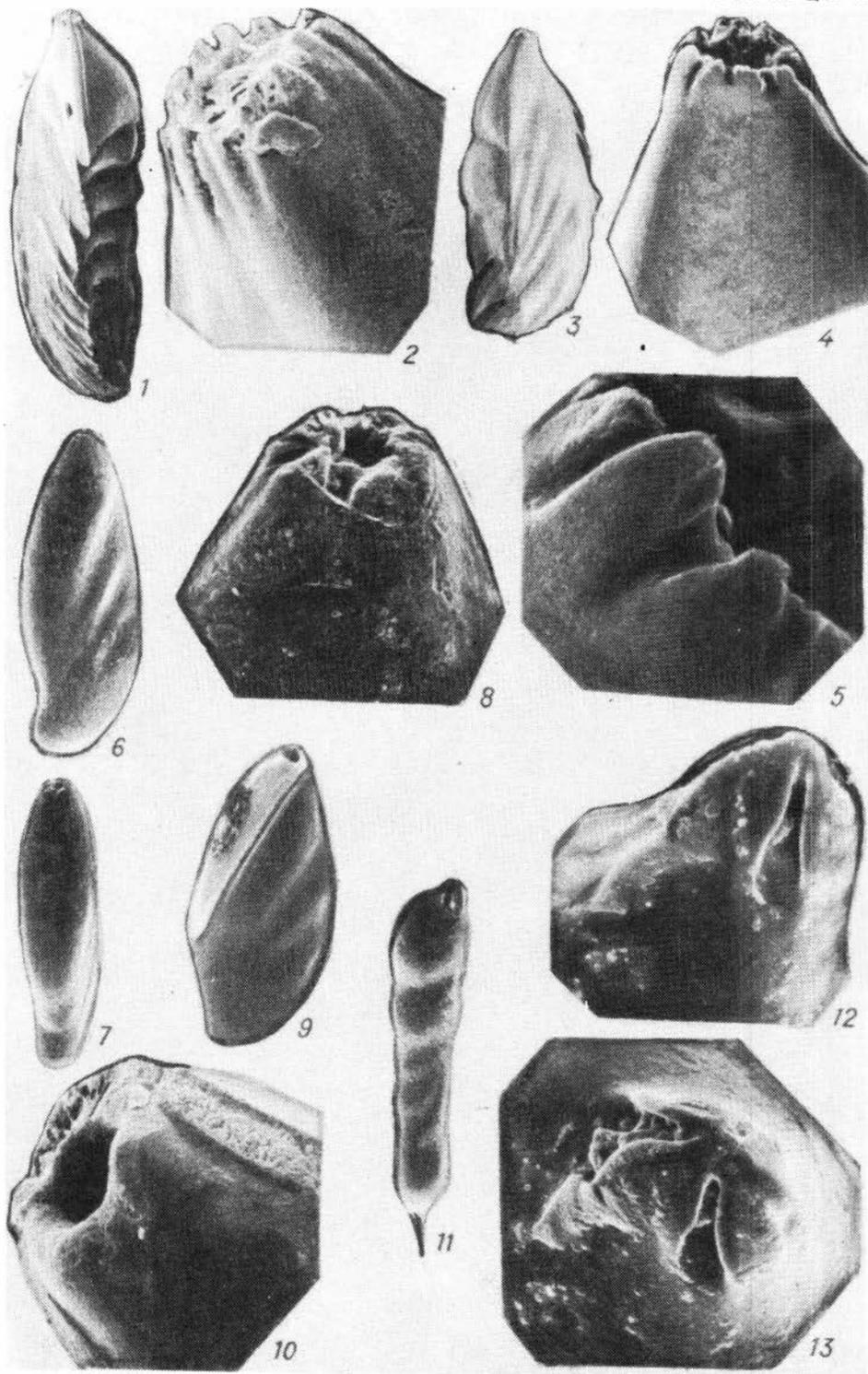




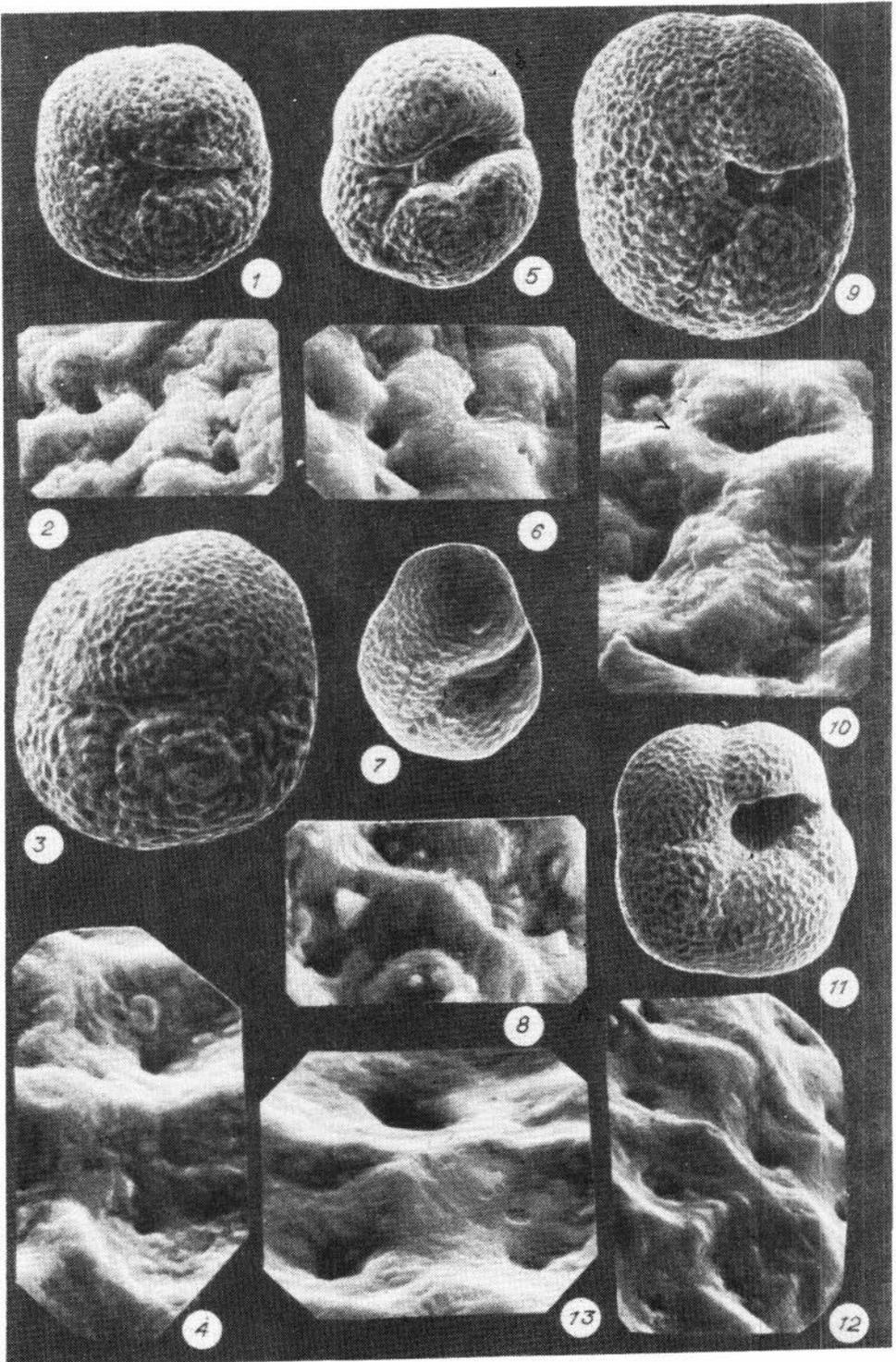


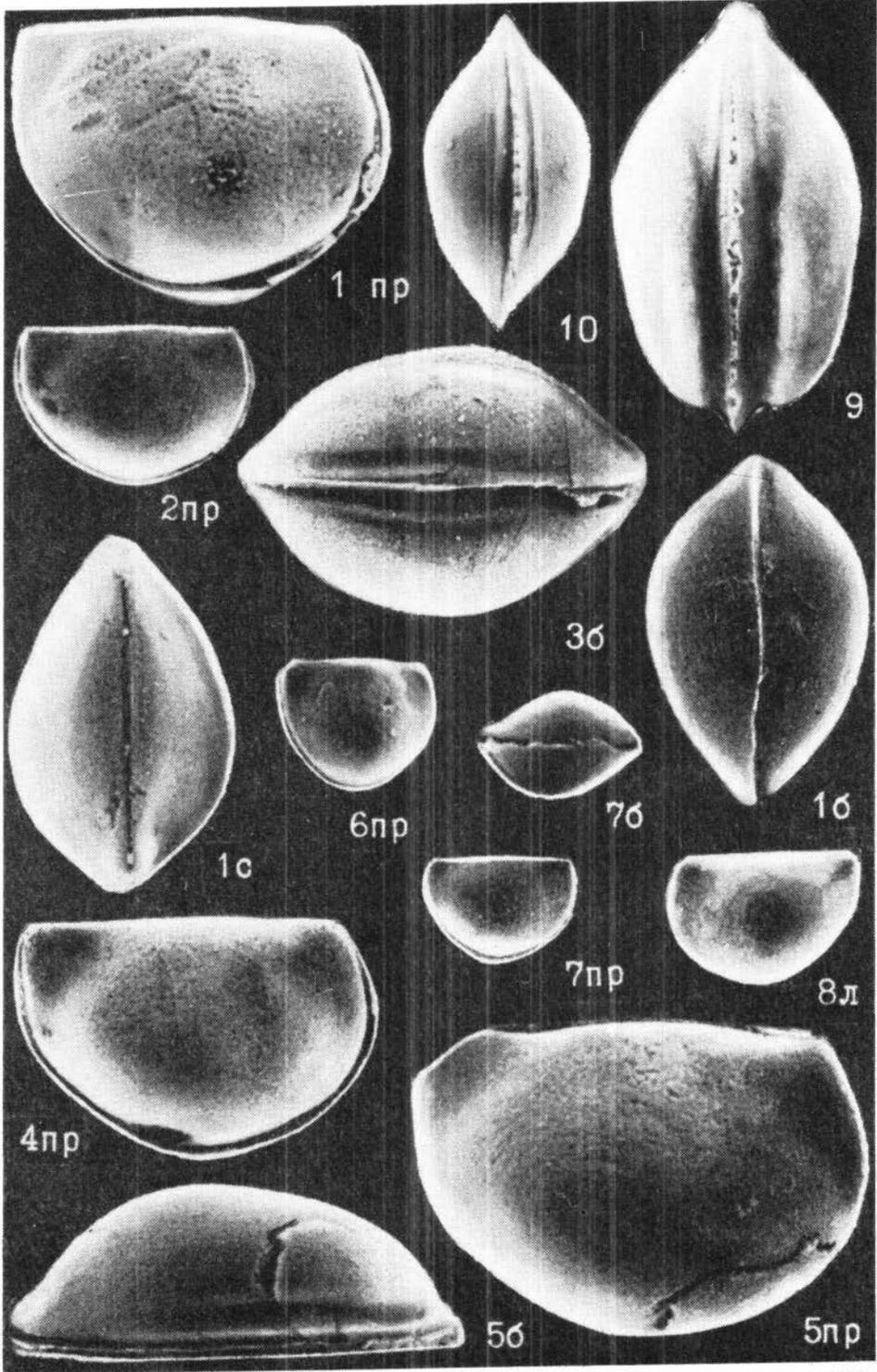


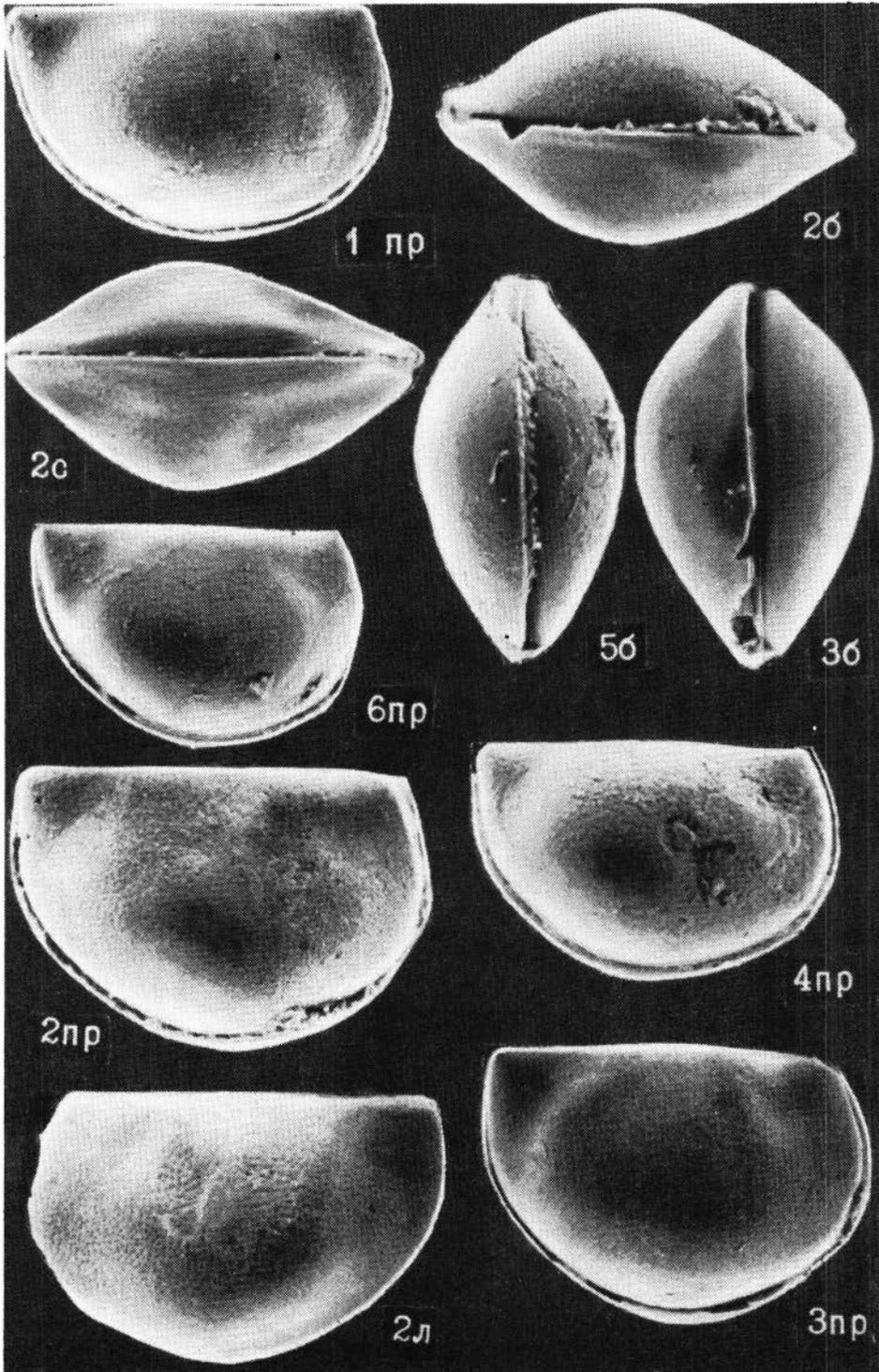












СИСТЕМАТИКА, МОРФОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ
СОВРЕМЕННОЙ И ИСКОПАЕМОЙ МИКРОФАУНЫ

Ответственные редакторы В а л е н т и н а И в а н о в н а
Г у д и н а , А л е к с а н д р В а с и л ь е в и ч К а н ы -
г и н

Утверждено к печати
Институтом геологии и геофизики СО АН СССР

Редактор издательства И.С. Ц и т о в и ч
Художественный редактор М.Ф. Г л а з ы р и н а
Художник А.И. С м и р н о в
Технический редактор Л.Г. Ф и л и н а
Корректоры Е.Н. З и м и н а , В.В. Б о р и с о в а

ИБ № 23348

Сдано в набор 25.06.82.	Подписано к печати 11.03.83.	
МН-07517.	Формат 70x100 1/16.	Бумага типографская № 2.
Офсетная печать.	Усл. печ. л. 9,7 + 1,3 на мел. бумаге.	
Усл.кр. отт. 11,5	Уч. -изд. л. 12,3.	
Тираж 750 экз.	Заказ № 552.	Цена 1-80.

Издательство "Наука", Сибирское отделение. 630099,
Новосибирск, 99, Советская, 13.

4-я типография издательства "Наука". 630077,
Новосибирск, 77, Станиславского, 25.

Систематическое положение и ранг фораминифер. Ми х а л е - в и ч В.И. Систематика, морфология и экология современной и ископаемой микрофауны. - Новосибирск: Наука, 1983.

На основании рассмотрения новых данных по цитологии и жизненным циклам фораминифер, строению их ядерного аппарата, митохондрий, псевдоподий, гамет обосновывается повышение ранга этой группы до подтипа; рассматриваются возможные пути происхождения всего таксона от близких к *Nartophyta* жгутиковых форм. Предлагается новая система фораминифер, в которую входят три надкласса, четыре класса, шесть подклассов, шесть надотрядов и тридцать отрядов. В основу выделения надклассов положен химический состав стенки (органическая целиком, органическая с кремневым цементом, органическая с известковым цементом). При выделении классов учитывается глубокий цитологический план строения организмов. Отличительными признаками подклассов и надотрядов считаются более частные детали строения стенки раковин (агглютинированная или полностью секреторная стенка для подклассов и тип кристаллизации секреторной стенки для надотрядов). В основу разграничения отрядов положен тип строения раковины и расположение камер.

Ил. 13, библиогр. 41.

УДК 563.12:551.763.3

К ревизии позднемеловых планктонных фораминифер семейства Marginotruncanidae. М а с л а к о в а Н.И. Систематика, морфология и экология современной и ископаемой микрофауны. - Новосибирск: Наука, 1983.

Дается ревизия семейства *Marginotruncanidae* Pessagno, 1967, выделенного в составе двух родов: *Marginotruncana* Hofker, 1956 и *Whiteinella* Pessagno, 1967. Предлагается род *Marginotruncana* включить в состав семейства *Globotruncanidae* Brotzen, 1942. Род *Whiteinella* ограничивается видами, имеющими приостренный непористый периферический край раковины, и помещается в семейство *Globotruncanellidae* (= *Abathomphalidae*). Выделен новый род *Hedbergellita*, сходный по характеру периферического края с хедбергеллами, а по строению устья с вайтнеллами; род отнесен к семейству *Rugoglobigerinidae*. Глоботрунканиды, которые автор ранее рассматривала в ранге семейства [Маслакова, 1978], повышаются до надсемейства.

Табл. 1, библиогр. 18.

Критерии выделения родов фораминифер подсемейства Spiroplectammininae Cushman, 1927 (сем. Textulariidae). Кпсельман Э. Н. Систематика, морфология и экология современной и ископаемой микрофауны.— Новосибирск: Наука, 1983.

Приводятся имеющиеся в настоящее время в литературе и по наблюдениям автора противоречивые данные о микроструктуре стенки раковин и наличии пор у представителей семейства Textulariidae. Эти признаки использовать в качестве родовых, по мнению автора, преждевременно. В связи с чем подчеркивается таксономическое значение таких морфологических признаков, как строение спирально-плоскостного отдела, формы раковины и ее поперечного сечения. Эти черты, рассмотренные комплексно, позволяют выделять роды в подсемействе Spiroplectammininae. Для семейства Textulariidae рекомендуется терминология ряда морфологических признаков, способствующая единообразию при описании таксонов этого семейства. Даны схемы определения количественных признаков, для оценки которых устанавливаются градации.

Ил. 9, табл. 1, библиогр. 33, фототабл. 2.

УДК 563.12 : 551.76/77 (46+57)

Строение стенки раковин милиолид и ее биофункции. Саидова Х. М. Систематика, морфология и экология современной и ископаемой микрофауны.— Новосибирск: Наука, 1983.

Поверхностный слой стенки (крустулы) раковин милиолид имеет отверстия низшего, среднего и высшего порядка, несущие газообменные функции. Строение крустулы определяется температурой придонных вод и насыщенностью их растворенным кальцитом. В холодных водах, недосыщенных кальцитом, у раковин милиолид плотная сплошная крустула, предохраняющая внутренние слои стенки от растворения. В теплых, насыщенных кальцитом водах, они могут иметь разряженную крустулу, покрывающую 50—60% поверхности раковины.

Библиогр. 21, фототабл. 2.

УДК 536.125.4 (98)

Морфология и таксономия арктических и boreальных четвертичных фораминифер рода Retroelphidium Voloshinova, 1970. Гудина В. И., Левчук Л. К. Систематика, морфология и экология современной и ископаемой микрофауны.— Новосибирск: Наука, 1983.

Обосновывается разделение арктических и boreальных четвертичных ретроэльфидиумов на несколько видов. Для каждого из них выявлены морфологические различия представителей полового и бесполового поколений. В развитии ретроэльфидиумов в течение четвертичного периода намечены две группы видов: первая включает виды (*R. subclavatum*, *R. hyalinum*, *R. propinquum*, *R. clavatum*), для которых характерно наряду с другими признаками присутствие пупочной шишки (монотипной или в виде отдельных гранул) на раковинах обоих поколений. В одной из линий развития этой группы отмечается тенденция к эволюции раковины; вторая группа видов (*R. obesum*, *R. atlanticum*, *R. boreale*, *R. arabarensis*) имеет пупочную шишку только на раковинах бесполового поколения. У видов обеих групп различные экологические и возрастные характеристики, что важно для определения возраста отложений и восстановления условий палеосреды. Описано 7 видов, один из них новый.

Ил. 1, табл. 6, библиогр. 23, фототабл. 3.

УДК 563.12+551.733 (571)

Позднеюрские фораминиферы из семейства Nodosariidae в Сибири. Иванова Е. Ф. Систематика, морфология и экология современной и ископаемой микрофауны.— Новосибирск: Наука, 1983.

Дано описание новых видов фораминифер семейства Nodosariidae из отложений кимериджа Западной Сибири (Приполярное Зауралье). Приведены дополнительные сведения о роде *Dainitella*, уточнено значение таксономических признаков и объем этого рода. Охарактеризованы экологические условия обитания некоторых представителей подотряда в бассейне кимериджского века.

Табл. 1, библиогр. 11, фототабл. 3.

УДК 562.569 : 563.125 (571.1)

О развитии палеозойских фораминифер рода *Endochernella* (Foraminifera).
 Богущ О. И. Систематика, морфология и экология современной и ископаемой микрофауны.— Новосибирск: Наука, 1983.

Приведены результаты изучения представителей рода *Endochernella* из верхнетурнейских и нижневизейских отложений Сибири. Различия в толщине и степени дифференциации стенки, особенности септации и форм камер, изменение размеров позволяют говорить о присутствии в сибирских разрезах трех видов эндочернелл, находящихся на различных ступенях развития. Приводятся описания видов *Endochernella chernyshinelliformis* (Lipina), *E. quaesita* (Ganelina) и нового вида *E. postquaesita* Bogush sp. nov.

Ил. 1, библиогр. 8, фототабл. 1.

УДК 563.125.3 (261/263) : 551.891/896

О трех морфологических формах планктонного вида *Globigerina pachyderma* (Ehrenberg).
 Гольберт Т. А., Троицкая Т. С., Фурсенко К. Б. Систематика, морфология и экология современной и ископаемой микрофауны.— Новосибирск: Наука, 1983.

Изучение вида *G. pachyderma* s. l. из осадков Северной Атлантики с применением электронного сканирующего микроскопа позволило подтвердить правильность деления его на три самостоятельных вида. Плотнотвердые четырехкамерные в последнем обороте, квадратные по контуру *G. pachyderma* s. s.; четырехкамерные, но у которых последняя камера несколько вытянута и больших размеров — *G. styrophila* Bergman; пятикамерные более крупные раковины с лопастным краем отнесены к самостоятельному виду *Globigerina* sp. A (по И. Херман) или *G. pachyderma* f. 3 (по Г. Келлер). Установлено, что соотношение этих видов в комплексе меняется по разрезу. В осадках межледниковья (вюрм — 2) преобладают *G. styrophila* и *Globigerina* sp. A: около 70%; в период оледенения — *G. pachyderma*: до 84%; в голоцене отмечается общее сокращение всех видов этой холодноводной группы (до 60%), где *G. pachyderma* составляет всего 20%. В современных осадках региона этот вид сокращается до 9%.

Ил. 1, табл. 2, библиогр. 7, фототабл. 1.

УДК 565.393

О функциональном и таксономическом значении расчлененности раковин палеозойских остракод.
 Каньгин А. В. Систематика, морфология и экология современной и ископаемой микрофауны.— Новосибирск: Наука, 1983.

Обосновывается морфофункциональная интерпретация борозд и лопастей у представителей палеозойского отряда остракод Palaeosorida. Борозды и лопасти рассматриваются как важные биологические элементы раковин, тесно связанные с расположением конечностей и мускульного аппарата животных. Тесная коррелятивная связь их друг с другом подтверждается онтогенетическими данными.

Ил. 5, библиогр. 9.

УДК 565.33+551.733 (235)

Распространение и изменчивость вида *Ochescaphella altaica* Pol. (Ostracoda) в силуре Горного Алтая.
 Базарова Л. С. Систематика, морфология и экология современной и ископаемой микрофауны.— Новосибирск: Наука, 1983.

Анализируется диапазон индивидуальной изменчивости морфологических признаков остракод *Ochescaphella altaica*, рассматривается географическое и стратиграфическое распространение этого вида. Выявлена широкая фенотипическая изменчивость размеров (толщина, длина, высота, длина спинного края) и формы раковин. Установлено широкое распространение вида в венлокских (чагырская свита), лудловских (куймовская и черноануйская свиты) отложениях на Горном Алтае.

Ил. 3, библиогр. 3, фототабл. 2.