

**ЯЗИКОВА Ольга Владимировна**

**ПОЗДНЕЮРСКИЕ И РАННЕМЕЛОВЫЕ  
ГЕТЕРОДОНТЫ (BIVALVIA) СЕВЕРА СИБИРИ  
(МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМА, ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ И  
СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ)**

**04.00.09 – палеонтология и стратиграфия**

**А В Т О Р Е Ф Е Р А Т**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата геолого-минералогических наук



**НОВОСИБИРСК 1999**

Работа выполнена в Институте геологии нефти и газа в составе  
ОИГГиМ Сибирского отделения Российской Академии наук

Научный руководитель: доктор геолого-минералогических наук,  
профессор **В. А. Захаров**

Официальные оппоненты: доктор геолого-минералогических наук  
**О. А. Бетехтина**  
доктор геолого-минералогических наук  
**С. В. Попов**

Ведущая организация: Томский государственный университет  
(г. Томск)

Защита состоится "7" июля 1999 г. в 10<sup>00</sup> часов на  
заседании диссертационного совета Д 002.50.02 при Объединенном  
институте геологии, геофизики и минералогии СО РАН, в конференц-  
зале.

Адрес: 630090, Новосибирск, пр-т Ак. Коптюга, 3

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ОИГГиМ  
СО РАН

Автореферат разослан "5" июля 1999 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
к.г.-м.н.



Н. К. Лебедева

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы.** В юрских и меловых отложениях на севере Сибири одной из наиболее распространенных групп являются двустворчатые моллюски, в том числе и представители подкласса *Heterodonta*. Они часто встречаются как в естественных выходах, так и в керне скважин. В то же время слабая изученность этой группы двустворчатых моллюсков не позволила в полной мере показать значение гетеродонт для анализа фаций, эволюции арктической биоты, палеобиогеографии и стратиграфии.

**Цель и задачи работы.** Цель данной работы – всесторонне изучение позднеюрских и раннемеловых гетеродонт севера Сибири. В соответствии с этой целью были поставлены следующие задачи – 1) установить систематический состав юрских и меловых гетеродонт; 2) выявить особенности фациального распространения отдельных родов и видов, определить их роль в донных сообществах; 3) особенности их стратиграфического распространения.

**Фактический материал.** В лаборатории биостратиграфии мезозоя ИГ СО АН СССР в течение нескольких десятилетий накопились представительные коллекции юрских и меловых гетеродонт с точными географическими и стратиграфическими привязками с северных территорий России. Хорошая сохранность материала позволила изучить внешнее и внутреннее строение раковин.

Наиболее представительные коллекции гетеродонт собраны из юрских и меловых отложений на севере Сибири и Приполярного Урала, а также Тимано-Уральского и Усть-Енисейского районов. Были изучены гетеродонтные моллюски из разрезов юры и неокома бассейна Хатанги (рр. Боярка, Хета, Большая Романиха, Попигай), п-ова Таймыр (рр. Дебака-Тари, Чернохребетная, Жданова, Каменная), Приполярного Урала (р. Ятрия), бассейна р. Печора (рр. Пижма, Волонга) и разрезов верхнего мела Усть-Енисейской впадины (рр. Нижняя Агапа, Янгода, Танама, на правом берегу Енисейского залива на р. Чайка и у с. Воронцово). Большая часть коллекции собрана и предоставлена сотрудниками лаборатории “Палеонтологии и стратиграфии мезозоя” ОИГГиМ СО РАН: Захаровым В.А. в полевые сезоны 1961 – 1989 гг., Шурыгиным Б.Н. в 1974, 1989 гг., Хоментовским О.В. и Бейзелем А.Л. в 1986 – 1988 гг. Часть материала была собрана автором во время экспедиционных работ в 1989, 1992 гг. на реках Боярка и Ятрия.

**Методы исследования.** При сборе гетеродонт из обнажений

проводился послойный количественный и тафономический анализ выборок. Морфология гетеродонт изучена классическими методами.

Экологический анализ проведен с использованием морфофункционального метода и метода актуализма, с учетом онтогенетической и индивидуальной изменчивости на основе определения и вычисления абсолютных и относительных метрических величин. В работе использовалась терминология и обозначение раковин гетеродонт, принятые в отечественных и зарубежных работах, посвященных гетеродонтам.

## Защищаемые положения и результаты

1. Монографическое изучение гетеродонт юры и мела севера Сибири основанное на анализе внутреннего строения раковин, онтогенетической и индивидуальной изменчивости, оценке таксономического веса отдельных признаков, с использованием современных методов исследования, позволяет охарактеризовать таксономический состав гетеродонт и существенно изменить представления о системе подкласса *Heterodonta*.

2. Выделенные слои с гетеродонтами является дополнительным инструментом для корреляции и расчленения отложений верхней юры и нижнего мела на севере Сибири.

3. Родовые ассоциации гетеродонт являются надежными индикаторами обстановок осадконакопления. Наибольшее таксономическое разнообразие и самая высокая численность гетеродонт установлена для песчанистых фаций прибрежного морского мелководья.

4. Среди гетеродонт выделены группы с высокими темпами формообразования - и консервативные группы - роды имеющие широкий временной диапазон. На основании изучения трендов развития замочных структур построена филогенетическая схема северосибирских *Arcticinae*.

5. В составе юрских и меловых гетеродонт севера Сибири присутствуют иммигранты из Северной Атлантики и Северной Пацифики, но преобладают эндемики. Высокая степень эндемичности и своеобразия представителей изученного подкласса свидетельствуют о существовании центра становления и развития позднеюрской и раннемеловой фауны на севере Сибири.

## Научная новизна и личный вклад

1. В результате монографического изучения гетеродонт поздней юры и раннего мела севера Сибири в подклассе *Heterodonta* установлены 20 родов и 37 видов вместо 7 родов и 8 видов, известных прежде. Впервые на территории севера Сибири обнаружены представители 13 родов, описаны 1 новый род, 3 подрода и 22 новые вида. Внесены изменения в систему п/кл. *Heterodonta*, уточнены диагнозы семейств, родов, видов, их палеогеографическое и стратиграфическое распространение.

2. Для верхней юры и нижнего мела севера Сибири выделена последовательность из 7 биостратонов в ранге слоев с гетеродонтами. Определен стратиграфический ранг отдельных видов, комплексов видов, родов и групп родов.

4. Установлено значение отдельных таксонов гетеродонт и их ассоциаций для реконструкции конкретных фаций и абиотических факторов среды обитания в арктических палеобассейнах.

5. Изучен морфогенез раковин и тренды в развитии замочных структур и построена филогения северо-сибирских *Arcticinae*, достоверность которой подтверждена стратиграфическими последовательностями гетеродонт в разрезах верхней юры и нижнего мела на севере Сибири.

**Практическое значение.** Выявленное таксономическое разнообразие, установленные закономерности в распространении гетеродонт на площади и в разрезах позволили подтвердить существование 3-х фациальных зон в пределах Хатангского палеобасейна, провести детальную реконструкцию мелководно-морских фаций, осуществить расчленение и корреляцию верхней юры и нижнего мела в пределах северо-сибирского палеобасейна.

**Апробация.** Результаты исследований автора известны научной общественности: они докладывались на конференции молодых ученых ИГиГ СО АН СССР, 1989, 1990; на III Саксовских чтениях (г. Санкт-Петербург, 1991г.); на V международном меловом симпозиуме (г. Фрайберг, Германия, 1996); на региональной конференции "Актуальные вопросы геологии и географии Сибири" (г. Томск, 1998).

**Публикации.** По теме диссертации опубликованы 6 работ, 3 подготовлены к печати.

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из Введения,

4 глав и Заключение, изложена на 300 страницах машинописного текста. Работа иллюстрирована 50 рисунками, 6 таблицами и 13 фототаблицами. Список литературы включает 165 наименований отечественной и зарубежной литературы.

Диссертация выполнена в лаборатории палеонтологии и стратиграфии мезозоя и кайнозоя ИГиГ ОИГТИМ СО РАН под руководством доктора геолого-минералогических наук, профессора В.А.Захарова.

Автор глубоко благодарен своим учителям В.А.Захарову и Б.Н.Шурыгину, С.В.Мелединой, коллегам по лаборатории за предоставленные коллекции и помощь в работе, а также О.Н.Ульяновой за высококачественные фотографии.

## Глава 1. СИСТЕМА ПОДКЛАССА HETERODONTA

### 1.1. Состояние изученности подкласса Heterodonta

Из работ, имеющих общее значение для изучения мезозойских двустворчатых моллюсков, посвященных систематике отдельных групп, в том числе и гетеродонт, следует прежде всего назвать *Traite de Paleontologie* (*Traite de Paleontologie*, 1952, t.2), *Основы палеонтологии* (*Основы...*, 1960), *Treatise on invertebrate Paleontology*, 1969. Описание отдельных видов гетеродонт рассеяны в крупных монографиях XIX – XX веков, посвященных описанию двустворок (Loriot, 1868-1894; Lycett, 1863; Benecke, 1905; Ravn, 1911; Arkell, 1929-1937; и др.).

Наиболее тщательно изучены мезозойские гетеродонты Западной Европы, в частности, Англии (Casey, 1952, 1955, Freneix, 1965, Chavan, 1945, 1962, Clausen & Wignall, 1988). Среди работ, посвященных гетеродонтам Гренландии, следует отметить монографии Л. Спата и Ф.Фюрзиха (Spath, 1936; Fursich F.T., 1982). Достаточно подробно изучены гетеродонты Японии (Hayami, 1965-66; Tashiro, 1984-1994; Tanaka, Miyamoto, 1996). Юрские гетеродонты из Северной Америки частично описаны Ю.А.Елецким (Jeletsky, 1961), из Северной Аляски - Р.Имли (Imly, 1955, 1964), из Северной Канады - Н.Д.Елецким (Jeletsky, 1964).

Следует отметить работы посвященные изучению гетеродонт и их замков Ф.Бернара (Bernard, 1897), Э.Мюнье-Шальма (Munier-Chalmas, 1895), Г. Дувийе (Douville, 1921), Р.Кейси (Casey, 1952), К.Дешазо (Dechaseaux, 1952), А.Шавана (Chavan, 1966), отечественные работы Т.А.Мордвилко (Мордвилко, 1979) и П.А.Герасимова (Герасимов 1955).

Первые описания моллюсков, в том числе и гетеродонт, на

севере Сибири относятся к середине восемнадцатого века (Orbigny, 1845; Roullier, 1845-1846; Eichwald, 1842, 1865-1868, Lachusen, 1883, Keyserling, 1848), в дальнейшем - это работы Ф.Б.Шмидта (Schmidt, 1872), В.И.Бодылевского (1949, 1960), Г.Я.Крымгольца, Г.Т.Петровой, В.Ф.Пчелинцева (1953), Н.Е.Воронец (1960), З.В.Кошелкиной (1962, 1963), В.И.Бодылевского и Н.И.Шульгиной (1958). Следует отметить также крупные сводки по стратиграфии юры и мела Сибири, в которых упоминаются отдельные роды или виды гетеродонт (Сакс, Грамберг и др., 1959; Сакс, Ронкина и др., 1963; Сакс, 1972; Басов и др., 1967; Опорный разрез..., 1969, 1972; Граница..., 1972; Стратиграфия..., 1972, 1976, 1986, 1985, 1987, 1989).

Отдельные виды и роды юрских и меловых гетеродонт установлены из раннеюрских отложениях востока Сибирской платформы (Князев и др., 1991), нижней и средней юры юго-востока Западной Сибири (Шурыгин и др., 1995), средней юры Арктики (Захаров, Шурыгин, 1978), волжских отложений на Приполярном Урале (Захаров, Месежников, 1974). Из позднеюрских и раннемеловых гетеродонтных моллюсков тщательно изучены представители семейства *Astartidae* (Захаров, 1970). Позднеюрские и раннемеловые гетеродонты частично описаны автором (Язикова, 1993 а, б; 1994, 1996, 1998).

### **1.2. Положение *Heterodonta* в системе класса *Bivalvia***

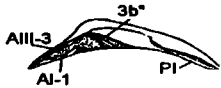
В разделе рассмотрены принципы систематики подкласса *Heterodonta*, его положение в общей системе бивалвий, таксономический ранг входящих в него семейств и родов, которые постоянно изменялись в зависимости от различия взглядов исследователей.

С некоторыми замечаниями, дополнениями и изменениями (см.1.5.), автором работы принята система "Treatise on Invertebrate Paleontology", 1969, согласно которой *Heterodonta* включает 3 отряда: *Hippuritoida*, *Veneroida* и *Myoida*. По сравнению с системой принятой в "Основах палеонтологии, 1960", подкласс включает еще и отряд *Rudistae*, часть отряда *Desmodonta* (надсемейства *Myacea*, *Gastrochaenacea*, *Poladacea*), надсемейство *Dressenacea* из *Anisomyaria* и отряд *Myoida* перенесенный из десмодонт. Вышеупомянутая система основана, главным образом, на строении замочного аппарата, учитывает особенности микроструктуры раковины и строения мягкого тела..

### **1.3. МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ HETERODONTA**

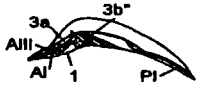
Описание материала проводилось согласно рекомендациям И.А.Коробкова (Коробков, 1971). Для обозначения частей замка (рис. 1)

**TOTARCTINAE**



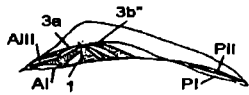
**ISOCYPRINA**

AI	All - 3a	1	3b*	PI
<hr/>				
All	—	2a	2b <sub>1</sub> 2b <sub>2</sub>	PII



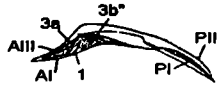
**PROVENIELLA**

AI	All	3a	1	3b*	PI
<hr/>					
All	—	2a	2b <sub>1</sub> 2b <sub>2</sub>	4b	PII



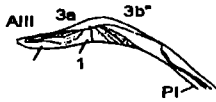
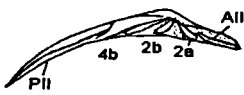
**PRONOELLA S. STR.**

AI	All	3a	1	3b*	PI
<hr/>					
All	—	2a	2b	4b	PII



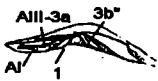
**PRONOELLA (DIVIDELLA)**

AI	All	3a	1	3b*	PI
<hr/>					
All	—	2a	2b	4b	PII



**HARTWELLIA**

AI	(All)	3a	1	3b*	PI
<hr/>					
All	—	2a	2b	4b	PII

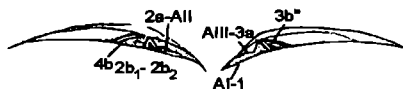


**HARTWELLIA**

AI	(All) - 3a	1	3b*	PI	
<hr/>					
All	—	2a	2b <sub>1</sub> 2b <sub>2</sub>	4b	PII

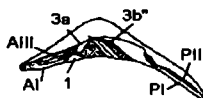
Рис. 1 Замочные структуры позднеюрских и раннемеловых гетеродонт





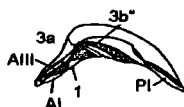
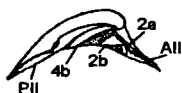
**TENEAE**

AI	AIII - 3a	1	3b*
AII -		2a	2b 4b



**ARCTICA**

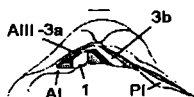
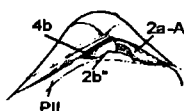
AI	AIII	3a	1	3b*	PI
AII		2a		2b	4b PII



**STAFFICALLISTA**

AI	AIII	3a	1	3b*	PI
AII		2a		2b	4b PII

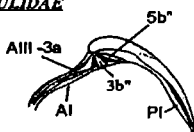
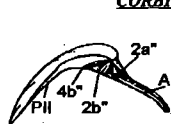
**TOTARCTINAE**



**ROLLIERELLA (ЗАМОК КАК У PSEYDOTRAPEZIUM)**

AI	AIII-3a	1	3b*	PI
AII -		2a		2b 4b PII

**CORBICULIDAE**



**VELORITINA**

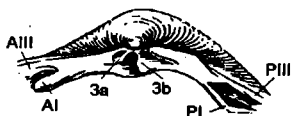
AI	AIII-3a	1	3b*	5b*	PI
AII -		2a*		2b 4b	PII

**PROTOCARDIINAE**



**PROTOCARDIA**

AI	AIII	3a	3b	PI	PIII
AII		2		4b	



**INTEGRICARDIUM**

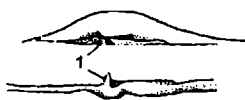
AI	AIII	3a	3b	PI	PIII
AII		2		4b PII	

**MYRTEINAE**



**MESOMILTA**

AIII		3b	PI
AIV	AII	2	4b PII



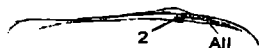
**PANOPEA**

$$\frac{1}{2}$$


**HIATWELLA**

$$\frac{AI}{2 \text{ PII}}$$

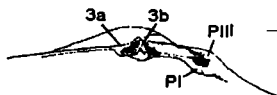
**QUINSHTEIIDAE**



**QUINSHTEIDIA**

$$\frac{1}{AII \ 2}$$

**TANCREIIDAE**



**TANCREIDIA**

$$\frac{3a \ 3b \ PI \ PIII}{2 \ 4b^* \ PII}$$


**CORBICELLOPSIS**

$$\frac{3a \ 3b^* \ PI \ PIII}{2 \ 4b \ PII}$$


**EODONAX**

$$\frac{3a \ 3b^* \ PI \ PIII}{2^* \ 4b^* \ PII}$$


**MEEKIA**

$$\frac{3a \ 3b \ PI \ PIII}{2 \ 4b \ PII}$$

Анализ стратиграфического распространения гетеродонт в Си их со отношения принята система, предложенная Мунье-Шальма и Бернардом (Treatise..., 1969). Для проведения стратиграфического анализа комплексов видов гетеродонт использовалась методика подсчета индекса обновления ( $I_{обн.}$ ), предложенная В.А.Захаровым и Б.Н.Шурыгиным (Захаров, Шурыгин, 1978). Количественная оценка представительности материала проводилась согласно методике В.А.Захарова и Е.Г.Юдовного (Опорный разрез, 1974). Для стандартизации качественных характеристик и соответствия их количественным данным разработана шкала корреляции количественных оценок и качественных характеристик особенностей морфологии раковин гетеродонт.

## **1.4. МОРФОЛОГИЯ РАКОВИН ГЕТЕРОДОНТ И ОЦЕНКА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО ЗНАЧЕНИЯ ПРИЗНАКОВ**

### **1.4.1. Внешняя морфология**

В разделе подробно рассмотрены особенности формы раковины, щитка, луночки и скульптуры. Изучена индивидуальная и онтогенетическая изменчивость представителей семейств *Hiatellidae*, *Tancrediidae*, *Quenstedtiidae*, *Corbiculidae* и подсемейств *Protocardiinae*, *Murteinae* *Tortartinae* и *Arcticinae*. Путем статистического анализа определены интервалы изменчивости абсолютных и относительных величин для отдельных видов, подродов и родов гетеродонт. Анализ полученных результатов показал несостоятельность использования относительных метрических характеристик для определения положения таксонов вышеперечисленных семейств в системе подкласса без учета фациальной приуроченности и функциональных особенностей таковых. Скульптура внешней поверхности раковин у изученных гетеродонт представлена в различных семействах разнообразными сочетаниями линий нарастания и ребристости. Особенности скульптуры не являются признаками определяющими таксономическую принадлежность для *Hiatellidae*, *Quenstedtiidae*, *Corbiculidae*, *Tortartinae* и *Arcticinae*, однако служат для определения видов в п/сем. *Murteinae* и сем. *Tancrediidae*, родов и подродов – в п/сем. *Protocardiinae*.

### **1.4.2. Внутренняя морфология**

Мантия и отпечатки мантийной мускулатуры. В разделе рассмотрены особенности строения мантийной линии и отпечатков мускулов-аддукторов у изученных представителей подкласса. Форма мантийной линии и мускульных отпечатков играют различную роль для

таксономии в различных семействах подкласса. Строение мускулов- для выделения подсемейств. Для танкредиид глубина и форма синуса мантийной линии являются четким признаком для выделения видов, а в совокупности с другими признаками, таксонов более высокого ранга. Для протокардиин, как правило, следы прикрепления мягкого тела моллюска к внутренней поверхности раковины практически не учитываются и при выделении видовой принадлежности. В пределах семейств *Arcticidae* и *Veneridae* строение мантийной линии может служить для выделения надвидовых категорий, особенно в сочетании с индивидуальными особенностями замочного аппарата. Для видов родов семейства *Hiatellidae* характерен большой интервал изменчивости формы мантийной линии, что объясняется, по-видимому, зависимостью от фаций и может служить признаком видового ранга при неизменном строении на больших выборках.

Лигамент и нимфа. Изученные юрские и меловые гетеродонты севера Сибири по типу строения связочной структуры условно могут быть разделены на две группы: 1 - обладающие наружной волокнисто-призматической опистодентной связкой *Arcticidae* *Corbiculidae*, *Lucinidae*, *Tancrediidae*, *Quenstedtidae*, род *Panopaea* (сем. *Hiatellidae*), 2 – обладающие наружной призматической опистодентной и внутренней волокнистой связкой *Cardiidae*, род *Hiatella* (сем. *Hiatellidae*). В большинстве случаев лигамент не сохраняется в ископаемом состоянии и, как правило, об устройстве связочной: наличии или отсутствии нимф, связочных желобков, ямок или резелифера. Форма и длина нимфы не могут служить диагностическими признаками и варьируют в пределах вида.

Развитие гетеродонтного замка. Замок гетеродонт развивается из немногочисленных первичных пластин: I и II на правой створке, II и IV - на левой. В правой створке пластина I впереди дает начало зубу AI, пластина III образует зуб AIII и два кардинальных (3a и 3b), а сзади верхний латеральный зуб PIII. В левой створке II дает начало AII и переднему кардинальному 2a, сзади нижнему латеральному PII, пластина IV - заднему кардинальному 4b и верхнему заднему латеральному PIV. Таким образом завершается формирование замка люциноидного типа, который представлен двумя кардинальными зубами в каждой створке, 3a и 3b в правой, и 2 и 4b - в левой, 2 занимает так называемую пивотальную позицию непосредственно под макушкой. Далее через циприноидный, "продвинутый" циприноидный и раннециреноидный тип формируется замок циреноидноидного

(корбикулоидного) типа: передний кардинальный, происшедший из пластины II, раздваивается (образуя 2a и 2b), и между его ветвями входит новый кардинальный зуб правой створки, берущий начало от пластины I (1). Для такого замка обычно присутствие трех кардинальных зубов в каждой створке 3a, 1 и 3b в правой, 2a, 2b и 4b в левой, 1 занимает пивотальное положение под макушкой.

Уникальным семейством, в котором представлены все переходные типы, являются *Arcticinae* и *Corbiculidae*. Замок *Tancrediidae* характеризуется развитием мощных задних латеральных пластин, атрофией передних и наличием двух кардинальных в каждой створке. Для п/сем. *Protocardinae* обычно наличие мощных передних и задних латеральных пластин, двух мелких кардинальных в каждой створке.

Замочный аппарат *Quenshtedtiidae* и *Hiatellidae* представлен неполным, нетипичным гетеродонтным замком, в котором большинство зубных пластин не развиты. Замочный аппарат у рода *Quensstedtia* слабо развит, латеральные и кардинальные пластины слитности и могут быть разделены лишь с большой степенью условности. У панопей замок с двумя кардинальными зубами. Характерна инверсия зубных пластин, кардинальный зуб левой створки может занимать переднее положение

Для *Hiatella* с замочным аппаратом переходного от гетеродонтного к миоидному типу, характерно очень слабое развитие латеральных зубов, вплоть до полного их отсутствия. Кардинальная структура представлена резелифероподобным зубом в левой створке и соответствующей мелкой ямкой в правой створке и осуществляет, на наш взгляд, функцию одновременно замочной и связочной структур.

Филогенез. Филогенетические построения, основанные на сходстве наиболее стабильных признаков (устройство замочного аппарата) изученных арктицин отражают систему подсемейства и подтверждают корректность выбора веса таксономических признаков, подхода к систематике и построения системы в целом. Филогения северо-сибирских *Arcticinae*, основанная на изучении трендов развития замочных структур, соответствует стратиграфической последовательности гетеродонт в верхней юре и нижнем мелу на севере Сибири (рис. 2).

#### 1.4.3. Значение различных признаков для таксономии *Heterodonta*.

В разных семействах и подсемействах различные группы признаков имеют разный таксономический вес. Анализ морфологии раковин гетеродонт позволил выделить некоторые наиболее стабильные признаки, которые являются главными при определении

таксономической принадлежности на уровне семейств, подсемейств, родов и видов.

В семействе *Lucinidae* основными признаками при выделении подсемейств служат соотношение длин переднего и заднего аддукторов и наличие радиальной скульптуры. При выделении родовых категорий решающим является определенное сочетание зубных пластин (с допущением некоторого интервала изменчивости) в сочетании с конфигурацией аддукторов; для подродовых, главным образом, соотношение длин зубных пластин, отсутствие или наличие таковых. При выделении видовых категорий учитывается конфигурация раковины, форма зубных пластин и аддукторов.

Подсемейство *Cardiinae* характеризуется сочетанием радиальной и концентрической ребристости с учетом особенностей строения зубного аппарата. Выделение родовых и подродовых и видовых таксонов полностью определяется скульптурой раковины.

В семействе *Tancrediidae* при выделении родовых и подродовых категорий внимание акцентируется на строении замочного аппарата (как правило, наличие или отсутствии той или иной зубной пластины); обособление видовых категорий определяется исключительно формой раковины.

Для *Niatellidae* определяющими признаками при выделении родовых категорий является устройство связочной и замочной структуры, для видовых – форма раковины.

В семействе *Arcticidae* признаками подсемейства является общий план строения замка и характер его формирования в онтогенезе и, как вспомогательный признак, форма раковины. Отмечая еще раз внешнее морфологическое сходство родов подсемейства (общий план строения раковины, тип связочной структуры, ход онтогенеза), главным признаком родовых категорий является устройство замочной структуры, а именно стадия развития замка (см. устройство замочного аппарата) и форма мантийной линии. Признаками подродового ранга, соответственно, является различные вариации строения замка на определенной стадии его развития (степень выраженности или слитности отдельных зубных пластин). Для разграничения видов существенна форма раковины.

### **1.5. Система *Heterodonta*, принятая в работе и замечания к диагнозу некоторых семейств и их родовому составу**

Автором принята следующая система описанных в работе

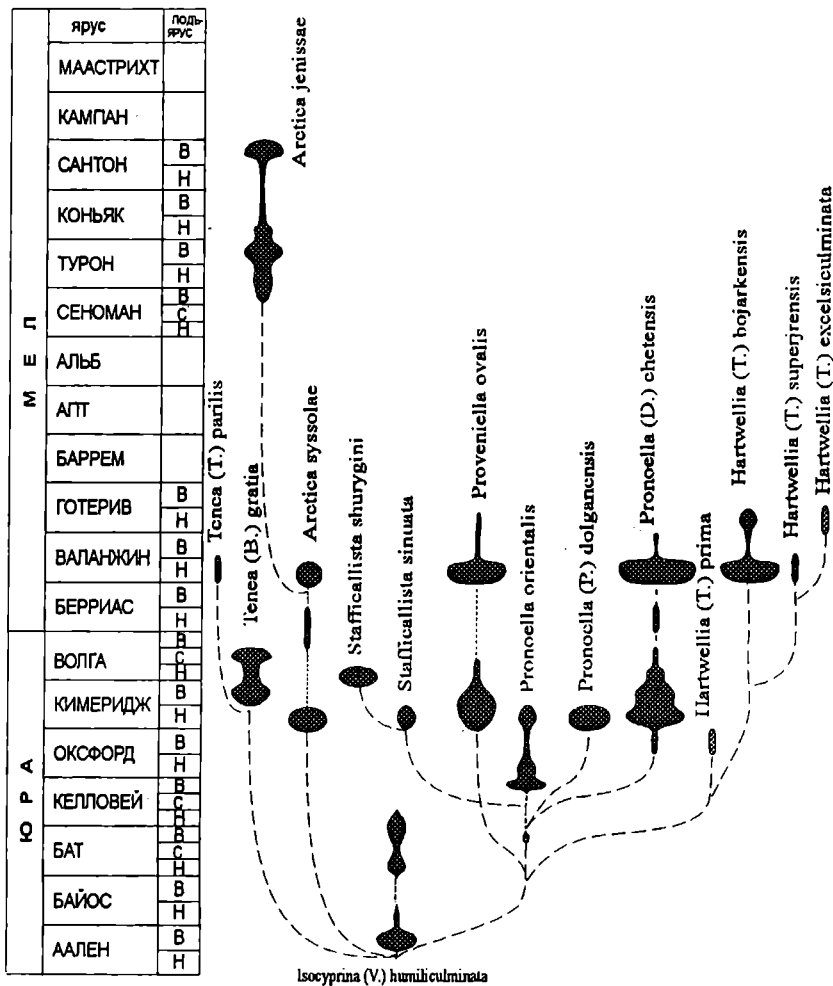


Рис. 2. Схема предполагаемого филогенеза юрских и меловых Arctiinae.





представителей подкласса Heterodonta: (Для таксонов отмеченных звездочкой в работе приведены дополнения и замечания к их положению в системе и объему, таксоны отмеченные жирным шрифтом являются новыми, а подчеркнутые – ранее не установленные на изученной территории).

Отряд Veneroidea H. Adams & Adams, 1856

Надсемейство Arcticacea Newton, 1891

Семейство Arcticidae\* Newton, 1891

Подсемейство Arcticinae\* Newton, 1891

Род *Arctica* Schumacher, 1817

*Arctica syssolae* Keyserling, 1846

*Arctica jennisae* Schmidt, 1872

Род *Isocyprina* Roder, 1882

*Isocyprina\* humiliculminata* Zakharov et Shurygin, 1978

Род *Hartwellia\** Kitchin, 1926

Подрод *Hartwellia s.str.*

*Hartwellia (Hartwellia) superjrensis* Fursich, 1982

Подрод *Tealbya* Casey, 1952

*Hartwellia (Tealbya) bojarkensis* Yazikova, 1993

*Hartwellia (T.) prima* Yazikova, 1993

*Hartwellia (T.) excelsiculminata* Yazikova, 1993

Род *Tenea\** Conrad, 1961

Подрод *Tenea s.str.*

*Tenea (Tenea) parilis* Conrad, 1860

Подрод *Bojarkella* Yazikova, 1998

*Tenea (Bojarkella) gratia* Yazikova, 1998

Род *Pronoella\** Fischer, 1887

Подрод *Pronoella s.str.*

*Pronoella (Pronoella) dolganensis* Yazikova, 1996

*Pronoella (P.) orientalis\** Zakharov et Shurygin, 1978

Подрод *Dividella* Yazikova, 1996

*Pronoella (Dividella) chetaensis* Yazikova, 1996

Род *Proveniella* Casey, 1952

*Proveniella ovalis* Yazikova, 1998

Род *Stafficallista* Yazikova, 1993

*Stafficallista sinuata* Yazikova, 1998

Подсемейство *Tortartinae* Yazikova, subgen. nov.

Род *Rollierella* Cossmann, 1924

*Rollierella gibbosa* Yazikova, sp. nov.

- Надсемейство Tellinacea de Blainville, 1814  
 Семейство Tancrediidae Meek, 1864  
 Род *Tancredia* Lycett, 1850  
 Подрод *Tancredia* s.str.  
*Tancredia (Tancredia) donaciformis* Morris et Lycett, 1855  
*Tancredia (T.) subtilis* Lahusen, 1886  
*Tancredia (T.) yatriensis* Yazikova, sp. nov.  
*Tancredia (T.) magnaformis* Yazikova, sp. nov.  
*Tancredia (T.) zaharovi* Yazikova, sp. nov.  
*Tancredia (T.)* sp.
- Род *Corbicellopsis*\* Cox, 1929  
 Подрод *Corbicellopsis* s.str.  
*Corbicellopsis (Corbicellopsis) laevis* J.C.Sowerby, 1827  
 Подрод *Neocorbicellopsis* Yazikova, subgen. nov.  
*Corbicellopsis (Neocorbicellopsis) longus* Yazikova, sp. nov.
- Род *Eodonax* Cox, 1929  
*Eodonax ramulicosticus* Yazikova, sp. nov.
- Род *Meekia* Gabb, 1864  
 Подрод *Mygallia* Saul end Popenoe, 1962  
*Meekia (Mygallia) tanamia* Yazikova, sp. nov.
- Семейство *Quenstedtidae* Cox, 1929  
 Род *Quenstedtia* Cox, 1929  
*Quenstedtia nordiensis* Yazikova, sp. nov.
- Надсемейство Cardiacea Lamark, 1809  
 Семейство Cardiidae Lamark, 1809  
 Подсемейство Protocardiinae Keen, 1951  
 Род *Protocardia* von Reyrich, 1845  
 Подрод *Protocardia* s.str.  
*P. (Protocardia) tarica* Yazikova, sp. nov.  
*P. (P.) truncata* Buch, 1840  
 Подрод *Tendagurium* Dietrich, 1933  
*P. (Tendagurium) propebanneiaum* Dietrich, 1933  
 Род *Integricardium* Rollier, 1912  
 Подрод *Integricardium* s.str.  
*Integricardium (Integricardium) deshavesianum* d'Loriol, 1861
- Надсемейство Corbiculacea Gray, 1847  
 Семейство Corbiculidae Gray, 1847  
 Род *Veloritina* Meek, 1872  
*Veloritina durkeiformis* Yazikova, sp. nov.

Надсемейство Lucinacea Fleming, 1828  
Семейство Lucinidae Fleming, 1828  
Подсемейство *Myrteinae* Chavan, 1969  
Род *Mesomilta* Chavan, 1929  
*Mesomiltha minuta* Yazikova, sp. nov.

Отряд Myoida Stoliczka, 1870

Подотряд Myina Stoliczka, 1870

Надсемейство Hiatellacea Gray, 1824

Семейство Hiatellidae Gray, 1824

Род *Panopea* Menard, 1807

Подрод *Panopea* s.str.

*Panopea (Panopea) borealis* Eichwald, 1868

*Panopea (P.) tanamensis* Yazikova, sp. nov.

Род *Hiatella* Chavan, 1952

Подрод *Pseudosaxicava* Chavan, 1952

*Hiatella (Pseudosaxicava) hatangensis* Yazikova, sp. nov.

Далее в разделе рассмотрены особенности строения замочных структур изученных представителей п/кл. Heterodonta (рис. 1) и приведены замечания к диагнозу семейства Arcticidae рекомендованному в "Treatise...", 1969" и Т.А.Мордвилко (1979), а также замечания к составу семейств Arcticidae, Cardiidae и Corbiculidae.

## ГЛАВА 2. ГЕТЕРОДОНТЫ В ЮРСКИХ И МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ НА СЕВЕРЕ СИБИРИ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ БИОСТРАТИГРАФИИ

### 2.1. Распространение гетеродонт в основных разрезах верхнеюрских и меловых отложений Севера Сибири и Приполярного Урала.

В разделе приводятся послойные описания сводных стратиграфических разрезов верхней юры и нижнего мела по р. Боярка (Опорный разрез..., 1969; Богомолов, 1989) р. Хета (Опорный разрез..., 1969; Граница юры и мела..., 1972) и р. Ятрия (Захаров, 1970) с указанием интервалов распространения гетеродонт, схемы стратиграфического распространения гетеродонт в отдельных обнажениях и разрезах на реках Боярка, Хета, Б.Романиха, Чернохребетная, Попигай, Дебака-Тари, мысе Нордвик.

### 2.2. Анализ комплексов видов гетеродонт и особенности стратиграфического распространения

Анализ стратиграфического распространения гетеродонт в верхней юре и нижнем мелу на севере Сибири выявил стратиграфические интервалы с большим таксономическим разнообразием, новыми родами и видами (это нижнекимериджский, средневолжский, ранневаланжинский); и значительно обедненные, характеризующиеся в основном проходящими родами и видами (это верхнекимериджский, нижне – и верхневолжские, берриаский и нижнеготеривский). Намечены три группы видов, имеющие разную ценность для биостратиграфии: виды, интервал распространения которых ограничивается подзоной, зоной, двумя зонами; виды стратиграфический интервал распространения которых ограничен подъярусом; виды с широким стратиграфическим диапазоном.

Выделены слои с гетеродонтами, географическое распространение которых ограничивается палеобиогеографическим районом или его частью. Такие слои установлены по фаунистическому комплексу или таксону, характерному, как правило, для определенной фации. В нижнем кимеридже в разрезах р.Чернохребетная выделены слои с *Tancredia (T.) subtilis*, на р.Хета слои с *Tancredia (T.) magnaformis*, на р.Боярка слои с *Mesomilta minuta*. В волжском ярусе – слои с *Tenea (B.) gratia* на р.Боярка. Для средневолжского подъяруса – слои с *Panopea (P.) borealis* и *Quinshitedia nordiensis* на р.Дебака-Тари, слои с *Panopea (P.) borealis* и *Tancredia (T.) yatriensis* на Приполярном Урале, (р.Ятрия), и там же для нижневолжского подъяруса – слои с *Stafficallista shirygini*. В верхнем берриасе – слои с *Pronoella (P.) dolganensis* (р.Хета). В нижнем валанжине выделены слои с *Eodonax nordiensis* (рр.Большая Романиха и Боярка), в верхнем валанжине – слои с *Pronoella (P.) ovalis* (р.Попигай) и слои с *Integricardium (I.) deshayesianum* (мыс.Нордвик).

Выделенные слои охарактеризованы, как правило, местными видами, но они прослеживаются на большей части бассейна осадконакопления. Следует подчеркнуть, что большинство видов в комплексах являются новыми и их стратиграфическое распространение в других палеобассейнах может быть иным. Большинство биостратонов выделены как слои, заключенные между первым появлением характерных таксонов данного слоя и первым появлением характерных таксонов вышележащего слоя. Вместе с тем, выделение комплексов гетеродонт, отличных от комплексов подстилающих и перекрывающих отложений, позволило выделить непрерывную последовательность слоев с гетеродонтами, характеризующих определенные

стратиграфические интервалы (рис. 3).

Таковыми являются слои с *Tancredia (T.) subtilis* по объему соответствующими зоне *Pictonia involuta*. Слои выделены по появлению 9 видов. Слои с *Pronoella (D.) chetensis* соответствуют объему зоны *Rasenia borealis* и охарактеризованы 10 видами, проходящими из нижележащего слоя и появлением 7 новых, в нижнем кимеридже. Комплекс, соответствующий по объему верхнему кимериджу, нижнему волжскому ярусу и двум зонам среднего волжского яруса (*Pictonia iatriensis* и *Dorsoplanites ilovaiski*), охарактеризован 12 видами, главным образом проходящими из нижнего кимериджа. Слои с *Quenshtedia nordiensis* соответствует объему двух зон средневожского подъяруса *Dorsoplanites maximus* и *Epivirgatites variabilis* и характеризуется появлением *Protocardia (P.) tarica*, *Quenshtedia nordiensis* и *Stafficallista shurygini*, а так же 9 видами нижележащего комплекса. Комплекс k5 выделен по ограничению нижележащего и вышележащего комплексов и характеризуются низким индексом обновления. Слои с *Hartwellia (H.) superjirensis* и *Tenea (T.) parilis* (k6), соответствует зоне *Neotollia klimovskiensis*. Нижняя граница слоя четко отбивается по появлению 5 видов *Eodonax ramulicosticus*, *Veloritina durkeiformis*, *Hartwellia (H.) superjirensis*, *Tenea (T.) parilis* и *Tancredia (T.) zakharovi*. Вышележащие комплексы k7 и k8 выделены по Индексам обновления, граница между ними соответствует границе нижний – верхний валанджин.

## ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЯ И ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ ГЕТЕРОДОНТ

### 3.1. Экология современных гетеродонт

Современные гетеродонты редки, представлены родами *Arctica*, *Raporea*, *Hiatella* и, близкими в морфофункциональном плане к ископаемым протокардиям *Cardium* и мезомильтам *Lucina*. В разделе приведены данные по экологической характеристике современных гетеродонт.

### 3.2. Экология и фациальная приуроченность юрских и меловых гетеродонт

В разделе приводятся общие данные по палеоэкологии отдельных семейств изученных гетеродонт. Подробные сведения входят в описание каждого вида, а также приводятся выше в главе посвященной анализу внешней и внутренней морфологии раковин изученных гетеродонт из юры и мела севера Сибири.

#### По функционально-морфологическим особенностям

изученные северо-сибирские гетеродонты могут быть разделены на пять групп: 1) дискоидальные сильно уплощенные, с цельной мантижной линией (*Milta*, *Tenea*); 2) округлые сильно выпуклые, с маленьким мелким синусом мантижной линии (*Protocardia*, *Integricardium*, *Rollierella*); 3) овальные, часто с усеченным задним краем, умеренно выпуклые, со спрямленной задней ветвью мантижной линии (*Proveniella*, *Pronoella*, *Arctica*, *Stafficallista*, *Tenea*, *Veloritina*); 4) удлинненно-овальные, умеренно выпуклые с мелким широким мантижным синусом (*Isocyprina*, *Hartwellia*, *Tancredia*, *Corbicellopsis*, *Eodonax*). Среди танкредий глубина мантижного синуса значительно различным типам фаций (рис. 4). В этом отношении выделяются группа родов адаптированных к существованию на глинистых, илистых, песчаных и илисто-глинистых грунтах и обитавших в широком диапазоне - от лагун до относительно глубоководных: *Pronoella*, *Protocardia*, *Hartwellia*, *Tancredia*, *Proveniella*. Гетеродонты тяготеющие к относительно мелководным фациальным обстановкам: *Hartwellia* и *Corbicellopsis* (от лагунных до песчаных фаций морского мелководья). Гетеродонты тяготеющие к относительно глубоководным частям палеобассейна и не встреченных в лагунных и лагунно-морских обстановках: *Arctica*, *Integricardium*, *Tenea*, *Panopea*, *Rollierella*, *Eodonax*, *Quenshdedtia*, *Stafficallista*.

Оптимальными для обитания гетеродонт были песчанистые фации морского прибрежного мелководья.

#### ГЛАВА 4. ОПИСАНИЕ ГЕТЕРОДОНТ.

В главе приводится описание представителей 20 родов и 37 видов из 2х отрядов подкласса Heterodonta: Veneroida H.Adams & A.Adams, 1856 и Myoida Stoliczka, 1870.

##### Заключение.

В настоящей работе приведены результаты всестороннего изучения большой коллекции юрских и меловых гетеродонт, которая была собрана за время многолетних полевых работ на территории севера Сибири коллективом лаборатории палеонтологии и стратиграфии мезозоя и кайнозоя ИГНИГ СО РАН и автором. Эти результаты заключаются в следующем:

1. После монографического изучения гетеродонт поздней юры и раннего мела севера Сибири существенно изменены представления об их таксономическом составе. Установлены 20 родов и 37 видов, вместо 7 и 8, которые определялись ранее, до постановки этих работ.

2. Впервые в юре и мелу на севера Сибири и в России установлены рода *Hartwellia*, *Tenea*, *Pronoella*, *Proveniella*, *Rollierella*, *Corbicellopsis*, *Eodonax*, *Meeikia*, *Integricardium*, *Veloritina*, *Mesomilta*, *Hiatella*. Выделен новый для науки род *Stafficallista* и подрода *Neocorbicellopsis* в роде *Corbicellopsis*, *Dividella* в роде *Pronoella*, *Bojarkella* в роде *Tenea*; а также виды: *Hartwellia* (*Tealbya*) *bojarkensis*, *Hartwellia* (*T.*) *prima*, *Hartwellia* (*T.*) *excelsiculminata*, *Tenea* (*Bojarkella*) *gratia*, *Pronoella* (*Pronoella*) *dolganensis*, *Pronoella* (*Dividella*) *chetaensis*, *Stafficallista* *shurygini*, *Stafficallista* *sinuata*, *Rollierella* *gibbosa*, *Tancredia* (*T.*) *yatriensis*, *Tancredia* (*T.*) *magnaformis*, *Tancredia* (*T.*) *zaharovi*, *Tancredia* (*T.*) *sp.*, *Corbicellopsis* (*Neocorbicellopsis*) *longus*, *Eodonax* *ramulicocticus*, *Meeikia* (*Mygallia*) *tanamica*, *Queenstedia* *nordiensis*, *P.(Protocardia)* *tarica*, *Veloitina* *durkeiformis*, *Mesomiltha* *minuta*, *Panopea* (*P.*) *tanamica*, *Hiatella* (*Pseudosaxicava*) *chatangensis*;

3. Уточнена система подкласса Heterodonta. Выделено новое подсемейство *Totarctinae subfamily nov.* в семействе *Arcticidae*. Обоснованы принадлежность рода *Petalocardia* Vincent, 1925 к семейству *Cardiidae* Lamarck, 1809 (ранее относимого к *Arcticidae*) и *Eocallista* к подсемейству *Arcticinae* 1809 (ранее относимого к *Cardiidae*); выделение *Hemicorbicula* Casey, 1955 в качестве самостоятельного рода в семействе *Corbiculidae* (ранее подрод рода *Eocallista* Douville, 1921). Включаемый ранее в состав рода *Pronoella* подрод *Gythemon* Casey, 1952 в качестве самостоятельного рода; *Degrangia* Cossmann & Peugot, 1909 в качестве самостоятельного рода в семействе *Hiatellidae* (ранее подрод рода *Panopea* Menard, 1807). Уточнены диагнозы п/сем. *Arcticinae*, рода *Hartwellia*.

4. Впервые выделены слои с гетеродонтами в объеме зон, подъярусов и ярусов, что позволяет использовать их для целей стратиграфии в пределах отдельных палеобассейнов и фациальных зон, и является дополнительным инструментом для стратиграфического расчленения и корреляции верхней юры и нижнего мела. Уточнены диапазоны и географические ареалы ряда родов подкласса Heterodonta.

5. Среди гетеродонт выделены группы с высокими темпами формообразования - роды *Rollierella*, *Mesomilta*, *Veloitina*, *Quiynstedeia* и консервативные группы - роды имеющие широкий временной диапазон - *Protocardia*, *Tancredia*, *Hartwellia*, *Integricardium*, *Pronoella*, *Proveniella*.

6. Установлено, что высокая степень эндемичности и

своеобразия юрских и меловых гетеродонт подтверждают существование северо-сибирского центра становления и развития позднеюрской и раннемеловой фауны в арктическом бассейне. Наряду с эндемиками выявлены иммигранты из Северной Атлантики и Северной Пацифики. Установлены временные интервалы максимального таксономического разнообразия и большого количества гетеродонт: раннекимериджский, средневолжский и ранневаланжинский.

7. На основе изучения трендов развития замочных структур составлена филогенетическая схема развития северо-сибирских *Arcticinae*. Путем сопоставления филогенетической схемы со стратиграфическим распространением гетеродонт в поздней юре и раннем мелу севера Сибири доказано соответствие теоретически построенной схемы со стратиграфической последовательностью.

8. На основе палеоэкологического анализа доказана приуроченность родов гетеродонт к конкретным фациям.

### Список основных публикаций по теме работы.

1. Язикова О.В. Позднеюрские и раннемеловые хартвеллии (*Bivalvia, Arcticipidae*) севера Сибири // Палеонтол. ж., 1993. С. 32 - 41.
2. Язикова О.В. Филогенез и систематика, этапность развития юрских и меловых бореальных арктицид (тезисы доклада) // Теоретические проблемы палеонтологии и естествознания. - С.-Пб., 1993. С. 93 - 94.
3. Язикова О.В. Позднеюрские и раннемеловые танкредии (двустворчатые моллюски) на севере Сибири // Геология и геофизика, т. 37, № 2, 1996. - С. 37-46.
4. Язикова О.В. Позднеюрские и раннемеловые *Pronoella (Bivalvia, Arcticipidae)* на севере Сибири // Палеонтол. ж., 1996. С. 13 - 19.
5. Язикова О.В. Новые и ранее неизвестные виды юрских и меловых арктицид (гетеродонты, двустворчатые моллюски) севера Сибири и Урала // Геология и геофизика, т. 39, вып. 1, 1998. С. 153 - 173.



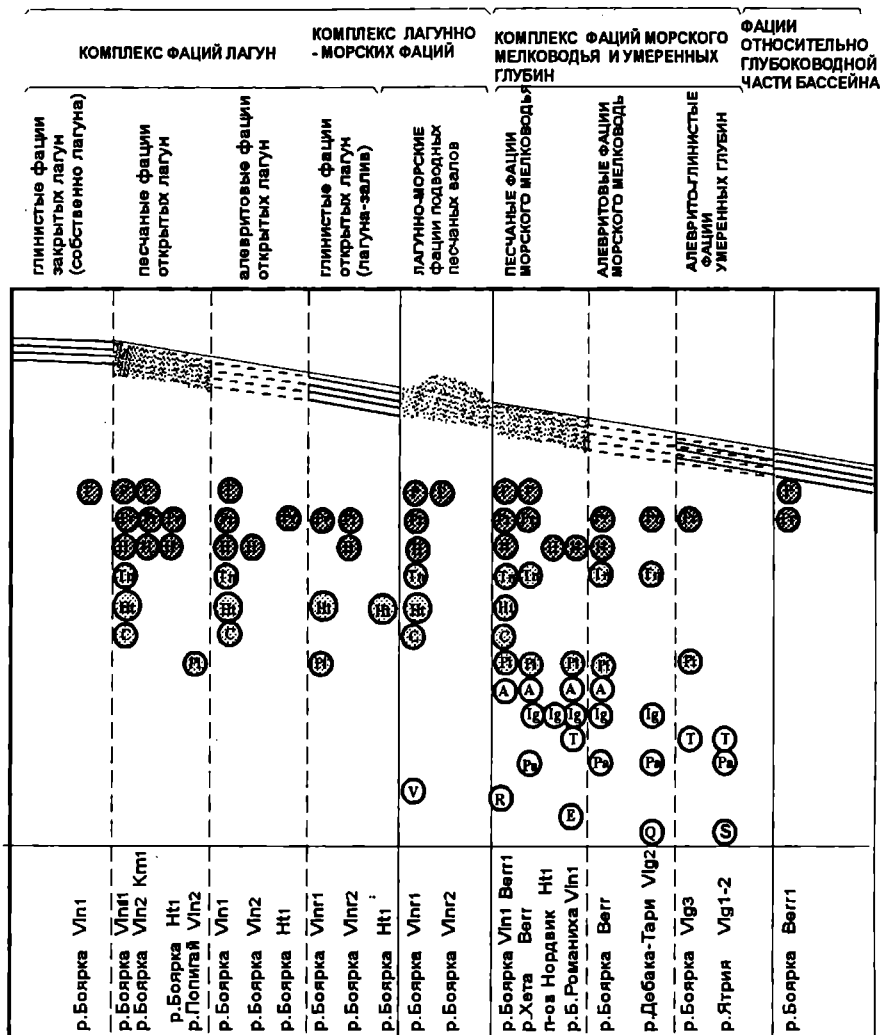


Рис. 4. Распределение гетеродонт в верхнеюрских и нижнемеловых отложениях Средней Сибири.