

УДК 564.3:551.762.23(470.311)

КОЛПАЧКОВИДНЫЕ ГАСТРОПОДЫ ИЗ ВЕРХНЕЮРСКИХ И НИЖНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРА ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

© 2015 г. А. В. Гужов*, В. А. Захаров**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва

e-mail: avguzhov.paleo@mail.ru

**Геологический институт РАН, Москва

e-mail: mzarctic@gmail.com

Поступила в редакцию 22.01.2015 г., получена после доработки 18.02.2015 г.

Приведено описание колпачковидных гастропод из верхнеюрских и нижнемеловых отложений севера Восточной Сибири. Все таксоны впервые идентифицированы с этой территории. Они отнесены к трем новым родам подкласса Pectinibranchia: *Boreioconus* gen. nov., *Nixipileolus* gen. nov. и *Taimugosonus* gen. nov., которые представлены новыми видами *B. bojarkensis* sp. nov., *N. depressus* sp. nov., *T. zakharovi* sp. nov. и несколькими не определенными до вида формами. Род *Taimugosonus* отнесен к семейству Calyptraeidae и рассматривается в качестве предка рода *Speridula*. Указано стратиграфическое положение каждого таксона в конкретных разрезах. Установлена приуроченность родов к типам фаций, рассмотрены условия обитания и этология. Проанализировано географическое распространение колпачковидных гастропод.

Ключевые слова: Gastropoda, Pectinibranchia, Calyptraeidae, верхняя юра, нижний мел, север Восточной Сибири, палеогеография, фации.

DOI: 10.7868/S0869592X1505004X

ВВЕДЕНИЕ

Начатое в конце 1950-х—начале 1960-х годов планомерное исследование систематического состава ископаемых морских беспозвоночных юры и нижнего мела северных территорий Сибири продолжается и в настоящее время, хотя и не столь высокими, как прежде, темпами. Практически полностью изучены остатки головоногих моллюсков: аммониты и белемниты, большая часть двусторчатых и существующая часть гастропод. Монографически описаны брахиоподы. Интенсивно изучаются микрозоофоссилии — фораминиферы, остракоды, радиолярии и микрофитофоссилии — диноцисты, прازیнофиты. Наряду с палеонтологическими исследованиями проводятся работы по стратиграфии, седиментологии и палеогеографии. В результате опережающих биостратиграфических работ по многим группам фоссилий разработаны зональные, нередко инфразональные шкалы, составляющие в совокупности пакет параллельных шкал, обеспечивающих детальную датировку слоев и пачек. В итоге существующая хроностратиграфическая основа позволяет решать не только геологические, но и разнообразные палеонтологические задачи. Среди них — дальнейшее выявление таксономического разнообразия морской биоты Арктики в мезозое и совершенствование районирования Арктической палеобиогеографической

области, установленной полвека назад В.Н. Саксом и др. (1971). Настоящая статья является вкладом в решение этих задач. Публикуются описания трех новых родов колпачковидных гастропод, два из которых в настоящее время считаются эндемичными для Арктики в позднеюрское и раннемеловое время.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Коллекция колпачковидных раковин, насчитывающая более 40 экземпляров, происходит из разрезов верхнеюрских и нижнемеловых отложений Хатангской впадины (бассейн р. Хета: реки Боярка, Левая Боярка, Большая Романиха) и полуострова Таймыр (горы Бырранга, р. Дябака-Тари, бассейн р. Ленинградская, р. Каменная) (рис. 1). Сборы фоссилий осуществлялись в течение трех полевых сезонов (1961, 1963 и 1964 гг.) в составе комплексной экспедиции Института геологии и геофизики СО АН СССР, Научно-исследовательского института геологии Арктики (НИИГА) и Всесоюзного научно-исследовательского геологоразведочного института (ВНИГРИ). При послонном изучении разрезов проводились седиментационные и тафономические наблюдения с целью выяснения условий осадконакопления и существования фауны (Захаров, Юдовный, 1974; Захаров,

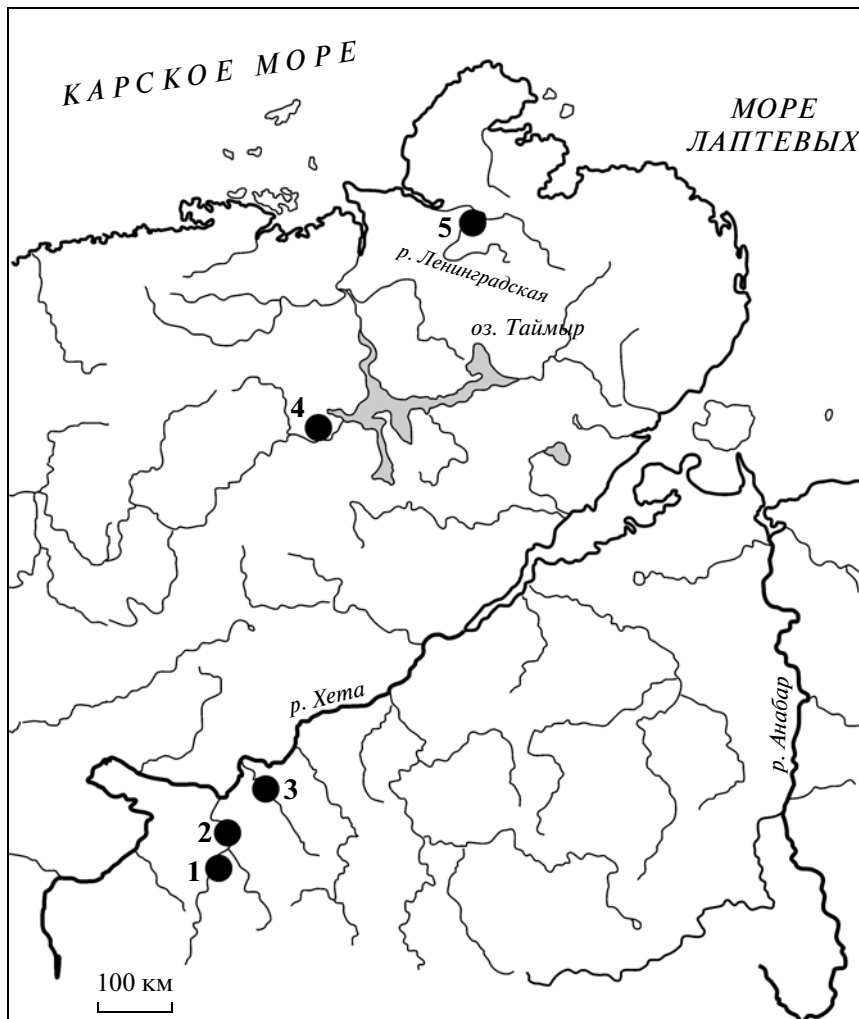


Рис. 1. Схема местоположения разрезов на севере Восточной Сибири, в которых собраны колпачковидные гастроподы. 1 – р. Левая Боярка, 2 – р. Боярка, 3 – р. Большая Романиха, 4 – р. Дябака-Тари, 5 – р. Каменная, приток р. Ленинградская.

1966а, 1995). Указанные при описании таксонов слои изображены на разрезах, приведенных в монографиях В.А. Захарова (1970) и М.С. Месежников (1984): разрез средневожского подъяруса, зона *Dorsoplanites maximus* на р. Каменная (Захаров, 1970, рис. 20); разрез верхней юры и нижнего мела в бассейне р. Боярка (Захаров, 1970, рис. 27), разрезы нижнего валанжина на р. Большая Романиха (Захаров, 1970, рис. 28) и разрез средневожского подъяруса на р. Дябака-Тари (Месежников, 1984, рис. 19).

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ КОЛПАЧКОВИДНЫХ ГАСТРОПОД

Наиболее ранние находки колпачковидных гастропод сделаны в едином разрезе верхнеюрских отложений на р. Левая Боярка, в бассейне р. Хета

на севере Восточной Сибири (рис. 2). Новый род *Taimygosonus* встречен в пограничных слоях оксфорда и кимериджа зоны *Amoebocheras ravni*, в зоне *Pictonia involuta* и подзоне *Rasenia pseudouralensis* зоны *R. evoluta* нижнего кимериджа (Опорный..., 1969). В разрезах на р. Дябака-Тари (Центральный Таймыр) обнаружены *Nixipileolus* gen. nov. в зонах *Dorsoplanites ilovaiskii* и *D. maximus* средневожского подъяруса, род *Taimygosonus* в тех же зонах и в вышележащей зоне *Taimyrosphinctes excentricus*, а также форма, напоминающая *Boreiosonus* из зоны *D. ilovaiskii*, представленная двумя внутренними ядрами ("*Boreiosonus*" sp. nov.). Фрагменты раковин, возможно, родов *Nixipileolus* и *Taimygosonus* обнаружены в разрезе средневожского подъяруса (зона *Dorsoplanites maximus*) на р. Каменная (бассейн р. Ленинградская, Северный Таймыр) (Захаров, 1970, рис. 20). Наиболее разнообразные колпачковидные гастроподы найдены в разрезах нижнего мела (валанжина и нижнего готерива) в

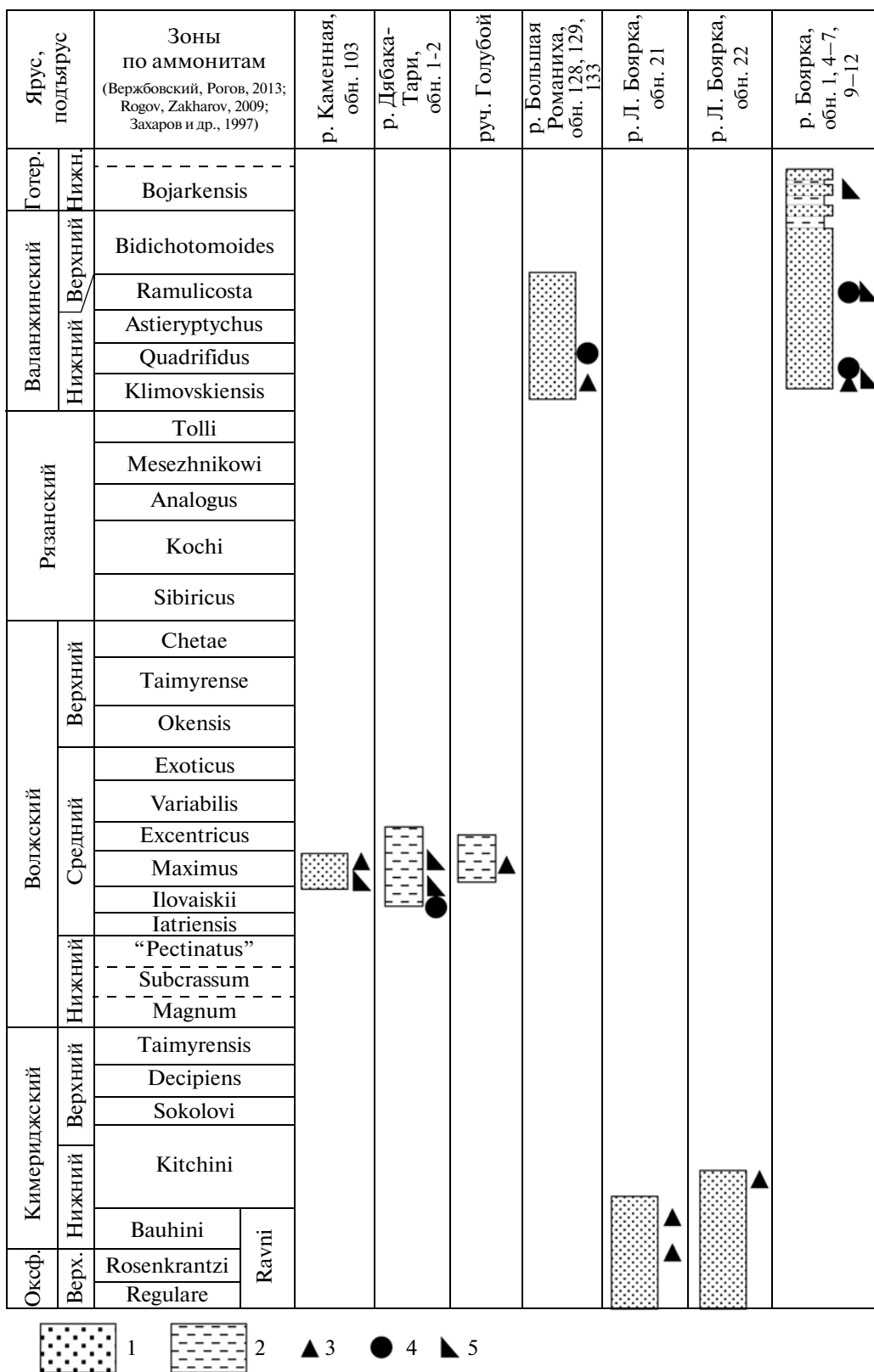


Рис. 2. Позонное стратиграфическое распространение родов колпачковидных гастропод в разрезах верхнеюрских и нижнемеловых отложений на севере Восточной Сибири.

1 – пески и песчаники, 2 – алевроиты и алевролиты, 3 – род Taimyrgoconus, 4 – род Voreioconus, 5 – род Nixipileolus.

бассейне р. Хета. Из этого стратиграфического интервала описаны типовые виды двух новых родов: *Boreioconus bojarkensis*, встреченный по всему разрезу валанжина, и *Nixipileolus depressus* из нижнего валанжина (зоны *Neotollia klimovskiensis* и *Siberites ramulicosta*) на р. Боярка, правом притоке р. Хета. В нижнем готериве этого же разреза (зона *Homol-somites bojarkensis*) найден один экземпляр *Nixipileolus*, сходный с видом *N. depressus*. Род *Taimygoconus* проходит из верхней юры в нижний мел. По одному экземпляру этого рода обнаружено в разрезе нижнего валанжина (зона *Neotollia klimovskiensis*) на реках Боярка и Большая Романиха.

Таким образом, стратиграфический диапазон колпачковидных гастропод охватывает интервал от верхов оксфорда до основания готерива. Однако их находки как по частоте встречаемости, так и по таксономическому разнообразию крайне неравномерно распределены по разрезу. Так, из более 40 имеющихся в коллекции экземпляров значительная часть относится к одному виду *Taimygoconus zakharovi* из зоны *Amoebocegas gavni* верхнего оксфорда—нижнего кимериджа. Большинство находок отдельных видов в пределах аммонитовых зон представлено одним или несколькими экземплярами. Колпачковидные раковины вообще не встречены в верхнем кимеридже, в нижневолжском и верхневолжском подъярусах, в бореальном берриасе (рязанском ярусе) (рис. 2). Учитывая описанную ситуацию, пока невозможно судить о значении этих семейств гастропод для стратиграфии.

ФАЦИАЛЬНАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ И УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ

Седиментологические и палеоэкологические признаки свидетельствуют о крайне мелководных или относительно мелководных обстановках обитания колпачковидных гастропод в эпиконтинентальных морях позднеюрского времени на севере Восточной Сибири (рис. 3). Так, в нижнем кимеридже на р. Левая Боярка (бассейн р. Хета) многочисленные остатки *Taimygoconus* найдены в мелкозернистых плохо сортированных песках и глауконито-лептохлоритовых известковистых песчаниках, заключающих линзы ракушечника из разрозненных раковин и обломков двустворчатых моллюсков (Опорный..., 1969, с. 25–26). По простиранию этого слоя были обнаружены скопления вертикально стоящих раковин крупных пектинид и отдельных створок устриц. Подобные скопления типа “роза” в современных морях формируются в зоне активного волнения (Захаров, 1966а, с. 47). В близких гидродинамических, хотя и несколько более спокойно-водных условиях обитали существенно менее многочисленные раковины *Taimygoconus* и *Nixipileolus* (извлеченные из ракушечников) в морском заливе на

Северном Таймыре (Захаров, 1966а, с. 139; 1995, с. 90). Примерно в это же (средневолжское) время роды *Nixipileolus*, *Boreioconus* и *Taimygoconus* заселяли прибрежные воды Енисей-Хатангского моря-пролива на его северном (центральнотаймырском) берегу в районе р. Дябака-Тари, левого притока р. Верхняя Таймыра. Здесь преобладали, по-видимому, довольно мягкие грунты, населенные разнообразными двустворками (до 30 родов) (Захаров, 1966а, с. 138–139). Многие из них имели крупные раковины (пектиниды, устричные, изогномоны, окситомы и др.), на которых селились колпачковидные гастроподы (рис. 4).

Для суждения об условиях обитания колпачковидных гастропод в раннемеловое время полезно воспользоваться результатами комплексного изучения фаций валанжина и основания готерива по разрезу рек Боярка и Большая Романиха (рис. 3а). Этот интервал разреза на р. Боярка, сложенный преимущественно песками, в меньшей степени алевритами и маломощными пластами глин, был расчленен на 54 пачки, каждая из которых в результате анализа была отнесена к одной из 9 элементарных фаций, объединенных в четыре комплекса: фации лагун, лагунно-морские, морского мелководья и умеренных глубин и внутренней относительно глубоководной зоны бассейна (Захаров, Юдовный, 1974). Почти все находки колпачковидных раковин попали в три типа элементарных фаций: лагунно-морские фации подводно-песчаных валов (*Taimygoconus*, *Nixipileolus*), песчаные (*Boreioconus*, *Taimygoconus*, *Nixipileolus*) и илистые фации морского мелководья (*Nixipileolus*, *Boreioconus*, *Taimygoconus*). Лишь один образец рода *Nixipileolus* обнаружен в илистой фации открытых лагун (рис. 3б).

Изложенные представления о глубине мест обитания колпачковидных гастропод весьма важны. Однако этот показатель может быть оценен лишь относительно (качественно) и сам по себе не является решающим при расселении бентоса. Однако глубина существенно контролирует основные факторы среды: температуру, соленость, гидродинамику, а следовательно, тип грунта и рН среды, проникновение света и, косвенно, качество и количество пищи. Палеоэкологический анализ морских позднеюрских и раннемеловых беспозвоночных позволил высказать предположение об относительной тепловодности Хатангского моря-пролива, близкой к субтропической (Сакс, Нальняева, 1964; Захаров, 1966а). Проведенное позднее изучение стабильных изотопов кислорода показало, что среднегодовые температуры вод Хатангского моря колебались в пределах +13...+18°C (Zakharov, 1994; Žák et al., 2011; Dzyuba et al., 2013; Zakharov et al., 2014). Очень высокое родовое и видовое разнообразие стеногалинных моллюсков (головоногих, двустворчатых, гастро-

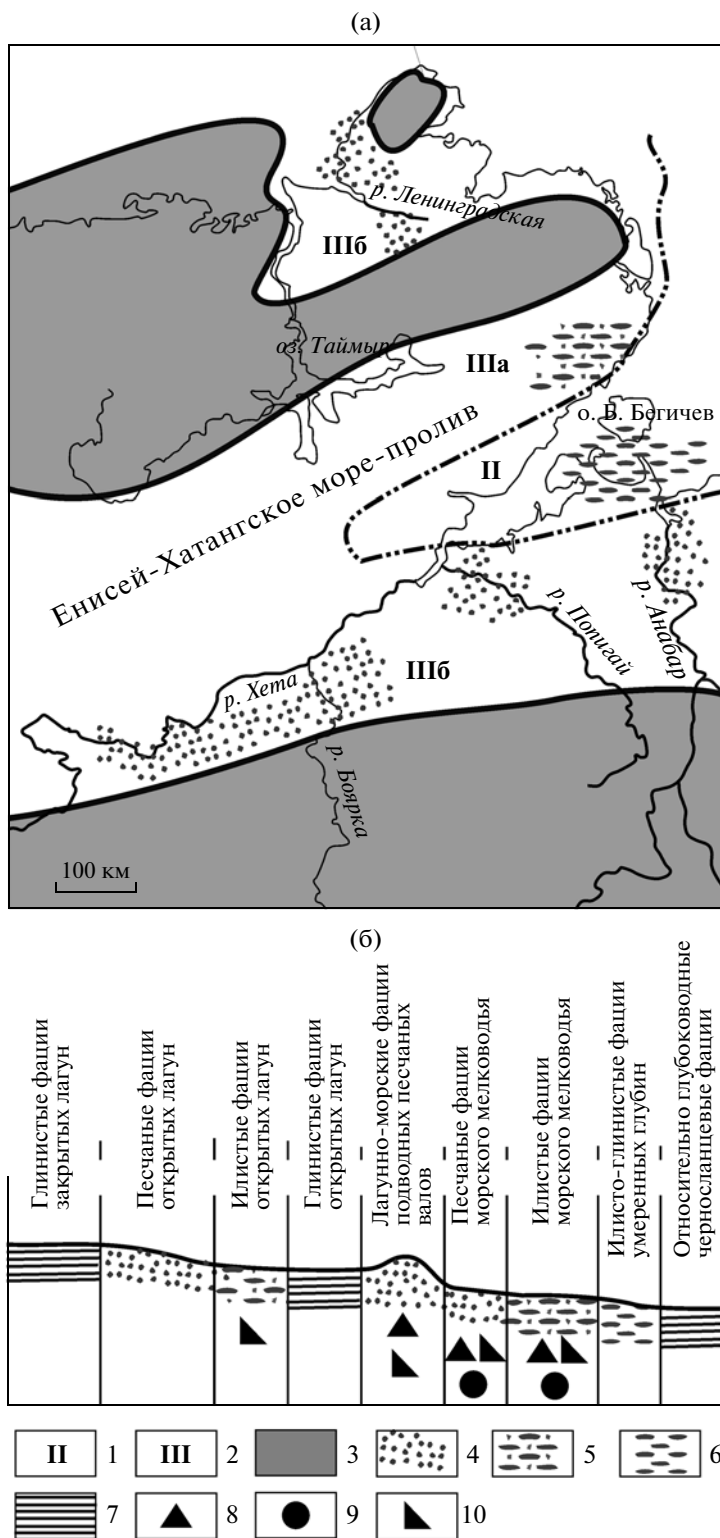


Рис. 3. (а) Литолого-палеогеографическая схема Енисей-Хатангского моря-пролива ранневаланжинского времени (фаза *Neotollia klimovskiensis*) (Захаров, Юдовный, 1974, рис. 12, с изменениями) и (б) генерализованная модель батиметрического профиля позднеюрского-раннемелового Хатангского моря вкrest фациальных зон; показана приуроченность колпачковидных гастропод к конкретным фациям.

1 – обстановки средней сублиторали; 2 – обстановки верхней сублиторали, удаленные от берега (а) и приближенные к берегу (б); 3 – суша; 4 – пески; 5 – алевриты песчаные; 6 – алевриты; 7 – глины; 8 – род *Taimygosonus*, 9 – род *Vogiosonus*, 10 – род *Nixipileolus*.

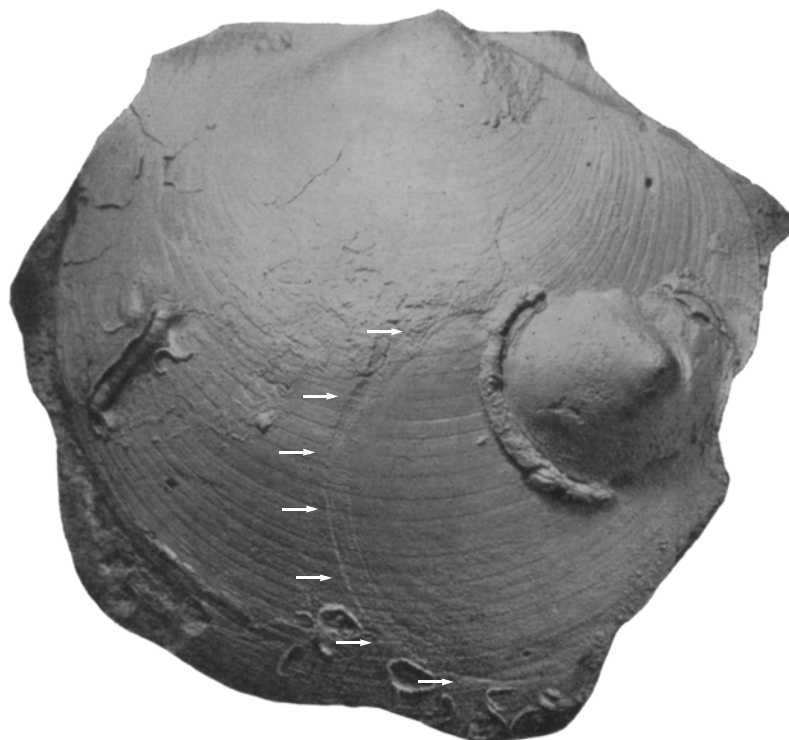


Рис. 4. Молодой *Boreioconus* на раковине *Camptonectes (Maclearnia) imperialis* (Keyserling) (Захаров, 1966б, табл. 6, фиг. 2), р. Боярка, обнажение 13; нижний валанжин, зона *Neotollia klimovskiensis*. В натуральную величину. На поверхности створки хорошо видна граница зоны кормления гастроподы (показана стрелками).

под), брахиопод, бентосных и планктонных микрозоофоссилий (фораминифер и радиолярий) и микрофитофоссилий (динофлагеллат) в интервале от верхнего оксфорда до валанжина свидетельствует о преобладании нормальной солености морских вод. Количественная оценка солености по методу Ракера-Валентайна показала значения в пределах от 30 до 36‰ в Хатангском раннемеловом море (Захаров, Радостев, 1975).

ЭТОЛОГИЯ КОЛПАЧКОВИДНЫХ ГАСТРОПОД

Реконструкция этологии колпачковидных гастропод произведена исходя из сравнительного анализа с современными представителями тех же семейств и анализа тафономических наблюдений на геологических разрезах. Общим для всех описанных родов является то, что их особи, как и современные аналоги, фиксировали свое положение на твердом субстрате путем присасывания ног.

Этологию *Taimugosonus* можно рассматривать по аналогии с современными крепидулами с тем же габитусом раковины. Этот род считается предком группы *Srepidula fornicata* (Linnaeus, 1758), и экология таймыроконуса, соответственно, рассматривается исходя из данных по экологии указанных крепидул (Fretter, Graham, 1962). Можно полагать, что виды таймыроконуса являлись, ско-

рее всего, сестонофагами. Большой диапазон в размерах найденных раковин предполагает обитание их особей семьями на твердых поверхностях (например, на сворках раковин). К сожалению, *Taimugosonus* в прижизненном положении не найдены.

Что касается *Nixipileolus* и *Boreioconus*, то голотипы обоих видов расположены на раковинах *Camptonectes (Maclearnia) imperialis* (рис. 4, 5; табл. II, фиг. 3б, 6а–6г). Возможны следующие версии их этологии: либо особи сидели и фильтровали взвеси, присосавшись к поверхности створки пектиниды, либо они были соскребающими микроводорослей, бактерий и т.п. на поверхности разного рода объектов, в том числе створок двустворчатых моллюсков. Скорее всего, для прокорма особям постоянно приходилось перемещаться между раковинами пектинид, которые довольно плотно заселяли поверхность дна (Захаров, 1966а, рис. 10, 22). Возможно, что после “выпасов” особь возвращалась на ранее освоенное место, как это и происходит у современных *Patella Linnaeus, 1758* (Fretter, Graham, 1962, p. 498). Однако возможен третий вариант этологии рода *Nixipileolus*: комменсализм на особях маклеарний. Этот вариант даже более вероятный, чем прогулки за едой. Современный *Capulus ungaricus* (Linnaeus, 1758) часто поселяется на двустворках (*Pecten, Chlamys, Monia* и др.). Используя длин-

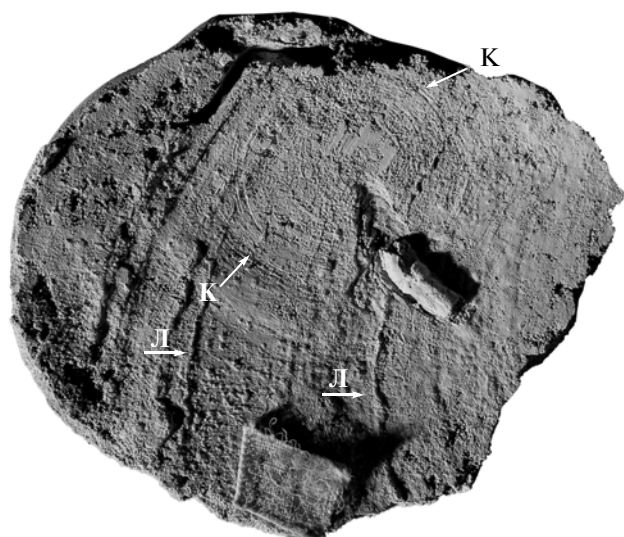


Рис. 5. Характер створки *Samptonectes* (*Mclearnia*) *brevivauris* под *Nixipileolus* sp. 1. aff. *depressus* sp. nov. (ПИН, экз. № 5524/17 (ширина 57 мм), р. Дябака-Тари, обнажение 8, слой 1; средневожский подъярус, зона *Dogsplanites ilovaiskii*).

Концентрические круги (к) – следы эрозии створки гастроподой, дуговидные линии (л) – линии нарастания на створке.

ный хоботок, он может перехватывать пищевые частицы из их мантийной полости (Fretter, Graham, 1962, p. 506). При этом капулосы сидят на одном месте длительное время и формируют под собой растворенную площадку концентрического рисунка. Два экземпляра *Nixipileolus* найдены в прижизненном положении на створках маклеарний, и под ними обнаружен такой же эродированный участок концентрического рисунка (рис. 5). Следует заметить, что особи *Nixipileolus* найдены в слоях мелкозернистых песков нижнего валанжина (р. Боярка) совместно с другими захороненными также в прижизненном положении многочисленными беспозвоночными: двустворками, брахиоподами, мшанками, червями, фораминиферами, которые, как и *Nixipileolus*, при жизни являлись комменсалами (Захаров, 1966б, табл. 1–6).

Биогеографическое значение колпачковидных гастропод. Места находок колпачковидных раковин в разрезах верхней юры и нижнего мела расположены в бассейне р. Хета и на Таймырском полуострове. В кимериджском, вожском, бореально-берриасском (рязанском), валанжинском веках и раннем готериве эта территория входила в состав Северо-Сибирской провинции Арктической палеозоогеографической области (Сакс и др., 1971). Основанием для возведения арктической биохоремы в ранг области на инициальной стадии исследований (в 1960-х годах) послужили особенности таксономического состава, в основном эндемизм, беспозвоночных на видовом уровне среди аммонитов (Месежников, 1984; Шулъ-

гина, 1967), белемнитов (Сакс, Нальняева, 1964, 1966), нескольких надвидовых таксонов среди двустворок (Захаров, 1966а, 1970), семейства брахиопод *Boreiothyridae* (Дагис, 1968). Лишь позднее эндемичные виды и роды были открыты и описаны среди перечисленных выше групп, а также гастропод (Бейзель, 1983), радиолярий (Брагин, 2009), динофлагеллат (Nikitenko et al., 2008). Учитывалось также доминирование отдельных групп, особенно среди головоногих, которые никогда не были господствующими в Бореально-Атлантической и Бореально-Тихоокеанской палеобиогеографических областях.

Своеобразные колпачковидные гастроподы со срединной септой, описанные в настоящей статье, а в 1960-х годах условно отнесенные к семейству *Calyptraeidae* (Сакс и др., 1971, с. 194) и неизвестные по литературе нигде, кроме Советской Арктики, рассматривались как эндемичные моллюски Арктической биогеографической области. Как показывает проведенное нами исследование, прежнее предположение об эндемизме колпачковидных гастропод в значительной мере оказалось верным, и эта группа предоставляет дополнительные свидетельства высокого биогеографического ранга арктической позднеюрской и раннемеловой биоты.

МОРФОЛОГИЯ РАКОВИН КОЛПАЧКОВИДНЫХ ГАСТРОПОД

В ходе эволюции в разных группах гастропод возникали формы с колпачковидными раковинами. Исходные группы, от которых они произошли, различались по анатомии и облику раковины, поэтому характер колпачковидности раковин и пути ее обретения также различались. В результате колпачковидные гастроподы разного генезиса различаются по строению раковин.

Для интерпретации морфологических признаков у изучаемого фоссильного материала проведем короткий экскурс в морфологию современных гастропод с колпачковидными или близкими к таковым раковинами. Так как среди нашего материала нет признаков наличия отверстий и вырезок, подобные гастроподы были исключены из рассмотрения. Большинство описаний сделано А.В. Гужовым при изучении раковинного материала, хранящегося в Зоологическом музее МГУ и Зоологическом институте РАН.

Cyclobranchia (рис. 6а–6в). У *Lotiidae*, *Acmaeidae*, *Nacellidae* и *Patellidae* раковина имеет вид от округлого до удлинённого колпачка, открытого радиальной скульптурой, реже эксцентрическими линиями нарастания. Макушка смещена в той или иной степени к переднему краю раковины, а иногда и загнута вперед. Спирально-завитая стадия отсутствует. Изнутри раковина

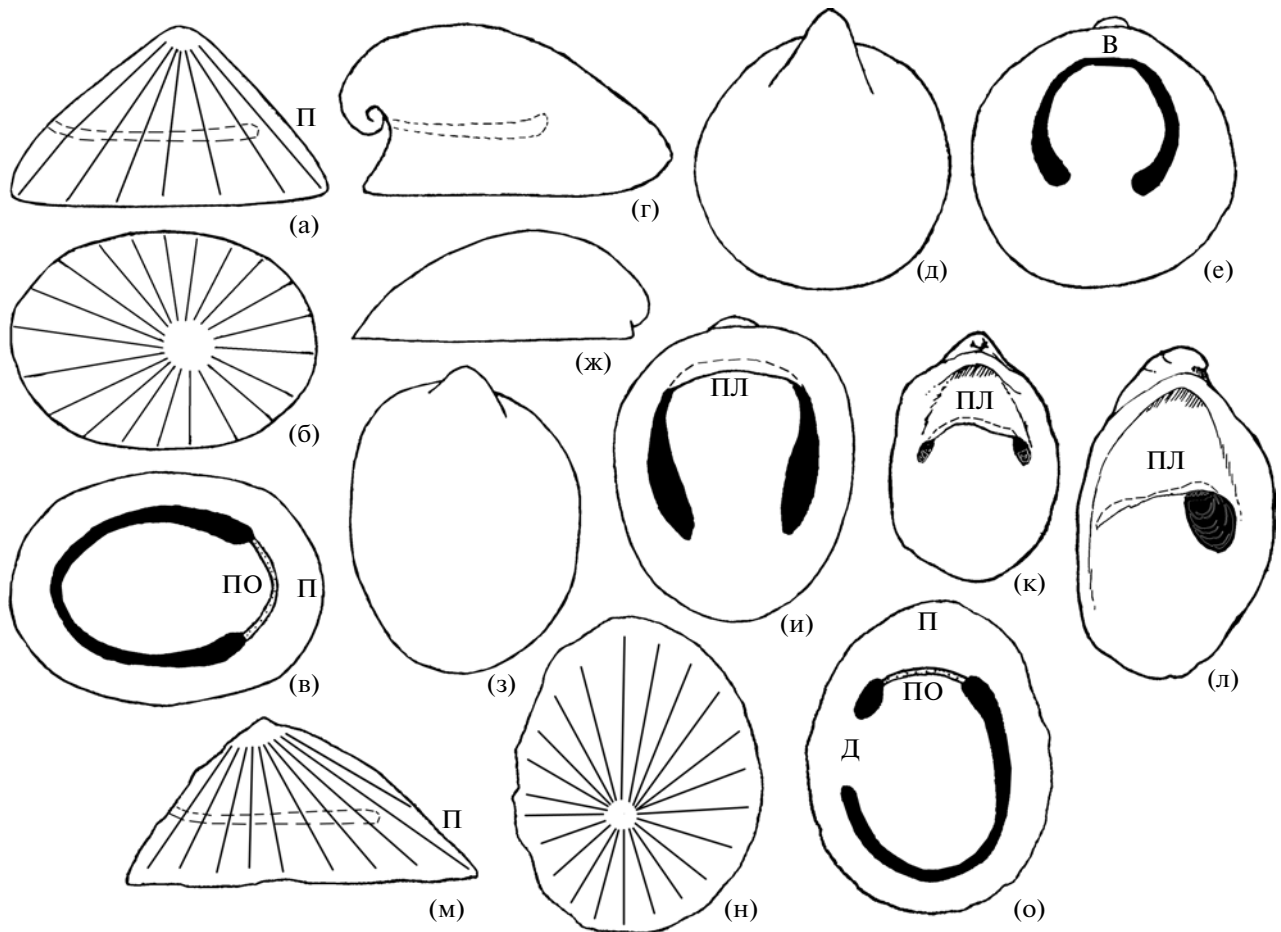


Рис. 6. Мускульные отпечатки на раковинах современных и ископаемых гастропод.

а–в – *Asmaea*; г–е – *Septaria*; ж, з – *Capulus*; и, к – *Crepidula* (Hoagland, 1977, fig. 2, с изменениями); м–о – *Siphonaria*. В – валик, Д – диастема, ПЛ – пластинка, П – передняя часть раковины, ПО – паллиальный отпечаток. В черный цвет окрашены видимые участки мускульных отпечатков, скрытые участки оконтурены пунктиром.

имеет вид ровного конуса с кольцеобразным отпечатком, проходящим на середине высоты раковины и параллельно ее нижнему краю. Он состоит из заднего широкого подковообразного отпечатка, который охватывает около 80% окружности раковины и расширяется на передних концах. Впереди обычно виден узкий паллиальный отпечаток, который, дуговидно изгибаясь, проходит между концами заднего отпечатка. У крупных особей задний отпечаток может распадаться на несколько сегментов, образованных отдельными пучками мускульного комплекса. Например, у *Cellana testudinaria* (Linnaeus) он состоит из заднего сдвоенного сегмента (образованного двумя не полностью обособленными мускульными пучками) и 12 боковых сегментов, из которых вторые сзади также сдвоенные.

Pectinibranchia

Capuloidea. Capulidae (рис. 6г–6е). У *Capulus* Montfort, 1810 раковина приближается к кониче-

ской, с сильно загнутой назад и несколько вбок макушкой, закрученной в короткий завиток. Поверхность раковины покрыта линиями нарастания или скульптурой, веерно расходящейся от макушки. С внутренней стороны, под макушкой, образуется короткая пластинка, которая при нарастании колпачковидности раковины и редукции завитка редуцируется до валика (например, от *Capulus ungaricus* (Linnaeus) к *C. danieli* (Crosse)). Мускульный отпечаток подковообразно охватывает около 70% окружности раковины. Он более или менее хорошо выраженный, идет параллельно нижнему краю раковины. Задняя, более узкая часть отпечатка располагается на верхней стороне пластинки, его передние концы утолщены. Близкое строение у рода *Trichamantina*, раковина которого имеет крупный завиток, закрученный назад и немного вбок. Изнутри в задней части раковины формируется уплощенная площадка. Отпечаток подковообразный, но очень слабый.

Velutoinoidea. Velutinidae. У *Piliscus commodus* (Middendorff) раковина тонкостенная, покрытая линиями нарастания и эксцентрическими складками, с макушкой, смещенной назад и закрученной в мелкий завиток. Последний оборот конический, изнутри без валика со стороны завитка; мускульный отпечаток как у *Carulus*, но обычно не виден из-за очень слабой выраженности.

Vanicoroidea. Hipponicidae. *Hipponix* DeFrance, 1819 обычно имеет коническую раковину с загнутой, выступающей за задний край макушкой, так что некоторые раковины выглядят как короткий рог. Реже макушка небольшая, смещенная и загнута назад, не выступает за край раковины. Скульптура из радиальных или концентрических ребер или из их сочетания. *Sabia* Gray, 1841 — округлые колпачки с невысокой, сильно смещенной и направленной назад макушкой, покрытые радиальной скульптурой. Оба рода имеют подковообразный мускульный отпечаток, расположенный с задней стороны раковины и утолщающийся кпереди. У *Hipponix* он занимает 70%, у *Sabia* — 60% окружности оборота.

Neritoidea. Neritidae (рис. бж—би). Раковина *Septaria* Féruassac, 1807 в виде вытянутого конуса, с макушкой, расположенной у заднего края. Макушка закручена в короткий завиток, наклоненный вбок. Столбик преобразован в более или менее длинную пластинку. Она располагается вблизи нижнего края раковины и имеет ровный или вогнутый передний край. Перед пластинкой на стенке раковины наблюдаются утолщенные концы хорошо развитого подковообразного отпечатка. Отпечаток проходит параллельно краю раковины. В поздней юре—позднем мелу жили колпачковидные неритоидеи рода *Pileolus* G. V. Sowerby I, 1823. Их раковины представляли собой мелкие колпачки, обычно с хорошо развитой радиальной скульптурой. Макушка от субцентральной до сильно смещенной назад. Столбик имеет форму пластинки, проходящей вблизи устьевого края. Он ориентирован параллельно нижнему краю раковины и оставляет спереди узкое роголикообразное отверстие. Передний край пластинки обычно вогнутый, гладкий или зазубренный.

Calyptraeidea. Calyptraeidae (рис. бк, бл). У *Crepidula* Lamarck, 1799 раковина от уховидной, с макушкой, закрученной назад и вправо в плотный короткий завиток (*C. fornicata* (Linnaeus)), до почти плоской треугольно-овальной (*C. monoxyla* (Lesson)). Скульптура представлена линиями нарастания или ребрышками, расходящимися от макушки вдоль раковины, иногда с шипами. Столбик преобразован в длинную тонкую пластинку в задней части раковины, проходящей примерно на середине ее высоты. Пластинка может достигать половины длины раковины, она обычно вогнутая, имеет передний край разной

конфигурации. Мускульные отпечатки либо не видны, либо видны их концы, располагающиеся с правой или с обеих сторон в местах стыков переднего края пластинки со стенкой раковины (Hoagland, 1977)¹. *Calyptraea* Lamarck, 1799 имеет раковину в виде круглого конуса, покрытого концентрическими линиями нарастания (*C. chinensis* Linnaeus), либо ее раковины сохраняют спиральную завитость (*C. calyptraeiformis* Lamarck). *Trochita trochiformis* (Born) имеет аналогичную *C. calyptraeiformis* раковину, но покрытую поперечными ребрами. У видов с максимальной внешней редукцией спирально-конического строения раковины сохраняется столбик в виде спирально-закрученного зубца, поэтому в верхней половине внутренних ядер *Calyptraea* видна спиральная борозда, остающаяся после растворения столбика. У *Sticbulum* Schumacher, 1817 раковина в виде округлого или овального конуса с маленькой макушкой, более или менее сильно смещенной к заднему краю. Раковина покрыта радиально расходящимися от макушки ребрышками (иногда с шипами), реже эксцентрическими линиями нарастания. Изнутри раковина несет рудимент столбика в виде вертикального треугольного или овального конуса в задней части раковины. Конус вытянут поперек раковины, его стенки смыкаются с правой стороны под острым углом.

Peltospiridae. Peltospiridae (по McLean, 1989). Раковины от уховидных с редуцированным завитком, закрученным назад и вправо, до удлиненно-конических с редукцией завитка до загнутой и сильно смещенной назад макушки. Скульптура из рядов шипиков и лезвиеобразных ребер образована периостракумом; вероятно, без него раковина покрыта только линиями нарастания. Столбик редуцирован до короткой пластинки или поперечного валика под макушкой. Указывается наличие заднего подковообразного мускульного отпечатка, который сзади проходит по внутренней стороне у края пластинки. Так как акцент на ориентацию мускульного отпечатка не дается, можно предположить, что он вытянут вперед параллельно устьевому краю, как и у прочих вторично колпачковидных пектинибранхий.

¹ Вследствие разнообразия мускульных отпечатков у *Crepidula* некоторыми авторами предлагается их разделение на несколько родов. Например, Б. Маршалл предлагает роды: *Crepidula* — без мускульных отпечатков; *Maoricrypta* Finlay, 1926 — с двумя отпечатками; *Grandicrepidula* McLean, 1995 — с правым отпечатком (Marshall, 2003). К этой схеме деления есть вопросы из-за градуальной изменчивости поля прикрепления мускулов среди видов *Crepidula* s.l. Необоснованность расчленения рода *Crepidula* также высказана в ряде публикаций (Hoagland, 1977; Bandel, Riedel, 1994).

Divasibranchia

Siphonarioidea. Siphonariidae (рис. 6м–6о). *Siphonaria* G. B. Sowerby I, 1823 имеет округлые до овальных колпачковидные раковины с обычно смещенной назад макушкой, покрытые снаружи более или менее грубой радиальной скульптурой. На краю раковины справа спереди расположен синус, который обычно выражен радиально ориентированным выступом поверхности раковины (часто он совпадает с одним из ребер у грубо-скульптурированных видов). Изнутри выступу соответствует радиальная выемка. В синусе спереди располагаются дыхательное и анальное отверстия, здесь же размещена ретрактивная мускулатура (Cottrell, 1911). Мускульный отпечаток так же, как у пателлогастропод, состоит из подковообразного заднего, утолщающегося по краям, и более узкого полукруглого переднего, но из-за указанных особенностей расположения органов в мантийной полости, он прерывается в районе развития синуса. *Williamia* Monterosato, 1884 имеет более высокий конус и нависающую назад макушку, покрыта только линиями нарастания и не имеет выраженного радиального выгиба сзади справа. Мускульный отпечаток аналогичен таковому у *Siphonaria*, только зона разрыва мускульного отпечатка еще шире (Keen, Coan, 1974, p. 18).

Incertae sedis. Anisomyon Meek et Hayden, 1860 (рис. 7). Этот меловой род был отнесен к сифонаридам Н. Солом (Sohl, 1967), который изучил наружную и внутреннюю морфологию раковины трех видов: *A. borealis* (Morton, 1842), *A. centrale* Meek, 1871 и *A. patelliformis* (Meek et Hayden, 1856) (типовой вид рода). Однако особенности расположения отпечатков и характер внутренней поверхности раковины существенно отличаются от таковых у современных *Siphonariidae*. Н. Сол дает зарисовки отпечатков для всех трех видов (Sohl, 1967, p. B37, fig. 10; настоящая работа, рис. 7а–7в). Эти зарисовки сделаны по экземплярам, изображенным в той же работе: *A. borealis* (Sohl, 1967, pl. 8, figs. 9, 10, 12, 13, 15), *A. patelliformis* (Sohl, 1967, pl. 11, figs. 12, 13, 16), *A. centrale* (Sohl, 1967, pl. 10, figs. 7, 8, 10–12). Предложенные зарисовки отпечатков для *A. centrale* с хаотическим изменением толщины и направления дают повод сомневаться в их интерпретации. По фотографиям можно проследить отпечатки у двух первых видов. Все раковины имеют макушку, отчетливо смещенную к краю раковины. Для всех видов изображен хорошо развитый передний паллиальный отпечаток, который располагается с той стороны, куда смещена макушка. Такая позиция характерна для пателлогастропод, но никак не для сифонариид. Передний отпечаток у *A. borealis* и *A. patelliformis* гораздо шире, чем у современных пателлогастропод и сифонариид, у *A. centrale* он проходит в непосредственной близости, а у *A. patelliformis* — че-

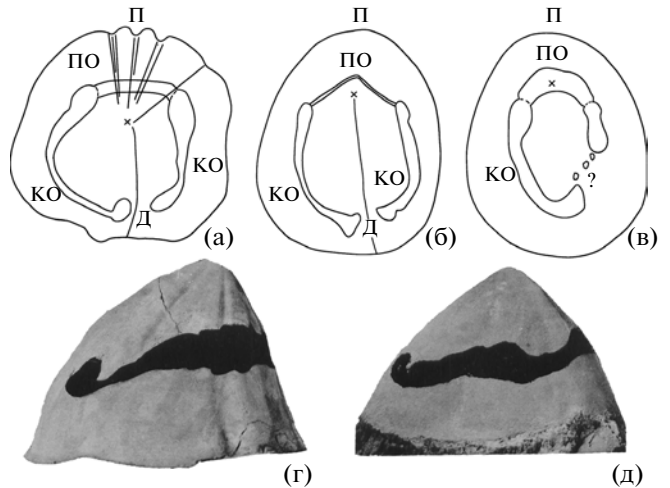


Рис. 7. Реконструкция мускульных отпечатков рода *Anisomyon* (по Sohl, 1967, с изменениями).

а — *Anisomyon centrale* Meek, 1871; б — *Anisomyon borealis* Morton, 1842; в — *Anisomyon patelliformis* Meek et Hayden, 1856; г, д — прорисовка заднего отпечатка на раковинах *A. centrale*. Фиг. 7а–7в взяты из (Sohl, 1967, p. B37, fig. 10), фиг. 7г, 7д — из (Sohl, 1967, pl. 10, figs. 7, 13).

× — макушка, Д — диастема, КО — колумеллярные отпечатки, П — передняя часть раковины, ПО — паллиальный отпечаток.

рез (!) апекс внутренней поверхности раковины, что также необычно. Кроме того, виды сильно различаются внутренней морфологией. Если на внутренних ядрах *A. patelliformis* нет радиальной скульптуры, то у *A. borealis* есть несколько радиальных гребней, идущих к противоположному макушке краю, а у *A. centrale* к гребням добавляются радиальные борозды противоположной направленности. Ничего подобного радиальным элементам *A. centrale* и *A. borealis* не известно ни у пателлогастропод, ни у сифонариид.

Обзор юрских и меловых колпачковидных гастропод показал крайнюю скудность и неполноту данных. Помимо более или менее убедительных представителей пателлогастропод можно выделить четыре группы. Первая объединяет колпачковидные раковины, не несущие следов мускульных отпечатков: *Berlieria* Loriol, 1903 (поздняя юра), *Brunonia* G. Müller, 1898 (поздний мел), *Gigantocarulus* Hayami et Kanie, 1980 (поздний мел). Некоторые из таких раковин имеют специфические радиальные структуры: *Rhytidopilus* Cossmann, 1895 (поздняя юра), *Pseudorhytidopilus* Cox, 1960 (юра). Вторая группа представлена видами, относимыми к роду *Anisomyon*. Третья группа — представители рода *Pileolus*. Морфология обоих родов обсуждалась выше. В последнюю группу входят внутренние отпечатки раковин, для части которых указывается наличие мускульного отпечатка. Они могут принадлежать любой группе колпачковидных га-

стропод, поскольку ни раковина, ни характер отпечатка не известны. Данные формы при описании были отнесены к известным современным и ископаемым родам, главным образом пателлогастропод.

Таким образом, у гастропод с раковиной, близкой к колпачковидной, имеется задний мускульный отпечаток, который имеет вид подковы с расширенными передними концами. У пателлогастропод и сифонариоидей также развит узкий дугообразный передний (паллиальный) отпечаток. Однако у сифонариоидей задний отпечаток спереди справа укорочен или имеет диастему. *Patelloidea*, *Lottioidea* и *Siphonarioidea* не имеют с внутренней стороны никаких выростов или пластинок, за исключением радиального синуса у вторых. У остальных гастропод сохраняется рудимент столбика в виде пластинки или валика, расположенный в задней части раковины. Макушка раковины у пателлогастропод смещена кпереди раковины, тогда как у прочих групп — кзади раковины, то есть у первых концы заднего мускула обращены к макушке, а у остальных — от нее. От других пектинибранхий неритоидеи отличаются близким расположением пластинки у устьевого края раковины.

ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ИСКОПАЕМОГО МАТЕРИАЛА

Раковины, отнесенные авторами к новому роду *Taimygosonus*, характеризуются хорошо развитым завитком, закрученным назад и смещенным в правую сторону. Он выступает за задний край раковины. Поверхность раковины покрыта эксцентрическими линиями нарастания. Последний оборот конусовидно расширен, его внутреннее пространство сзади пересекается наклоненной вниз пластинкой. На немногих наиболее полных ядрах видно, что пластинка выступает не более чем на 40% длины раковины. На ядрах удалось различить следы мускульного отпечатка. Они представлены расширенными концами отпечатка, расположенными на стенке раковины выше пластинки. Концы отпечатка заканчиваются недалеко от стыка пластинки со стенкой раковины и простираются вперед и немного вверх. Мускульный отпечаток, вероятно, проходил строго поперек пластинки, как у и всех рассмотренных выше современных гастропод с аналогичной раковиной. Однако, в отличие от последних, мускульный отпечаток расположен в отдалении от края пластинки, и поэтому он полностью скрыт пластинкой.

Раковины *Taimygosonus* внешне очень похожи на современных *Crepidula* (группа 1 по Hoagland, 1977; например, *C. fornicata* Linnaeus, 1758). Сходство изучаемого материала с современными *Crepidula*, по нашему мнению, обусловлено близкой

экологией и этологией животных. Различия в характере и расположении мускульного отпечатка указывают на конвергентность их внешнего сходства. У *Crepidula* s.s. мускулатура прикреплялась к верхней стороне пластинки вдоль ее переднего края (с правой стороны прикреплялся более крупный пучок, с левой — более мелкий). По мере развития мускулатуры место крепления распространялось вдоль всего края пластинки, а затем на стенку раковины впереди правого конца пластинки и, наконец, впереди ее левого конца. У *Taimygosonus* отпечаток устроен по последнему варианту, но место прикрепления мускулов смещено назад (рис. 8а–8в). Такое расположение отпечатка, вероятно, связано с наклоном пластинки вниз, тогда как у *Crepidula* она субпараллельна нижнему краю раковины.

В семействе *Calyptraeidae* колпачковидность раковины, вероятно, достигалась двумя путями: редукцией спиральной завитости раковины (1) без изменения наклона оси навивания или (2) со смещением ее наклона к горизонтальной плоскости. В результате редукция завитка и внутренней стенки оборота (столбика) происходят по-разному. У первых макушка сохраняет субцентральный положение, а столбик редуцируется до треугольного вертикального конуса (*Stucibulum*) или изогнутого зубца (*Calyptraea*), у вторых завиток смещается назад, а столбик превращается в изогнутую пластинку (*Crepidula*). К.Э. Хоагланд (Hoagland, 1977) родительским родом семейства считает *Trochita* Schumacher, 1817, у которого еще есть спирально завитой столбик. От него, по мнению Хоагланда, произошла *Calyptraea* со столбиком, варьирующим от спирально-завитого до зубцеобразного. *Stucibulum* и *Crepidula* рассматриваются в качестве ее потомков, реализовавших разные пути перехода к колпачковидности раковины.

Существуют две версии систематического положения *Taimygosonus*. По первой, *Taimygosonus* является финальной формой, которая произошла от неизвестного юрского предка и не имела потомков, но вследствие сходного образа жизни приобрела раковину, конвергентную с *Crepidula*. Согласно второй версии, *Taimygosonus* может быть таксоном, от которого произошли кайнозойские *Crepidula*. В таком случае схема происхождения *Crepidula* от представителей *Calyptraea* несостоятельна, а сами калиптреиды разбиваются на две группы родов, длительно развивавшиеся независимо друг от друга. В описательной части *Taimygosonus* отнесен к семейству *Calyptraeidae*.

Наиболее схожи с *Taimygosonus* несколько образцов, отнесенных нами к новому роду *Nixipileolus*. К сожалению, нет сохранившихся раковин этого рода, но на внутренних ядрах хорошо видны следы мускульных отпечатков и щели от пластин-

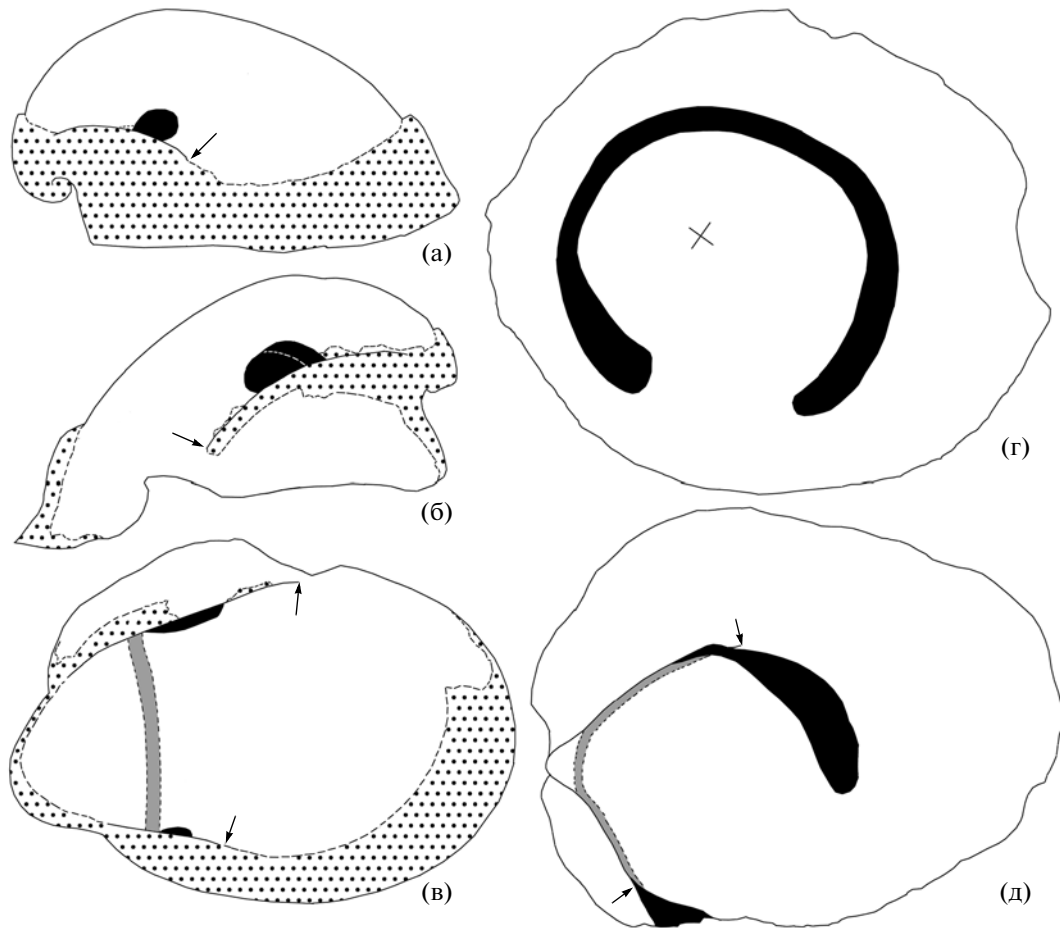


Рис. 8. Мускульные отпечатки колпачковидных гастропод.

а–в – *Taimyrosconus zakharovi* sp. nov., ПИН, голотип № 5524/2; а – вид справа, б – вид слева, в – вид сверху; г – *Boreiosconus bojarkensis* sp. nov., ПИН, голотип № 5524/1; д – *Nixipileolus depressus* sp. nov., ПИН, голотип № 5524/3.

× – макушка; сплошная линия – контуры экземпляра и видимые на внутреннем ядре щели от растворенных пластинок; черная штриховая линия – контуры сохранившейся раковины; заливка крапом – остатки раковины; без заливки – поверхность внутреннего ядра; черная заливка – видимые контуры мускульных отпечатков; серая заливка, оконтуренная штриховой линией, – предполагаемые скрытые участки мускульных отпечатков; белая штриховая линия – граница между отпечатками отдельных мускульных пучков; стрелки – наблюдаемые передние границы пластинок.

чатого столбика. В отличие от *Taimyrosconus*, завиток у *Nixipileolus* сильно редуцирован, поэтому макушка раковины занимает почти центральное положение, сильно смещена к заднему краю. Пластинка развита слабее и имеет меньший наклон, поэтому мускульный отпечаток смещен вперед. Его задняя часть проходила по верхней стороне пластинки вдоль ее переднего края, а передние концы расположены на стенке раковины, рядом с пластинкой (рис. 8д). Наблюдается сильная асимметрия между серповидным длинным и узким левым концом и коротким и широким правым концом. В филогенезе видов в роде *Nixipileolus* от средневожского времени до раннего готерива прослеживается тенденция в редукации завитка, что приводит к укорочению и уменьшению наклона септы, уменьшению размеров и выра-

женности макушки. По своим признакам *Nixipileolus* не похож ни на один известный род; можно лишь утверждать, что это остатки пектинибранхии неясного систематического положения. Высокое положение пластинки относительно нижнего края раковины дает нам основание исключить родство *Nixipileolus* с *Neritidae*.

Остальные раковины представлены круглыми колпачками с центральной или слегка смещенной назад вершиной, покрытыми эксцентрическими линиями нарастания. На внутренних ядрах остались следы мощных подковообразных мускульных отпечатков, охватывающих 80% окружности конуса (рис. 8г). Мускульный отпечаток в задней части колпачка уже и проходит по более или менее выраженной депрессии, передние концы отпечатка расширены и закруглены. Отпеча-

ток располагается посередине или несколько выше середины высоты колпачка. Наблюдаемые признаки полностью соответствуют таковым у *Pectinibranchia* со вторично-колпачковидной раковиной. К сожалению, сказать более определенно, к представителям какого семейства/надсемейства они могли бы принадлежать, нет возможности. Наличие сходных колпачковидных форм в разных семействах современных и кайнозойских гастропод указывает на то, что подобный морфотип формировался неоднократно у филогенетически далеких групп. Однако нам не известны современные или вымершие роды с раковинами подобного облика. Поэтому в статье предложено выделить их в новый род *Boreioconus*.

Последняя небольшая группа представлена низкими конусами. Макушка небольшая, смещена и загнута назад. Изнутри под макушкой развит короткий, но отчетливый валик. Мускульный отпечаток подковообразный, большей частью закрытый остатками раковинного слоя. Вероятно, мы имеем дело с еще одним родом гастропод, но фрагментарность материала исключает полноценное описание нового таксона. В описательной части он фигурирует как "*Boreioconus*" sp. nov.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

К Л А С С GASTROPODA

ПОДКЛАСС PECTINIBRANCHIA BLAINVILLE, 1814

Род *Boreioconus* Guzhov, gen. nov.

Название рода от βόρειος *греч.* — север и κονος *греч.* — конус. Мужской род.

Типовой вид — *B. bojarkensis* sp. nov.; нижний мел, валанжин; Россия, север Восточной Сибири.

Диагноз. Раковина крупная, колпачковидная, умеренной толщины, с макушкой от субцентральной до смещенной к заднему краю. Завиток редуцированный. Изнутри раковины под макушкой проходит поперечный валик, к которому кре-

пилась ретрактная мускулатура. Скульптура из слабых эксцентрических морщин, которые также передаются на внутреннюю поверхность раковины. Мускульный отпечаток хорошо развит, имеет вид подковы. Он проходит немного выше середины высоты раковины, ориентирован параллельно устьевому краю и охватывает около трех четвертей окружности колпачка.

С о с т а в. Типовой вид.

Boreioconus bojarkensis Guzhov, sp. nov.

Табл. 1, фиг. 1–3

Название вида по р. Боярка.

Голотип — ПИН РАН, № 5524/1 (табл. 1, фиг. 1; рис. 8г); Россия, север Восточной Сибири, р. Боярка (правый приток р. Хета), собран из осыпи обнажения 4; нижний мел, валанжин.

Описание. Раковина крупная, до 7–8 см в длину, коническая, с субцентральной макушкой. Завиток не наблюдается. Угол конуса колпачка около 100–110°. Поверхность раковины покрыта эксцентрическими сглаженными морщинами и линиями нарастания. Мускульный отпечаток подковообразный, хорошо выраженный, занимает 80% диаметра и проходит немного выше середины высоты раковины. Позади вершины он расположен на слабо развитом поперечном валике. Вследствие правозавитости раковины правая сторона отпечатка, особенно ее задняя часть, располагается ниже левой половины. Валик также более развит справа.

Распространение. Нижний мел, валанжин; Россия, север Восточной Сибири.

Материал. Нижний мел, нижний валанжин, зона *Neotollia klimovskiensis*: р. Боярка, обнажение 14, слой 4 (1 экз., внутреннее ядро); зона *Propolytuchites quadrifidus*: р. Большая Романиха, обнажение 129 (1 экз., внутреннее ядро), обнажение 133 (2 экз., раковина и внутреннее ядро); зона *Siberites ramulicosta*: р. Боярка, обнажение 4, слой 4 (1 экз., фрагмент раковины), обнажение 6, слой 7 (1 экз., внутреннее ядро); нижний валанжин: р. Боярка, обнажение 5, слои 8 и 9 (1 экз.,

Таблица 1. Колпачковидные гастроподы из нижнего мела рек Боярка и Большая Романиха (бассейн р. Хета) и из средневожского подъяруса (верхняя юра) р. Дябака-Тари (Центральный Таймыр).

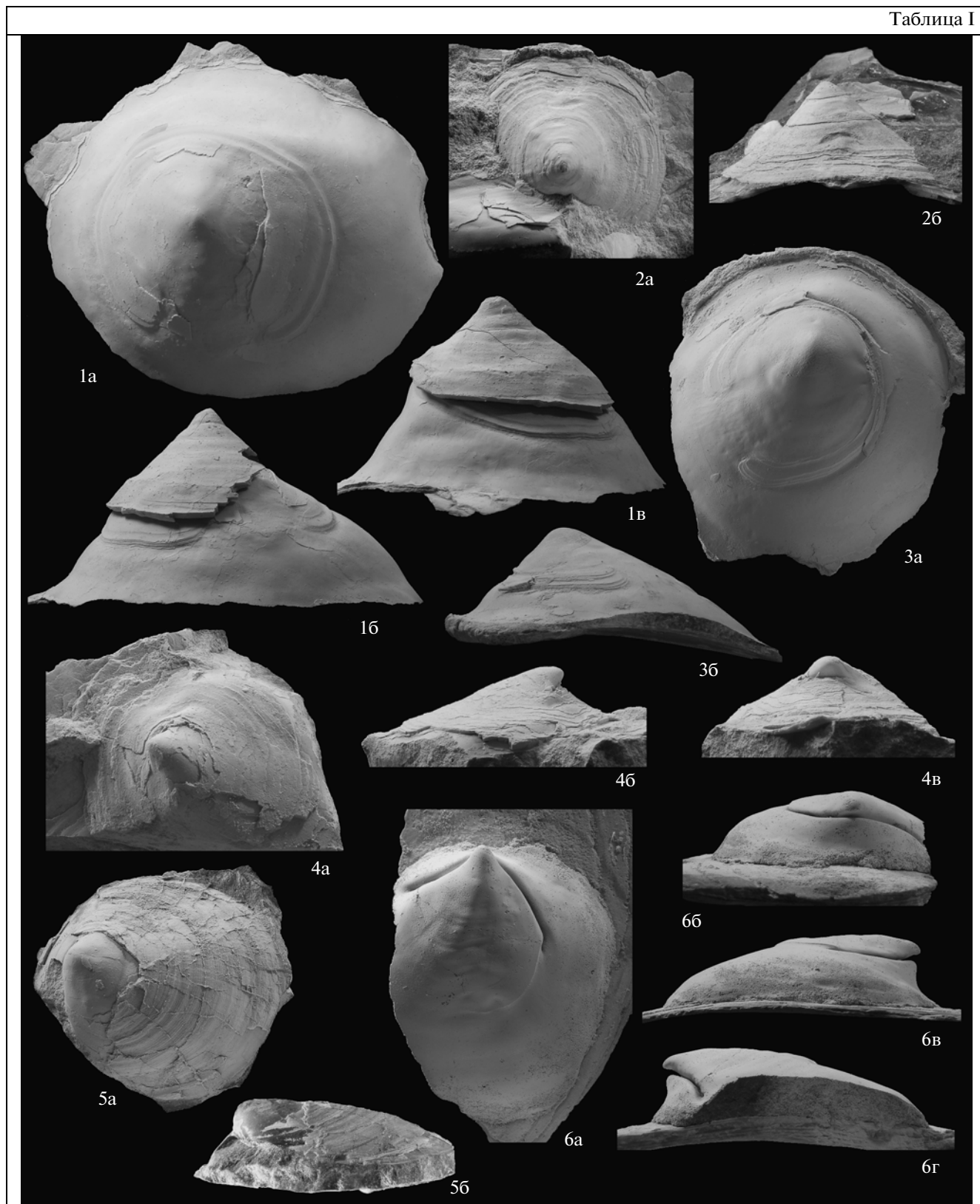
Фиг. 1–3. *Boreioconus bojarkensis* sp. nov.: 1 — ПИН, голотип № 5524/1 (длина раковины 71 мм, высота 40 мм), р. Боярка, осыпь обнажения 4, нижний мел, валанжин: 1а — внутреннее ядро сверху, 1б — внутреннее ядро с остатками раковины, вид спереди, 1в — то же, вид справа; 2 — ПИН, экз. № 5524/6 (высота раковины 16 мм, длина 38 мм), р. Большая Романиха, обнажение 133, нижний валанжин, зона *Propolytuchites quadrifidus*: 2а — вид сверху, 2б — вид сбоку; 3 — ПИН, экз. № 5524/7 (длина раковины 53 мм), р. Хета, обнажение 14, слой 4, нижний валанжин, зона *Neotollia klimovskiensis*: 3а — вид сверху, 3б — вид справа.

Фиг. 4. "*Boreioconus*" sp. nov., ПИН, экз. № 5524/16 (длина раковины 45 мм, высота 17 мм), р. Дябака-Тари, обнажение 1, слой 1, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites ilovaiskii*: 4а — вид сверху, 4б — вид слева, 4в — вид сзади.

Фиг. 5. *Nixipileolus* sp. 2 aff. *depressus* sp. nov., ПИН, экз. № 5524/4 (длина раковины 43 мм), р. Боярка, обнажение 1, слой 14, нижний готерив, зона *Homolomites bojarkensis*: 5а — вид сверху, 5б — вид справа, без напыления.

Фиг. 6. *Nixipileolus depressus* sp. nov., ПИН, голотип № 5524/3 (длина раковины 51 мм, ширина 40 мм), р. Боярка, обнажение 12, нижний валанжин, зона *Neotollia klimovskiensis*: 6а — вид сверху, 6б — вид сзади, 6в — вид слева, 6г — вид справа, без напыления.

Таблица I



внутреннее ядро); валанжин: р. Боярка, обнажение 4 (в осыпи) (1 экз., внутреннее ядро с остатками раковины), обнажение 7 (в осыпи) (1 экз., внутреннее ядро).

“Boreiosonus” sp. nov.

Табл. I, фиг. 4

Описание. Раковина около 4.5 см в длину, низкоконическая, с макушкой, расположенной в трети длины раковины от ее заднего края. Макушка на внутреннем ядре загнута назад. Ее форма показывает, что раковина имела редуцированный, закрученный назад завиток. На внутренней стороне под макушкой проходит высокий валик, к которому крепился мускульный отпечаток. На имеющихся экземплярах отпечатки почти полностью скрыты остатками слоев раковины. Видимые участки внутреннего ядра гладкие, скульптура раковины неизвестна.

Замечания. Данная форма отличается от *Boreiosonus bojarkensis* загнутой и смещенной назад макушкой, в профиле раковины — более низким широкоугольным конусом. Макушка взрослых *B. bojarkensis* не загнута назад, хотя с внутренней стороны позади макушки может развиваться невысокий валик. От *Nixipileolus* отличается небольшой загнутой назад макушкой, находящейся далеко от заднего края раковины. Данная форма более близка к роду *Boreiosonus*, отличаясь от него рядом особенностей. Поэтому она условно отнесена к *Boreiosonus*.

Материал. Верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites ilovaiskii*, р. Дябакатари, обнажение 1, слой 1 (2 экз., внутренние ядра).

Род *Nixipileolus* Guzhov, gen. nov.

Название рода от *nix* *lat.* — снег и *pileo-* *lat.* — круглая шапочка. Мужской род.

Типовой вид — *N. depressus* sp. nov.; нижний мел, валанжин; Россия, север Восточной Сибири.

Диагноз. Раковина крупная, от каплусообразной до низкой вытянуто-конической, с макушкой, расположенной у заднего края или выступающей за него. Завиток от хорошо развитого до сильно редуцированного. Изнутри под макушкой расположена пластинка или высокий валик. Скульптура из слабых эксцентрических морщин. Мускульный отпечаток хорошо развит, имеет вид подковы, ориентирован параллельно устьевому краю. Он занимает три четверти окружности колпачка, его задняя часть расположена вдоль края пластинки или на валике.

Состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Boreiosonus* отличается наличием завитка, отчего макушка смещена к заднему краю раковины или выступает за него, а также столбиком в виде пластинки.

***Nixipileolus depressus* Guzhov, sp. nov.**

Табл. I, фиг. 6

Название вида от *depressus* *lat.* — низкий.

Голотип — ПИН РАН, № 5524/3 (табл. I, фиг. 6; рис. 8д); Россия, север Восточной Сибири, р. Боярка (правый приток р. Хета), собран из осыпи обнажения 12; нижний мел, нижний валанжин, зона *Neotollia klimovskiensis*.

Описание. Раковина низкая, вытянуто-коническая, варьирует в длину от 5 до предположительно 10 см. Поверхность внутреннего ядра покрыта слабо выраженными эксцентрическими складками. Завиток правозакрученный, редуцированный, на ядре выглядит как клювовидная и загнутая вниз макушка. Он немного выступает за задний край раковины. Столбик в виде пластинки, занимающей не более четверти длины раковины и субпараллельной нижнему краю раковины. Мускульный отпечаток мощный, подковообразный, охватывает около 70% окружности раковины. Он выходит на стенку раковины вблизи места стыка пластинки со стенкой раковины. Левый конец мускульного отпечатка длинный и узкий, дуговидно изогнутый, правый конец — очень широкий и короткий.

Сравнение. От средневожских представителей отличается менее развитым завитком и, как следствие, менее длинной пластинкой, более низким профилем раковины и макушкой, не выступающей за край раковины. Пластинка субпараллельная устьевому краю, менее наклоненная, чем у *N. sp. 1 aff. depressus*. От готеривских *N. sp. 2 aff. depressus* отличается меньшей редуцией завитка, более развитой перегородкой, более высоким профилем раковины.

Материал. Нижний мел, нижний валанжин, зона *Neotollia klimovskiensis*, р. Боярка, обнажение 9, в осыпи (1 экз.), обнажение 12, в осыпи (1 экз.); зона *Siberites gamulicosta*, р. Боярка, обнажение 4, слой 3б (1 экз.).

***Nixipileolus* sp. 1 aff. *depressus* Guzhov, sp. nov.**

Табл. II, фиг. 1

Описание. Раковина каплусообразная, вытянутая в ширину (экз. 5524/5 шириной 4.5 см, длиной 4 см; экз. 5524/17 шириной 5 см, длиной 5.8 см). Наружные слои раковины не сохранились. Поверхность внутреннего ядра покрыта слабо выраженными эксцентрическими складками. Макушка сильно смещена к заднему краю раковины, нависает над ним. Пластинка короткая, наклонена вниз (более полого слева и круто справа) и простирается на четверть длины раковины. Мускульный отпечаток переходит на стенку раковины позади ее стыка с пластинкой. Левый конец мускульного отпечатка крайне широкий и хорошо выраженный, правый конец не сохранился.

С р а в н е н и е. *N. sp. 1 aff. depressus*, вероятно, является предком нижневаланжинских *N. depressus*, от которых отличается большим наклоном пластинки и вытянутостью раковины в ширину. *N. sp. 1 aff. depressus* отличается от *N. sp. 2 aff. depressus* вытянутой в ширину раковиной, хорошо развитой наклонной пластинкой, завитком, выступавшим за задний край раковины.

М а т е р и а л. Верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites ilovaiskii*, р. Дябака-Тари, обнажение 8, слой 1 (1 экз., внутреннее ядро); зона *Dorsoplanites maximus*, р. Дябака-Тари, обнажение 1, слои 7–8 (1 экз., раковина).

***Nixipileolus sp. 2 aff. depressus* Guzhov, sp. nov.**

Табл. I, фиг. 5

О п и с а н и е. У единственного экземпляра сохранилась большая часть раковины, за исключением макушки и заднего склона. Раковина вытянутая, длиной 4.3 см. Ее поверхность покрыта эксцентрическими линиями нарастания и нерегулярными небольшими складками. Макушка сильно смещена к заднему краю раковины, но не дотягивается до него. Столбик в виде очень короткой пластинки. Справа от макушки наблюдается широкий мускульный отпечаток, развитый у стыка переднего края пластинки со стенкой раковины.

С р а в н е н и е. *N. sp. 2 aff. depressus*, вероятно, является потомком нижневаланжинских *N. depressus*, от которых отличается большей редукцией завитка и пластинки.

М а т е р и а л. Нижний мел, нижний готерив, зона *Nomolomites bojarkensis*, р. Боярка, обнажение 1, слой 14 (1 экз.).

НАДСЕМЕЙСТВО CALYPTRAEOIDEA LAMARCK, 1809

СЕМЕЙСТВО CALYPTRAEIDAE LAMARCK, 1809

Род *Taimyroconus* Guzhov, gen. nov.

Н а з в а н и е рода по полуострову Таймыр и от *κορυς* греч. — конус. Мужской род.

Т и п о в о й вид — *T. zakharovi* sp. nov.; верхняя юра, верхний оксфорд–нижний кимеридж; Россия, север Восточной Сибири.

Д и а г н о з. Раковина креpidулообразная, с конусовидным последним оборотом и небольшим правозакрученным завитком, располагающимся позади. Раковина покрыта эксцентрическими линиями нарастания. Столбик на последнем обороте в виде пластинки. Она выступает вперед примерно до середины полости последнего оборота и наклонена в сторону устьевого края. Мускульный отпечаток подковообразный, его задняя часть проходит поперек верхней стороны пластинки. Концы отпечатка переходят на стенку оборота выше пластинки. Левый конец отпечатка

выдвинут вперед относительно правого конца. Отпечаток полностью скрыт пластинкой.

С о с т а в. Типовой вид, *Crepidula gaultina* Buignier, 1852 (ранний мел, апт–альб), *Crepidula mniovnikensis* Gerasimov, 1992 (поздняя юра, средневожский подъярус), *Crepidula janeti* Cossmann, 1897 (поздний мел, поздний сенон).

С р а в н е н и е. От *Crepidula* отличается расположением отпечатка и наклоненной вниз пластинкой.

***Taimyroconus zakharovi* Guzhov, sp. nov.**

Табл. II, фиг. 2–6

Н а з в а н и е вида по фамилии палеонтолога В.А. Захарова.

Г о л о т и п — ПИН РАН, № 5524/2 (табл. II, фиг. 2; рис. 8а–8в); Россия, север Восточной Сибири, р. Боярка (правый приток р. Хета), собран из ракушняка обнажения 21; верхняя юра, верхний оксфорд–нижний кимеридж, зона *Amoeboceras gavni*.

О п и с а н и е. Раковина креpidулообразная, длиной от 2 до 4 см. Поверхность раковины покрыта эксцентрическими линиями нарастания. Пластинка выступает вперед до середины оборота, одновременно опускаясь к устью раковины. Передняя часть пластинки поперечно-морщинистая с обеих сторон. Мускульный отпечаток подковообразный, его задняя часть проходит поперек середины верхней стороны пластинки. Расширенные концы отпечатка располагаются на стенке раковины, над пластинкой. Правый конец более короткий и направлен вперед примерно под 45° к плоскости устья последнего оборота, второй простирался вперед несколько дальше, вдоль края пластинки. Мускульный отпечаток занимает около 60% окружности, образованной пластинкой и стенкой раковины. Концы мускульного отпечатка не достигают переднего края пластинки.

С р а в н е н и е. Волжские *Taimyroconus* sp. 1 очень близки к *T. zakharovi*, однако, учитывая отсутствие данных о характере мускульного отпечатка, форме завитка и стратиграфической обособленности, считаем пока преждевременным говорить об их конспецифичности с *T. zakharovi*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхняя юра, верхний оксфорд–нижний кимеридж; Россия, север Восточной Сибири.

М а т е р и а л. 18 экз.: верхняя юра, верхний оксфорд–нижний кимеридж, зона *Amoeboceras gavni*, р. Боярка, обнажение 21 (14 экз., раковины и внутренние ядра), р. Левая Боярка, обнажение 1, слой 14 (1 экз., раковина); нижний кимеридж, зона *Pictonia involuta*, р. Левая Боярка, обнажение 21, слой 2 (1 экз., раковина); зона *Rasenia evoluta*, подзона *Rasenia pseudouralensis*, р. Левая Боярка, об-

Таблица II

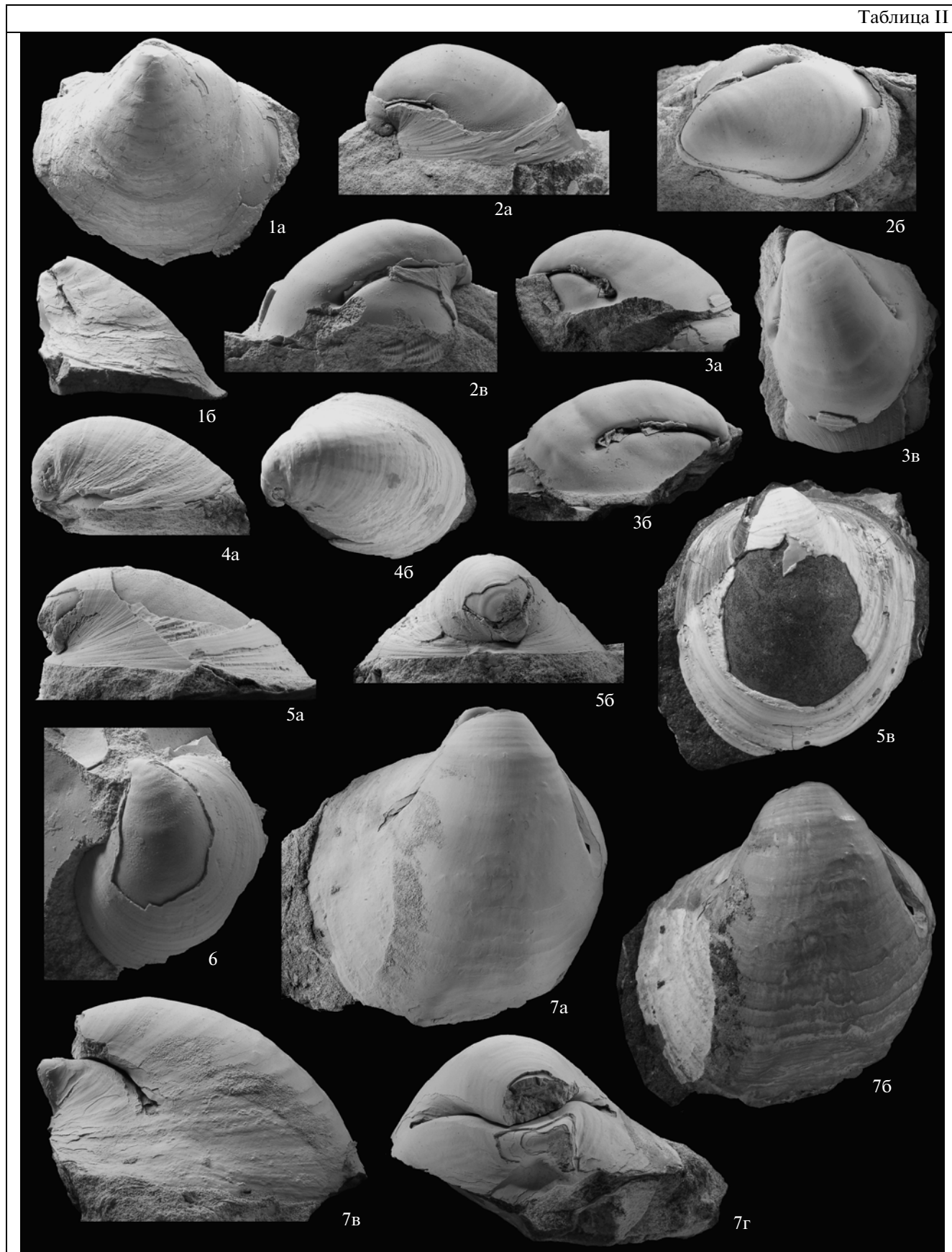


Таблица II. Колпачковидные гастроподы из верхней юры р. Дябака-Тари (Центральный Таймыр) и рек Левая Боярка и Боярка (бассейн р. Хета).

Фиг. 1. *Nixipileolus* sp. 1 aff. *depressus* sp. nov., ПИН, экз. № 5524/5 (длина раковины 40 мм, ширина 45 мм), р. Дябака-Тари, обнажение 1, слои 7–8, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites maximus*: 1а – вид сверху, 1б – вид слева.

Фиг. 2–6. *Taimyrgosonus zakharovi* sp. nov., ПИН, голотип № 5524/2 (длина раковины 20 мм), р. Боярка, обнажение 21, верхний оксфорд–нижний кимеридж, зона *Amoebocegas ravni*: 2а – вид справа, 2б – вид сверху, 2в – вид слева; 3 – ПИН, экз. № 5524/9 (длина раковины 38 мм), возраст и место сбора те же: 3а – вид справа, 3б – вид слева, 3в – вид сверху; 4 – ПИН, экз. № 5524/10 (длина раковины 19 мм), возраст и место сбора те же: 4а – вид справа, 4б – вид сверху, без напыления; 5 – ПИН, экз. № 5524/8 (длина раковины 34 мм, ширина 30 мм), р. Левая Боярка, обнажение 22, слой 6, нижний кимеридж, зона *Rasenia evoluta*, подзона *Rasenia pseudouralensis*: 5а – вид справа, 5б – вид сзади, 5в – вид сверху, без напыления; 6 – ПИН, экз. № 5524/11 (длина раковины по диагонали 21 мм), вид сверху, р. Левая Боярка, обнажение 21, слой 2, нижний кимеридж, зона *Pictonia involuta*.

Фиг. 7. *Taimyrgosonus* sp. 1 cf. *zakharovi* sp. nov., ПИН, экз. № 5524/12 (длина раковины 60 мм, ширина 55 мм), р. Дябака-Тари, руч. Голубой, обнажение 8, средневожский подъярус, зона *Taimyrosphinctes excentricus*: 7а – вид сверху, 7б – вид сверху без напыления, 7в – вид справа, 7г – вид сзади.

нажение 22, слой 6 (2 экз., раковина и внутреннее ядро).

***Taimyrgosonus* sp. 1 cf. *zakharovi* sp. nov.**

Табл. II, фиг. 7

О п и с а н и е (рис. 9а, 9б). Раковина креpidулообразная, вытянута в длину, варьирует в длину от 1.5 до более чем 6 см. Поверхность раковины покрыта эксцентрическими линиями нарастания, поверхность экземпляра 5524/12 также имеет радиальную струйчатость. Раковина того же экземпляра демонстрирует прижизненный рису-

нок, подчеркивающий эксцентрическое нарастание и радиальную скульптуру. Пластинка выступает вперед до середины оборота, одновременно опускаясь к устью раковины. Нижняя поверхность пластинки поперечно-морщинистая.

С р а в н е н и е. Дано при описании *T. zakharovi*.

М а т е р и а л. Верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites ilovaiskii*, р. Дябака-Тари, обнажение 1, слой 1 (1 экз., внутреннее ядро); зона *Dorsoplanites maximus*, р. Дябака-Тари, обнажение 2, слой 2 (1 экз., раковина); зона

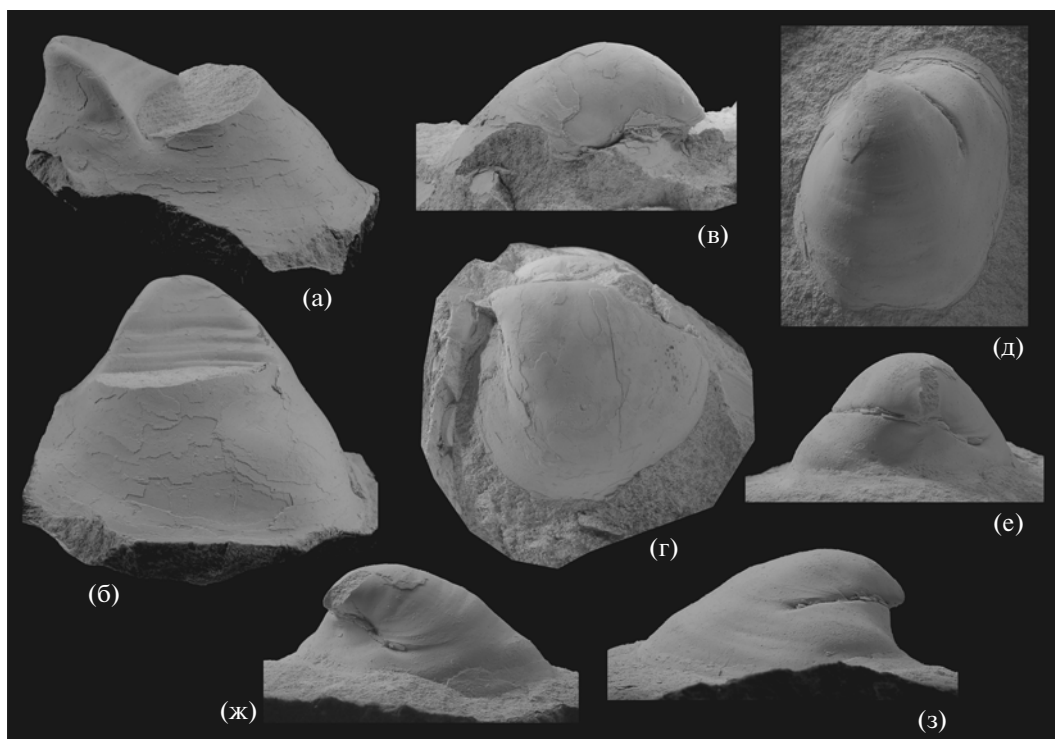


Рис. 9. Раковины вожских и валанжинских *Taimyrgosonus*.

а, б – *Taimyrgosonus* sp. 1 cf. *zakharovi* sp. nov., ПИН, экз. № 5524/13 (длина раковины 30 мм, ширина 31 мм), р. Дябака-Тари, обнажение 2, слой 2, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites maximus*: а – вид справа, б – вид спереди; в–з – *Taimyrgosonus* sp. 2 cf. *zakharovi* sp. nov.: в, г – ПИН, экз. № 5524/14 (длина раковины 23 мм), р. Большая Романиха, обнажение 128, нижний валанжин: в – вид слева, г – вид сверху; д–з – ПИН, экз. № 5524/15 (длина раковины 37 мм, ширина 28 мм), р. Боярка, обнажение 9, слой 6, нижний валанжин, зона *Neotollia klimovskiensis*: д – вид сверху, е – вид сзади, ж – вид справа, з – вид слева.

Taimyrosphinctes excentricus, р. Дябака-Тари, руч. Голубой, обнажение 8 (1 экз., раковина).

Taimyrosconus sp. 2 cf. *zakharovi* sp. nov.

О п и с а н и е (рис. 9в–9з). Раковина креpidулообразная, вероятно близкая к округлой (см. недеформированный экземпляр 5524/14, рис. 8г), варьирует в длину от 2 до 4 см. Поверхность раковины неизвестна. Поверхность внутренних ядер имеет слабую эксцентрическую волнистость. Пластинка выступает вперед до середины оборота, одновременно опускаясь к устью раковины.

С р а в н е н и е. Раковины *T. sp. 2* имеют особенности внутреннего строения, характерные для *Taimyrosconus*, но отсутствие данных о характере отпечатка и плохая сохранность (в том числе деформация ядер) затрудняют обоснование видовой самостоятельности и сравнение с раковинами других возрастов.

М а т е р и а л. Нижний мел, нижний валанжин, зона *Neotollia klimovskiensis*, р. Боярка, обнажение 9, слой 6 (1 экз., внутреннее ядро); нижний валанжин, р. Большая Романиха, обнажение 128 (1 экз., раковина).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты, полученные в настоящей работе, предоставляют дополнительное обоснование для палеобиогеографического районирования бореальных территорий Северного полушария Земли в мезозое, предложенного почти 50 лет назад В.Н. Саксом и др. (1971). В юрском и меловом периодах ими была выделена Арктическая палеобиогеографическая область, хотя для этого в то время не было достаточно веских оснований. В особенности недоставало эндемиков надвидового ранга. К тому времени были описаны лишь несколько родов и подродов среди двустворчатых моллюсков, один подрод аммонитов и новые рода в семействе брахиопод. Ареалы преимущественного распространения отдельных родов и семейств бореальных моллюсков в Арктической области недостаточно четко ограничивали ее южную окраину. В течение последнего полувек в пределах Арктической биогеографической области были открыты новые эндемичные родовые таксоны радиолярий (Брагин, 2009, 2011) и аммоноидей (Репин, 2012; Вержбовский, Рогов, 2013; Рогов, 2014). В настоящей статье публикуются описания трех новых родовых таксонов колпачковидных гастропод. Надо полагать, что по мере изучения других групп фоссилий, и прежде всего микрофоссилий, число надродовых эндемиков будет возрастать. Однако и сейчас нет сомнений в том, что выделение полвека назад Арктической палеобиогеографической области в юре и мелу полностью оправдалось.

Благодарности. Авторы признательны А.Л. Бейзелю (ИНГГ СО РАН) за ценные замеча-

ния, а также А.В. Сысоеву (Зоологический музей МГУ), Б.И. Сиренко (ЗИН РАН) за предоставленный сравнительный материал по современным колпачковидным гастроподам и М.А. Рогову (ГИН РАН) за помощь в подготовке рисунков.

Работа выполнена при поддержке программ Президиума РАН №№ 28 (подпрограмма 2) и 44.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бейзелю А.Л.* Позднеюрские и раннемеловые гастроподы севера Средней Сибири // Труды Института геологии и геофизики. 1983. Вып. 484. С. 1–94.
- Брагин Н.Ю.* Echinocampidae – новое семейство позднеюрско-раннемеловых радиолярий арктической Сибири // Палеонтол. журн. 2009. Т. 43. № 4. С. 6–17.
- Вержбовский А., Рогов М.А.* Биостратиграфия и аммониты среднего оксфорда–нижней части кимериджа севера Средней Сибири // Геология и геофизика. 2013. Т. 54. № 9. С. 1381–1403.
- Дагис А.С.* Юрские и раннемеловые брахиоподы севера Сибири // Труды Института геологии и геофизики. 1968. Вып. 41. С. 1–169.
- Захаров В.А.* Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования (отряд Anisomyaria). М.: Наука, 1966а. 189 с.
- Захаров В.А.* Беспозвоночные, прижизненно захороненные в валанжинских песках Хатангской впадины (р. Боярка) // Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966б. С. 31–54.
- Захаров В.А.* Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования. Ч. 2. Сем. Astartidae // Труды Института геологии и геофизики. 1970. Вып. 113. С. 1–144.
- Захаров В.А.* Позднеюрские бентосные сообщества севера Сибири // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 3. № 5. 1995. С. 86–91.
- Захаров В.А., Радостев И.Н.* Соленость вод раннемелового моря на севере Средней Сибири по палеобиогеохимическим данным // Геология и геофизика. 1975. № 2. С. 37–43.
- Захаров В.А., Юдовный Е.Г.* Условия осадконакопления и существования фауны в раннемеловом море Хатангской впадины // Палеобиогеография севера Евразии в мезозое. Труды Института геологии и геофизики. 1974. Вып. 80. С. 127–174.
- Захаров В.А., Богомолов Ю.И., Ильина В.И. и др.* Бореальный зональный стандарт и биостратиграфия мезозоя Сибири // Геология и геофизика. 1997. Т. 38. № 5. С. 927–956.
- Месешников М.С.* Кимериджский и волжский ярусы севера СССР. Л.: Недра, 1984. 224 с.
- Опорный разрез верхнеюрских отложений бассейна р. Хеты (Хатангская впадина). Л.: Наука, 1969. 208 с.
- Репин Ю.С.* Эндемичная ветвь Phylloceratida (Ammonoidea) Арктического мезозоя // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 3. М.: ПИН РАН, 2012. С. 73–76.
- Рогов М.А.* Новый род *Khetoceras* (Craspeditidae, Ammonoidea) из волжского яруса севера Средней Сиби-

- ри и параллельная эволюция поздневожских бореальных аммонитов // Палеонт. журн. 2014. № 5. С. 10–16. http://jurassic.ucoz.ru/_fr/20/Rogov-2014_Khet.pdf
- Сакс В.Н., Нальняева Т.И. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты севера СССР. Роды *Cylindroteuthis* и *Lagonibelus*. Л.: Наука, 1964. 167 с.
- Сакс В.Н., Нальняева Т.И. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты севера СССР. Роды *Rachyteuthis* и *Acroteuthis*. М.—Л.: Наука, 1966. 259 с.
- Сакс В.Н., Басов В.А., Дагис А.А. и др. Палеозоогеография морей бореального пояса в юре и неокоме // Проблемы общей и региональной геологии. Новосибирск: Наука, 1971. С. 179–211.
- Шульгина Н.И. Титонские аммониты Северной Сибири // Проблемы палеонтологического обоснования детальной стратиграфии мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Л.: Наука, 1967. С. 131–177.
- Bandel K., Riedel F. Classification of fossil and recent Calyptraeidea (Caenogastropoda) with a discussion on neomesogastropod phylogeny // Berl. Geowiss. Abh. 1994. Reihe E. Bd. 13. S. 329–367.
- Cottrell A.J. Anatomy of *Siphonaria obliquata* (Sowerby) // Trans. Proc. N. Z. Inst. 1911. V. 43. P. 582–594.
- Dzyuba O.S., Izokh O.P., Shurygin B.N. Carbon isotope excursions in Boreal Jurassic–Cretaceous boundary sections and their correlation potential // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 2013. V. 381–382. P. 33–46.
- Fretter V., Graham A. British prosobranch molluscs. Their functional anatomy and ecology. London: Ray Society, 1962. xvi, 755 p.
- Hoagland K.E. Systematic review of fossil and recent *Crepidula* and discussion of evolution of the Calyptraeidae // Malacologia. 1977. V. 16. № 2. P. 353–420.
- Keen M.A., Coan E. Marine molluscan genera of western North America: an illustrated key. Stanford: Stanford University Press, 1974. 208 p.
- Marshall B.A. A review of the recent and late Cenozoic Calyptraeidae of New Zealand (Mollusca: Gastropoda) // The Veliger. 2003. V. 46. № 2. P. 117–144.
- McLean J.H. New archaeogastropod limpets from hydrothermal vents: new family Peltospiridae, new superfamily Peltospiracea // Zoologica Scripta. 1989. V. 18. № 1. P. 49–66.
- Nikitenko B.L., Pestchevitskaya E.B., Lebedeva N.K., Ilyina V.I. Micropalaeontological and palynological analyses across the Jurassic–Cretaceous boundary on Nordvik Peninsula, northeast Siberia // Newslett. Stratigraphy. 2008. V. 42. № 3. P. 181–222.
- Rogov M., Zakharov V. Ammonite- and bivalve-based biostratigraphy and Panboreal correlation of the Volgian Stage // Sci. China Ser. D, Earth Sci. 2009. V. 52. № 12. P. 1890–1909.
- Sohl N.F. Upper Cretaceous gastropods from the Pierre Shale at Red Bird, Wyoming // U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1967. № 393-B. P. 1–46.
- Žák K., Košťák M., Man O. et al. Comparison of carbonate C and O stable isotope records across the Jurassic/Cretaceous boundary in the Tethyan and Boreal realms // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 2011. V. 299. № 1–2. P. 83–96.
- Zakharov V.A. Climatic fluctuations and other events in the Mesozoic of the Siberian Arctic // Proc. Int. Conf. on Arctic Margins. Eds. Thurston D.K., Fujita K. Anchorage, 1994. P. 23–28.
- Zakharov V.A., Rogov M.A., Dzyuba O.S. et al. Paleoenvironments and paleoceanography changes across the Jurassic/Cretaceous boundary in the Arctic Realm: case study of the Nordvik section (North Siberia, Russia) // Polar Res. 2014. V. 33. P. 1–19.

Рецензенты А.Л. Бейзель, А.С. Алексеев