

## ГОЛОВНІ НАПРЯМКИ ЕВОЛЮЦІЇ СПІРИФЕРИД В КАРБОНІ СХІДНОЇ ЄВРОПИ І РОЗВИТОК СИСТЕМИ ГРУПИ РОДИН

### THE MAIN DIRECTIONS OF THE EVOLUTION OF EAST EUROPEAN SPIRIFERIDS FOR CARBONIFEROUS AND MODERNIZATION OF FAMILY GROUP SYSTEM

**В.І. Полетаєв**

**Vladyslav I. Poletaev**

Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine, 55-b O. Honchara Str., Kyiv, Ukraine, 01601  
(Vlad\_Poletaev@ukr.net)

Стисло розглянуто історію розвитку системи спіриферид, яка відобразила головні напрями еволюції провідних груп цього ряду в басейнах Східної Європи протягом карбону. Обґрунтовано запропоновані автором зміни у складі надродин Martinioidea і Spiriferoidea. До надродини Martinioidea віднесено родину Brachythyrididae у складі підродин Brachythyridinae Fredericks, 1924 і Skelidorigminae Carter, 1994. У надродини Spiriferoidea підвищено ранг Angiospiriferidae до родини з підродинами Angiospiriferinae Legrand-Blain, 1985; Brachythyrininae Waterhouse, 2004 і Choristitinae Waterhouse, 1968. Підвищено ранг Neospiriferoidea до надродини в обсязі родин Imbrexiidae Carter, 1992; Neospiriferidae Waterhouse, 1968; Trigonotritidae Schuchert, 1893 і Spiriferellidae Waterhouse, 1968. Еволюційні зміни морфології і засобу кріплення черепашок спіриферид у карбоні пов'язані зі зміною екології, зокрема основного типу ґрунтів на шельфі.

*Ключові слова:* брахіоподи, спіриферида, еволюція, система, карбон, Східна Європа.

The short review of the history of the Order Spiriferida system have been done. The leading directions of evolutions of the major groups of Carboniferous spiriferids of Eastern Europe were determined. The main changes in the content of Superfamilies Martinioidea and Spiriferoidea were substantiated by the author. The family Brachythyrididae containing the subfamilies Brachythyridinae and Skelidorigminae was included in Superfamily Martinioidea. The Family Angiospiriferidae according to author's opinion contains the Subfamilies Angiospiriferinae Legrand-Blain, Brachythyrininae Waterhouse, Choristitinae Waterhouse, and were included in Superfamily Spiriferoidea. The new Superfamily Neospiriferoidea containing the families Imbrexiidae Carter, Neospiriferidae Waterhouse, Trigonotritidae Schuchert, Spiriferellidae Waterhouse was established. The evolution of morphology spiriferids and manner to fix the shells to ground were associated with change of type of sediments in Carboniferous.

*Keywords:* Brachiopoda, Order Spiriferida, evolution, system, Carboniferous, Eastern Europe.

#### ВСТУП

Актуальність наукових досліджень з приводу ревізії системи спіриферид як провідної групи кам'яно-вугільних брахіопод Східної Європи пов'язана з тим, що основні палеонтологічні монографії 40–70-х років минулого століття істотно застаріли особливо стосовно систематики брахіопод, яка за цей час була значно модернізована (Carter et al., 2006). Постало завдання на основі сучасних літературних і власних даних, по-перше, ревізувати накопичені попередниками номенклатурні матеріали, а по-друге, переглянути таксономічне значення деяких провідних філогенетичних ознак, зокрема ролі еволюції системи васкулярних судин

мантії у частині родин з надродини Spiriferoidea, а також роль виникнення зубних адмінікул «хориститового», а не «спіриферидного» типу. Попередні результати вирішення цих завдань частково висвітлені в роботах автора (Полетаєв, 1986, 2013, 2018), але і дослідження ще не завершені. Таким чином, головне призначення даної роботи полягає в уточненні номенклатури і систематичного складу спіриферид карбону Східної Європи з метою повноцінного застосування цих даних для подальшої модернізації системи і філогенії групи, а також для палеонтологічного обґрунтування стратиграфічних підрозділів регіональних схем і більш

*Цитування:* Полетаєв В.І. Головні напрями еволюції спіриферид в карбоні Східної Європи і розвиток системи групи родин. Збірник наукових праць Інституту геологічних наук НАН України. 2021. Том 14, вип. 1. С. 100–109. <https://doi.org/10.30836/igs.2522-9753.2021.228503>.

*Citation:* Poletaev V. I., 2021. The main directions of the evolution of East European Spiriferids for Carboniferous and modernization of Family group system Collection of scientific works of the Institute of Geological Sciences NAS of Ukraine. Vol. 14, iss. 1. Pp. 100–109. <https://doi.org/10.30836/igs.2522-9753.2021.228503>.

надійної їх кореляції між собою та з глобальною шкалою геологічного часу.

#### РЕВІЗІЯ ІСТРИЧНОГО РОЗВИТКУ СИСТЕМИ СПІРИФЕРИД

Основи системи спіриферид у 1883 р. заклав W. Waagen, який виділив брахіоподи, що мали спіральний брахідіум, у підряд Spiriferacea у складі родин Atripidae, Nucleospiridae, Athyridae та Spiriferidae (Waagen, 1883). У родині Spiriferidae W. Waagen виділив чотири підродини:

- Suessiinae Waagen 1883 (роди *Suessia*, *Cyrtina*, *Spiriferina*);
- Delthyrinae Waagen 1883 (роди *Syringothyris*, *Cyrtia*, *Spirifer*);
- Martiniinae Waagen, 1883 (роди *Martinia*, *Martiniopsis*);
- Reticulariinae Waagen, 1883 (роди *Reticularia*, *Ambocoelia*).

Саме цю систему спіриферид використав Ф. М. Чернишев, описуючи у 1902 р. брахіоподи верхнього карбону (зараз переважно нижньої пермі) Уралу і Тиману. В подальшому значний крок вперед у систематиці спіриферид карбону Росії зробив Г. М. Фредерикс. Важливо те, що він успадкував досвід Ф. М. Чернишева стосовно ролі апікального апарата в систематиці спіриферид і розробив власну систему, в якій використав виділення 7 типів зовнішніх морфологічних ознак і 10 типів внутрішньої будови черепашок. У результаті їх комбінації Г. М. Фредерикс серед брахіопод карбону і пермі встановив понад 50 можливих формальних сполучень, частина яких відповідала ознакам вже відомих родів, але більше половини були виділені ним в якості нових родів (Фредерикс, 1919, 1924). В цілому родині Spiriferidae були згруповані у шість підродин, до яких згодом він приєднав ще три та одну невизначену. Система спіриферид, за (Фредерикс, 1926), мала такий вигляд:

Родина **Spiriferidae King, 1846.**

Підродина **Martiniinae Waagen, 1883** (типовий рід *Martinia* McCoy, 1844).

Роди: *Martinia*; *Elina*; *Ambocoelia*; *Moumina*; *Paulonia*; *Ella*; *Squamularia*.

Підродина **Brachythyrinae Fredericks, 1919** (типовий рід не вказано,

вірогідно, *Brachythyris* McCoy, 1844).

Роди: *Brachythyris*; *Anelasma*; *Eliva*.

Підродина **Munellinae Fredericks, 1919** (типовий рід *Munella* Fredericks, 1919).

Роди: *Munella*; *Martinuopsis*; *Eoreticularia*;

*Guerichella*; *Elivella*; *Elivina*; *Reticulariopsis*.

Підродина **Elythinae Fredericks, 1919** (типовий рід *Spirifer* Sowerby, 1815).

Роди: *Eospirifer*; *Spirifer*; *Choristites*; *Schuchertia*; *Neospirifer*; *Spirelytha*; *Elytha*.

Підродина **Delthyrinae Fredericks, 1919** (non Waagen, 1883),

типовий рід *Delthyris* Dalman, 1828.

Роди: *Munia*; *Spireferellina*; *Spireferinaella*; *Lytha*; *Reticularia*; *Reticulariina*; *Delthyris*; *Maia*; *Spireferella*.

Підродина **Cyrtiinae Fredericks, 1919** (типовий рід *Cyrtia* Dalman, 1828).

Роди: *Cyrtia*; *Cyrtospirifer*; *Cyrtella*; *Spinocyrtia*.

Підродина **Syringothyrinae Fredericks, 1926** (Subfam. nova),

типовий рід не названий; вірогідно, *Syringothyris* Winchel, 1863.

Роди: *Cyrtinaella*; *Cyrtina*; *Syringothyris*; *Davidsonella*; *Spinocyrtina*; *Squamulariina*; *Cyrtinaellina*.

Підродина **Spirifferininae Fredericks, 1926** (Subfam. nova),

типовий рід не названий, вірогідно, *Spiriferina* d`Orbigny, 1847.

Роди: *Spiriferina*; *Mentzelia*.

У 1919 р. Г. М. Фредерикс виділив підродину Brachythyrinae у складі родів *Brachythyris* і *Elyva*, а у 1924 р. додав до них рід *Anelasma* Ivanov з типовим видом *Spirifer strangwaisi* Verneuil. У зв'язку з тим, що назва роду *Anelasma* виявилася преокупованою, у 1929 р. Г. М. Фредерикс замінив її на *Brachythyrina*, але при цьому так і не вказав типовий рід підродини Brachythyrinae. Фактично ця підродина залишилась *nomen dubius*.

У повоєнний час величезний внесок в удосконалення системи спіриферид зробила О. А. Іванова. За 35 років, що минули з часу появи системи спіриферид Фредерикса, кількість відомих родів у ній збільшилася майже у чотири рази та ускладнилася сама система. Зробивши ревізію всього накопиченого матеріалу і творчо переробивши різні варіанти системи, що були запропоновані її попередниками та сучасниками (А. Пеккельманом, А. і Ж. Термье, Э. Мюр-Вуд, а також багатьма іншими), О. А. Іванова розробила та оприлюднила власну систему спіриферид (Іванова, 1959). В системі, виходячи з різниці в типах будови апікального апарата та шляхів філогенетичного розвитку представників ряду **Spiriferida**, були виділені три надродини: Spiriferinacea,

Spiriferacea та Delthyriacea. В цілому система, що охоплювала близько 180 родів, дуже вдало представлена на рівні родин і підродин на схемі, наведеній в роботі (Іванова, 1959, рис. 9). Необхідно підкреслити, що при описі надродини Spiriferacea О. А. Іванова вперше відзначила дві основні тенденції в еволюції спіриферид пізнього палеозою. Перша — поява у частини з них у карбоні розвинутої системи васкулярних відбитків, а друга — розвиток поперечних борозенок і зубчастого замочного краю черевної ареї у багатьох кам'яновугільних таксонів спіриферид. У схемі 1959 р. ці відміни означені виділенням у родині Spiriferidae двох підродин Spiriferinae King, 1846 та Brachythyrinae Fredericks, 1919 (1924). До складу підродини Brachythyrinae О. А. Іванова віднесла роди *Choristites*, *Choristitella*, *Purdonella*, *Brachythyris*, *Ella*, *Brachythyrina*, а також умовно роди *Odontospirifer*, *Sergospirifer*, *Eochoristites*. Але типовий рід підродини знов-таки залишився не визначеним, тобто підродина Brachythyrinae фактично залишалась *nomen dubius*.

Проаналізувавши попередні системи, В. Waterhouse у роботі 1968 р. відобразив власну систему спіриферид (Waterhouse, 1968). В родині Spiriferidae він виділив нову підродину Neospiriferinae з типовим родом *Neospirifer* Fredericks; в родині Brachythyrididae В. Waterhouse вперше виділив підродину Spiriferillinae з типовим родом *Spiriferella* Tschernyschew, а також підродину Choristitinae з типовим родом *Choristites* Fischer.

Наступним значним кроком у систематизації ряду Spiriferida, кількість родів в якому вже перевищувала 300, була система, яку запропонувала О. А. Іванова у 1972 р. (Іванова, 1972). Продовжуючи застосування філогенетичного принципу побудови системи, вона використала для обґрунтування вищих таксонів, окрім внутрішньої будови черепашок, ще й типи їх мікроскульптури. Ранг трьох колишніх надродин у новій системі був підвищений до підряду і відповідно було підвищено ранг підпорядкованих ним таксонів. У цій роботі О. А. Іванова вперше надає роду *Brachythyris* McCoy, 1844 статус типового роду родини Brachythyrididae, що фактично зробило цю родину легітимною У стислій характеристиці родини Brachythyrididae О. А. Іванова підкреслює, що в філогенезі родини прослідковуються дві тенденції. Одна з них відбиває поступовий розвиток судинної системи, а друга пов'язана з редуцією ряду внутрішніх структур майже до їх зникнення.

За (Іванова, 1972), еволюція представників надродини Martiniacea, що виникли на початку девону, характеризується педогенезом, особливо чітко позначеним у Ambocoeliidae. Родина Martiniidae має найпростішу (пінатну) судинну систему та неотенічну (в основному брахітиридну) форму черепашок. До підродини Martiniinae належать безреберні форми з редукованою дрібноямчастою мікроскульптурою, а складчасті на боках форми з ясно означеною голчастою мікроскульптурою ще раніше були виділені у самостійну підродину Ingelarellinae (Campbell, 1959).

У 1974 р. J. L. Carter оприлюднив статтю, в якій в родині Spiriferidae King виділив дві нові підродини: Strophopleurinae (з типовим родом *Strophopleura* Staimbrook) та Prospirinae (з типовим родом *Prospira* Maxwell). До проспірин він умовно відніс рід *Brachythyrina* Fredericks (Carter, 1974). Крім того, в цій статті J. L. Carter описав кілька нових родів, у тому числі в родині Brachythyrididae роди *Meristorygma* і *Skelidorygma*, а також ретельно описав типовий вид роду *Imbrexia* Nalivkin.

У 1979 р. з великим запізненням вийшла друком монографія Д. В. Налівкіна, в якій він представив власну інтерпретацію системи ряду Spiriferida (Налівкін, 1979). Система Д. В. Налівкіна, судячи з усього, була розроблена ще до оприлюднення системи спіриферид О. А. Іванової 1972 р., але з урахуванням системи ряду кількох авторів (Pitrat та ін.), опублікованої у 1965 р. (Treatise..., 1965). У складі ряду Spiriferida Д. В. Налівкін розглядає три підряди: Spiriferidina, Retziidina та Athyrididina. У підряді Spiriferidina Д. В. Налівкін виділив 14 родин, у тому числі дві нових:

Cyrtospiriferidae H. et G. Termier, 1949 (типовий рід *Cyrtospirifer* Nalivkin, 1918)  
 Spinocyrtiidae E. Ivanova, 1959 (т.р. *Mucrospirifer* Grabau, 1931)  
 Syringothyridae Fredericks, 1926 (т.р. *Syringothyris* Winchell, 1863)  
 Spiriferidae King, 1846 (т.р. *Spirifer* Sowerby, 1818)  
 Choristitidae Nalivkin (fam. nova) (т.р. *Palaeochoristites* Sokolskaja, 1941)  
 Brachythyrididae Fredericks, 1924 (т.р. *Brachythyris* McCoy, 1844)  
 Verneuiliidae Schuchert et Le Vene, 1929 (т.р. *Verneuilia* Hall et Clarke, 1894)  
 Bashkiriidae Nalivkin (fam. nova) (т.р. *Bashkiriya* Nalivkin, 1979 (gen. nov)  
 Costispiriferidae H. et G. Termier, 1949 (т.р. *Costispirifer* Cooper, 1942)



Eudoxiniinae Nalivkin (subfam. nov) (т.р. *Eudoxina* Fredericks, 1929)

Cyrtinidae Fredericks, 1912 (т.р. *Cyrtina* Davidson, 1858)

Spiriferinidae Davidson, 1884 (т.р. *Spiriferina* Orbigny, 1847)

Ambocoeliidae George, 1931 (т.р. *Ambocoelia* Hall, 1860)

Reticulariidae Waagen, 1883 (т.р. *Reticularia* McCoy, 1844)

Martiniidae Waagen, 1883 (т.р. *Martinia* McCoy, 1844).

Але родину Choristitidae вже у 1968 р. виділив J. V. Waterhouse з типовим родом *Choristites* Fischer, а рід *Palaeochoristites* Sokolskaja згодом було визнано типовим видом нової родини Palaeochoristitidae Carter, 1994.

Д. В. Налівкін, як і О. А. Іванова, пов'язує родину Brachythyrididae з типовим родом *Brachythyris* McCoy, який, за його даними, виникає в пізньому девоні та представлений кількома видами в турне Уралу, Північної Америки і візе Європи. Д. В. Налівкін традиційно відносить до Brachythyrididae рід *Brachythyrina* Fredericks, що має розвинену васкулярну систему і за внутрішньою будовою безумовно не відповідає типовому роду ані родини Brachythyrididae, ані підродина Prospirinae, до якої відніс рід *Brachythyrina* J. L. Carter у 1974 р. На це особливу увагу звернула M. Legrand-Blain при вивченні представників роду *Brachythyrina* (Legrand-Blain, 1984). Насамперед вона відмітила, що гілляста васкулярна система у брахітирин виникає не на межі нижнього та середнього карбону, як припускали В. І. Полетаєв та С. С. Лазарєв (Lazarev S. S., Poletaev V. I., 1982.), а раніше, в середині серпухову, а можливо, і ще раніше. Виходячи з особливості морфології брахітирин з Піренейського «Кульму», M. Legrand-Blain виділила новий підрід *Brachythyrina* (*Anthracothyrina*). Рік потому вона оприлюднила результати вивчення топотипів групи «*Spirifer trigonalis* Martin» з верхів візе та низів серпухову Шотландії (Legrand-Blain, 1985). Виявилось, що ця група форм, володіючи спільними зовнішніми ознаками, характеризується значною мінливістю внутрішніх структур, тобто є зоною біфуркації. Серед представників групи M. Legrand-Blain визначила дві морфи — одна не має зубних пластин, а друга з короткими або початковими зубними пластинами. Ці пластини, судячи з фото зрізів маківки, наведених у монографії С. В. Семихатової (Семихатова, 1941), ма-

ють будову хориститового типу. Можливо, образно кажучи, що це «молочні зуби» майбутніх хориститів. Дослідження M. Legrand-Blain довели, що в пізньому візе і ранньому серпухові у складі групи *Spirifer trigonalis* практично одночасно з «протохориститами» зародилася інша гілка спіриферид, які мали гілчасту васкулярну систему, але зовсім не мали зубних пластин. M. Legrand-Blain об'єднала обидві морфи у складі нового роду *Angiospirifer* Legrand-Blain, 1985 з типовим видом *Spirifer trigonalis* Martin та виділила нову підродину Angiospiriferinae, До ангіоспіриферин, крім *Angiospirifer*, вона віднесла роди *Brachythyrina*, *Prochoristitella*, *Kinghiria?*, *Quizhouspirifer?*, *Subspirifer*. На мою думку, на можливість походження ангіоспіриферид від ранніх спіриферид вказують дані М. Е. Янішевського, які свідчать про нестійкий розвиток зубних пластин та ледь помітні сліди васкулярної системи у *Spirifer greberi* Schwetsov (Янішевский, 1935). Морфологічно подібні до ангіоспірифер форми, позбавлені не тільки зубних пластин, але й слідів васкулярів, ще раніше були виділені в рід *Eobrachythyrina* (Lazarev and Poletaev, 1982) та віднесені до підродина Spiriferinae. Не викликає сумніву, що рід *Angiospirifer* став родоначальником двох потужних гілок, а згодом двох провідних груп спіриферид середнього-верхнього карбону Східної Європи.

Наступний етап розробки системи спіриферид відображений у великій статті чотирьох авторів (J. L. Carter, J. G. Johnson, Remy Gourvennes, Hou Hong-fei, 1994), на основі якої 12 років потому ними була оприлюднена модернізована та багато ілюстрована сучасна система спіриферид (Carter et al., 2006, 2007). В цій системі спірифериди представлені вже двома рядами: **Spiriferida та Spiriferinida**.

У ряді **Spiriferida** King, 1846 виділені два підряди: **Spiriferidinae і Delthyridina**.

**Підряд Spiriferidinae** Waagen, 1883 у складі дев'яти надродин, шість з яких представлені в карбоні:

**Надродина Theodossioidea** Ivanova, 1959 з новою родиною Palaeochoristitidae.

**Надродина Ambocoelioidea** George, 1931 з родинами Ambocoeliidae, Eudoxinidae, Verneuliidae.

**Надродина Martinioidea** Waagen, 1883 з родинами Martiniidae, Ingelarellidae, Gerkispiridae.

**Надродина Spiriferoidea** King, 1846 з родинами: Spiriferidae (у складі підродин: Spiriferinae, Prospirinae, Sergospiriferinae Carter, Purdonellinae); Choristitidae Waterhouse

(у складі підродин: Angiospiriferinae, Choristitinae, Tangshanellinae); Imbrexiidae, Trigonotretidae (у складі підродин: Neospiriferinae Waterhouse і Trigonotretinae Schuchert); Spiriferellidae.

**Надродина Paeckelmanelloidea** Ivanova, 1972 з родинами Strophopleuridae (у складі підродин: Strophopleurinae, Bashkiriinae, Pterospiriferinae); Paeckelmanellidae.

**Надродина Brachythyridoidea** Fredericks, 1924 з родинами Brachythyrididae і Skelidorygmidae (fam. nova).

**Підряд Delthyridina** Ivanova, 1972 у складі двох надродин, представлених у карбоні.

**Надродина Delthyridoidea** Phillips, з родинами Delthyrididae; Hesterolitidae, Acrospiriferidae, Cyrtinopsidae, Mucrospiriferidae.

**Надродина Reticularioidea** Waagen, 1883 з родинами Reticulariidae, Xenomartiniidae, Thomasariidae, Elythidae (у складі підродин: Elythinae, Martinothyridinae, Phricodothyridinae, Toryniferinae, Anomaloriinae).

У **ряді Spiriferinida** Ivanova, 1972 виділені два підряди: **Cyrtinidina** і **Spiriferinidina**.

**Підряд Cyrtinidina** Carter et Johnson, 1994 (suborder new) у складі трьох надродин, з яких у карбоні представлені дві:

**Надродина Cyrtinoidea** Fredericks, 1911 з родинами Cyrtinidae і Komiellidae. **Надродина Suessioidea** Waagen, 1883 з родинами Davidsoniidae та трьох родин у мезозої.

**Підряд Spiriferinidina** Ivanova, 1972 у складі двох надродин:

**Надродина Syringothyridoidea** Fredericks, 1926 з родинами Syringothyrididae; Dimegelasmidae (fam. nova) і Licharewiidae.

**Надродина Pennospiriferinoidea** Dągys, 1972 з родинами Punctospiriferidae, Spiropunctiferidae (fam. nova); Reticularinidae, Paraspiriferinidae, Spiriferellinidae, Pennospiriferinidae та ще кількох родин у мезозої.

Враховуючи, що наведена вище система спіриферид ґрунтується на проведенні відомими фахівцями безпосередньої ревізії типового матеріалу родових таксонів, у цілому система має всі підстави на тривале існування. Проте це не виключає можливості та необхідності деяких виправлень і доповнень. Зокрема, майже одночасно з Третиз (Carter et al, 2006) вийшла друком робота Б Вотерхауза (B. Waterhouse), присвячена стратиграфії та викопним залишкам брахіопод пермі і тріасу Гімалаїв (Waterhouse, 2004). В цій роботі автор з позиції відомого знав-

ця пермсько-тріасової фауни південно-східної палеобіохорії висвітлює свою власну точку зору на систему спіриферид пізнього палеозою у складі трьох надродин: Spiriferoidea, Paeckelmanelloidea та Brachythyridoidea. Систематичний склад цих надродин за (Waterhouse, 2004) наводиться нижче:

**Надродина Spiriferoidea** King, 1846 з родинами: Spiriferidae King (у складі підродин Spiriferinae і Gyropsiriferinae (n. subfam)); Neospiriferidae (у складі підродин Imbrexiinae; Neospiriferinae; Kaninospiriferinae і Fusispiriferinae (n. subfam)); Trigonotretidae Schuchert (у складі підродин Sergospiriferinae; Angiospiriferinae; Trigonotretinae і Costuloplicinae (n. subfam)); Choristitidae (у складі підродин Prospirinae; Choristitinae і Purdonellinae); Spiriferellidae (у складі підродин Spiriferellinae, Hunzininae і Elivinae (n. subfam)).

**Надродина Paeckelmanelloidea** Ivanova, 1972 з родиною Strophopleuridae (у складі підродини Pterospiriferinae).

**Надродина Brachythyridoidea** Fredericks, 1924 з родинами Brachythyrididae Fredericks (у складі підродин Brachythyridinae і Pustuloplicinae (nov. subfam); Brachythyridinae (nov. fam), (Skelidorygmidae (у складі підродин Skelidorygminae і Tangshanellinae).

Аналізуючи запропоновану B. Waterhouse систему, помічаємо істотні відміни від системи, представлені в Третизі (Carter et al, 2006). Зокрема, у надродині Spiriferoidea до складу родини Spiriferidae King включено нову підродину Gyropsiriferinae; підвищено ранг неоспіриферин до родини Neospiriferidae, до якої віднесено підродину Imbrexiinae. У надродині Brachythyridoidea Fredericks виділено нову родину Brachythyridinae Waterhouse, 2004 з типовим родом *Brachythyridina* Fredericks, 1929. Підродина Angiospiriferinae віднесена до родини Trigonotretidae, а Purdonellinae — до родини Choristitidae. Але деякі з цих новацій, на мій погляд, не є достатньо обґрунтованими.

#### НОВІ ДАНІ І РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

У 2018 р. було оприлюднено «Атлас-определитель каменноугольных спириферид Восточной Европы», в якому автором підбиті результати ревізії на видовому та родовому рівнях номенклатури спіриферид, створеної кількома поколіннями палеонтологів майже за 200 років вивчення цієї групи брахіопод у європейській частині Росії та колишнього СРСР (Політаєв, 2018). Автор вважав, що головними інноваціями, які визначили основні

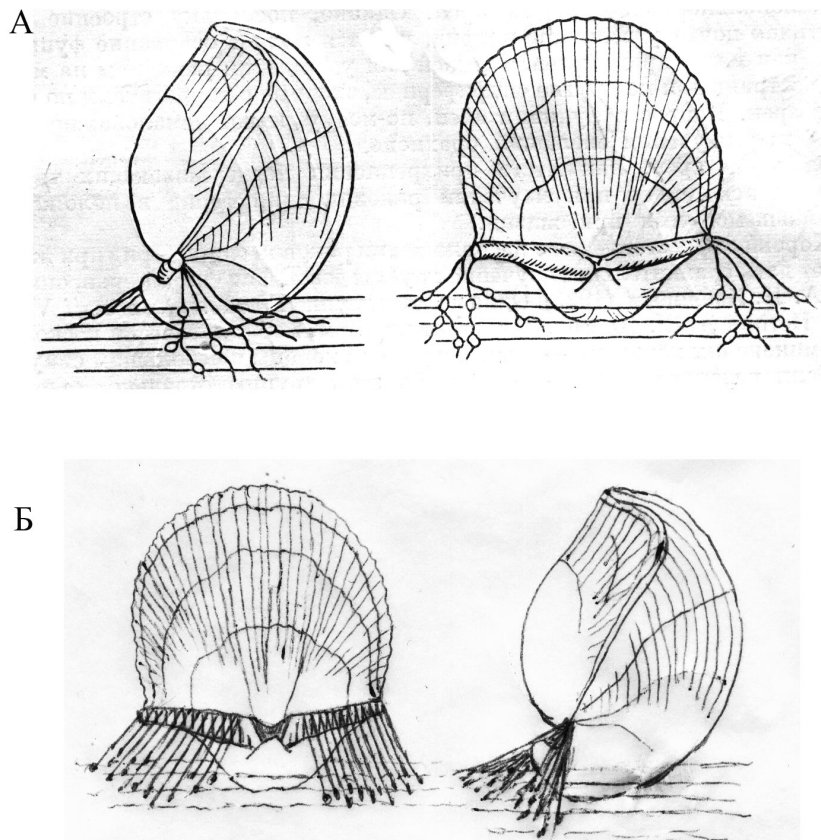
напрями еволюції більшості спіриферид карбону, були поява в самому кінці девону так званої «зубчастості» краю черевної ареї, а також на початку карбону виникнення та подальше ускладнення васкулярної системи провідних груп спіриферид Східної Європи (Полетаєв, 2017). Раніше згадувалось, що цю тенденцію помітила О.А. Іванова ще у 1959 р.

Еволюція типу черевної ареї спіриферид, на мій погляд, пов'язана з описаним (Афанасьєва, 2014) переходом багатьох спіриферид карбону до прикріплення черепашок до відносно м'якого субстрату (форамініферового мулу) за допомогою ниток бізсусу. Такий засіб кріплення спіриферид карбону відрізняє їх від девонських та більш давніх представників ряду, які кріпилися переважно до твердого субстрату за допомогою ніжки, зазвичай облямованої ножним комірцем. Утворення характерної «зубчастості» замкового краю черевної ареї спіриферид вперше (Полетаєв, 2013) пояснювалось тим, що бізсусні тяжі, які продукував активний край мантії, відходили не від кутів ареї, як вважала раніше О.А. Іванова (Іванова, 1949),

а розташовувалися відносно рівними рядами вздовж краю ареї (див. рисунок).

Кількість тяжів збільшувалась при зростанні ареї в ширину, а вирізки в її передньому краї, там, де тяжі виходили назовні, протягом зростання ареї в довжину створювали на її поверхні широко відомі поперечні борозенки. Борозенки в процесі розвитку ареї перекривались тонким шаром так званого періостракуму, завдяки чому їх не завжди можна спостерігати, що неодноразово спричиняло плутанину при визначенні деяких морфологічно подібних родів.

Відомо, що важливу роль в еволюції значної частини спіриферид карбону Східної Європи відіграли поступовий розвиток та ускладнення васкулярної системи. На мою думку, в пізньому візе від основного стовбура кам'яновугільних спіриферид (роду *Unispirifer*) відокремилась гілка форм, що володіли розгалуженою системою васкулярів, яка, поступово еволюціонуючи, в пізньому серпухові дала початок двом провідним групам спіриферид пенсільванію Східної Європи — брахітиринам і хориститам. Враховуючи істотне



**Рис.** Засіб прикріплення черепашок спіриферид з поперечно-борозенчастою черевною ареєю до субстрату: А — за О.А. Івановою, 1949; Б — за В.І. Полетаєвим, 2013.

**Fig.** Manner to fix the spiriferids shells with a cross-furrows on area of a pedical valve to ground: А — by E. Ivanova, 1949; Б — by V. Poletaev, 2013.



значення в філогенезі та еволюції провідних східно-європейських груп спіриферид карбону появи та ускладнення васкулярної системи, автор (Поletaев, 2018) підвищив ранг підродина Angiospiriferinae до родини та об'єднав родини Angiospiriferidae і Choristitidae у надродину Angiospiriferidoidea M. Legrand-Blain. До складу родини Choristitidae (sensu Поletaев, 2018) увійшли пізньосерпуховський рід *Adventochoristites* Poletaev, 2012, який зник на початку башкирського віку, а також підроди родів *Alphachoristites* Gatinaud, *Choristites* Fischer, роди *Trautscholdites* (Ustritsky) і *Choristitella* A. Ivanov et E. Ivanova. Межу карбону і пермі представники родини Choristitidae не перетинали. Як хористити в ранній пермі звичайно визначались крупні представники роду *Parachoristites* Barchatova, котрі за внутрішньою будовою, як було доведено (Поletaев, 1986), належать родині Spiriferidae і, можливо, є прямими нащадками роду *Spirifer*.

#### ВИСНОВКИ

Таким чином, виходячи з головних напрямків еволюції спіриферид протягом карбону на теренах Східної Європи автором було частково модернізовано загальну систему провідного ряду брахіопод того часу та визначено послідовні етапи, де відбувалися основні події у розвитку бентосної спільноти.

В результаті ревізії спіриферид з карбону Східної Європи, проведеної автором у останні роки, до системи підряду Spiriferidinae були внесені деякі зміни. Зокрема, до родини Eudoxinidae Nalivkin, 1979 віднесені роди *Implexina* Poletaev і *Weiningia* Ching et Liao, що пов'язано з єдністю їх внутрішньої будови з будовою типового роду *Eudoxina* Fredericks. Оскільки представники родин Brachythyrididae і Skelidorygmidae мають брахітиридну форму черепашок, гладку трикутну, відносно

вузьку арею та примітивну васкулярну систему, обидві ці родини вперше були включені до надродина Martinioidae Waagen. До цієї ж надродина віднесено і родину Purdonellinidae Poletaev. Рід *Beschevella* Poletaev, який раніше умовно належав до родини Martiniidae, враховуючи гілчасту мікроскульптуру поверхні черепашок, віднесено до родини Ingelarellidae Campbell.

Автором у 2020 р. у системі спіриферид були запропоновані такі зміни. До надродина Spiriferoidea King, 1846 в якості таксона, представники якого мають розвинену васкулярну систему, було включено родину Angiospiriferidae Legrand-Blain у складі підродина Angiospiriferinae, Brachythyrininae та Choristitinae. До родини Spiriferidae King включено підродину Gyrospiriferinae Waterhouse. Родини Neospiriferidae (sensu Waterhouse, 2004) та Trigonotretidae Schuchert, представники яких мають розгалужені (пучкуваті) ребра, зморшки на поверхні стулок та імбрикатну мікроскульптуру ребер, об'єднані мною в окрему надродину Neospiriferoidea Waterhouse, 1968. При цьому зі складу родини Trigonotretidae (sensu Waterhouse, 2004), черепашки якої характеризуються, на мою думку, масивним бульбоподібним валиком і стегидіальною структурою у дельтирії, вилучені підродина Sergospiriferinae і Angiospiriferinae, які не мають таких структур. У результаті створення у підряді Spiriferidinae нової надродина Neospiriferoidea та зниження рангу Angiospiriferidoidea до родини у складі зменшеної надродина Spiriferoidea залишились родини Spiriferidae та Angiospiriferidae, Проте до родини Strophopleuridae надродина Paeckelmannelloidea включено підродину Oceaniinae Poletaev, 2015 з типовим родом *Oceania* (Johnsen et Poletaev, 2015).

#### REFERENCES

Afanasjeva G. A., 2014. Allometry of the fossil brachiopods. In *Morphogenesis in the individual and historic development of heterochrony, heterotopy and allometry*. Moscow: PIN RAS. Pp. 154–163. (In Russian).

Ivanova E. A., 1949. The conditions of existence, habit and history of evolution of some brachiopods on Middle and Upper Carboniferous of the Submoscowian depression. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta AN SSSR*. Iss. 21. 144 p. (In Russian).

Ivanova E. A., 1960. On a systematic and evolution of the spiriferids (Brachiopoda). *Paleontol. Journ.* Iss. 4. Pp. 47–64. (In Russian).

Афанасьева Г. А. Аллометрия ископаемых брахиопод. *Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: гетерохронии, гетеротопии и аллометрии*. Москва: ПИН РАН, 2014. С. 154–163.

Иванова Е. А. Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР*. 1949. Т. 21. 144 с.

Иванова Е. А. К систематике и эволюции спириферид (Brachiopoda). *Палеонтол. журн.* 1959, 1960. № 4. С. 47–64.

- Ivanova E. A., 1972. The main legalities of evolution of the spiriferids (Brachiopoda). *Paleontol. Journ.* Iss 3. Pp. 28–42. (In Russian).
- Ivanova E. A. Основные закономерности эволюции спириферид (Brachiopoda). *Палеонтол. журн.* 1972. № 3. С. 28–42.
- Nalivkin D. V., 1937. The brachiopods of the Upper and the Middle Devonian and of the Lower Carboniferous of the north-eastern Kazakstan. *Trudy Centralnogo Nauchno-issledovatelckogo geologo-razvedochnoogo Instituta.* Iss. 99. 200 p. (In Russian).
- Наливкин Д. В. Брахиоподы верхнего и среднего девона и нижнего карбона северо-восточного Казахстана. *Тр. Центр. науч.-исслед. геол.-развед. ин-та.* 1937. Вып. 99. 200 с.
- Nalivkin D. V., 1979. The brachiopods of the Tournaisian Stage of the Ural. *Lenigrad: Nauka*, 247 p. (In Russian).
- Наливкин Д. В. Брахиоподы турнейского яруса Урала. *Ленинград: Наука*, 1979. 247 с.
- Poletaev V. I., 1986. The choristites-like brachiopods of the Family Spiriferida. *Paleontol. Journ.* Iss 3. Pp. 60–72. (In Russian).
- Полетаев В. И. Хориститоподобные брахиоподы семейства Spiriferidae. *Палеонтол. журн.* 1986. № 3. С. 60–72.
- Poletaev V. I., 2013. The main stages of evolution of the inner structure of some genera of the Carboniferous spiriferids of the Paleo Tetic. *Collection of scientific works of the Institute of Geological Sciences NAS of Ukraine.* Iss. 6. (1). Pp. 11–16. DOI: <https://doi.org/10.30836/igs.2522-9753.2013.146881> (In Russian).
- Полетаев В. И. Основные этапы эволюции внутреннего строения некоторых родов каменноугольных спириферид Палеотетиса. *Зб. наук. пр. ІГН НАН України.* 2013. Вип. 6 (1). С. 11–16.
- Poletaev V. I., 2015. The new genus and family of the Carboniferous spiriferids of the Europe. In: The stratotypical and the basical sections of the Phanerozoic sediments of the Ukraine: the modern position and the perspectives of the future investigations. *Materialy 36 Sessii Paleontol. tovarystva Ukrainy.* Kyiv, pp. 17–18 (In Russian).
- Полетаев В. И. Новые род и семейство каменноугольных спириферид Европы. *Стратотипові та опорні розрізи фанерозойських відкладів України: сучасний стан та перспективи подальших досліджень: Матеріали 36-ї сес. Палеонтол. т-ва України.* Київ, 2015. С. 17–18.
- Poletaev V. I., 2017. The new data on a system and nomenclature of the Carboniferous spiriferids of the Europe. *40 age of Paleontological Society of the Ukraine.* Materialy 38 Sessii Paleontol. tovarystva Ukrainy. Kyiv, pp. 74. (In Ukrainian).
- Полетаев В. И. Нові дані до систематики та номенклатури спіриферид карбону Європи. *40 років Палеонтологічному товариству України: Матеріали 38-ї сес. Палеонтол. т-ва України.* Київ, 2017. С. 74.
- Poletaev V. I., 2018. The Atlas for determination of the Carboniferous spiriferids of the Eastern Europe. Kyiv. IGN NAS Ukraine, 408 p. (In Russian).
- Полетаев В. И. Атлас-определитель каменноугольных спириферид Восточной Европы. Киев: ИГН НАН Украины, 2018. 408 с.
- Semikhatova S. V., 1941. "Spirifer trigonalis Martin" group in supercoalbearing layers of the Lower Carboniferous from the Submoscowian basin. *Trudy Paleontologicheskogo instituta AN SSSR.* Moskva-Leningrad: Publ. AS.SSSR. Iss. 12 (3). Pp. 5–175. (In Russian).
- Семихатова С. В. Группа «Spirifer trigonalis Martin» в надугленосных слоях нижнего карбона Подмосковского бассейна. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1941. *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР*, Т. 12. Вып. 3. С. 5–175.
- Fredericks G. N., 1919. The paleontological etudes. 2. On the Upper Carboniferous spiriferids of the Ural. *Izvestia Geologicheskogo komiteta.* Iss. 38 (3), pp. 295–324. (In Russian).
- Фредерикс Г. Н. Палеонтологические этюды. 2. О верхнекаменноугольных спириферадах Урала. *Изв. Геол. ком.* 1919. Т. 38, № 3. С. 295–324.
- Fredericks G. N., 1924. On the sculpture types of the brachiopods. *Izvestia Geologicheskogo komiteta.* Iss. 39 (3–6), pp. 419–433. (In Russian).
- Фредерикс Г. Н. Палеонтологические этюды. 3. О скульптурных типах брахиопод. *Изв. Геол. ком.* 1924. Т. 39, № 3–6. С. 419–433.
- Fredericks G. N., 1926. Choristites and choristites-like spiriferids from Myachkovo. *Izvestia AN SSSR.* Iss. 20. Pp. 253–276. (In Russian).
- Фредерикс Г. Н. Хориститы и хориститоподобные спирифериды из Мячкова. *Изв. АН СССР.* 1926. Т. 20. С. 253–276.
- Fredericks G. N., 1929. The fauna of the Kyn limestone on the Ural. *Izvestia Geologicheskogo komiteta.* Iss. 48 (36). Pp. 87–136. (In Russian).
- Фредерикс Г. Н. Фауна кыновского известняка на Урале. *Изв. Геол. ком.* 1929. Т. 48, № 3. С. 87–136.
- Yanishevskiy M. E., 1935a. On some peculiarities of the spiriferid shells. *Ezhegodnik Vserossijskogo paleontologicheskogo obschestva.* Leningrad; Moscow: ONTI NKTP SSSR. Iss. 10. Pp. 11–29. (In Russian).
- Янишевский М. Э. О некоторых особенностях раковин спириферид. *Ежегодник Всерос. палеонтол. о-ва.* Ленинград; Москва: ОНТИ НКТП СССР, 1935а. Т. 10. С. 11–29.
- Yanishevskiy M. E., 1935b. The fauna of the serpukhovian layers from the region of 43-s sheet of the tenverstian map of the
- Янишевский М. Э. Фауна серпуховских слоев района 43-го листа десятиверстной карты Европейской части СССР. *Учен. зап. Ленингр. ун-та.* 1935б. С. 80–95.



European part of the SSSR. *Uchenye zapiski Leningradskogo universiteta*. Pp. 80–95. (In Russian).

Afanasjeva G. A., 2018. Factors of the formation diversity of brachiopod order Spiriferida at the Devonian-Carboniferous boundary. *Paleontol. Jour.* Vol. 52, No. 14. Pp. 1732–1740.

Campbell, K.S.W., 1959. The Martiniopsis-like spiriferids of the Queensland Permian. *Palaeontology*. Iss. 1. Pp. 333–350, pl. 56–57.

Carter, J.L., 1974. New genera of spiriferid and brachythyridid brachiopods. *Journal of Palaeontology*. Vol. 48. Pp. 674–696.

Carter J. L., Johnson J. G., Remy Gourvennec, Hou Hong-fei, 1994. A revised Classification of the Spiriferid Brachiopods. *Ann. Carnegie Mus.* Vol. 63, No 4. Pp. 327–374.

Carter J. L., Johnson J. G., Remy Gourvennec, Hou Hong-fei, 2006. Spiriferida. In *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. H, Revis. Brachiopoda*. Vol. 5. Pp. 1689–1937.

Carter J. L., Remy Gourvennec, 2007. Spiriferida and Spiriferinida In *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. H, Revis. Brachiopoda*. Vol. 6. Pp. 2772–2796.

Lazarev S. S., Poletaev V. I., 1982. The development of the Brachiopod mantle canal system at the early-middle Carboniferous boundary. In *Biostratigraphic data for a Mid-Carboniferous Boundary*. Leeds. Pp. 89–94.

Legrand-Blain M., Devolve J.-J., Perret M.-F., 1984. 2: Etude des Orthida et des Spiriferida; biostratigraphie, paleoecologie, paleobiogeographie. In *Les Brachiopodes Carboniferes des Pyrenees Centrales Francaises*. Lyon, Geobios, Vol. 17, pt. 3. Pp. 297–325.

Legrand-Blain M., 1985. A new genus of Carboniferous Spiriferid Brachiopod from Scotland. *Paleontology*. Iss. 2 (3). Pp. 567–575.

Treatise on Invertebrate Paleontology, 1965. *Pt. H. Brachiopoda*, vol. 1, pp. 1–522; vol. 2. Pp. 523–927.

Waagen W., 1883. Salt-Range Fossils. Productus limestone Fossils. 4. Brachiopoda. In: *Mem. Geol. Surv. of India. Paleont. Indica*. Ser. 13. Pt. 4, fasc. 2. Pp. 329–770.

Waterhouse J. B., 1968. The classification and description of Permian Spiriferida (Brachiopoda) from New Zealand. *Palaeontographica* (Abt. A) 129 (1–3). Pp. 1–94.

Waterhouse J. B., 2004. Permian and Triassic stratigraphy and fossils of the Himalaya in Northern Nepal. *Earthwise* 6. Pp. 1–265.

Afanasjeva G. A. Factors of the formation diversity of brachiopod order Spiriferida at the Devonian-Carboniferous boundary. *Paleontol. Jour.* 2018. Vol. 52, No 14. Pp. 1732–1740.

Campbell, K.S.W. The Martiniopsis-like spiriferids of the Queensland Permian. *Palaeontology*. 1959. Iss. 1. Pp. 333–350, pl. 56–57.

Carter, J. L., New genera of spiriferid and brachythyridid brachiopods. *Journal of Palaeontology*. 1974. Vol. 48. Pp. 674–696.

Carter J. L., Johnson J. G., Remy Gourvennec, Hou Hong-fei. A revised Classification of the Spiriferid Brachiopods. *Ann. Carnegie Mus.* 1994. Vol. 63, № 4. Pp. 327–374.

Carter J. L., Johnson J. G., Remy Gourvennec, Hou Hong-fei, Spiriferida. In *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. H, Revis. Brachiopoda*. 2006. Vol. 5. Pp. 1689–1937.

Carter J. L., Remy Gourvennec, Spiriferida and Spiriferinida In *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. H, Revis. Brachiopoda*. 2007. Vol. 6. Pp. 2772–2796.

Lazarev S.S., Poletaev V.I. The development of the Brachiopod mantle canal system at the early-middle Carboniferous boundary. In *Biostratigraphic data for a Mid-Carboniferous Boundary*. Leeds. 1982. pp. 89–94.

Legrand-Blain M., Devolve J.-J., Perret M.-F., 2: Etude des Orthida et des Spiriferida; biostratigraphie, paleoecologie, paleobiogeographie. In *Les Brachiopodes Carboniferes des Pyrenees Centrales Francaises*. Lyon, Geobios, 1984. Vol. 17, pt.3. Pp. 297–325.

Legrand-Blain M., A new genus of Carboniferous Spiriferid Brachiopod from Scotland. *Paleontology*. 1985. Iss. 2 (3). Pp. 567–575.

Treatise on Invertebrate Paleontology, *Pt. H. Brachiopoda*, 1965. vol. 1, pp. 1–522; vol. 2, pp. 523–927.

Waagen W., Salt-Range Fossils. Productus limestone Fossils. 4. Brachiopoda. In: *Mem. Geol. Surv. of India. Paleont. Indica*. 1883. Ser. 13. Pt. 4, fasc. 2. Pp. 329–770.

Waterhouse J. B., The classification and description of Permian Spiriferida (Brachiopoda) from New Zealand. *Palaeontographica* 1968. (Abt. A) 129 (1–3). Pp. 1–94.

Waterhouse J. B., Permian and Triassic stratigraphy and fossils of the Himalaya in Northern Nepal. *Earthwise* 6. 2004. Pp. 1–265.

Manuscript received February 10, 2021;  
revision accepted April 12, 2021.

Інститут геологічних наук НАН України,  
Київ, Україна

**ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ СПИРИФЕРИД В КАРБОНЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И РАЗВИТИЕ СИСТЕМЫ ГРУППЫ СЕМЕЙСТВА**

**В. И. Полетаев**

Вкратце рассмотрена история развития системы спириферид, отразившей основные направления эволюции ведущих групп этого отряда в бассейнах Восточной Европы на протяжении каменноугольного периода. Обоснованы предложенные автором изменения в состав надсемейств *Martinoidea* и *Spiriferoidea*. К надсемейству *Martinoidea* отнесено семейство *Brachythyrididae* в составе подсемейств *Brachythyridinae* Fredericks, 1924 и *Skelidorigminae* Carter, 1994. В надсемействе *Spiriferoidea* повышен ранг подсемейства до семейства *Angiospiriferidae* с подсемействами *Angiospiriferinae* Legrand-Blain, 1985, *Brachythyridinae* Waterhouse, 2004 и *Choristitinae* Waterhouse, 1968. Повышен ранг семейства *Neospiriferidae* до надсемейства *Neospiriferoidea* в составе семейств *Imbrexiidae* Carter, 1992, *Neospiriferidae* Waterhouse, 1968, *Trigonotritidae* Schuchert, 1893 и *Spiriferellidae* Waterhouse, 1968. Эволюционные изменения морфологии раковин спириферид и способа их прикрепления к грунту в карбоне связаны с изменением экологической обстановки, в частности со сменой преобладающего типа грунтов на шельфе.

*Ключевые слова:* брахиоподы, спирифериды, эволюция, система, карбон, Восточная Европа.