

УДК 551.733.1:564.8

НОВОЕ ПОДСЕМЕЙСТВО СТРОФОМЕНИД ANECHOPHRAGMINAE ИЗ ОРДОВИКА ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2013 г. А. А. Мадисон

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: sunnyannmad@yahoo.com

Поступила в редакцию 26.12.2011 г.

Принята к печати 28.12.2011 г.

По особенностям внутреннего строения спинной створки выделяется новое подсемейство строфоменид *Anechophragminae*. У представителей подсемейства замочный отросток отсутствует на всех стадиях развития, на его месте находится высокая пластина, образованная сросшимися прямочными гребнями и служащая для прикрытия отверстия для выхода ножки. К семейству отнесены два рода: *Anechophragma* Neuman, 1976 и *Biseptata* gen. nov. с видом *B. briani* sp. nov. из среднего ордовика Ленинградской области. Прекрасная сохранность материала позволила подробно изучить внутреннее и внешнее строение *A. garum* и *B. briani* на разных возрастных стадиях. Род *Anechophragma* принимается в составе двух видов: *A. garum* Neuman, 1976 и *A. alexandrae* (Andreev, 1993).

DOI: 10.7868/S0031031X1301008X

В настоящее время отряд *Strophomenida* Öpik, 1934 подразделен на два надсемейства: *Strophomenoidea* и *Plectambonitoidea*; система отряда была разработана Дж. Ронгом и Л. Коксом (Cocks, Rong, 1989; Rong, Cocks, 1994). Основным признаком для выделения надсемейств послужило строение замочного отростка: у строфоменоидей он двухлопастной, а у плектамбонитоидей — либо простой (в виде пластины), либо трехлопастной, либо трехлопастной нависающий (подрезанный) (Cocks, Rong, 1989). Дополнительными признаками при выделении семейств служат наличие или отсутствие бемы и боковых септ. В настоящее время выделяется 10 семейств плектамбонитоидей: *Plectambonitidae* Jones, 1928, *Taffiidae* Schuchert et Cooper, 1931, *Vimuriidae* Cooper, 1956 с простым замочным отростком, *Syndielasmatidae* Cooper, 1956, *Leptellinidae* Ulrich et Cooper, 1936, *Gorudiidae* Cocks et Rong, 1989, *Leptestiidae* Öpik, 1933 с трехлопастным замочным отростком, и *Xenambonitidae* Cooper, 1956, *Hesperomenidae* Cooper, 1956, *Sowerbyellidae* Öpik, 1930 с нависающим (подрезанным) замочным отростком. В настоящей статье описывается среднеордовикская группа строфоменид, которая, по мнению автора, должна быть отнесена к семейству *Sowerbyellidae*, хотя по строению своего кардиналия она не полностью соответствует ныне принятому диагнозу семейства.

Материал был получен из промывок глин среднего ордовика (верхний волховский и нижний кундаский подгоризонты) из разреза на р. Лыбна Ленинградской области (рис. 1). Коллекция включает около сотни раковин и открытых спинных и брюшных створок хорошей сохранности (хотя часто с обломанными краями), находящихся на раз-

ных возрастных стадиях. Изученные строфомениды отнесены к двум родам, один из которых, *Biseptata*, новый, а другой уже описывался ранее как *Anechophragma* Neuman, 1976 и *Ujukella* Andreev, 1993 (Neuman, 1976; Андреев, 1993; Egerquist, 1999). *Anechophragma* представлен в коллекции несколькими сотнями экземпляров *A. garum* преимущественно из нескольких глинистых прослоев верхнего волховского подгоризонта. Выше по разрезу, в кундаском горизонте, этот вид не встречен ни разу, хотя он указывается оттуда другими исследователями как *Ujukella fastigata* (Hansen, Harper, 2003). *Biseptata briani* gen. et sp. nov. был найден только в одном глиняном прослое нижнего кундаского подгоризонта. Обоснование возраста дается по А.В. Дронову (Dronov, 1997).

Коллекция хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН, № 4921.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

В 1961 г. М. Рубель описал *Eostrophomena? fastigata* из среднего волховского подгоризонта Ленинградской области по наружному строению двух брюшных створок (Рубель, 1961). Створки маленькие (ширина 5–6 мм), трапециевидные, покрытые мелкими ребрышками с двумя четко выделяющимися толстыми ребрами. Другие детали наружного и внутреннего строения остались неизвестными.

В 1976 г. Р. Нейман (Neuman, 1976) в статье, посвященной ордовикским брахиоподам Ньюфаундленда, среди других новых таксонов описал два рода: *Caluptolepta* Neuman, 1976 с одной септой в середине спинной створки и отдельными от замочного отростка прямочными гребнями, и

Anechophragma Neuman, 1976 с видом *A. garum* Neuman, 1976 из отложений позднего аренига Канады, представленным в его коллекции пятью внутренними и наружными отпечатками створок удовлетворительной сохранности. Последний род и вид характеризуются следующими признаками: раковина маленькая, до 11 мм шириной, равномерно покрытая мелкими ребрышками, без более толстых выделяющихся ребер; брюшная створка: зубные пластины очень короткие, мускульное поле слабо выражено, имеется миофрагма, периферический ободок высокий, хорошо развит; спинная створка: простой (т.е. однолопастной) замочный отросток в виде пластины слит с загибающимися к заднему краю брахиофорами, в середине створки две слитые септы образуют высокий и широкий срединный гребень с продольным углублением, хорошо развита платформа.

В 1993 г. Д.А. Андреев описал род *Ujukella* с двумя новыми видами, *U. alexandrae* и *U. minima*, из лланвирнского яруса (средняя часть малиновской свиты; возможно, пограничные отложения среднего и верхнего ордовика) Тувы, который отнес к надсемейству *Plectambonitoidea*, семейству *Sowerbyellidae*, подсемейству *Sowerbyellinae* по следующим признакам: наличие трехлопастного подрезанного замочного отростка, бемы и боковых септ, ограничивающих бему с двух сторон (Андреев, 1993, с. 50). Согласно описанию, *U. alexandrae* отличается от *U. minima* большими размерами, более широкой раковиной, а также наружной скульптурой, представленной у *U. alexandrae* однородными ребрышками и двумя крупными ребрами, а у *U. minima* количество основных ребер от двух и больше; также заметны различия в строении бемы. Однако по изображениям хорошо заметно, что род *Ujukella* очень сходен с родом *Anechophragma* и отличается от последнего только чуть меньшими размерами раковины (около 3–5 мм), покрытой мелкими ребрышками с двумя выделяющимися более крупными ребрами, и наличием маленьких отпечатков аддукторов и дидукторов в центре брюшной створки; внутреннее строение спинной створки полностью совпадает с *Anechophragma*.

В 1999 г. Е. Егерквист (Egerquist, 1999) проводит ревизию рода *Ujukella*. Она сравнивает *Ujukella* и *Anechophragma*, признает оба рода наиболее близкими родственными формами, сводит *U. minima* в синонимику *U. alexandrae* (так как считает ее возможной ювенильной формой последней), а также подробно описывает *U. fastigata* (Rubel) из отложений среднего и верхнего подгоризонтов волховского горизонта Ленинградской области. Егерквист не стала выделять обнаруженную ею форму в новый вид, так как сочла внешнее строение и размеры ее брюшной створки сходными с *Eostrophenomena? fastigata* Rubel. Егерквист отмечает незначительные различия в строении *U. fastigata* и *U. alexandrae*, но все-таки принимает их как самостоятельные виды исходя из разницы в распростра-

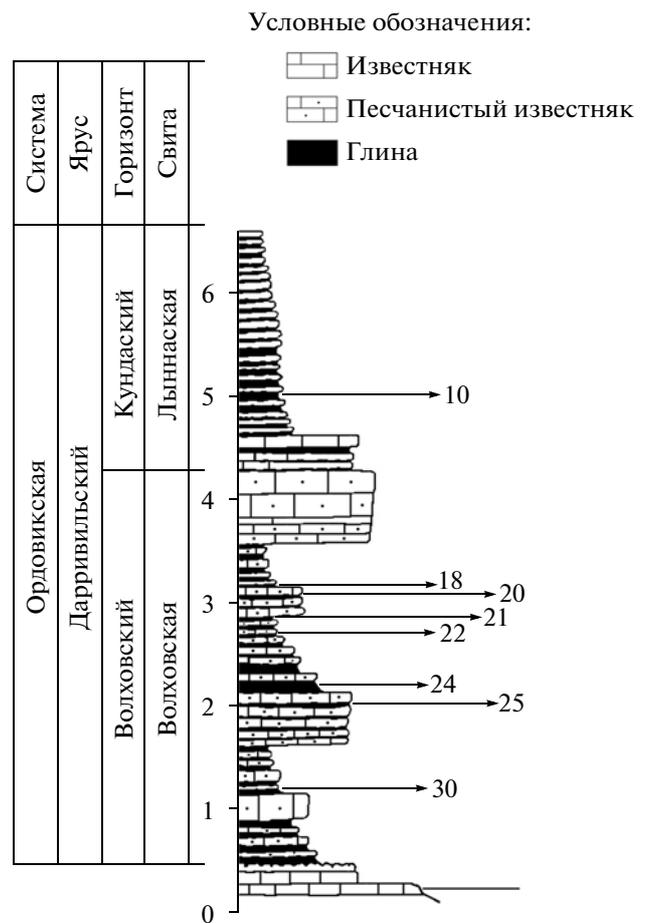


Рис. 1. Находки *Anechophragma garum* Neuman и *Biserpata briani* sp. nov. в разрезе на р. Лыне; разрез дается по Дронову, 1997; цифрами около слоев отмечены номера промывок.

нении. Егерквист отнесла к роду *Ujukella* еще две формы: *U. sp.* из кундаского горизонта о. Эланд и *U.? geometrica* из верхнего кундаского подгоризонта Ленинградской области под вопросом, так как эти формы известны только по наружному строению брюшных створок (мелкие, округло-трапециевидные, покрытые мелкими ребрышками, с двумя выделяющимися большими ребрами); внутреннее строение для них неизвестно.

В 2000 г. Кокс и Ронг (Cocks, Rong, 2000) сводят *Anechophragma* и *Ujukella* (а заодно и *Yuanbaella* Fu, 1982) в синонимику к *Calypptolepta*, семейство *Grogrudiidae*, характеризующееся простым трехлопастным замочным отростком. В диагнозе рода они указывают, что в спинной створке срединная септа может быть как цельной, так и разделенной на две отдельных септы.

Также необходимо отметить существование в среднем и верхнем ордовике нескольких родов мелких (ширина около 1 см) строфоменид со сходным внутренним строением спинной створки, отличающихся в первую очередь тем, что их замочный отро-

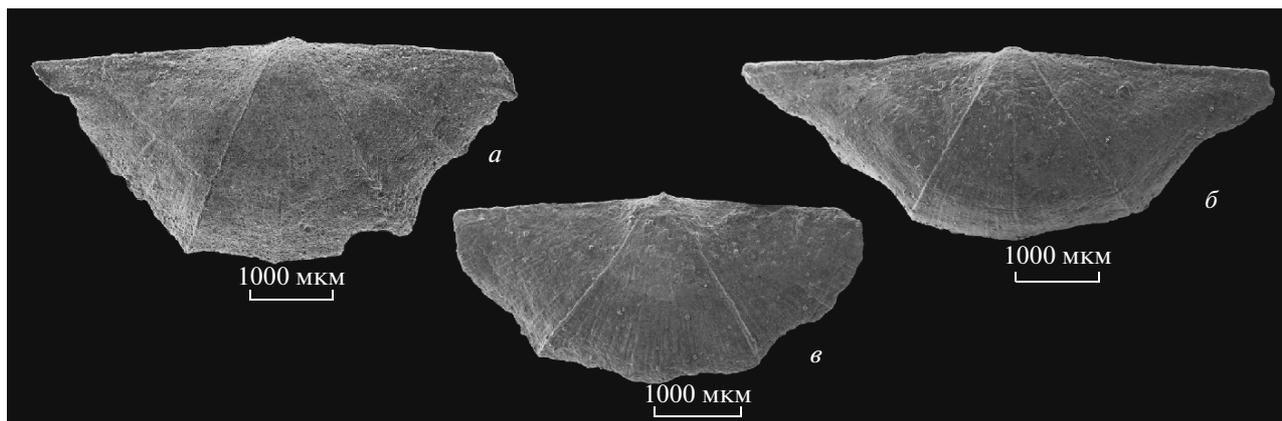


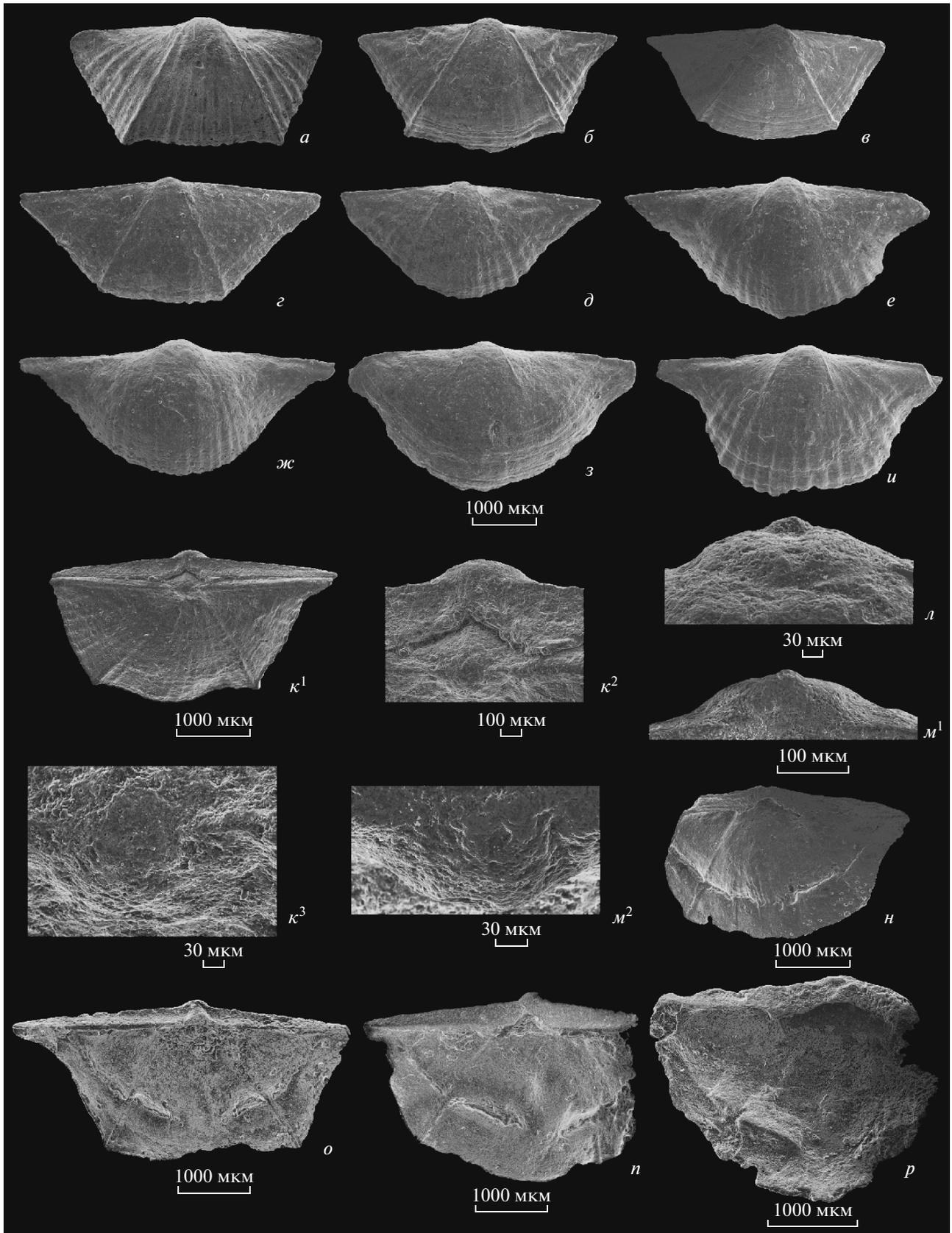
Рис. 2. *Lynnica fragilis* Madison, 2012, брюшные створки снаружи: *a* – экз. ПИН, № 4921/67, *б* – голотип ПИН, № 4921/525; *в* – экз. ПИН, № 4921/539; Ленинградская обл., р. Лынна, обрыв левого берега в 0.5 км от впадения в р. Сясь; средний ордовик, нижний подгоризонт кундаского горизонта.

сток хорошо развит и расположен отдельно от прямочных гребней, что, возможно, свидетельствует об ином генезисе замочного отростка. Это *Tetraodontella biseptata* (Jaanusson, 1962) из низов верхнего ордовика Швеции с маленькой, покрытой мелкими ребрышками с пятью выделяющимися большими ребрами раковины (ширина 8 мм); брюшная створка с сердцевидным мускульным полем, двумя мощными септами и мантийными отпечатками; в спинной створке простой трехлопастной замочный отросток, расположенный отдельно от прямочных гребней, две мощные срединные объединенные септы, маленькие боковые септы, разделяющие отпечатки аддукторов (т.е. слитые септы – не для аддукторов), и платформа. Известны также китайские виды *Yuanbaella truncata* (Fu Li-pu, 1975), *Calypsolepta chengkouensis* (Xu, Rong et Liu, 1974) и *C. huanghuaensis* (Chang, 1983), которые по своему наружному и внутреннему строению очень сходны с *Anechophragma*, за исключением кардиналия: их замочные отростки отличаются по форме и отделены от прямочных гребней, которые резко выступают вперед и не отгибаются к заднему краю. Так как род *Calypsolepta*, согласно первоописанию, характеризуется только одной простой септой в спинной створке, то китайские формы по строению спинной створки не могут к нему относиться; скорее всего, они ближе к *Tetraodontella* Jaanusson, 1962.

ОБСУЖДЕНИЕ

Один из описываемых в настоящей статье родов строфоменид отнесен к роду *Anechophragma* (другой род новый). Хотя у *Anechophragma* наружная скульптура представлена только мелкими однородными ребрышками, а другие авторы указывали два сильно выделяющихся ребра на брюшной створке как один из наиболее характерных признаков этой формы, анализ наружного строения вида из нашей коллекции показал высокую видовую изменчивость наружного строения при абсолютно одинаковом внутреннем строении (рис. 3, *a–u*); так что наличие или отсутствие двух больших ребер и сильно оттянутых ушек в этом роде не может считаться признаком даже видового ранга. Также в связи с незначительными морфологическими отличиями (незначительная разница в характере скульптуры раковины и небольшие отличия в форме вентрального мускульного поля), которые скорее являются отличиями видового, а не родового ранга, мы считаем род *Ujukella* младшим синонимом рода *Anechophragma*. Все открытые спинные створки из нашей коллекции имеют слитые прямочные гребни без замочного отростка и хорошо выраженную двоянную срединную септу (а не простую единую септу), поэтому мы считаем роды *Calypsolepta* и *Ujukella* отдельными и самостоятельными. Таким образом, род, назван-

Рис. 3. *Anechophragma rarum* Neuman, 1976: *a–u* – брюшные створки снаружи: *a* – экз. ПИН, № 4921/223, промывка № 30; *б* – экз. ПИН, № 4921/601; *в* – экз. ПИН, № 4921/600; промывка № 24; *г* – экз. ПИН, № 4921/603, промывка № 22; *д* – экз. ПИН, № 4921/618; *е* – экз. ПИН, № 4921/613; *ж* – экз. ПИН, № 4921/619; промывка № 20; *з* – экз. ПИН, № 4921/612; *и* – экз. ПИН, № 4921/611; промывка № 18; *к* – целая раковина, вид со стороны спинной створки, экз. ПИН, № 4921/602: κ^1 – общий вид; κ^2 – центральная часть замочного края; κ^3 – макушка спинной створки с первичноформированной раковинкой; промывка № 24; *л* – первичная раковина на брюшной створке, экз. ПИН, № 4921/607, промывка № 21; *м* – экз. ПИН, № 4921/610: m^1 – первичная раковина на брюшной створке; m^2 – первичная раковина на спинной створке; промывка № 18; *н–р* – брюшная створка изнутри; *н* – экз. ПИН, № 4921/602, промывка № 24; *о* – экз. ПИН, № 4921/205, промывка № 25; *п* – экз. ПИН, № 4921/221; *р* – экз. ПИН, № 4921/220; промывка № 30; Ленинградская обл., р. Лынна, обрыв левого берега в 0.5 км от впадения в р. Сясь; средний ордовик, верхний подгоризонт волховского горизонта.



ный в статьях Андреева (1993) и Егерквист (Egerkvist, 1999) *Ujukella*, в настоящей статье будет называться *Anechophragma*.

Из пограничных отложений волховского и кундаского горизонтов Ленинградской области в настоящий момент известно два вида мелких строфоменид с трапециевидной раковиной, покрытой мелкими ребрышками с двумя выделяющимися крупными ребрами: это *A. ragum* (у других авторов — *Ujukella fastigata*) и *Lynnica fragilis* Madison, 2012; в некоторых случаях представители этих видов из разных родов внешне практически не различимы (см. рис. 2, 3, *a—d*). Поскольку для формы, описанной Рубелем как *Eostrophomena? fastigata*, известно только внешнее строение брюшной створки, и потому не представляется возможным соотносить эту форму с одним из указанных видов, вид *fastigata* предлагается считать *nomen dubium*. Кроме того, форма, описанная Егерквист как *U. fastigata*, по своему внутреннему строению практически неотличима от *A. ragum* и обладает очень высокой изменчивостью наружного строения; их стратиграфическое распространение совпадает или очень близко (верхи аренигского яруса по старой системе); различия в географическом распространении (Ньюфаундленд и Прибалтика) не могут служить достаточным критерием для выделения вида. Поэтому в настоящей статье название *U. fastigata* сведено в синониму к *A. ragum*.

Кроме номенклатурных проблем, есть определенные проблемы в понимании строения кардиналия у этой группы. Нейман описал замочный отросток как простой в виде пластины, Андреев — как подрезанный трехлопастной и отнес род к семейству *Sowerbyellidae*, а Егерквист — как подрезанный однолопастной, и отнесла род к семейству *Leptestidae*, отличающемуся, согласно Коксу и Ронгу (Cocks, Rong, 1989), от совербиеллид наличием простого трехлопастного замочного отростка и отсутствием боковых септ. Таким образом, она принимала семейство в объеме, существовавшем до ревизии Кокса и Ронга. Наша коллекция включает более ста экземпляров хорошей сохранности, находящихся на разных возрастных стадиях. Анализ материала

показал, что у этой группы строфоменид замочный отросток отсутствует на всех стадиях развития (табл. V, фиг. 1–11). То, что у них ранее описывалось как замочный отросток, — это сросшиеся прямочные гребни. Средняя слитая часть прямочных гребней у взрослых особей представляет собой узкую треугольную пластину шириной не более 40 мкм, совершенно не удобную для прикрепления мускулов и, вероятно, служившую только для прикрытия дельтирия. Дидукторы (если они вообще были развиты в этой группе) могли прикрепляться только в углублении под этой пластиной. Из приведенного ниже в систематической части описания видно, что замочный отросток у *A. ragum* отсутствует на всех стадиях развития, причем он не был редуцирован, а, скорее всего, отсутствовал у предковой формы. Возможность более позднего появления замочного отростка в онтогенезе исключается, так как, судя по наличию хорошо развитых круральных оснований и утолщенной бемы, мы имеем дело со взрослыми, хотя и мелкими экземплярами. Аналогичные сросшиеся прямочные гребни имеются и у представителей рода *Sowerbyella* (Madison, 2012), отличие заключается в том, что у совербиелл от внутренних боковых сторон сросшихся прямочных гребней растут две высокие пластины, срастающиеся в язычок и создающие видимость настоящего замочного отростка. Многие совербиеллиды имеют в спинной створке двойную центральную септу и бему, а также сходное с *Anechophragma* наружное строение (форма и небольшой размер раковины, характер скульптуры), но стратиграфически они известны несколько позже, примерно начиная с ухакусского горизонта. На этом основании описываемые здесь роды объединены в подсемейство *Anechophraginae* subfam. nov. в составе семейства *Sowerbyellidae* и, возможно, являются наиболее ранними, предковыми для остальных членов семейства формами.

Ниже приводится описание рода *Anechophragma* с его типовым видом *A. ragum* с учетом новых данных о внутреннем и наружном строении, уточняются их диагнозы и приводится описание возрастных изменений *A. ragum*, а также описывается *Biseptata briani* gen. et sp. nov.

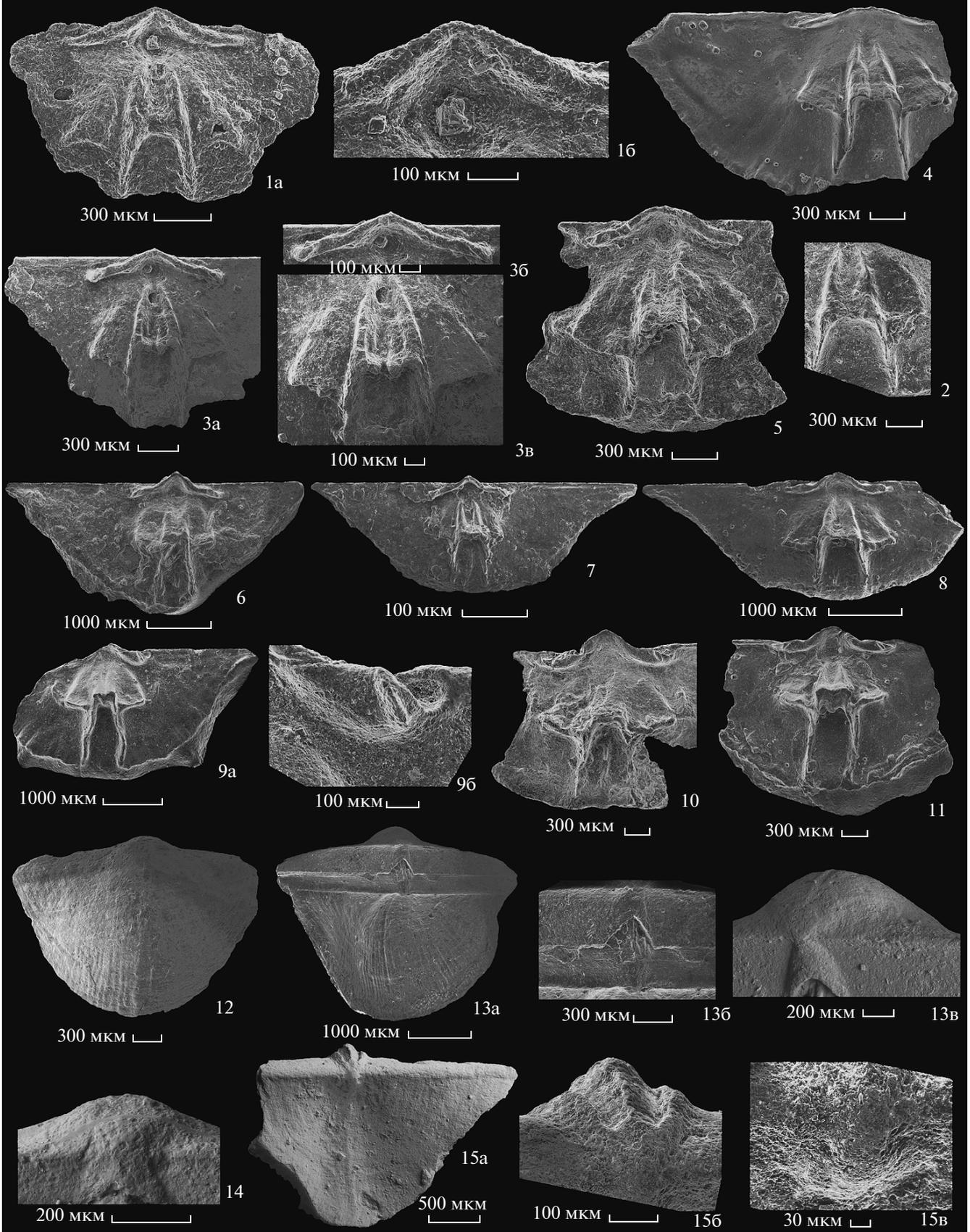
Объяснение к таблице V

Все экземпляры происходят из среднего ордовика Ленинградской обл. (р. Лынна, обрыв левого берега в 0.5 км от впадения в р. Сясь).

Фиг. 1–11. *Anechophragma ragum* Neuman, 1976, стадии развития внутреннего строения спинной створки: 1 — экз. ПИН, № 4921/604: 1a — общий вид; 1б — кардиналий; промывка № 22; 2 — двойная срединная септа, начало роста козырькообразной пластины, экз. ПИН, № 4921/203, промывка № 25; 3 — экз. ПИН, № 4921/608: 3a — общий вид; 3б — кардиналий; 3в — двойная срединная септа и бема; промывка № 21; 4 — экз. ПИН, № 4921/197; 5 — экз. ПИН, № 4921/201; 6 — экз. ПИН, № 4921/204; промывка № 25; 7 — экз. ПИН, № 4921/606, промывка № 22; 8 — экз. ПИН, № 4921/617, промывка № 20; 9 — экз. ПИН, № 4921/198: 9a — общий вид; 9б — прямочный гребень с круральной пластиной; 10 — экз. ПИН, № 4921/196; 11 — экз. ПИН, № 4921/202, промывка № 25; верхний подгоризонт волховского горизонта.

Фиг. 12–15. *Biseptata briani* sp. nov.: 12 — брюшная створка, вид снаружи, экз. ПИН, № 4921/584; 13 — экз. ПИН, № 4921/585: 13a — целая раковина, вид со стороны спинной створки; 13б — центральная часть замочного края; 13в — первичная раковина на брюшной створке; 14 — первичная раковина на брюшной створке, экз. ПИН, № 4921/586; 15 — спинная створка, вид снаружи, экз. ПИН, № 4921/597: 15a — общий вид; 15б — замочный отросток и хилидиальные пластинки; 15в — макушка спинной створки с первичноформированной раковиной; нижний подгоризонт кундаского горизонта, промывка 10.

Таблица V



СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ
О Т Р Я Д STROPHOMENIDA
НА Д С Е М Е Й С Т В О PLESTAMBONITOIDEA
JONES, 1928

СЕМЕЙСТВО SOWERBYELLIDAE ÖRIK, 1930

ПОДСЕМЕЙСТВО ANECHOPHRAGMINAE, SUBFAM. NOV.

Типовой род — *Anechophragma* Neuman, 1976.

Д и а г н о з. Совербиеллиды со сросшимися приямочными гребнями, не несущими дополнительных отростков; ножная трубочка и апикальный форамен отсутствуют; боковые септы плохо выражены.

С о с т а в. Типовой род и *Biseptata* gen. nov.

С р а в н е н и е. Отличается от других подсемейств семейства Sowerbyellidae отсутствием языковидного выроста на сросшихся приямочных гребнях [отсутствием трехлопастного подрезанного замочного отростка по описанию и терминологии Кокса и Ронга (Cocks, Rong, 2000)].

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний ордовик Канады, Прибалтики, Тувы.

Род *Anechophragma* Neuman, 1976

Anechophragma: Neuman, 1976, с. 37.

Ujukella: Андреев, 1993, с. 52; Egerquist, 1999, с. 326.

Calypsolepta (part.): Cocks, Rong, 2000, с. 328.

Т и п о в о й в и д — *A. garum* Neuman, 1976, средний ордовик: Канада; верхи аренигского яруса: Ленинградская область, Швеция, средний и верхний подгоризонты волховского горизонта, конодонтовые зоны *Microzarkodina parva*-*Baltoniodus norrlandicus*; Тува, средняя часть малиновской свиты.

Д и а г н о з. Раковины вогнуто-выпуклые, маленькие, наибольшая ширина приходится на замочный край. Отверстие для выхода ножки прикрыто выпуклым псевдодельтидием и сросшимися приямочными гребнями. В брюшной створке короткие зубные пластины и хорошо развитое субпериферическое кольцо. В спинной створке замочный отросток отсутствует, возможному месту прикрепления аддукторов соответствует хорошо выраженное углубление. Приямочные гребни срastаются непосредственно за углублением. Передние части приямочных гребней несут маленькие круральные основания. Хорошо развиты двойная центральная септа, соединенная козырькообразной пластиной, бема и платформа; есть боковые септы.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, *A. alexandrae* (Andreev, 1993) из Тувы, средняя часть малиновской свиты.

С р а в н е н и е. См. при описании рода *Biseptata* gen. nov.

З а м е ч а н и я. *Eostrophomena?* *fastigata* Rubel, 1961 из среднего подгоризонта волховского горизонта был выделен под вопросом, так как не было известно внутреннее строение, и основной характеристикой вида стала брюшная створка, несущая ха-

рактерные два ребра. На основании этого признака Егерквист (Egerquist, 1999) отнесла эту форму (а также описанные ею из волховского горизонта Ленинградской области образцы) к роду *Ujukella*. По сходному наружному строению она отнесла (под вопросом) к этому же роду форму, описанную С. Куторгой (Kutorga, 1846) из среднего кундаского подгоризонта как *Leptaena geometrica*, которая также имеет два ребра, но при этом остальная поверхность брюшной створки покрыта ребрышками, развитыми гораздо слабее, чем у *A. garum*, а у переднего края хорошо заметны многочисленные линии роста. Однако из кундаского горизонта известен также род *Lynnica* с видом *L. fragilis*, внешне совершенно сходный с *A. garum*, но при этом имеющий совершенно иное внутреннее строение (рис. 2) (Madison, 2012). Т.е., из кундаского и волховского горизонтов Ленинградской области известно как минимум два вида строфоменид, внешне неразличимых, но относящихся к разным родам по своему внутреннему строению. Таким образом, отнесение к роду *Ujukella* форм *L. geometrica* и *E.? fastigata*, известных только по наружному строению, представляется сомнительным. Следовательно, род *Anechophragma* в Прибалтике достоверно известен только из волховского горизонта.

Егерквист (Egerquist, 1999, с. 329) свела *U. minima* Andreev, 1993 в синонимику *U. alexandrae* Andreev, 1993, так как оба вида происходят из одного региона и из одного уровня. Различия между ними она объяснила тем, что *U. minima* являются, скорее всего, ювенильными формами *U. alexandrae*. Эта точка зрения разделяется и в настоящей статье.

***Anechophragma garum* Neuman, 1976**

Табл. V, фиг. 1–11

Anechophragma garum: Neuman, 1976, с. 38, табл. 5, фиг. 22–25.

Ujukella fastigata: Egerquist, 1999, с. 329, рис. 2, 3а–к.

Г о л о т и п — Геологическая служба Канады, GSC 35007, внутренний отпечаток спинной створки и часть внешнего отпечатка; Канада, Ньюфаундленд, о. Нью Уорлд; ордовик, верхи аренигского яруса.

О п и с а н и е (рис. 3). Раковина маленькая, до 10 мм в ширину, обычно около 5 мм (рис. 3, а–к). Замочный край почти прямой; аррея брюшной створки широкая и вогнутая, аррея спинной створки узкая. Макушка брюшной створки низкая, тупая. Ушки оттянуты. Все взрослые экземпляры этого вида имеют шлейф, составляющий, по видимому, около половины длины раковины; перегиб от платформы к шлейфу плавный. Снаружи брюшная створка покрыта мелкими ребрышками; часто бывают развиты два крупных ребра, которые могут быть выражены только в районе макушки, а могут протягиваться от макушки в переднебоковом направлении. В таком случае в местах подхода ребер к переднему краю раковина может быть удлинена двумя флангами и иметь

трапециевидные очертания. На спинной створке скульптура выражена хуже. Хорошо выражены линии роста, около заднего края раковины могут

быть развиты морщины. Дельтирий наполовину прикрыт выпуклым псевдодельтидием, хилидиальные пластины не наблюдались (рис. 3, κ^2).

Размеры в мм:

Экз. №	ширина	длина	Д/Ш	Ширина первичноформированной раковины на брюшной створке	Ширина первичноформированной раковины на спинной створке
4921/223	4	2	0.5		
4921/222	3	1.6	0.5		0.11
4921/610	3.9	1.7	0.4	0.25	0.07
4921/602	4	2	0.5	0.3	0.1
4921/603	4.9	2	0.4	0.27	
4921/613	5.8	2.5	0.4		
4921/611	4.8	2.4	0.5		
4921/619	5	2.2	0.4		
4921/618	4.7	2	0.4		
4921/606	5.2	1.8	0.3		
4921/617	5.5	1.8	0.3		
4921/615				0.23	
4921/607				0.3	

Внутреннее строение *A. gaum* изучалось под электронным сканирующим микроскопом по четырем брюшным и тринадцати спинным створкам.

В брюшной створке зубные пластины очень короткие (рис. 3, *p*); субпериферическое кольцо хорошо развито и утолщено у взрослых экземпляров; оно прерывается в центральной части и там, где снаружи проходят два основных ребра (рис. 3, *n-n*). В середине створки развито продолговатое возвышение размером примерно 500×200 мкм — миофрагма (рис. 3, *n, p*). Часто хорошо сохраняется микроструктура, которая особенно четко выражена в пределах кольца (но не обязательно в местах мускульных отпечатков) и сглажена на самом кольце. Хорошо видны проксимальные концы фибр шириной около 13 мкм.

В спинной створке замочный отросток отсутствует (табл. V, фиг. 1–11). Прямочные гребни соединяются под острым углом в середине заднего края и образуют в месте соединения высокую острую треугольную пластину, прикрывающую нототирий; при этом хилидиальные пластины не наблюдались ни у одного из изученных экземпляров. Боковые концы прямочных гребней отгибаются к заднему краю, а средние части несут короткие круральные пластины, слегка выступающие вперед у наиболее взрослых экземпляров. Перед треугольной пластиной развито углубление, служившее, возможно, местом прикрепления дидукторов. От углубления в переднем направлении отходят две септы [двойная срединная септа по терминологии Кокса и Ронга (Cocks, Rong, 1989)], соединенные сверху козырьковидной пластиной. Бема также образована приподнятыми изогнутыми пластинами. У взрослых экземпляров (табл. V, фиг. 8–10) развиты короткие боковые септы, огра-

ничивающие отпечатки аддукторов. Платформа ограничена хорошо развитым субпериферическим гребнем, после которого начинается перегиб, соответствующий началу шлейфа.

Возрастные изменения. Онтогенез *A. gaum* был прослежен для наружного и внутреннего строения раковины. Наиболее ранние стадии развития представлены отпечатками первичноформированной раковины, которые на брюшной створке соответствуют участкам шириной около 200–300 мкм, отделенным от остальной раковины хорошо выраженным перегибом. Посередине первичноформированной раковины брюшной створки имеется продольная бороздка, оканчивающаяся сзади выступом (рис. 3, *л, м¹*). Строение первичноформированной раковины на спинной створке изучалось по трем экземплярам. Средняя ширина раковины также около 200–300 мкм, она имеет вид гладкого бугорка, несущего посередине углубление диаметром около 30 мкм (рис. 3, *к^{3, м²}*).

В связи с высокой видовой изменчивостью, трудно анализировать развитие формы раковины и скульптуры этого вида. Единственное, что можно утверждать наверняка, это то, что все наиболее маленькие экземпляры имеют более плоскую раковину (так как еще не развит шлейф, всегда начинающийся после достаточно резкого перегиба) и не имеют оттянутых ушек. Наиболее маленький экземпляр из промывки № 20 имеет простую ребристую трапециевидную форму, характерную для более нижних слоев. Что касается внутреннего строения, то надо отметить, что не во всех случаях степень развития внутреннего скелета зависит от размеров створки, т.е. относительно крупные экземпляры могут иметь менее развитые структуры по сравнению с более мелкими особями.

Онтогенез брюшной створки был изучен по четырём экземплярам (рис. 3, *h-p*). Все они имеют хорошо развитое субпериферическое кольцо, которое значительно утолщено у более взрослых экземпляров. Мускульное поле у более молодых экземпляров практически не выражено, у взрослых экземпляров посередине створки имеется миофрагма.

Онтогенез спинной створки был изучен по 13 экземплярам. Размеры для всех экземпляров с необломанными (хотя бы с одной стороны) краями даны в таблице измерений. У экз. № 4921/604, находящегося на наиболее ранней стадии развития, передний и боковые края обломаны, и измерить его не представляется возможным (табл. V, фиг. 1). Зубные ямки узкие, щелевидные, прямочные гребни представлены двумя слегка изогнутыми пластинами, соединяющимися посередине замочного края и начинающими приобретать вид единой треугольной пластины. Эта пластина очень тонкая (только около 24 мкм), и ее форма также не позволяет интерпретировать ее как место прикрепления мускулов. Наибольшая толщина прямочных гребней приходится на передние части (около 70 мкм). Круральные основания на прямочных гребнях отсутствуют. Двойная срединная септа состоит из двух отдельных септ, перемычка между ними только начинает образовываться и очень мало приподнята над дном створки. Бема состоит из двух изогнутых приподнятых пластин и не соединяется с двойной срединной септой.

В дальнейшем продолжается рост перемычки, соединяющей отдельные пластины двойной срединной септы, и расширяется ее контакт с их внутренними боковыми частями (табл. V, фиг. 2). Передний край перемычки начинает отрываться от дна створки и утоньшается. Наиболее интенсивный рост приходится на места соединения с двойной септой. Начинает образовываться ограничивающее платформу субпериферическое кольцо в виде тонкого и низкого гребня.

На следующей возрастной стадии (табл. V, фиг. 3) прямочные гребни утолщаются, слегка удлиняются, но их рост все еще происходит в переднебоковом направлении. Их внутренние соединенные концы, сращенные в единую треугольную пластину, растут в антеровентральном направлении. На боковых концах прямочных гребней есть хорошо выраженные круральные основания. Рост пластины, соединяющей срединные септы, осуществлялся в основном в местах контакта с септами, и она имеет два выступа в передней части. Бема расположена вплотную к двойной срединной септе.

Следующая возрастная стадия (табл. V, фиг. 4) уже имеет срединную двойную септу, бему и субпериферическое кольцо взрослого облика. Единственное отличие состоит в том, что все эти структуры очень тонкие, так как еще нет вторичного утолщения. Прямочные гребни ювенильного облика: они все еще ориентированы в переднебо-

вом направлении, тенденция роста к заднему краю только намечается. Продолжается рост треугольной пластины, образованной прямочными гребнями (табл. V, фиг. 5).

Следующий этап развития включает утолщение бемы, срединной двойной септы, соединяющей ее пластины и субпериферического кольца. Треугольная пластина становится очень высокой и заостренной, начинают образовываться дистальные окончания прямочных гребней, направленных к заднему краю (табл. V, фиг. 6).

Затем продолжается утолщение уже образованных структур, а направленные к заднему краю окончания прямочных гребней становятся более выраженными. Спорадически появляется очень короткая и низкая септа между передними окончаниями двойной септы (табл. V, фиг. 7, 8).

На последней стадии развития появляются маленькие боковые септы по бокам от бемы. Их длина составляет около половины длины бемы. Они почти прямые, ориентированы прямо или под углом к переднему краю (т.е. могут быть скошены к центру, а могут, наоборот, быть направлены немного вбок), но в любом случае их передние концы примыкают к переднебоковому краю бемы. Прямочные гребни длиной около 600 мкм полностью огибают зубные ямки и примыкают к заднему краю. Их окончания после круральные оснований становятся заметно тоньше и ниже, чем в центральной части. Треугольная пластина имеет вид высокого нависающего козырька, под которым расположено углубление, служившее, очевидно, местом прикрепления мускулов (табл. V, фиг. 9–11).

Изменчивость. Все изученные под оптическим и сканирующим электронным микроскопами экземпляры имеют одинаковое внутреннее строение; все отличия во внутреннем строении связаны с разными возрастными стадиями. Только два признака можно отнести к видовой изменчивости: это наличие короткой и низкой срединной септы в передней части спинной створки непосредственно перед платформой, наблюдается примерно в половине случаев независимо от стратиграфического распространения (табл. V, фиг. 7, 8, 10), а также небольшие различия в ориентировке боковых септ. Однако при одинаковом внутреннем строении взрослые экземпляры демонстрируют значительную изменчивость наружного строения и различаются по форме, выпуклости и скульптуре раковины. Раковина может быть почти плоской, иметь трапециевидные очертания и быть покрытой широкими ребрышками с двумя сильно выделяющимися ребрами, а может быть сильно вогнуто-выпуклой, с сильно оттянутыми заостренными ушками и слабо выраженной скульптурой; в последнем случае два основных ребра, которые ранее указывались как один из характерных видовых признаков, очень короткие, развиты только в районе макушки и различимы только под электронным сканирующим микроскопом. Хотя в каждом

Таблица 1. Изменения формы раковины и скульптуры *Anechophragma garum* Neuman в разрезе верхневолховского горизонта на р. Лынне; расположение промывок в разрезе дано на рис. 1

Номер промывки и количество посчитанных экземпляров	Общий вид раковины со стороны брюшной створки	Два больших ребра:	Мелкие ребрышки:	Ушки:
		доходят до переднего края 	покрывают всю раковину 	почти не выделяются 
		только около макушки 	только на шлейфе 	меленькие  сильно оттянуты 
Промывка № 18, 13 экз.				
Промывка № 20, 29 экз.				
Промывка № 21, 13 экз.				
Промывка № 22, 12 экз.				
Промывка № 24, 62 экз.				
Промывка № 25, 17 экз.				

из изученных слоев встречаются раковины разных типов, но все же по преобладающему в слое типу внешнего строения условно можно выделить тенденцию к переходу вверх по разрезу от трапециевидной сильно ребристой плоской раковины к сильно вогнуто-выпуклой, почти гладкой, с оттянутыми ушками (рис. 3, *a-u*). Выпуклость и форма раковины при этом сильно зависят от того, доходят ли большие ребра до переднего края или нет: в первом случае получается более плоская трапециевидная раковина, а во втором раковина становится сильно вогнуто-выпуклой и округлой (за исключением оттянутых ушек). В каждом слое вид обычно представлен раковинами с разными признаками, но морфотипы при этом выделить затруднительно: так, например, раковины, у которых два основных ребра не доходят до переднего края, могут быть полностью покрыты ребрышками, а могут иметь ребрышки только на шлейфе, также у них в различной степени могут быть оттянуты ушки. Поэтому для тех слоев, в которых количество *A. garum*, пригодных для изучения наруж-

ного строения брюшной створки, превысило 10 экземпляров, был произведен процентный анализ следующих признаков (но не морфотипов): 1) два основных ребра – доходят или нет до переднего края; 2) ребрышки – развиты по всей поверхности створки или только на шлейфе; 3) ушки – маленькие, оттянутые, сильно оттянутые с образованием выемки на боковой стороне створки (табл. 1).

М а т е р и а л. Около 160 экз. хорошей сохранности из среднего ордовика, дарривильский ярус, верхний подгоризонт волховского горизонта; Ленинградская область, р. Лынна, левый берег, 0.5 км до впадения в р. Сясь.

Род *Biseptata* Madison, gen. nov.

Н а з в а н и е рода от *bis lat.* – дважды и *septum lat.* – перегородка.

Т и п о в о й вид – *Biseptata briani* sp. nov.

Д и а г н о з. Раковины вогнуто-выпуклые, маленькие, наибольшая ширина приходится на замочный край. Отверстие для выхода ножки закрыто

выпуклым псевдодельтидием, сросшимися приямочными гребнями и зачаточными хилидиальными пластинами. В брюшной створке V-образное мускульное поле. В спинной створке возможному месту прикрепления аддукторов соответствует хорошо выраженное углубление. Приямочные гребни срастаются непосредственно за углублением. Передние части приямочных гребней несут маленькие круральные основания. Хорошо развиты полностью разобшенная двойная центральная септа, бема и платформа.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Новый род отличается от рода *Apeosphragma* формой мускульного поля в брюшной створке и отсутствием козырькообразной пластины, соединяющей двойную центральную септу.

Bisepitata briani Madison, sp. nov.

Табл. V, фиг. 12–15; табл. VI, фиг. 1–12

Название вида в честь Брайана Джонса.

Голотип – ПИН, № 4921/587, целая раковина с частично сломанной брюшной створкой; Ленинградская обл., р. Лынна, обрыв левого берега в 0.5 км от впадения в р. Сясь; средний ордовик,

нижний подгоризонт кундаского горизонта, промывка 10.

Описание (рис. 4). Раковина маленькая, до 5 мм в ширину, обычно около 3 мм (табл. V, фиг. 12, 13). Замочный край почти прямой, ареи широкие и вогнутые. Макушка брюшной створки высокая, тупая. Хорошо развит шлейф, который обычно сохраняется не полностью; в спинных створках шлейф начинался сразу после платформы, граница между ними в спинной створке отмечена перегибом, на который обычно и приходится место слома. Ушки короткие и широкие. У молодых раковин ушки не выражены, и они имеют полукруглые очертания. Снаружи обе створки покрыты мелкими ребрышками; одно среднее ребро на обеих створках немного шире и выше остальных и протягивается от макушки до переднего края. На спинной створке скульптура выражена хуже. Линии роста хорошо развиты по всей поверхности раковины. Дельтирий наполовину прикрыт выпуклым псевдодельтидием и сросшимися приямочными гребнями (табл. V, фиг. 13б). Ноттирий прикрыт сросшимися приямочными гребнями; присутствуют маленькие хилидиальные пластинки (табл. V, фиг. 15б).

Размеры в мм:

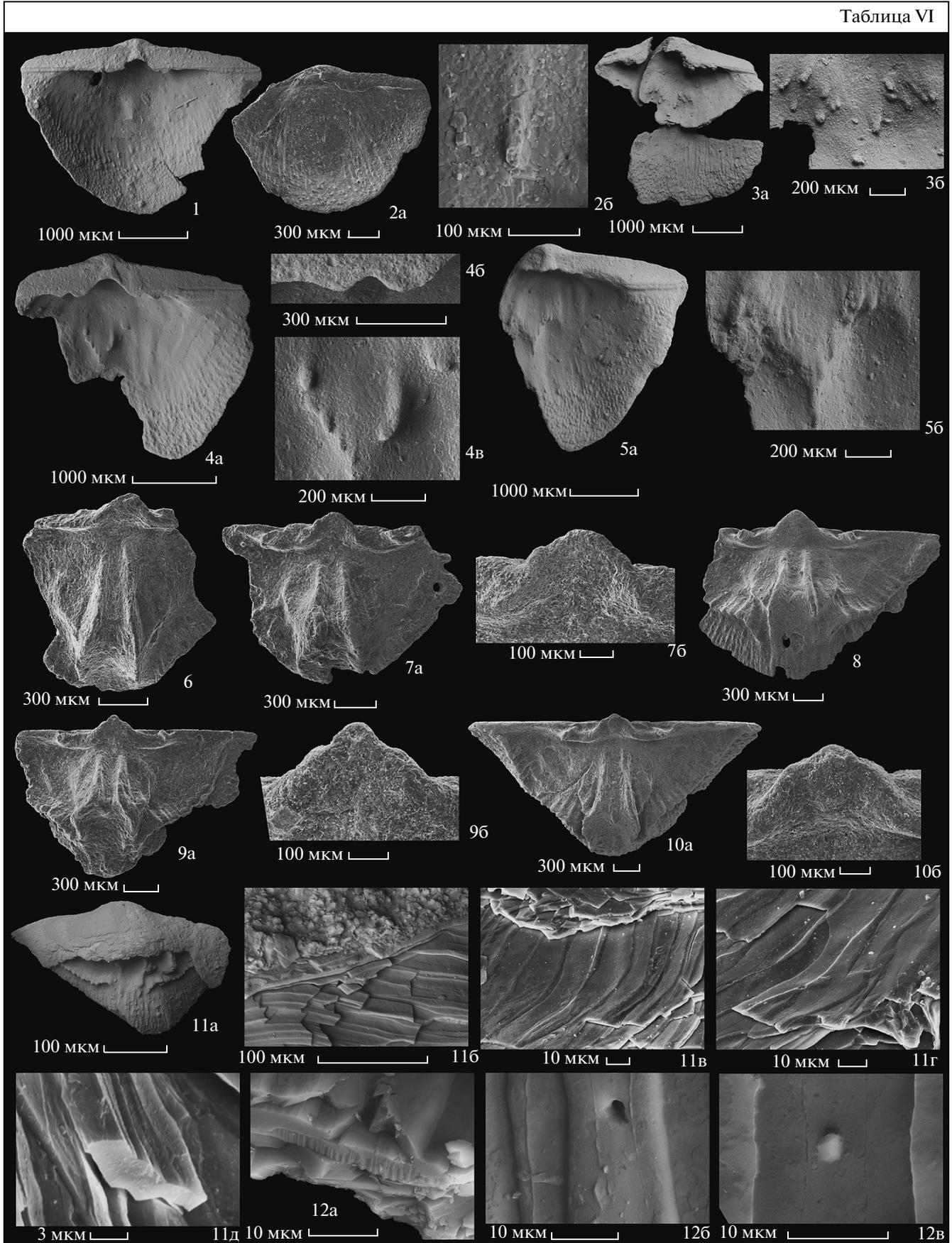
Экз. №	ширина	длина	Д/Ш	Ширина первичноформированной раковины на брюшной створке	Ширина первичноформированной раковины на спинной створке
4921/557	3.4	1.7	0.5		
4921/558	2.9	1.7	0.6		
4921/593	2.5	1.4	0.6		
4921/589	3.2	2.1	0.7		
4921/597	3.3	1.8	0.5		0.07
4921/586	1.3	1.8	1.4	0.17	0.08
4921/585	4.7	3.6	0.8		
4921/584	2.8	1.9	0.7		
4921/583	3.0	2.0	0.7		
4921/585				0.11	0.07

Объяснение к таблице VI

Все экземпляры происходят из среднего ордовика Ленинградской обл. (р. Лынна, обрыв левого берега в 0.5 км от впадения в р. Сясь), нижнего подгоризонта кундаского горизонта, промывка 10.

Фиг. 1–12. *Bisepitata briani* sp. nov.: 1–5 – внутреннее строение брюшной створки: 1 – экз. ПИН, № 4921/589; 2 – экз. ПИН, № 4921/591: 2а – общий вид, 2б – первый бугорок мускульного поля; 3 – экз. ПИН, № 4921/588: 3а – общий вид, 3б – бугорки мускульного поля; 4 – экз. ПИН, № 4921/590: 4а – общий вид, 4б – двойные зубы, 4в – мускульное поле; 5 – экз. ПИН, № 4921/592: 5а – общий вид, 5б – мускульное поле; 6–10 – внутреннее строение спинной створки: 6 – экз. ПИН, № 4921/594; 7 – экз. ПИН, № 4921/595: 7а – общий вид, 7б – кардиналий; 8 – экз. ПИН, № 4921/558; 9 – экз. ПИН, № 4921/593: 9а – общий вид, 9б – кардиналий; 10 – экз. ПИН, № 4921/557: 10а – общий вид, 10б – кардиналий; 11, 12 – микроструктура: 11 – голотип ПИН, № 4921/587: 11а – общий вид раковины с обломанной брюшной створкой, 11б – контакт первичного и вторичного слоев, 11в–11д – фибры; 12 – экз. ПИН, № 4921/591: 12а – отверстие в фибре, 12б – входивший в отверстие бугорок на прилегавшей фибре.

Таблица VI



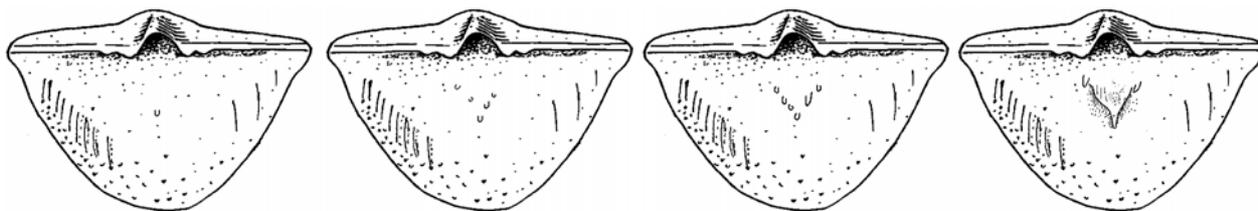


Рис. 4. Схема развития мускульного поля в брюшной створке *Biseptata briani* sp. nov.

Внутреннее строение *B. briani* изучалось под электронным сканирующим микроскопом по пяти брюшным и шести спинным створкам.

В брюшной створке замок представлен двойными зубами (табл. VI, фиг. 4б); зубные пластины на нашем материале не наблюдались, возможно, они отсутствуют. Мускульное поле представлено приподнятой V-образной платформой в середине задней части створки (табл. VI, фиг. 5). На дне створки часто хорошо сохраняется микроструктура. Хорошо видны проксимальные концы фибр шириной около 12 мкм (табл. VI, фиг. 2б). Внутренняя поверхность створки, соответствующая шлейфу, покрыта септулами, в передней части шлейфа переходящими в бугорки. Других структур в брюшной створке нет.

Во всех спинных створках замочный отросток отсутствует (табл. VI, фиг. 6–10). Прямочные гребни соединяются под острым углом в середине заднего края и образуют в месте соединения высокую треугольную пластину, прикрывающую нотирий и частично дельтирий. У взрослых экземпляров место срастания прямочных гребней значительно утолщено (табл. VI, фиг. 10б). Боковые концы прямочных гребней отгибаются к заднему краю, а средние части несут хорошо развитые крупральные пластины, передние концы которых слегка выступают вперед, а задние образуют продолжения, разделяющие зубные ямки пополам, что отвечает двойным зубам в брюшной створке (табл. VI, фиг. 10а). Перед прямочными гребнями начинается двойная срединная септа. Перед шлейфом она становится очень высокой, и ее передние концы расходятся. У взрослых экземпляров между передними концами центральной септы находится очень маленькая септа в виде заостренного уступа (табл. VI, фиг. 9, 10). Бема образована слегка приподнятыми над дном створки пластинами. Мускульные отпечатки в виде продолговатых углублений начинаются перед боковыми окончаниями прямочных гребней и ограничены спереди длинными боковыми септами; передние концы боковых септ соединяются под углом с передними боковыми краями бемя. Платформа ограничена направленным вперед высоким гребнем, края которого собраны в складки. На внутренней части спинной створки, соответствующей шлейфу, развиты септулы.

Микроструктура изучалась по целой раковине с частично обломанной брюшной створкой (табл. VI, фиг. 11а). Снаружи раковина сложена микрокристаллическим первичным слоем толщиной около 5–10 мкм (табл. VI, фиг. 11б). Вторичный слой представлен слегка уплощенными фибрами шириной 10–15 мкм и толщиной 2–3 мкм. Фибры очень плотно упакованы. Поверхность фибр несет продольные швы, образованные на границах с фибрами соседних слоев (табл. VI, фиг. 11б–11д; 12а). Псевдопоры и талеолы отсутствуют (единично встречено отверстие диаметром 2 мкм и соответствующий ему бугорок на прилежащей фибре; табл. VI, фиг. 12б, 12в).

Возрастные изменения. Наиболее ранние стадии развития представлены отпечатками первичноформированных раковин, которые на брюшной створке соответствуют плоским участкам шириной около 150 мкм, отделенным от остальной раковины ступенчатым перегибом (табл. V, фиг. 13в, 14). Первичноформированная раковина на спинной створке выражена хуже, она не отделена перегибом или кольцами гало от брегфической раковины, и за нее был принят выпуклый участок на замочном крае у трех экземпляров (табл. V, фиг. 15в). Средняя ширина первичноформированной раковины около 70 мкм, она имеет вид гладкого продолговатого бугорка.

Несмотря на то, что материал по *B. briani* немногочислен, удалось полностью проследить развитие мускульного поля в брюшной створке и установить некоторые особенности развития структур в спинной створке на поздних стадиях. Онтогенез брюшной створки был изучен по пяти экземплярам. Развитие мускульного поля начинается с появления септулы (в данном случае — высокий удлиненный узкий бугорок с наибольшей высотой на переднем крае) в центре створки. Затем появляются дополнительные бугорки, расположенные в форме буквы “V”. Бугорки начинают сливаться и на последней стадии почти полностью сливаются в V-образную структуру, ограничивающую мускульные отпечатки (табл. VI, фиг. 2б, 3б, 4б, 5б; рис. 4).

Все спинные створки уже имеют характерное для вида строение. Единственные черты, которые удалось наблюдать, касаются вторичного утолщения сросшихся прямочных гребней и развития

дополнительной маленькой септы между окончаниями центральной септы. Прямоочные гребни у наиболее юного из имеющихся образцов имеют одинаковую толщину по всей длине и образуют в месте срастания высокую треугольную пластину. Постепенно место срастания начинает утолщаться и все более выдается в высоту. Именно на стадии начала утолщения треугольной пластины и появляется маленькая септа между передними окончаниями сдвоенной центральной септы.

М а т е р и а л. 17 экз. хорошей сохранности, частично с обломанными краями из типового местонахождения.

* * *

Я искренне благодарна А.В. Дронову (ГИН РАН) за помощь при определении возраста ордовикских брахиопод Ленинградской обл. и Жану Ренбину (Нанкинский палеонтологический институт, Китай) за консультацию по поводу китайских строфоменид и популяционной изменчивости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев Д.А. Новые ордовикские плектамбонитацеи (брахиоподы) из Тувы и Ленинградской области // Палеонтол. журн. 1993. № 2. С. 50–55.
- Рубель М. Новые виды брахиопод семейства Dalmanellidae из лландовери Эстонии // Тр. Ин-та геол. АН ЭССР. 1961. Т. 13. С. 173–186.
- Cocks L.R.M., Rong Jia-yu. Classification and review of the brachiopod superfamily Plectambonitacea // Bull. Brit. Museum Natur. History Geol. 1989. V. 45. P. 77–163.
- Cocks L.R.M., Rong Jia-yu. Order Strophomenida // Treatise on Invertebrate Paleontology. V. 2. Pt. H. Lawrence: Univ. Kansas Press, 2000. P. 216–299.
- Dronov A.V. (ed.). Russian and International Bryozoan Conference “Bryozoa of the World”, A Field Excursion Guide. St. Petersburg: Terra Nostra, 1997. 56 p.
- Egerquist E. Revision of the Ordovician plectambonitoid brachiopod Ujukella Andreev and related genera // GFF. 1999. V. 121. P. 325–332.
- Hansen J., Harper D.A.T. Brachiopod microfaunal distribution through the upper Volkhov-lower Kunda (Lower Ordovician) rocks, Lynna River, St. Petersburg Region // Bull. Geol. Soc. Denmark. 2003. V. 50. P. 45–53.
- Jaanusson V. Two Plectambonitacean brachiopods from the Dalby Limestone (Ordov.) of Sweden // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. 1962. V. 39. № 10. P. 1–9.
- Kutorga S. Ueber das silurische und devonische Schichten-System von Gatschina // Verh. Rus. Kais. Min. Ges. St. Petersburg. 1846. P. 85–139.
- Madison A.A. Formation of cardinal process in Ordovician strophomenids // Paleontol. J. 2012. V. 46. № 12.
- Neuman R.B. Early Ordovician (late Arenig) brachiopods from Virgin Arm, New World Island, Newfoundland // Bull. Geol. Surv. Canada. 1976. V. 261. P. 11–61.
- Rong J.-Y., Cocks L.R.M. True Strophomena and a revision of the classification and evolution of strophomenoid and “strophodontoid” brachiopods // Palaeontology. 1994. V. 37. P. 651–694.

New Brachiopod Subfamily Anechophragmiinae (Strophomenida) from the Ordovician of the Leningrad Region

A. A. Madison

A new strophomenid subfamily Anechophragmiidae is distinguished based on the peculiarities of cardinalia. The strophomenids of this subfamily lack cardinal process at all developmental stages; their socket ridges accrete and form a high plate, which closes the pedicle opening. Two genera are referred to the subfamily: *Anechophragma* Neuman, 1976 and *Biseptata* gen. nov. with new species *B. briani* sp. nov. from the Ordovician of the Leningrad Region. The shell structure, exterior, endoskeleton and ontogeny of *A. rarum* and *B. briani* were studied in detail due to the excellent preservation of the material. Two species are referred to *Anechophragma*: *A. rarum* Neuman, 1976 and *A. alexandrae* (Andreev, 1993).

Keywords: Strophomenida, Ordovician, Leningrad Region