

podis // Arkiv För Zoologi. 1964. Ser. 2. Bd 16, N 21. 3. Foerste A. F. Silurian Cephalopods of Northern Michigan // Contributions from the museum of Geology University of Michigan. 1924. Vol. 11, N 3. 4. Балашов З. Г. Начальные камеры актиноцероидных наutilusoidей // Вестн. Ленингр. ун-та. 1958. № 18.

Статья поступила в редакцию 10 декабря 1989 г.

УДК 564.1 : 73

Вестник ЛГУ. Сер. 7, 1990, вып. 2 (№ 14)

В. Ф. Куликова, Л. В. Кушнар, И. Н. Синицына

## ОБЗОР РАЗВИТИЯ ПЕКТИНОИДНЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В ПАЛЕОЗОЕ

Пектиноидными моллюсками обычно называют двустворок с аклинной или близкой к ней округло-треугольной раковиной с хорошо обособленными ушками. Такой формы раковина наиболее характерна для представителей семейства Pectinidae, время существования которого указывается либо с карбона [1, 2], либо с позднего палеозоя [3], либо с триаса [4].

В палеозое существовала обширная группа пектиноидных двустворок, систематическое положение которых исследователями определяется по-разному. Это связано со значительно большим морфологическим разнообразием, чем у собственно Pectinidae: сильно варьируют длина замочного края, величина и степень обособленности ушек, строение замочной площадки, характер скульптуры и др. Их относили то к Pectinidae, то к Pteriidae (=Aviculidae), при этом значительно менялся и ранг подразделений.

Среди древних пектиноидных моллюсков одним из первых был установлен широко распространенный в палеозое род Aviculopecten Mc Coy, 1851 [5]. Маккой отнес его к семейству Pteriidae, выделив в его составе три подрода: Aviculopecten s. str., Pterinopecten, Lyriopecten. Холл [6] перевел каждый из этих подродов в ранг рода и добавил к ним род Srenipecten. Несколько ранее Мик и Хайден [7] выделили самостоятельное подсемейство Aviculopectininae, отнеся его к семейству Pectinidae. В 1906 г. Этеридж [8] на основе этого подсемейства выделил одноименное семейство.

Фрех [9] понимал род Aviculopecten в объеме, установленном Маккоем, и вместе с Srenipecten относил к семейству Aviculidae. К этому же семейству оба рода отнесены Циттелем [10] и Пивто [11].

Ньюэлл [12] на основании изучения строения связки выделил докаменноугольных авикулопектенов в самостоятельный род Pseudaviculopecten и отнес к вновь установленному семейству Pterinopectinidae. Одновременно в составе семейства Aviculopectinidae им были выделены подсемейства Streblochondriinae и Pseudomonotinae, а также самостоятельное семейство Euchondriidae. Эта система, несколько переработанная и дополненная Ньюэллом, приведена в американском справочнике по беспозвоночным [4].

В 1959 г. чешскими палеонтологами Ружичкой, Прантлом и Пржибылом [13] из нижнего девона Баррандиена были описаны новые роды Anulipecten и Newellipecten (с подродом Fascinewellipecten), которые в настоящее время считаются подродами рода Pterinopecten вместе с подродом Vertumnia.

Французский палеонтолог Мейо [14] рассматривал род Aviculopecten с подродами Aviculopecten s. str., Pterinopecten и Lyriopecten в составе семейства Pectinidae. Позднее Бабен [15] повысил ранг этих таксонов до рода и вместе с родом Pseudaviculopecten отнес их к семейству Aviculopectinidae надсемейства Pectinacea. В состав этого же надсемейства он включил семейство Posidoniidae, синонимами которого считал Posidonomyidae и Rhombopteriidae. Характерной чертой семейства Posidoniidae Бабен считал концентрическую скульптуру, чему не соответствует орнаментация ромбоптерий.

В системе двустворчатых моллюсков, разработанной советскими палеонтологами и зоологами [2], большая часть пектиноидных палеозойских моллюсков объединена в надсемейства Aviculopectinoidea и Euchondriidea подотряда Pteriina отряда Cyrtodontida, установленного О. А. Скарлато и Я. И. Старобогатовым [16]. Палеозойское семейство Pterinopectinidae обособленно вошло в состав надсемейства Pectinoidea отряда Pectinida.

В более поздней работе О. А. Скарлато и Я. И. Старобогатова [17] палеозойские пектиноидные моллюски семейств Rhombopteriidae и Leiopectinidae включены уже в подотряд Pectinina отряда Pectinida. Остальные палеозойские семейства вошли в отряд Mutilus: это Posidoniidae, Halobiidae, Pterinopectinidae, Deltopectinidae, Oxytomidae (надсемейство Posidonioidae), Aviculopectinidae, Streblochondriidae, Pseudomo-

© В. Ф. Куликова, Л. В. Кушнар, И. Н. Синицына, 1990.

notidae, Chaenocardiidae (надсемейство Aviculopectinoidea). Семейства Euchondriidae и Scleripectinidae составляют надсемейство Euchondroidea.

Иных взглядов придерживался Б. В. Наливкин [18], который объединил роды Pterinopecten и Lygiopecten в рамках одного широкого рода Aviculopecten и отнес его к семейству Pteriidae.

Различная трактовка систематического положения рассматриваемой группы нашла отражение в двух рабочих вариантах системы отряда Pectinida: 1) В. А. Собенного, 2) О. А. Скарлато и Я. И. Старобогатова. В настоящее время трудно оценить преимущество той или другой системы, поскольку объемы семейств представляются не совсем четкими.

Для палеозойских пектиноидных моллюсков до настоящего времени нет однозначных критериев выделения среди них разного ранга таксонов, так же как неясен и вопрос о предковой форме.

Наиболее древние пектиноидные двустворчатые моллюски появились в силуре. Они относятся к семействам Leiopectinidae (род Palaeopecten) и Pterinopectinidae (род Pterinopecten). Представители рода Palaeopecten известны с конца венлока. Для них характерна прооклинная раковина со сравнительно коротким замочным краем, тонкими ушными крура, продольными бороздками на связочной площадке, радиальными и концентрическими ребрами на левых створках. Время существования этого рода ограничивается силуром. Девонские лейопектиниды (роды Leiopecten и Leiopectinella) отличаются от силурийских развитием замочных крура и отсутствием отчетливой радиальной скульптуры.

Птеринопектиниды появились в конце силура и достигли расцвета в девоне, где особенно многочисленны представители родов Pterinopecten, Lygiopecten, Pseudaviculopecten. В позднем палеозое известны немногие виды лишь двух родов этого семейства: *Dunbarella* (карбон) и *Pterinopectinella* (карбон — пермь). В целом для семейства характерна раковина с длинным замочным краем, с продольными бороздами на связочной площадке, большими плохо обособленными ушками.

На основании изучения онтогенетических изменений раковин рецентных Pectinacea Джексон [19] и Ньюэлл [12] считали предковой формой пектинид и птериид род *Rhombopteria*, в который Джексон включал шесть видов, время существования которых охватывает ордовик и силур. Из этих видов к ромбоптериям достоверно может быть отнесен только типовый вид, распространенный в верхнем силуре (лудлове) Баррандиена. Остальные 5 видов относятся к другим родам [20, 21]. Не бесспорно отношение к ромбоптериям верхневенлоцких форм из Арктической Канады [22], имеющих недостаточно хорошую сохранность. В таком случае достоверные ромбоптерии (лудлов) появились почти одновременно с птеринопектенами (пржидол) и позже палеопектенов (венлок).

Дискуссионность вопроса о *Rhombopteria* как предковой форме отмечалась и Стэнли [23]. Нет единодушия у разных исследователей и о систематическом положении данного рода. В «Основах палеонтологии» [1] род *Rhombopteria* вместе с родом *Posidonia* объединены в семейство *Rhombopteriidae*, выделенное И. А. Коробковым. Недостаточная обоснованность объединения *Rhombopteria* и *Posidonia* в одно семейство показана А. М. Садыковым [24], рассматривавшим *Posidonia* в составе семейства *Halobiidae* надсемейства *Pteriacea*. Кокс и Ньюэлл относили роды *Posidonia* и *Halobia* к семейству *Posidonidae*, а род *Rhombopteria* — к семейству *Leiopectinidae* надсемейства *Pectinacea* [4]. Иного мнения придерживался Б. В. Наливкин, который считал, что ромбоптерия не имеет общих заслуживающих внимания признаков с семейством *Pectinidae*.

Раковина ромбоптерии ромбоидальная, очень неравностворчатая и неравностворчатая, по данным Джексона [19] имеет два мускульных отпечатка. Ружичка [25] ставит существование второго мускула под сомнение, ибо он больше никем не наблюдался. Наибольшим своеобразием отличается скульптура — черепитчато налегающие широкие концентрические пластины украшены пересекающимися косыми ребрышками, образующими ромбический рисунок. Внутреннее строение створок неизвестно. Ружичкой отмечается наличие одного заднего латерального зуба.

Представляется, что ромбоптерии морфологически действительно ближе к птериоидным, чем к пектиноидным моллюскам. Близкая форма раковины и скульптура имеются только у *Prantliella*, которая относится к птеричеям.

Таким образом, строение раковины и появление ромбоптерий в позднем силуре, т. е. после представителей рода *Palaeopecten* (венлок), не позволяет считать ромбоптерий предковой формой. Вопрос о предковой форме пектинацев остается открытым.

Весьма неопределенной является семейственная принадлежность рода *Protorpolliolum* Sadykov. А. М. Садыков относит его к семейству *Pectinidae* [24], понижая тем самым его нижний возрастной уровень до позднего девона. В американском справочнике [4] данный род помещен в категорию неопределенного систематического положения, что сохраняет представление о появлении пектинид с триаса.

В позднем палеозое широкое развитие получило семейство *Aviculopectinidae*. Связочный аппарат авикулопектинид состоит обычно из центрального резифера с дополнительными резиферными ямками по обе стороны от последнего или без них. При установлении более низких таксонов, особенно таксонов родовой группы, большое

Система		Семейство Pterinopectinidae		Семейство Posidonidae		Семейство		
Семейство Rhombopteriidae		Семейство Leiopectinidae		Семейство Posidonidae		Семейство		
Силур	Девон	Карбон	Пермь	Posidonia		Euchondriinae	Chaenocardinae	Streblochondriinae
	Rhombopteria							
	Palaeopecten Leiopecten Leiopectinella							
	Anulipecten Pterinopecten Lyriopecten Pseudaviculopecten	Dunbarella						
			Pterinopectinella Limonomya					
				Posidonia				
						Crenipecten		
						Euchondria		
							Chaenocardia Obliquipecten	
								Streblopteria Streblochondria Eocamplopectes

значение имеют также форма раковины, характер ушек и скульптура створок. Среди авикулопектинад подавляющее количество родов существовало только в палеозое, меньшее число родов — в мезозое, главным образом в триасе. Палеозойские роды в большинстве случаев на границе с триасом вымерли, в триасе появляются совершенно иной комплекс авикулопектинад, хотя в отдельных случаях можно подметить и некоторую преемственность. Например, палеозойский род *Aviculopecten* и мезозойский *Eumorphotis* имеют много общего в строении раковины и отличаются один от другого главным образом орнаментацией правых створок и обычно несколько различным развитием ушек. Представляется, что эти два рода могут относиться к одной линии развития и сменять друг друга во времени.

Особое место занимает семейство *Euchondriidae*, представленное в позднем девоне родом *Crenipecten*. Раковины кренипектенов отличаются развитием вдоль замочного края многочисленных вертикальных связочных бороздок. В карбоне род *Crenipecten* сменяется родом *Euchondria* с таким же строением связки, но и хорошо развитым резилифером под макушкой. Особенности строения связочного аппарата эухондриид подтверждают рациональность выделения их в самостоятельное семейство и, возможно, обоснование надсемейства, как это принято в работе Л. А. Невеской и др. [2].

С карбона известны представители семейств *Pseudomonotidae* и *Entoliidae*. Первые строением связки сходны с авикулопектинами, но отличаются характером ушек и скульптурой; вымерли в конце перми. Вторые, характеризующиеся наличием четких ушных круа, продолжали свое развитие в мезозое и кайнозое.

В перми появилось и закончилось существование семейство *Dellopectinidae*, представители которого отличаются строением связочной площадки, подобным таковому у *Pterinopecten*, и типичной скульптурой, состоящей из постоянного количества радиальных ребер или складок одного порядка. До недавнего времени это семейство состояло только из одного номенклатурного рода. В 1984 г. В. А. Муромцева и В. А. Гуськов [26] включили в него еще два новых рода. Первый из них, род *Vorkutopecten*, характеризуется прооклиной раковины с радиальными интеркалирующими ребрами до 5 порядков. Широкая связочная площадка с 5—6 параллельными узкими бороздками и очень крупными (более половины длины площадки) резилифером. Время существования — ранняя — поздняя пермь. Второй род, *Morrisipecten*, имеет то же строе-

ПЕКТИНОИДНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Aviculopectinidae		Семейство Deltopecti- nidae	Семейство Pseudomonot- idae	Семейство Oxytomidae	Семейство Entoliidae
Aviculopectininae					
Aviculopecten	Etheripecten	Deltopecten	Pseudomonotis	Cyrtostrotra	Pernopecten
Vnigripecten	Annuliconcha				
Limipecten	Fasciculiconcha	Morrisipecten			
Acanthopecten	Girtypecten	Vorcutopecten			
	Clavicosta				
	Claraia				

ние связочной площадки, что и предыдущий род, и своеобразную радиальную скульптуру, состоящую из слабых радиальных складок, покрытых тончайшими интеркалирующими ребрышками. Время распространения — средний карбон — пермь. Характер скульптуры очень отличает эти роды от типичных дельтопектенов, что признают и сами авторы, поэтому представляется не вполне обоснованным включение их в рассматриваемое семейство.

И, наконец, в последнее время появились публикации, посвященные роду Claraia, который всегда считался руководящим для триаса. Сейчас представители кларай найдены в верхнепермских отложениях Ирана [27], Новой Земли [28, 29], Северного Кавказа [30]. Таким образом, существование кларай в позднепермском периоде не вызывает сомнения.

В 1980 г. китайский палеонтолог Цанг [31] установил новый род Pseudoclaraia, к которому отнес два новых вида из нижнего триаса Юго-Западного Китая и часть форм (по литературным данным) из коллекции О. В. Лобановой и Д. Ф. Масленникова. Это послужило основанием считать временем существования псевдокларай позднюю пермь — ранний триас. Однако систематическое положение псевдокларай представляется не совсем ясным. По мнению Цанга, псевдокларайи, равно как и собственно кларайи, по строению связочной площадки (шевронообразные бороздки без резиллифера) должны быть отнесены к семейству Pterinopectinidae надсемейства Pectinacea, что в отношении семейственной принадлежности резко противоречит и нашим «Основам палеонтологии» и американскому «Treatise...»: в первом справочнике кларайи отнесены к семейству Monotidae надсемейства Pteriacea, а во втором — к семейству Aviculopectinidae надсемейства Pectinacea. В соответствии со взглядами Цанга эволюционные связи этих пектиноидных моллюсков представлены в следующем виде: Rhombopteria (силур) — Pterinopecten (девон) — Dunbarella (карбон) — Pseudoclaraia (верхняя пермь — нижний триас) — Claraia (триас). Такие представления о систематическом положении данных двустворок и их родственных связях резко меняют объемы соответствующих таксонов, что, естественно, требует тщательной проверки на более обширном и качественном материале.

Заканчивая краткий обзор развития пектиноидных моллюсков палеозоя (см. таблицу), следует отметить: появление первых представителей этой группы моллюсков

*memo*  
в венлоке; первый этап развития пектиноидных моллюсков охватывает силур—девон; во втором этапе (карбон—ранняя пермь) возникли многочисленные новые роды. Рубеж ранней и поздней перми отмечен появлением ряда характерных родов.

### Summary

Different points of view on the systematics of the palaeozoic pectinoid Mollusca are presented. The date of the occurrence of these Mollusca is examined and the main stages of their development are considered.

### Литература

1. Основы палеонтологии. Т. II: Моллюски — панцирные, двустворчатые, лопатоногие / Под ред. А. Г. Эберзина. М., 1960.
2. Невеская Л. А., Скарлато О. А., Старобогатов Я. И., Эберзин А. Г. Новые представления о системе двустворчатых моллюсков // Палеонт. журн. 1971. № 2. 3. Коробков И. А. Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам. Пластинчатожаберные. Л., 1954.
4. Treatise on invertebrate palaeontology // Geol. Soc. of Amer. Inc. 1969. Pt N, Vol. 1 (of 3): Mollusca. 6: Bivalvia.
5. McCoy F. British paleozoic fossils in the Museum of Cambridge. London, 1851.
6. Hall J. Palaeontology of New York. New York, 1884—1885. Vol. 5, pt 2.
7. Meek F., Hayden F. Palaeontology of the Upper Missouri. Invertebrates. Pt 1 // Smithsonian Contributions to Knowledge. 1864. Vol. 14, N 172.
8. Etheridge R., jr., Dun W. S. Monograph of the Carboniferous and Permian-Carboniferous invertebrata of New South Wales. Vol. 2 // New South Wales Geol. Survey, Mem. 1906. N 5.
9. Frech F. Die devonischen Aviculiden Deutschlands // Abh. Z. geol. Special-Karte ets. 1891. Bd 9, Hf 3.
10. Циттель К. Основы палеонтологии. Л., 1934. Ч. 1.
11. Piveteau J. Traité de Paléontologie. Paris, 1952. Т. II.
12. Newell N. D. Late Paleozoic Pelecypods Pectinacea // Kansas. Geol. Surv. 1937. Vol. 10, pt 1.
13. Růžicka V., Prantl F., Přebyl A. Some pectinoid pelecypods from the Silurian and Devonian of Central Bohemia // Narodniho Musea Praze Sbornik. 1959. Vol. 158, N 1.
14. Maillieux E. Les Lamelibranches du Dévonien inférieur de l'Ardenne // Mém. Mus. Roy. Hist. Natur. Belgique. 1937. N 81.
15. Babin C. Mollusques Bivalves et Céphalopodes du Paléozoïque Armoricaïn. Etude systématique. Essai sur la phylogénie des Bivalves. Esquisse paléocécologique. Brest, 1966.
16. Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Новые материалы к построению системы двустворчатых моллюсков // Моллюски, их система, эволюция и роль в природе / Ред. И. М. Лихарев. Л., 1975. Сб. 5.
17. Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Основные черты эволюции и система класса Bivalvia // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1979. Т. 80.
18. Наливкин Б. В. Девонские двустворчатые моллюски европейской части СССР: Автореф. докт. дис. Л., 1972.
19. Jackson R. T. Phylogeny of the Pelecypoda: the Aviculidae and their allies // Mem. Boston Soc. of Nat. Hist. 1890. Vol. 4, N VIII.
20. Kegel W. Bemerkungen über die obersilurische Zweischaler — Gattung. Rhombopteria und ihre Verwandten // Zentralblatt Min., Geol., Paläont. Jahrgang. 1925. Abt. B.
21. Куликова В. Ф. Некоторые замечания к родам Prantliella Růžicka и Rhombopteria Jackson (Mollusca, Bivalvia) // Ежегодник Всесоюз. палеонтолог. о-ва. 1977.
22. Pojeta J., Norford B. S. A bohemian-type silurian (Wenlockian) pelecypod faunule from Arctic Canada // J. Palaeontol. 1987. Vol. 61, N 3.
23. Stanley S. M. Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve mollusks // J. Palaeontol. 1972. Vol. 46. N 2.
24. Садыков А. М. Среднепалеозойские двустворчатые моллюски Атасу. Алма-Ата, 1962.
25. Růžicka V. Pterineidae Dall du silurien et du dévonien tchèques (Lamellibranchiata) // Bull. internat. résumés des travaux présentés, l'année (1949). Prague, 1951.
26. Муромцева В. А., Гуськов В. А. Пермские морские отложения и двустворчатые моллюски Советской Арктики. Л., 1984.
27. Nakazawa K. On Claraia of Kashmir and Iran // J. Palaeontol. Soc. India. 1977. Vol. 20.
28. Лобанова О. В. Об отнесении Pseudomonotis permiана с Новой Земли к роду Claraia // Палеонтол. журн. 1979. № 4.
29. Муромцева В. А. Двустворчатые моллюски // Пермские отложения Новой Земли / Ред. В. И. Устремский. Л., 1981.
30. Куликов М. В., Ткачук Г. А. О находке Claraia (Bivalvia) в верхнепермских отложениях Северного Кавказа // Докл. АН СССР. 1979. Т. 245. № 4.
31. Zhang Z. The ligament area, systematic position and evolutionary connections of Claraia (на кит. яз.) // Acta Paleont. Sinica. 1980. Vol. 19, N 6.

Статья поступила в редакцию 20 ноября 1989 г.