

УДК 564.171:551.736

МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИН ПЕРМСКИХ НЕМОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ PALAEOMUTELA AMALITZKY: УТОЧНЕНИЕ ДИАГНОЗА РОДА

© 2013 г. В. В. Силантьев, М. Н. Уразаева

Казанский (Приволжский) федеральный университет

e-mail: vsilant@gmail.com, urazaeva.m.n@mail.ru

Поступила в редакцию 14.02.2012 г.

Принята к печати 03.04.2012 г.

Представлены результаты исследования микроструктуры арагонитовых и кальцитовых раковин рода *Palaeomutela Amalitzky*, 1891. Арагонитовые раковины состоят из трех основных слоев, каждый из которых отличается определенной разновидностью перекрещенно-пластинчатой микроструктуры: комаргинальной, радиальной и сложной. При перекристаллизации арагонита в пелитовый кальцит микроструктурные особенности раковин сохраняются. Единый план микроструктуры раковины зафиксирован у большого количества видов *Palaeomutela* из местонахождений разного возраста и может рассматриваться как один из признаков родового ранга.

DOI: 10.7868/S0031031X1302013X

ВВЕДЕНИЕ

Род *Palaeomutela Amalitzky*, 1891 включает около ста видов и широко представлен в неморских малакофаунах пермского периода. Актуальность детализации его диагноза обусловлена следующими причинами. Во-первых, появившись в конце ранней перми, представители *Palaeomutela* быстро освоили разнообразные континентальные водоемы и исчезли на границе перми и триаса. Таким образом, это один из немногих родов пермских неморских двустворок, пригодных для межрегиональной корреляции и разработки зональных стратиграфических схем (Гусев, 1990). Во-вторых, широкое географическое расселение *Palaeomutela* (рис. 1) связано, вероятно, с миграцией проходных рыб и водных сообществ тетрапод. Их многочисленные совместные местонахождения позволяют контролировать возраст ископаемых ассоциаций моллюсков по данным фауны позвоночных.

Между тем, использование представителей *Palaeomutela* в биостратиграфии ограничено проблемами, свойственными большинству неморских двустворок позднего палеозоя и связанными с небольшим количеством систематических признаков раковин, обладающих в то же время высокой изменчивостью (Бетехтина, 1974; Гусев, 1990). Схематичность родовых и видовых диагнозов, неоправданно широкий стратиграфический диапазон распространения некоторых таксонов вызывают значительные трудности при использовании двустворчатых моллюсков в биострати-

графии континентальных отложений пермской системы (Lucas et al., 2006).

Цель данной работы заключается в обосновании микроструктурных особенностей раковин *Palaeomutela* в качестве признака родового ранга, в уточнении диагноза и объема рода и, следовательно, в увеличении его биостратиграфического значения и корреляционного потенциала.

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ УСТАНОВЛЕНИЯ РОДА PALAEOMUTELA

Впервые название рода *Palaeomutela* было опубликовано В.П. Амалицким (1891) в заметке, посвященной неморским двустворчатым моллюскам из пермских отложений России, раковины которых имеют большое сходство с представителями современных родов *Mutela Scopoli*, 1777 и *Anodonta Lamarck*, 1799. Кроме наименования *Palaeomutela*, в этой работе появилось и название *Palaeonodonta*.

К роду *Palaeomutela* были отнесены раковины, обладающие замком с "... утолщенным..., поперечно неправильно зазубренным..." замочным краем, к роду *Palaeonodonta* – "... формы совершенно беззубые" (Амалицкий, 1891, с. 1-2). Псевдотаксондонтный замок *Palaeomutela* Амалицкий (1891) считал результатом усложнения гетеродонтных замков родов *Carbonicola McCoy*, 1855 и *Anthracosia King*, 1856, а беззубый замок *Palaeonodonta* – результатом редукции замков этих двух типов.

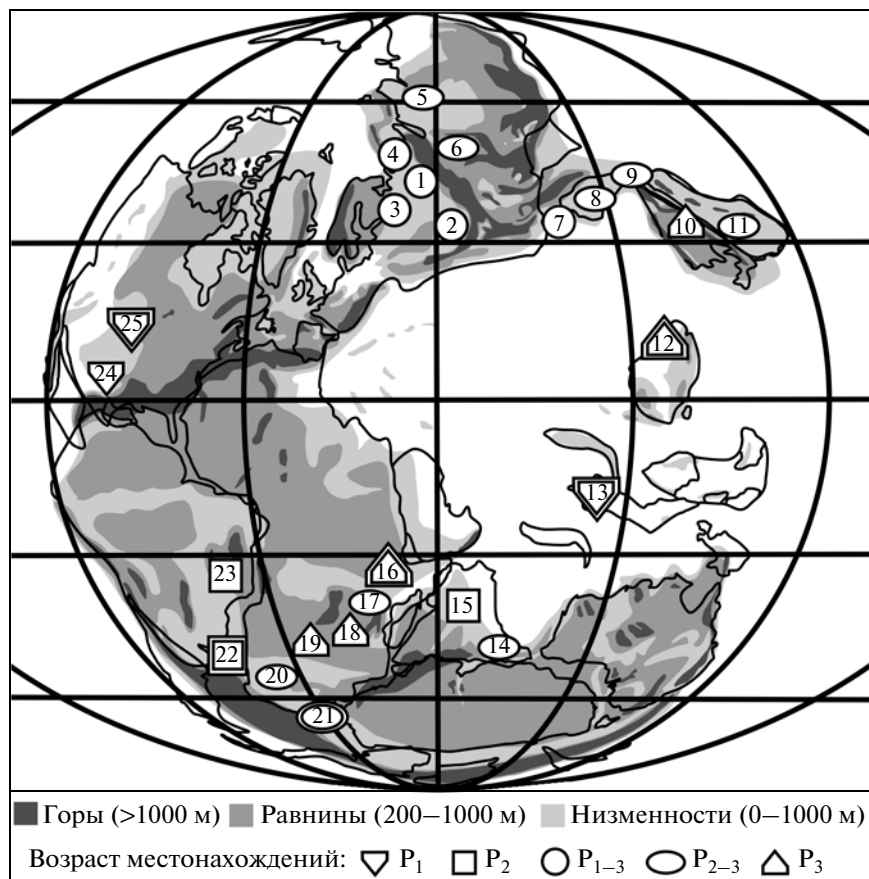


Рис. 1. Основные местонахождения рода *Palaeomutela* Amalitzky, 1891; палеогеографическая реконструкция поздней перми (255 млн. лет) по литературным данным (Ziegler et al., 1997; Rees, 2002). Обозначения: 1 – Волго-Уральский бассейн и Предуральский прогиб; 2 – Прикаспийский бассейн; 3 – Двинско-Мезенский бассейн; 4 – Печорский бассейн; 5 – Тунгусский бассейн; 6 – Кузнецкий бассейн; 7 – Таримский бассейн; 8 – Джунгарский бассейн; 9 – Турпанский бассейн и Богдашанский пояс; 10 – Циляншанский пояс; 11 – Северо-Восточный Китай; 12 – Южный Китай; 13 – Синобирманский микроконтинент; 14 – Индия; 15 – Пакистан; 16 – Кения; 17 – Танзания; 18 – Малави; 19 – Замбия и Зимбабве; 20 – Южная Африка, Главный бассейн Кару; 21 – Антарктида, хребет Огай; 22 – Фолклендские о-ва; 23 – Бассейн Парана; 24 – Мексика; 25 – Нью-Мексико.

Двойной линией обозначены местонахождения, в которых установлены виды рода *Palaeonodonta*, впервые описанные (Амалицкий, 1892; Amalitzky, 1892) в Волго-Уральском бассейне. По микроструктурным признакам данные виды принадлежат роду *Palaeomutela*.

Впоследствии, приводя подробное описание *Palaeomutela*, Амалицкий неоднократно подчеркивал изменчивость его замочного аппарата, приводящую к редукции зубов до их полного исчезновения (Амалицкий, 1892, 1895; Amalitzky, 1892, 1895). Как и прежде, он полагал, что беззубые раковины принадлежат роду *Palaeonodonta* (= *Naiaidites* Dawson, 1860 sensu Amalitzky, 1892). В то же время, критерии, по которым можно было бы надежно отделять раковины *Palaeomutela* с редуцированным замком от раковин *Palaeonodonta*, замочный край которых имеет “едва заметную бугорчатость” (Амалицкий, 1892, с. 105), не были четко обозначены.

Уточнение объема рода *Palaeomutela* на основании формальных номенклатурных правил (Чернишев, 1943; Weir, 1969; Бетехтина и др.,

1987) или путем детализации замочного аппарата (Гусев, 1990) не привели к однозначным результатам.

МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИН В СИСТЕМАТИКЕ КЛАССА BIVALVIA

Микроструктура слоев раковин является одним из основных признаков, используемых в современной систематике вымерших групп *Bivalvia* на родовом и более высоком уровне (Carter, 1990; Попов, 1992). Ранг признака обосновывается сложным механизмом формирования раковин.

Раковины двустворок представляют собой многослойный материал, состоящий из кристаллитов карбоната кальция, погруженных в органическую матрицу. Раковина каждого таксона обла-

дает уникальными структурными свойствами, зависящими от эволюционных путей его развития. Органическая матрица, синтезируемая животным, является каркасом, в котором происходит нуклеация неорганических кристаллов, их ориентировка и рост. При фоссилизации раковины именно сохранность матрицы определяет возможность сохранения структуры первичного материала (Carter, 1990; Васильев, 2003; Bonucci, 2007; Barskov, 2008).

Двустворчатые моллюски строят свои раковины либо целиком из арагонита, либо из арагонита и кальцита. Очевидно, что неизмененную структуру можно наблюдать у раковин, сохранивших первичное вещество (Carter, 1990). Переход арагонита в кальцит и перекристаллизация первичного кальцита могут как сохранять первичную структуру слоев, так и в различной степени затушевывать ее, вплоть до полного уничтожения (Newell, 1942; Carter, 1990).

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МИКРОСТРУКТУРЫ РОДА PALAEOMUTELA

В работах многих авторов, посвященных роду *Palaeomutela*, вопрос о микроструктуре раковин либо не затрагивался, либо рассматривался очень кратко. В первоначальном описании рода Амалицкий (1891, 1892) констатировал отсутствие у *Palaeomutela* перламутрового слоя, не приводя более никаких сведений о веществе раковины. Позднее А.К. Гусев (1990, с. 56) охарактеризовал структуру внутреннего слоя раковины как “гомогенную”, но не привел ни ее описания, ни изображения.

Первые достоверные сведения о структуре *Palaeomutela* были приведены для раковин с сохранившимся первичным арагонитом из верхнепермских отложений Турпанского бассейна Северо-Западного Китая (Brand et al., 1993). Авторы установили преобладание сложной перекрещенно-пластинчатой и подчиненное значение призматической структур, не рассматривая вопрос об их взаиморасположении в раковине.

Попытка ввести в диагноз рода *Palaeomutela* структурные признаки была осуществлена на основании изучения кальцитовых раковин *Palaeomutela* из перми Волго-Уральского бассейна (Silantiev, 1998). В среднем и внутреннем слоях раковины была установлена перекрещенно-пластинчатая структура разного типа. На основании полученных данных был поставлен вопрос о принадлежности роду *Palaeomutela* ряда видов, ранее относимых к родам *Anthraconaia* и *Naiadites*. Тем не менее, схематичность описания микроструктуры требовала более детальной проработки вопроса.

В последние годы в пермских отложениях Тимано-Печорской платформы выявлено большое

количество местонахождений арагонитовых раковин двустворок. Первые результаты изучения микроструктуры раковин свидетельствуют об эффективности ее использования в качестве признака родового и более высокого ранга (Силантьев, Картер, 2011; Carter et al., 2011; Silantiev, Carter, 2011).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При подготовке работы использовано 50 экземпляров арагонитовых раковин различных видов *Palaeomutela* из пермских отложений Тимано-Печорской платформы, Кузнецкого и Турпанского бассейнов, хранящихся в Геологическом музее Казанского университета (КФУ, колл. № 30 и № 36). Во всех случаях вмещающие породы представлены сероцветными алевролитами и известняками.

Для характеристики кальцитовых раковин *Palaeomutela* с замещенным арагонитовым веществом, было изучено 100 образцов из пестроцветных отложений Волго-Уральского бассейна. Использовались коллекции А.К. Гусева и В.В. Силантьева (КФУ, колл. № 30 и № 36), а также коллекция В.П. Амалицкого (Палеонтолого-стратиграфический музей кафедры динамической и исторической геологии Санкт-Петербургского государственного университета; СПбГУ, колл. № 11), включающая паратипы видов *Palaeomutela* и *Palaeonodonta*. В выборку были включены раковины, обладающие сходством большинства внешних и внутренних признаков, и отличающиеся лишь степенью выраженности замочного аппарата. По последнему признаку раковины были разделены на две группы. Первую группу составили раковины с хорошо выраженным замком и однозначной принадлежностью к *Palaeomutela*. Вторая группа включала раковины с “беззубым” (редуцированным) замочным краем, относимые к родам *Palaeonodonta* или *Anthraconaia*.

Описания и изображения видов, микроструктурная характеристика которых приведена в данной статье, содержатся в работах Амалицкого (1892) и Гусева (1990).

Минералогический состав раковинного вещества определялся рентгенографическим анализом на дифрактометре ДРОН-2.

Изучение микроструктуры проводилось на сканирующих электронных микроскопах Кабинета приборной аналитики Палеонтологического института им. А.А. Борисяка Российской академии наук (ПИН РАН, г. Москва). Изучались пришлифовки и вертикальные сколы, протравленные слабым раствором муравьиной кислоты. Полученные изображения микроструктур сравнивались с эталонными типами, установленными для двустворчатых моллюсков (Carter, 1990; Попов, 1992).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Арагонитовые раковины и их микроструктура

Общим свойством арагонитовых раковин *Palaeomutela* из местонахождений Тимано-Печорской платформы, Кузнецкого и Турпанского бассейнов является белый цвет раковинного вещества и его высокая хрупкость (“порошковатость”). У большинства раковин хорошо выражен псевдотаксодонтный замочный аппарат палеомутеловидного типа (Гусев, 1990).

Минеральный состав раковин установлен на основании рентгенографического анализа по преобладанию и большой интенсивности диагностических рефлексов арагонита, и отсутствию (или резко подчиненному значению) рефлексов кальцита. Первичная природа арагонита подтверждается высокой степенью сохранности микроструктурных признаков.

Установлено, что арагонитовые раковины *Palaeomutela* состоят из следующих структурных элементов (сверху вниз).

Верхняя часть внешнего слоя раковины (20–30 мкм) сложена простыми вертикальными призмами (*simple prismatic* – SP). Граница с подстилающей основной частью внешнего слоя нерезкая (табл. III, фиг. 1а, см. вклейку).

Основной внешний слой (*outer layer*) раковины (150–300 мкм) характеризуется комаргинальной ветвящейся перекрещенно-пластинчатой (*comarginal crossed-lamellar* – CLcom) структурой. Пластины первого порядка тонкие (10–20 мкм), слабо ветвящиеся, располагаются перпендикулярно поверхности створки; простираются параллельно краям и линиям роста раковины. В смежных пластинах первого порядка слагающие их элементы второго порядка ориентированы в противоположных направлениях (табл. III, фиг. 1б).

Средний слой (*middle layer*) толщиной около 200–300 мкм имеет радиально ориентированную перекрещенно-пластинчатую структуру (*radial crossed-lamellar* – CLrad). Пластины первого порядка (20–30 мкм) расположены перпендикулярно поверхности створки, но в отличие от вышележащего слоя, ориентированы в радиальном направлении, т.е. перпендикулярно линиям роста и краям раковины. В радиальном сечении на сколах пластин первого порядка видны слагающие их элементы, направленные под углом друг к другу в смежных пластинах, что создает “перекрестный” рисунок (табл. III, фиг. 1, 2). При большом увеличении можно различить разнонаправленные игольчатые кристаллиты (1–2 мкм) пластин второго порядка (табл. III, фиг. 2).

Между средним и внутренним слоями расположен паллиальный миостракум (20–50 мкм) с неправильной простой призматической структурой (*simple prismatic pallial myostracum* – SPpm) (табл. III, фиг. 1а).



Рис. 2. Фрагмент скола раковины *Palaeomutela corpu-lenta* Gusev, 1990; экз. КФУ, № 36/10-2218, ниже-передняя часть створки, вид сверху (×40); внешний слой слагается пластинами первого порядка, направленными параллельно краю створки (CLcom); подстилающий средний слой сложен радиально ориентированными пластинами первого порядка (CLrad); средняя пермь, уржумский ярус; Тимано-Печорская платформа, р. Перебор.

Внутренний слой (*inner layer*) раковины толщиной 200–400 мкм характеризуется грубой неправильной сложной перекрещенно-пластинчатой (*complex crossed-lamellar* – CCL) структурой. Пластины первого порядка имеют различную пространственную ориентацию, непостоянную толщину (3–20 мкм), невыдержанны по простираемости. В смежных пластинах слагающие их элементы располагаются под углами, близкими к прямому (табл. III, фиг. 3).

Пустоты между кристаллитами, образовавшиеся, вероятно, за счет растворения части органической матрицы, придают раковине пористый облик, подчеркивая расположение структурных элементов (табл. III, фиг. 1–3).

Хрупкие арагонитовые раковины легко разделяются на составляющие слои, что позволяет наблюдать микроструктурные признаки отдельных слоев при малых увеличениях (рис. 2).

Кальцитовые раковины и их микроструктура

Раковины *Palaeomutela*, входящие в обе выделенные группы (см. предыдущую главу), характеризуются различной окраской внешней поверхности, меняющейся от светло-серой до черной. На сколах раковин вещество преимущественно серое с матовым блеском. Кальцитовый состав

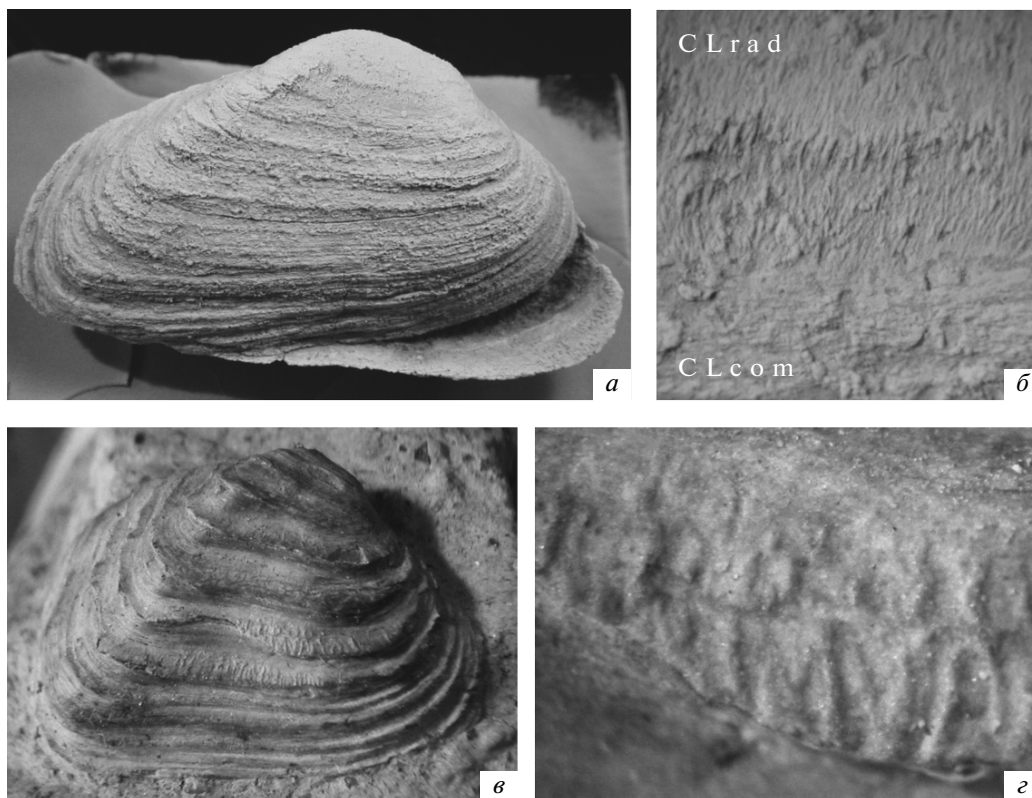


Рис. 3. Проявление микроструктуры на поверхности раковин *Palaeomutela*: *a, б* – *P. numerosa* Gusev, 1990, голотип КФУ № 30/3130; средняя пермь, уржумский ярус, Волго-Уральский бассейн, р. Волга, разрез Монастырский овраг; *a* – правая створка раковины, внешний вид ($\times 2$), *б* – выветрелая поверхность створки ($\times 30$), на которой видны радиальные пластины среднего слоя раковины (CLrad) и комаргинальные пластины внешнего слоя (CLcom); *в, г* – *P. curiosa* Amalitzky, 1892, экз. КФУ № 36/11-1107; верхняя пермь, вятский ярус, Волго-Уральский бассейн, р. Вятка: *в* – правая створка, внешний вид ($\times 4$), *г* – радиальная ребристая микроскульптура ($\times 30$).

раковин определен на основании рентгенографического анализа по преобладанию диагностических рефлексов кальцита и отсутствию рефлексов арагонита.

Установлено, что у раковин обеих групп замещение арагонита пелитовым кальцитом не влияет на микроструктурные признаки. В раковинах выделяются: внешний основной слой с комаргинальной перекрещенно-пластинчатой структурой (CLcom), средний слой с радиально ориентированной перекрещенно-пластинчатой структурой (CLrad) и внутренний слой с неправильной сложной перекрещенно-пластинчатой (CCL) структурой (табл. IV, фиг. 1, 2, см. вклейку), т.е. те же структуры, которые наблюдаются у раковин *Palaeomutela* с сохранившимся первичным арагонитом.

Таким образом, как раковины первой группы с хорошо выраженным псевдотаксодонтным замком, так и раковины второй группы с беззубым замочным краем, характеризуются одинаковыми структурными особенностями, слагающих их слоев. Соответственно, по микроструктурным признакам все они принадлежат роду *Palaeomutela*. Отсутствие зубов в замке не противоречит этому выводу, так как сильная изменчивость замка и ре-

дукция зубов до полного их исчезновения подчеркивалась самим автором рода при первоначальном описании (Амалицкий, 1892; Amalitzky, 1892).

Как правило, микроструктурные признаки у кальцитовых раковин выражены менее четко, чем у арагонитовых (табл. IV, фиг. 2б). В то же время, в смежных пластинах первого порядка среднего слоя (CLrad) хорошо определяются разнонаправленные пластины второго порядка (табл. IV, фиг. 3).

Иногда в кальцитовых раковинах наблюдается вторичная перекристаллизация вещества спаритовым кальцитом. Участки перекристаллизации (300×50 мкм) характеризуются удлиненной неправильной формой и выделяются на общем фоне раковины более темной окраской. Их пространственная локализация совпадает с направлениями структурных элементов слоев раковины, что приводит к формированию крестообразного рисунка в радиальном сечении (табл. IV, фиг. 2а).

Пластины первого порядка внешнего и внутреннего слоев раковин доступны для наблюдения при малых ($\times 50$) оптических увеличениях при выветривании или химическом препарировании наружной поверхности створки (рис. 3, *a, б*).

У некоторых видов *Palaeomutela* на поверхности раковин наблюдаются тонкие (0.3 мм) радиальные ребрышки, расположенные между линиями роста (рис. 3, в, г). Возможно, формирование этой микроскульптуры связано с доминированием в раковине радиальной микроструктуры среднего слоя.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Микроструктурные признаки рода *Palaeomutela* одинаково уверенно определяются с помощью оптических и сканирующих микроскопов как у первично арагонитовых раковин, так и у раковин, арагонит которых замещен пелитовым кальцитом. Перекристаллизация раковин спаритовым кальцитом, уничтожающим их структуру, встречается редко и хорошо диагностируется, позволяя отбраковывать такие раковины.

Анализ микроструктурных признаков изученной выборки *Palaeomutela* (50 арагонитовых и 100 кальцитовых раковин) показал, что последовательность слоев раковины и их структурная характеристика являются одинаковыми у разных видов и не зависят от степени выраженности замочного аппарата.

Установленные микроструктурные особенности раковин рода *Palaeomutela* Amalitzky, 1891 могут рассматриваться в качестве одного из признаков родового ранга, и диагноз рода (Амалицкий, 1892; Amalitzky, 1892; Weir, 1969; Гусев, 1990; Silantiev, 1998) может быть дополнен следующим образом: “В строении раковин *Palaeomutela* преобладают разновидности перекрещенно-пластинчатой структуры: ветвящаяся комаргинальная (большая часть внешнего слоя), радиальная (средний слой), неправильная сложная (внутренний слой)”.

Авторы выражают благодарность В.П. Морозову, Г.М. Ескиной и Э.А. Королеву (КФУ, г. Казань) за проведение рентгенографического анализа, А.В. Лопатину и Е.А. Жегалло (ПИН РАН, г. Москва) за предоставленную возможность работы в Кабинете приборной аналитики ПИН РАН, С.В. Попову (ПИН РАН, г. Москва) и Дж. Картеру (J.G. Carter, North Carolina University) за консультации при определении микроструктуры раковин.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амалицкий В.П. К вопросу о древности Unionidae // Протоколы засед. секции биол. Варшав. об-ва естествоиспыт. 1891. Вып. 2. № 7. С. 1–5.
 Амалицкий В.П. Материалы к познанию фауны пермской системы России. 1. Мергелисто-песчаные породы Окско-Волжского бассейна. Anthracosidae // Изв. Варшав. ун-та. 1892. № 2–5, 7–8. С. 1–150.
 Амалицкий В.П. Несколько замечаний о верхнепермских континентальных отложениях России и Ю. Аф-

рики // Тр. Варшав. об-ва естествоиспыт. 1895. Вып. 6. С. 1–10.

Бетехтина О.А. Биостратиграфия и корреляция угленосных отложений позднего палеозоя по неморским двустворкам. Новосибирск: Наука, 1974. 180 с.

Бетехтина О.А., Старобогатов Я.И., Яцук Н.Е. Некоторые вопросы номенклатуры и систематики позднепалеозойских неморских двустворчатых моллюсков // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987. С. 37–49.

Васильев А. Н. Скелетная биогеохимия моллюсков. Харьков: Экограф, 2003. 284 с.

Гусев А.К. Неморские двустворчатые моллюски верхней перми Европейской части СССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1990. 295 с.

Попов С.В. Микроструктура раковины некоторых групп двустворчатых моллюсков // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 1992. Т. 245. С. 1–46.

Силантьев В.В., Картер Дж. Об изменениях в систематике неморских двустворчатых моллюсков позднего палеозоя в новом издании “Treatise on Invertebrate Paleontology” // Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. геол. 2011. Т. 86. Вып. 1. С. 14–17.

Чернишев Б.И. До систематики верхнепалеозойских Taxodonta // Вид. Акад. Наук УРСР. 1943. С. 1–40.

Amalitzky V. P. Über die Anthracosien der Permformation Russlands // Palaeontogr. 1892. Bd 39. № 4–6. P. 125–214.

Amalitzky W. A comparison of the Permian freshwater Lamellibranchiata from Russia with those from the Karoo System of South Africa // Quart. J. Geol. Soc. 1895. V. 51. № 1–4. P. 337–351.

Barskov I.S. Biomineralization and evolution. Coevolution of the mineral and biological worlds // Biosphere Origin and Evolution / Eds. N. Dobretsov et al. N.Y.: Springer, 2008. P. 211–218.

Bonucci E. Biological calcification, normal and pathological processes in the early stages. Berlin: Springer-Verlag, 2007. 592 p.

Brand U., Yochelson E.L., Eagar R.M.C. Geochemistry of Late Permian non-marine bivalves: implications for the continental paleohydrology and paleoclimatology of Northwestern China // Carbonates and Evaporates. 1993. V.8. № 2. P. 199–212.

Carter J.G. (ed.). Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends. V. 1. N.Y.: Van Nostrand Reinhold, 1990. 832 p.

Carter J.G., Altaba C.R., Anderson L.C. et al. A synoptical classification of the Bivalvia (Mollusca) // Paleontol. Contrib. Univ. Kansas. 2011. № 4. P. 1–47.

Lucas S.G., Schneider J.W., Cassinis G. Non-marine Permian biostratigraphy and biochronology: an introduction // Non-marine permian biostratigraphy and biochronology. Geol. Soc. L. Spec. Publ. 2006. V. 265. P. 1–14.

Newell N.D. Late Paleozoic pelecypods: Mytilacea // Kansas State Geol. Surv. Publ. 1942. V. 10. P. 1–115.

Rees P.M. Land-plant diversity and the end-Permian mass extinction // Geology. 2002. V. 30. № 9. P. 827–830.

Silantiev V.V. New data on the Upper Permian bivalve *Palaeomutela* in European Russia // Bivalves: An eon of evolution / Eds. P.A. Johnston, J.W. Haggart. Calgary: Univ. Calgary Press, 1998. P. 437–442.

Silantiev V.V., Carter J.G. A Permian non-marine cardiid genus *Palaeonodonta* Amalitzky, 1895 from European Russia: systematic position and revised diagnosis // Permian and Triassic paleontology and stratigraphy of North Eurasia. Moscow: PIN RAS, 2010. P. 107–110.

Weir J. Order Unionoida Stoliczka, 1871, superfamily Archanodontacea Weir, new superfamily, and superfamily Anthracosiacea Amalitzky, 1892 // Treatise on Invertebrate

Paleontology, Part N [Bivalvia]. Mollusca 6. V. 1–2 / Ed. R.C. Moore. Lawrence: Kansas Univ. Press, 1969. P. 401–411.

Ziegler A.M., Hulver M.L., Rowley D.B. Permian world topography and climate // Late glacial and post-glacial environmental changes – Quaternary, Carboniferous-Permian and Proterozoic / Ed. I.P. Martini. N.Y.: Oxford Univ. Press, 1997. P. 111–146.

Объяснение к таблице III

Микроструктура арагонитовых раковин *Palaeomutela*

Фиг. 1–3. *Palaeomutela copulenta* Gusev, 1990; Тимано-Печорская платформа, р. Перебор; средняя пермь, уржумский ярус: 1 – экз. КФУ № 36/10-52-3, радиальное сечение средней части створки: 1а – общий вид структуры раковины. Обозначения (сверху вниз): SP (simple prismatic) – тонкий внешний слой, сложенный простыми вертикальными призмами; CLcom (comarginal crossed-lamellar) – основной внешний слой с комаргинальной ветвящейся перекрещенно-пластинчатой структурой; CLrad (radial crossed-lamellar) – средний слой с радиальной перекрещенно-пластинчатой структурой; SPpm – (simple prismatic) паллиальный миостракум, сложенный простыми вертикальными призмами; CCL (complex crossed-lamellar) – внутренний слой с грубой неправильной сложной перекрещенно-пластинчатой структурой; 1б – граница основного внешнего (CLcom) и среднего (CLrad) слоев; 2 – экз. КФУ № 36/10-2206, средний слой раковины, радиальное сечение: разнонаправленные кристаллиты, слагающие пластины второго порядка; р. Бол. Сыня; 3 – экз. КФУ № 36/10-2208, радиальное сечение внутреннего слоя: 3а – общий вид пластин первого порядка; 3б – структура пластин первого порядка; р. Бол. Сыня.

Объяснение к таблице IV

Микроструктура кальцитовых раковин *Palaeomutela*

Фиг. 1. *Palaeomutela fischeri* (Amalitzky, 1892); экз. СПбГУ № 11/141-5, радиальный скол примакушечной части створки: 1а – общий вид среднего слоя (CLrad); 1б – радиальные пластины первого порядка; стрелками показаны границы пластин; Волго-Уральский бассейн, р. Ока, г. Нижний Новгород, обн. Ярильский овраг; верхняя пермь, северодвинский ярус.

Фиг. 2. *Palaeomutela olgae* Gusev, 1990; экз. КФУ № 36/10-34-2, радиальное сечение средней части створки: 2а – общий вид: основной внешний слой с комаргинальной перекрещенно-пластинчатой структурой (CLcom), средний слой с радиальной перекрещенно-пластинчатой структурой (CLrad); внутренний слой со сложной перекрещенно-пластинчатой структурой (CCL); участки темно-серого цвета сложены спаритовым кальцитом; 2б – контакт внешнего и среднего слоев, пунктирной линией показаны границы между слоями; Волго-Уральский бассейн, р. Кама, обн. Сентяк; средняя пермь, казанский ярус.

Фиг. 3. *Palaeomutela fischeri* (Amalitzky, 1892); экз. СПбГУ № 11/141-6, тангенциальный скол средней части створки; радиальная перекрещенно-пластинчатая структура среднего слоя (CLrad); стрелками показаны границы пластин первого порядка; Волго-Уральский бассейн, р. Ока, г. Нижний Новгород, обн. Ярильский овраг; верхняя пермь, северодвинский ярус.

Все приведенные в таблице виды *Palaeomutela* обладают редуцированным замочным аппаратом.

Shell Microstructure in the Permian Nonmarine Bivalve *Palaeomutela* Amalitzky: Revision of the Generic Diagnosis

V. V. Silantiev, M. N. Urazaeva

The microstructure of aragonitic and calcitic shells of the genus *Palaeomutela* Amalitzky, 1891 is examined. The aragonitic shell consists of three main layers, each is distinguished by certain crossed lamellar microstructure: comarginal, radial, and complex. As aragonite is recrystallized into pelitic calcite, microstructural shell features are preserved. Many species of *Palaeomutela* from localities of different age display the same microstructural pattern, which is possible to regard as a character of generic rank.

Keywords: Bivalvia, shell microstructure, Permian

