

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

УДК 57.07

doi: 10.26907/2542-064X.2022.4.606-632

ИЗМЕНЕНИЕ ОРНАМЕНТАЦИИ РАКОВИН КОНХОСТРАК (PHYLLOPODA, SPINICAUDATA) НА РУБЕЖЕ ПЕРМИ И ТРИАСА: ПРИМЕРЫ ИЗ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ, КУЗНЕЦКОГО БАССЕЙНА И ВЕРХОЯНЬЯ

В.В. Жаринова^{1,2}, В.В. Силантьев^{1,3}

¹Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, 420008, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
г. Москва, 119071, Россия

³Филиал Казанского (Приволжского) федерального университета в городе Джизаке,
г. Джизак, 130000, Республика Узбекистан

Аннотация

Изучена орнаментация раковин 13 видов конхострак, отобранных из отложений средней и верхней перми, индского и оленекского ярусов нижнего триаса разных зоогеографических провинций. Впервые установлены различия в орнаментации внешнего и среднего слоев раковин. Линейные элементы орнамента этих слоев ориентированы в разных направлениях и формируют перекрещенную структуру, которая повышает прочность раковин. Различия в количестве и расположении элементов орнамента на полосах роста и раковинах положены в основу выделения трех типов орнаментации: *простой* (один элемент орнамента), *переходной* (два элемента орнамента, которые чередуются на раковине) и *сложной* (более двух элементов орнамента, которые расположены на раковине в сложном порядке). Сделан вывод, что закономерности сочетания и расположения элементов орнамента могут служить систематическим признаком ископаемых конхострак видового и родового ранга. Установлена тенденция усложнения орнаментации раковин конхострак во времени. Позднепермские конхостраки обладают более сложной орнаментацией, чем среднепермские, оленекские конхостраки – более сложной, чем позднепермские. Орнаментация конхострак из раннего инда более простая, чем у позднепермских и оленекских. Последний факт можно объяснить выживанием наиболее оппортунистических эвритопных видов на ранних этапах восстановления биоты после великого пермского вымирания.

Ключевые слова: орнаментация, ископаемые конхостраки, граница перми и триаса, Spinicaudata

Введение

Конхостраки (Conchostraca) – мелкие ракообразные с двустворчатой раковиной, обладающей линиями роста и орнаментацией (орнаментом, микроскульптурой). Эти два важных признака отличают конхострак от других групп жаброногих (Branchiopoda), таких как Cladocera, Anostraca и Notostraca. Ранее конхострак рассматривали как подотряд отряда Phyllopoда класса ракообразных (Crustacea) [1]. В настоящее время они считаются парафилетической группой, объединяющей

отряды Spinicaudata, Cyclestherida и Laevicaudata, подкласса Phyllopora класса Branchiopoda [2, 3]. Авторы используют термин Conchostraca, поскольку он широко распространен в палеонтологической литературе.

Ископаемые конхостраки являлись обитателями преимущественно пресноводных, в том числе эфемерных, быстро пересыхающих водоемов. В отложениях девонской системы слои, содержащие раковины конхострак, включают остатки солоноватоводной фауны (лингулы, сколекодонты). В индском ярусе нижнего триаса слои с конхостраками сближены со слоями, содержащими раковины аммонитов, брюхоногих моллюсков и брахиопод [4]. Совместное или близкое нахождение конхострак с морской фауной свидетельствует об их эвригалинности, толерантности к изменению солености среды обитания, особенно во время событий массовых вымираний [5].

Некоторые виды конхострак, в том числе рассмотренные в настоящей статье, например *Euestheria gutta* (Lutkevich, 1938), *Wetlugites pronus* Novojilov, 1958, *Pseudestheria kashirtzevi* Novojilov, 1959, имеют узкое стратиграфическое и широкое географическое распространение, что позволяет использовать их для региональной и межрегиональной корреляции отложений [6–9].

Раковины конхострак имеют мелкие размеры (обычно первые миллиметры) и достаточно ограниченный набор внешних морфологических признаков, что осложняет их таксономическое определение и вносит путаницу в систематику [1–3, 10–14]. Орнаментация раковин ископаемых конхострак является единственным признаком, который можно рассматривать наиболее устойчивым, связанным с внутренними процессами биоминерализации (построения) раковины живым организмом.

Первая работа с описанием орнаментации раковин конхострак появилась в XIX в. [10], но вопрос о значении орнаментации для систематики этой группы до сих пор остается дискуссионным. Некоторые авторы считают, что орнаментация не является важным таксономическим признаком видового ранга, поскольку разные виды могут иметь одинаковый орнамент [10]. Другие полагают, что орнаментация может иметь таксономическое значение на уровне семейства, рода и вида [15–18]. Третья группа исследователей рассматривает орнаментацию как дополнительную характеристику видов [19–22].

Различие взглядов на значение орнаментации в систематике ископаемых конхострак отражает, с одной стороны, недостаток фактических данных, с другой – высокое разнообразие и изменчивость этого признака как у ископаемых, так и у современных конхострак.

Известно, что у современных родов конхострак обычно преобладает один тип орнаментации, но раковина часто может содержать до трех типов элементов орнамента [23–24]. Более того, у современных конхострак орнаментация раковин может меняться в онтогенезе, и по крайней мере у одного из ныне живущих видов раковины самцов и самок имеют разный орнамент [25, 26].

Считается, что полноценное формирование генетически обусловленных элементов орнаментации происходит при благоприятных условиях существования конхострак, когда животное образует раковину с широкими полосами роста [27]. Дефицит пищи приводит к замедлению развития организма, к узким полосам роста раковины и, как следствие, к искажению и упрощению орнаментации [15, 24].

Цель настоящей статьи – проследить развитие орнаментации раковин у конхострак на рубеже перми и триаса, в период наиболее неблагоприятных условий, существовавших когда-либо на Земле и вызвавших великое пермское вымирание. Для этого были изучены особенности орнаментации раковин средне-позднепермских и раннетриасовых конхострак из разных палеозоогеографических провинций, а также проанализированы ее изменчивость и систематическое значение на родовом и видовом уровне.

Материал и методы

Коллекция изученных конхострак включает экземпляры из местонахождений средней, верхней перми и нижнего триаса Евразийской, Ангарской и Верхояно-Охотской палеозоогеографических провинций. Детальное описание разрезов с местами отбора конхострак можно найти в [4, 28, 29].

Коллекция насчитывает более 900 экз. и хранится в Геологическом музее им. А.А. Штуkenберга Казанского федерального университета (колл. КФУ 39). Из данной коллекции нами было отобрано более 100 экз. конхострак (табл. 1). Для исследования орнаментации их раковин применялся метод сканирующей микроскопии. Раковины вида *Pseudestheria itiliana* изучены по двум местонахождениям Евразийской провинции, раковины вида *Euestheria gutta* – по двум местонахождениям из Ангарской и Верхояно-Охотской провинций.

Таксономическое определение родов и видов конхострак проводили по современной методике [12], основанной на измерении основных биометрических параметров раковины (рис. 1). Орнаментацию изучали последовательно на разных частях (зонах) раковин, имеющих обычно разную толщину полос роста: на макушке и личиночной створке, у спинного, переднего, брюшного и заднего краев, в центральной части раковины (рис. 1, 1–6).

Изучение орнаментации конхострак проводили на сканирующих электронных и оптических микроскопах в Институте геологии и нефтегазовых технологий КФУ, Палеонтологическом институте РАН, Казанском национальном исследовательском техническом университете, Институте геологии Фрайбергской горной академии (Германия).

Методика описания орнаментации раковин конхострак

Раковины конхострак имеют толщину 15–30 мкм [30] и состоят из трех слоев: внешнего утолщенного, переходного среднего и внутреннего мягкого мембранного. Считается, что орнаментированным является внешний слой. Как будет показано ниже, орнаментацией обладают как внешний, так и средний слой, при этом орнаментация у них может быть разная. Для характеристики раковин используется орнаментация внешнего слоя.

Орнаментация конхострак представляет собой укрепляющее скелетное образование хитиновых створок. Она сохраняется на личиночных створках и полосах роста в виде положительных (ребрышек, бугорков и др.) или отрицательных (ямки, ячейки, соты и др.) рельефных элементов.

Табл. 1

Орнаментация средне-позднепермских и раннетриасовых конхострак Еврамерийской, Ангарской и Верхояно-Охотской палеозоогеографических провинций

Вид	Количество изученных экземпляров	Возраст	Тип орнаментации
Еврамерийская провинция, Восточно-Европейская платформа, Средневожский бассейн, разрез Черемушка [28]			
<i>Pseudestheria itiliana</i> (Novojilov, 1950)	15	Уржумский ярус	Простая сотовидная
<i>Palaeolimnadiopsis</i> sp.	8		
Еврамерийская провинция, Восточно-Европейская платформа, Средневожский бассейн, разрез Монастырский [18]			
<i>Pseudestheria exigua</i> (Eichwald, 1860)	15	Северодвинский ярус	Простая сотовидная
<i>Pseudestheria itiliana</i> (Novojilov, 1950)	6		
Ангарская провинция, Кузнецкий бассейн, разрез Бабий Камень [29, 31, 32]			
<i>Pseudestheria novacastrensis</i> (Mitchell, 1927)	15	Вятский ярус	Сложная: наружный слой – линейно-ячеистая; средний слой – бугорчатая
<i>Megasitum harmonicum</i> Novojilov, 1970	5	Ранний триас, оленекский ярус	Переходная: гладкая и бугорчатая
<i>Euestheria gutta</i> (Lutkevich, 1938)	20		Сложная: наружный слой – чередование гладкой, ячеистой и сотовидной; средний слой – бугорчатая
<i>Megasitum lopokolense</i> Novojilov, 1970	3		Сложная: наружный слой – линейно-сотовидная; средний слой – бугорчатая
<i>Cornia papillaria</i> Lutkevich, 1938	2		Сложная: наружный слой – линейно-сотовидная; средний слой – чередование бугорчатой и линейно-разветвленной
<i>Hemicycloleia</i> sp.	3	Ранний триас, оленекский ярус	Сложная линейно-сотовидная с доминированием сотовидной
<i>Concherisma tomensis</i> Novojilov, 1958	4		Сложная линейно-сотовидная (макушка и центральная часть) и линейно-разветвленная (брюшной край)
Верхояно-Охотская провинция, Южное Верхоянье, разрез Тирях-Кобюме [4]			
<i>Pseudestheria kashirtzevi</i> Novojilov, 1959	8	Ранний триас, индский ярус	Простая: наружный слой – ячеистая; средний слой – бугорчатая
<i>Euestheria gutta</i> (Lutkevich, 1938)	2		Переходная: ячеистая и сотовидная
<i>Lioestheria ignatjevi</i> Novojilov, 1959	2		Простая ячеистая
<i>Wetlugites pronus</i> Novojilov, 1958	2		Переходная: гладкая и бугорчатая

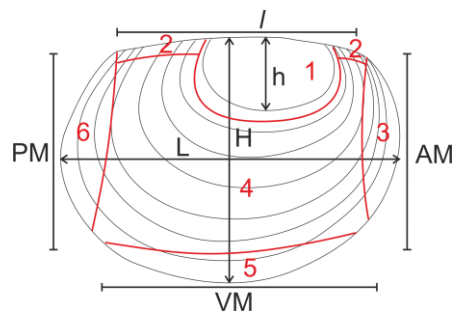


Рис. 1. Схема раковины *Conchostraca* с указанием зон, изученных при характеристике орнаментации, и основных биометрических параметров. Зоны: 1 – макушка и личиночная створка; 2 – спинной край; 3 – передний край; 4 – центральная часть; 5 – брюшной край; 6 – задний край. Основные биометрические параметры: L – длина, H – высота, l – длина спинного края, h – высота личиночных створок, H/L – индекс удлинённости, AM , PM , VM – максимальная выпуклость переднего (anterior), заднего (posterior) и брюшного (ventral) краев раковины

Описание орнаментации конхострак, принятое в настоящей статье, основано на их форме и расположении в пределах полосы роста [10, 12, 15, 18–20, 33–35]. Основные простые типы орнамента пермо-триасовых конхострак даны по [12, 32].

Положительные элементы орнаментации представлены обычно округлыми бугорками разного размера. Мелкие бугорки (менее 2.5 мкм) могут формировать в разной степени прямые, ровные или изогнутые и ветвящиеся ребрышки (рис. 2, б, в). Крупные бугорки (2.5–20.0 мкм) выглядят как самостоятельные элементы орнаментации (рис. 2, з).

Отрицательные элементы орнамента (2–20 мкм) имеют округлую или многоугольную форму, которая может быть неправильной (овальной, трапециевидной) или правильной (округлой, пяти-, шестиугольной). Округлые элементы называют обычно ячейками (рис. 2, д), многоугольные – сотами (рис. 2, е).

Ниже приведена краткая характеристика элементов орнамента и типов *простой орнаментации*.

Гладкая орнаментация лишена четко выраженных элементов (рис. 2, а). Чаще всего ее можно увидеть на личиночных створках или на макушке [22, 36]. Выделение гладкой орнаментации у ископаемых раковин всегда условно, так как отсутствие орнамента может быть связано с растворением вещества раковины. Показано, что виды, у которых гладкая раковина считалась одним из характерных признаков [37], в действительности имели скульптурированную раковину [38].

Линейная орнаментация состоит из более или менее прямых ровных радиальных (перпендикулярных линиям роста) ребрышек, выполненных микроскопическими бугорками (рис. 2, б). Синонимами орнамента этого типа являются термины: продольная ребристость [13], штриховатая [1], штриховато-ребристая [1, 15], зазубренная [39], радиальная [40].

Линейно-разветвленная орнаментация (рис. 2, в) отличается от предыдущего типа более изогнутыми и ветвящимися ребрышками, иногда образующими сетчатый орнамент. Синонимы: морщинистая [10], древовидная [1], полосато-ребристая [41].

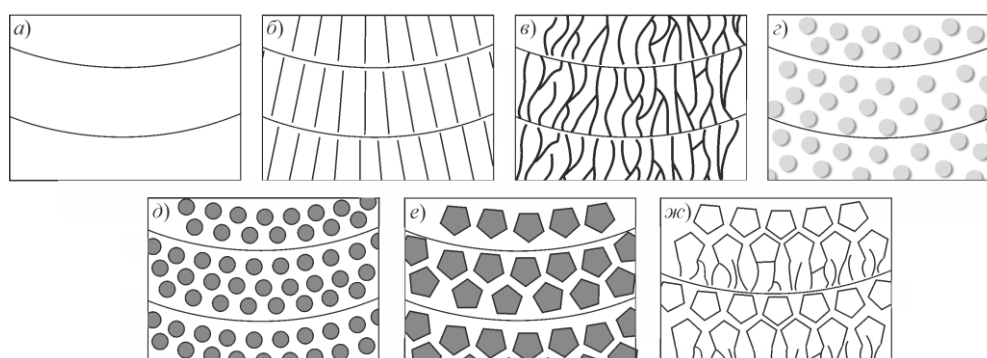


Рис. 2. Некоторые типы орнаментации пермо-триасовых конхострак. Простые типы: а) гладкая; б) линейная; в) линейно-разветвленная; г) бугорчатая; д) ячеистая; е) сотовидная; пример сложной продвинутой орнаментации: ж) линейно-сотовидная по [12] с изменениями

Бугорчатая орнаментация представлена бугорками (2.5–20.0 мкм) правильной округлой (рис. 2, г) или неправильной овальной формы. Синонимы: мелкая бугорчатость [1], зернистая [36].

Ячеистая орнаментация представлена правильными округлыми (рис. 2, д) или овальными углублениями (ямками, ячейками). Синонимы: точечная, пятнистая [13], альвеолярная [42], ячейковая [14, 15], пористовидная, ямчатая, ячеистая [1], ареоловидная [40].

Сотовидная орнаментация состоит из многоугольных углублений неправильной (трапециевидной) или правильной (пяти-, шестиугольной) формы (рис. 2, е). Друг от друга соты отделены тонкими рельефными ребрышками – перегородками. Синонимы: сетчатая [10, 40], ромбовидная, розетковидная, чешуевидная, плоско-ячеистая, плоско-ромбовидная [1], клетчатая [20].

Сотовидная, ячеистая и бугорчатая типы орнаментации подразделяются на три размерных группы (*мелкую, среднюю и крупную*), а по расстоянию между элементами орнаментации – на *густую и редкую* [32]. Мелкая орнаментация имеет размер элементов 2.5–5.0 мкм, средняя – 5–15 мкм, крупная – более 15 мкм; густая орнаментация характеризуется расстоянием между элементами менее 5 мкм, редкая – более 5 мкм.

Примером сложного орнамента является *линейно-сотовидная орнаментация*. На полосах роста располагаются вертикальные и горизонтальные ребрышки, постепенно формирующие геометрически правильные пяти-, шестиугольные соты (рис. 2, ж). Синонимы: линейно-сетчатая орнаментация [10, 18], сотовидно-ячеистая [15], радиально-сетчатая [40].

Различия в орнаментации раковины конхострак позволяют разделить их на три группы. Раковины первой группы обладают элементами орнамента только одного типа – либо ячейками, либо бугорками и т. д. Такая орнаментация названа нами *простой*.

Раковины второй группы обладают орнаментацией, которая в пределах полосы роста или отдельных зон раковины (рис. 1, 1–6) включает два простых элемента. Например, часть полосы – гладкая, часть – покрыта ячейками, или личиночная

створка – гладкая, остальная раковина – сотовидная. Такая орнаментация названа нами *переходной* (от *простого* типа к *сложному*).

Третья группа – полосы роста на разных частях (зонах) раковины орнаментированы по-разному и содержат два и более простых элемента орнамента; такая орнаментация названа нами *сложной*.

Элементы орнамента могут располагаться на полосе роста равномерно, занимая все ее пространство; такое расположение характерно для *простой* орнаментации. В некоторых случаях элементы орнаментации сгруппированы в пределах полосы роста в правильные концентрические и радиальные элементы орнаментации более высокого порядка; такое расположение характерно для *переходной* и *сложной* орнаментаций (примеры см. в [1, 22, 43]).

При описании *простой* орнаментации указываются морфологические элементы (например, *ячеистая*), качественная оценка их размеров (например, *мелкая*) и плотность расположения (например, *густая*).

Переходная и *сложная* орнаментация обозначаются последовательным указанием орнамента, наблюдаемого в разных зонах створки. В настоящей статье принят следующий порядок указания *переходной* и *сложной* орнаментации: макушка и личиночная створка, спинной, передний края, центральная часть раковины, брюшной, задний края (рис. 1, 1–6).

Результаты

Орнаментация раковины изучена у 13 видов конхострак. Они обладают *простой*, *переходной* и *сложной* орнаментацией. *Простая орнаментация* установлена у раковин пяти видов, три из которых происходят из отложений средней перми и два – из индского яруса триаса. *Переходная орнаментация* установлена у трех видов, из них два – из индского яруса, один – из оленекского яруса. *Сложная орнаментация* установлена у шести видов, один – из терминальных слоев верхней перми, пять – из оленекского яруса.

Простая орнаментация. *Сотовидная простая орнаментация* установлена у видов *Pseudestheria exigua*, *Ps. itiliana* и *Palaeolimnadiopsis* sp. из средней перми Восточно-Европейской платформы. Орнаментация относится к средней размерной группе с густым расположением сот (рис. 3). Форма и размеры сот в разных зонах раковины примерно одинаковые.

Ячеистая простая орнаментация зафиксирована у раковин конхострак *Lioestheria ignatjevi* и *Pseudestheria kashirtzevi* из индского яруса Южного Верхоянья.

Орнаментация раковин *Lioestheria ignatjevi* принадлежит средней размерной группе с густым расположением ячеек (рис. 4). Орнаментация сохранилась на последних трех линиях роста переднего края. Ячейки овальной формы, одинакового размера. Длинная ось ячеек ориентирована параллельно линиям роста. Ячейки ограничены друг от друга широкими ребрышками, образующими волнистые концентрические углубления. Ячейки образуют правильные концентрические ряды. Смежные ряды сдвинуты друг относительно друга ровно на длину одной ячейки, из-за чего орнаментация приобретает правильный симметричный облик.

Раковина *Pseudestheria kashirtzevi* обладает простой ячеистой орнаментацией наружного слоя раковины. Орнаментация относится к мелкой размерной

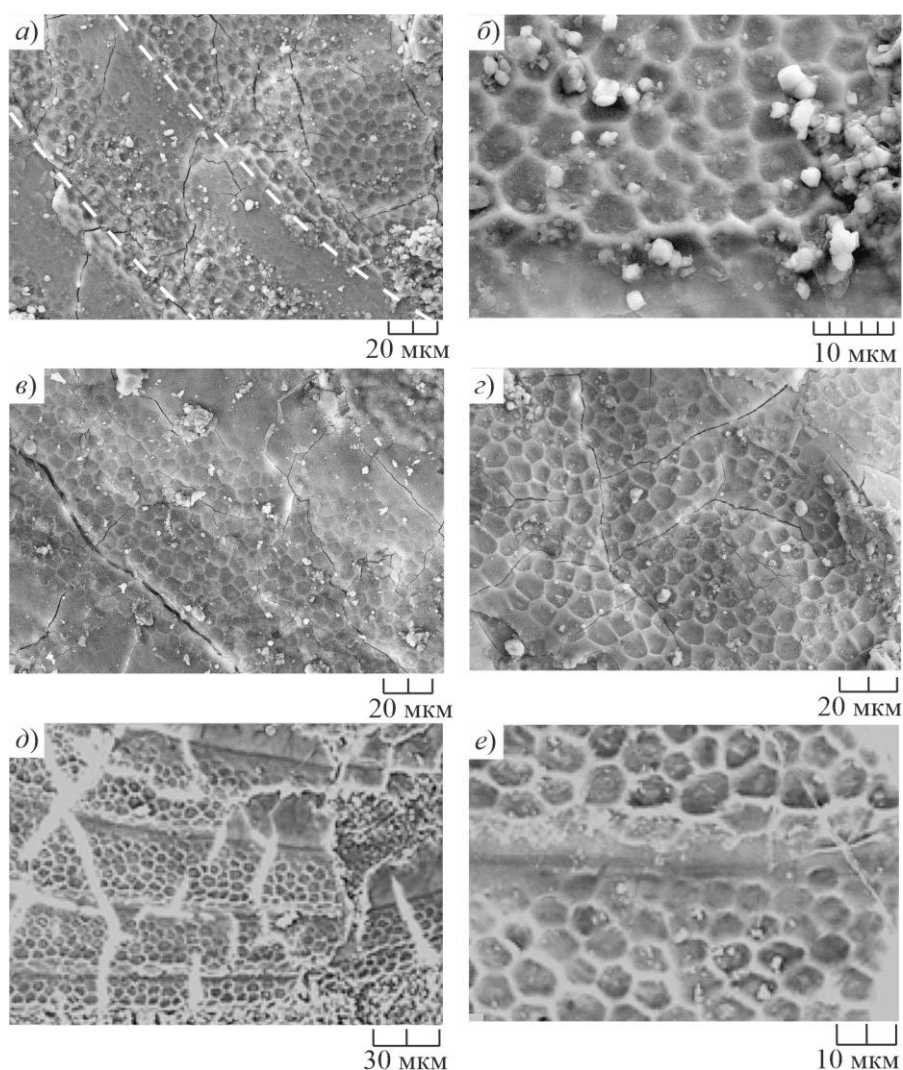


Рис. 3. Сотовидная простая орнаментация: а–б) раковина *Pseudestheria exigua*: а) задний край; б) передний край; колл. 39/М05, разрез Монастырский; средняя перль, северодвинский ярус; в–г) раковины *Pseudestheria itiliana*: в) центральная часть; г) брюшной край; колл. 39/Р08, разрез Черемушка; средняя перль, уржумский ярус; д–е) раковина *Palaeolimnadiopsis* sp.: д) брюшной край; е) центральная часть; колл. 39/Р04, разрез Черемушка; средняя перль, уржумский ярус. Пунктирная линия здесь и далее подчеркивает линии роста

группе с густым расположением ячеек (рис. 5, а, слева). Так же как у предыдущего вида, ячейки образуют правильные симметричные ряды, параллельные линиям роста. В целом орнаментация *Ps. kashirtzevi* и *L. ignatjevi* является абсолютно одинаковой, что ставит вопрос о правомерности отнесения этих видов к разным родам.

На сколах раковины *Ps. kashirtzevi* видна поверхность среднего слоя, покрытая густым бугорчатым орнаментом (рис. 5, а, справа; 5, б). Бугорки уложены в ряды, которые в отличие от рядов ячеек наружного слоя менее симметричны и расположены под углом к линиям роста (рис. 5, б). Соответственно, ряды ячеек и ряды бугорков ориентированы в разных направлениях, под углом друг к другу (рис. 5, а).

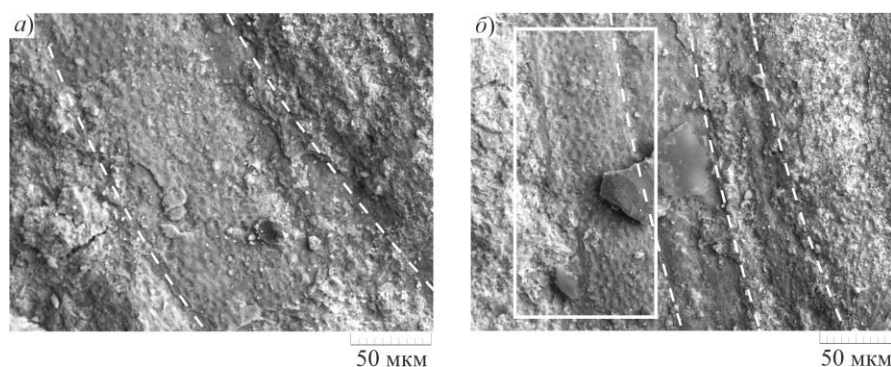


Рис. 4. Простая ячеистая орнаментация *Lioestheria ignatjevi*: а) на переднем крае; б) на брюшном крае; экз. 39/ТК19/23, Южное Верхоянье, разрез Тирях-Кобюме; индский ярус

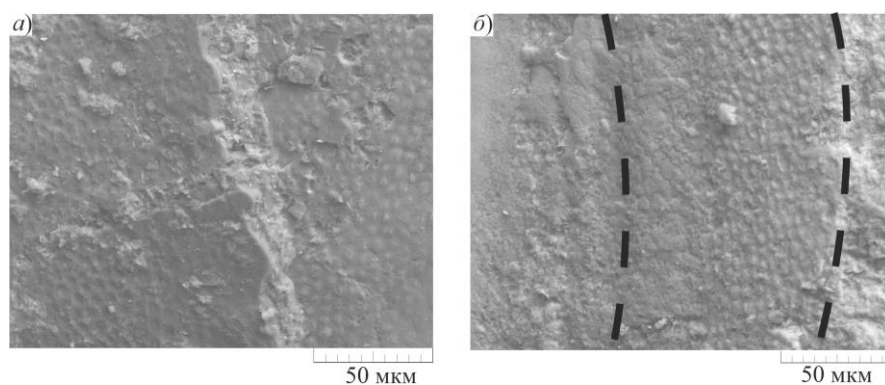


Рис. 5. Орнаментация раковины *Pseudestheria kashirtzevi*: а) простая ячеистая на внешнем слое (слева на фото); брюшной край; б) простая бугорчатая на среднем слое раковины; передний край; экз. 39/ТК19/13, Южное Верхоянье, разрез Тирях-Кобюме; индский ярус

Разнонаправленная ориентировка орнамента наружного и среднего слоев образует перекрещенную структуру раковины, увеличивая, вероятно, ее прочность.

Переходная орнаментация. Орнаментация раковин *Wetlugites pronus* из нижней части индского яруса (некучанская свита) Южного Верхоянья изучена у двух экземпляров и характеризуется чередованием концентрических участков раковины с гладкой и бугорчатой орнаментацией. Гладкая орнаментация наблюдается на личиночных створках (рис. 6, а) и некоторых полосах роста (рис. 6, б). Бугорчатая орнаментация зафиксирована на переднем и брюшном краях и относится к мелкой размерной группе с густым расположением бугорков. Округлые бугорки расположены равномерно по всей полосе роста.

Орнаментация раковин *Megasitum harmonicum* из оленекского яруса Кузбасса изучена у пяти экземпляров. Она похожа на орнаментацию вида *Wetlugites pronus*. На разных участках раковины наблюдается чередование гладкой и бугорчатой орнаментации. Бугорки имеют округлую и овальную форму и относятся к средней размерной группе с густым расположением. На переднем крае они образуют густки по 4–6 бугорков в каждом (рис. 7, а), на заднем крае группируются в ряды параллельно линиям роста раковины (рис. 7, б).

Орнаментация переходного типа вида *Euestheria gutta* зафиксирована у экземпляров из отложений индского яруса Южного Верхоянья. Раковины покрыты

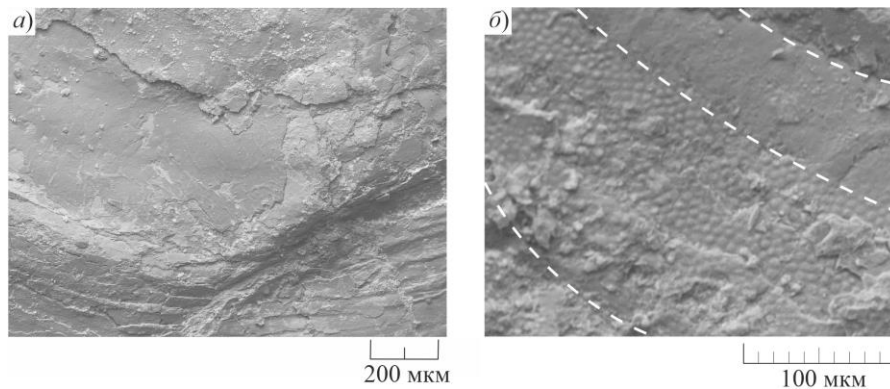


Рис. 6. Орнаментация раковины *Wetlugites pronus*: а) гладкая; личиночная створка; б) чередование бугорчатого и гладкого орнамента; передний край; экз. 39/ТК19/12, Южное Верхоянье, разрез Тирях-Кобюме; индский ярус

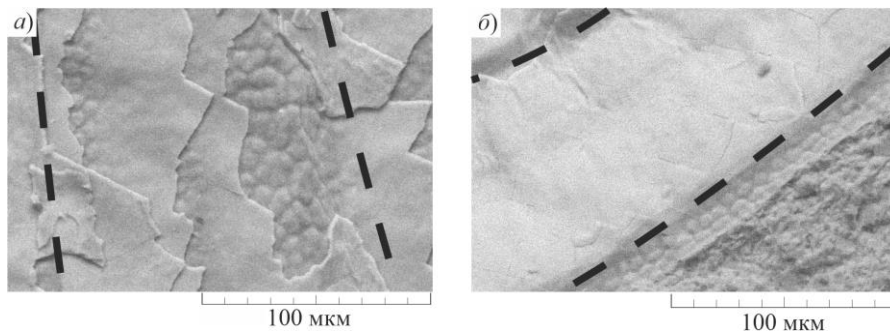


Рис. 7. Орнаментация раковины *Megasitum harmonicum*, состоящая из чередования гладких и бугорчатых участков: а) передний край; б) задний край; экз. 39/ВК19/15, разрез Бабий Камень; оленекский ярус

густо расположенными мелкими сотами и ямками, занимающими все пространство полосы роста (рис. 8, а–б). В целом индские раковины *Eu. gutta* обладают переходной ячеисто-сотовидной орнаментацией.

Сложная орнаментация. Раковины *Eu. gutta* из оленекского яруса Кузбасса имеют сложно орнаментированные полосы роста, покрытые разноразмерными округлыми ячейками и многоугольными сотами (рис. 8, в). На полосах роста, прилегающих к макушке, ячейки и соты занимают только среднюю часть полосы роста; участки, примыкающие к линиям роста, – гладкие, нескульптурованные. Полосы роста, прилегающие к краю раковины, покрыты ячейками и сотами полностью. В обоих случаях по направлению к макушке размер ячеек и сот уменьшается. В целом внешний слой раковин оленекских *Eu. gutta* характеризуется чередованием гладкого, ячеистого и сотовидного типов орнаментации.

Средний слой раковины оленекских *Eu. gutta* покрыт бугорками овальной формы, в целом ориентированными параллельно полосам роста, но часто под углом друг к другу. Слияние разнонаправленных бугорков образует V-образные формы. Бугорки сгруппированы в волнистые ряды, иногда внешне напоминающие переплетенные жгуты или косички (рис. 8, г).

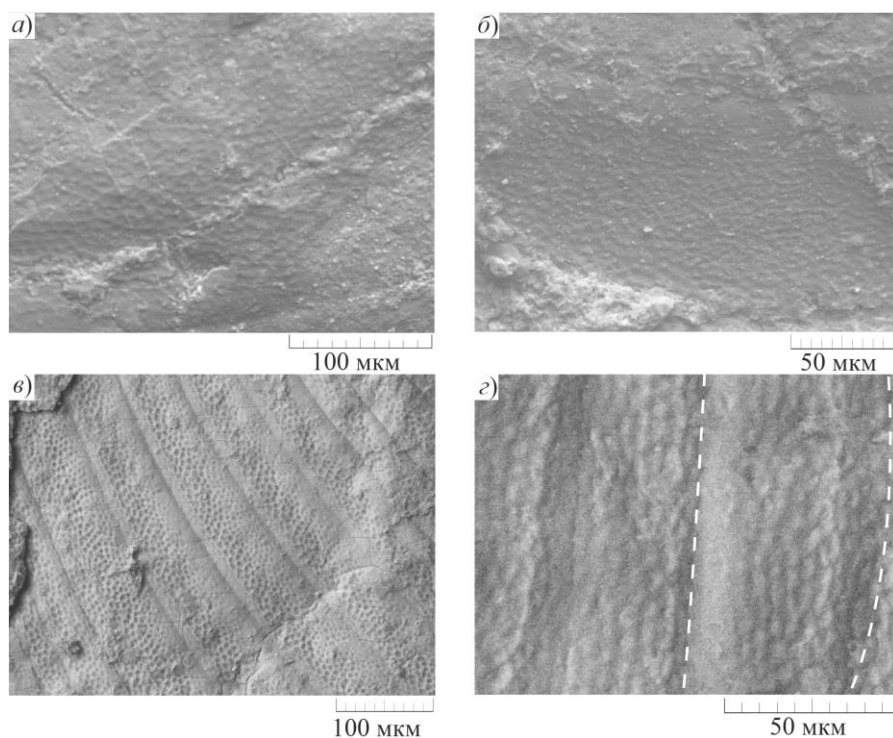


Рис. 8. Орнаментация раковины *Euestheria gutta*: а–б) Переходная ячеистая и сотовидная (экз. 39/ТК19/7; Южное Верхоянье, разрез Тирях-Кобюме; индский ярус): а) на переднем крае; б) на личиночных створках; в–г) Сложная орнаментация экземпляров из разреза Бабий Камень, Кузбасс; оленекский ярус: в) наружный слой с чередованием гладкого, ячеистого и сотовидного типов орнаментации; передний край (экз. 39/ВК19/57); г) средний слой с бугорчатой орнаментацией; задний край (экз. 39/ВК19/32)

Раковины *Pseudestheria novacastrensis*, у которых изучена орнаментация (15 экз.), происходят из терминальных отложений верхней перми Кузнецкого бассейна (базальные слои мальцевской свиты).

Средний слой раковины покрыт мелкими удлинёнными бугорками, длинная ось которых ориентирована параллельно линиям роста (рис. 9, а). Бугорки сгруппированы в радиальные ряды, перпендикулярные линиям роста. Ряды ровные, одиночные, протягивающиеся через всю полосу роста от одной линии роста до другой, встречаются относительно редко. Бугорки смежных рядов часто сливаются друг с другом, что приводит к объединению рядов в более крупные образования. При небольшом увеличении такие образования выглядят как дихотомирующие бороздки.

Внешний слой имеет сложную линейно-ячеистую орнаментацию в центральной части раковины и на брюшном крае (рис. 9, б). Мелкие углубления (ячейки) ограничены прямыми и извилистыми ребрышками, которые часто дихотомируют и сливаются друг с другом. Форма ячеек округлая, овальная, ромбическая, трехлепестковая. Длинная ось вытянутых овальных и ромбических ячеек ориентирована перпендикулярно линиям роста. Такая ориентировка ячеек отличает их от ориентировки бугорков среднего слоя, вытянутых длинными осями параллельно линиям роста.

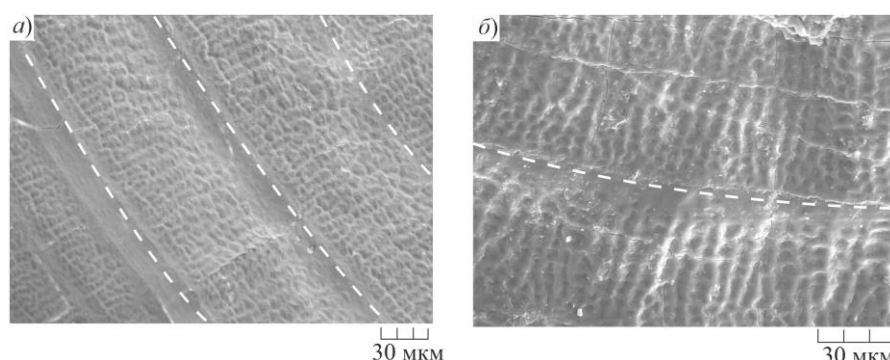


Рис. 9. Орнаментация раковины *Pseudestheria novacastrensis*: а) простая бугорчатая на среднем слое; задний край; б) сложная линейно-ячеистая на внешнем слое; брюшной край; экз. 39/ВК19/30, разрез Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита

Орнаментация вида *Megasitum lopokolense* изучена у трех экземпляров из оленекского яруса Кузбасса. На макушке она состоит из мелких густых ячеек. Брюшной край покрыт радиальными ветвящимися ребрышками, перпендикулярными линиям роста (рис. 10, б). В верхней части полосы роста ребрышки более утолщенные, чем в нижней. Полосы роста в пределах личиночной створки и центральной части раковины в верхней своей части покрыты изогнутыми и ветвящимися радиальными ребрышками, а в нижней – сотовидной орнаментацией (рис. 10, в). Узкие полосы роста переднего края покрыты мелкими густыми сотами (рис. 10, г, слева). Средний слой данного участка раковины несет мелкие и средние густые бугорки округлой, овальной и многоугольной (ромбической, пятиугольной) формы (рис. 10, г, справа). Орнаментация классифицирована как сложная линейно-сотовидная.

Орнаментация вида *Cornia papillaria* изучена у двух экземпляров из оленекского яруса Кузбасса. На заднем крае она представлена густыми сотами среднего размера (рис. 11, б, слева). Радиальные стенки сот развиты лучше концентрических, из-за этого орнаментация имеет радиально-сотовидный облик. В нижней части полос роста радиальная составляющая орнаментации преобладает. Орнаментация классифицирована как линейно-сотовидная.

Средний слой раковины, подстилающий наружный слой заднего края, покрыт густыми бугорками среднего размера (рис. 11, б, справа). На брюшном крае полосы роста покрыты мелкими бугорками, группирующимися в тонкие извилистые и ветвящиеся радиальные ряды. В нижней, средней и верхней частях полосы роста радиальные ряды прерываются и орнаментация представлена только бугорками. Из-за этого на полосе роста наблюдается чередование концентрических участков с разной орнаментацией (снизу вверх): бугорчатая – линейно-разветвленная – бугорчатая – линейно-разветвленная – бугорчатая (рис. 11, в). На макушке средний слой покрыт густыми бугорками неправильной четырех- и пятиугольной формы среднего размера (рис. 11, г). На переднем крае узкие полосы роста несут мелкие густые бугорки овальной или неправильной четырех- и пятиугольной формы (рис. 11, д).

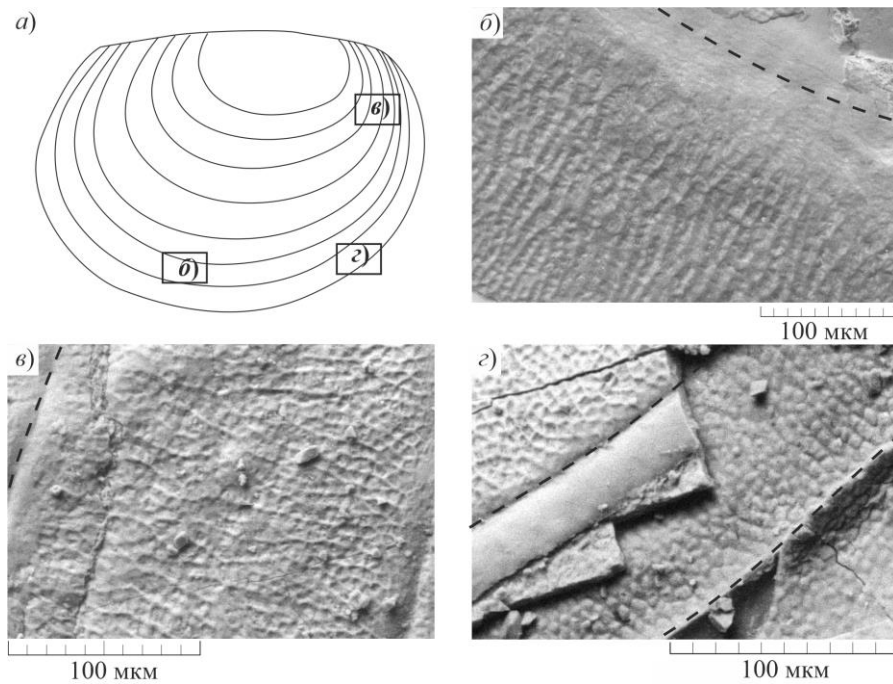


Рис. 10. Орнаментация раковины *Megasitum lopokolense*: а) схема мест фотографирования; б) линейно-разветвленная; брюшной край; в) линейно-сотовидная; личиночная створка; г) сотовидная (на внешнем слое; слева) и бугорчатая (на среднем слое; справа); передний край; экз. 39/ВК19/4, разрез Бабий Камень; оленекский ярус

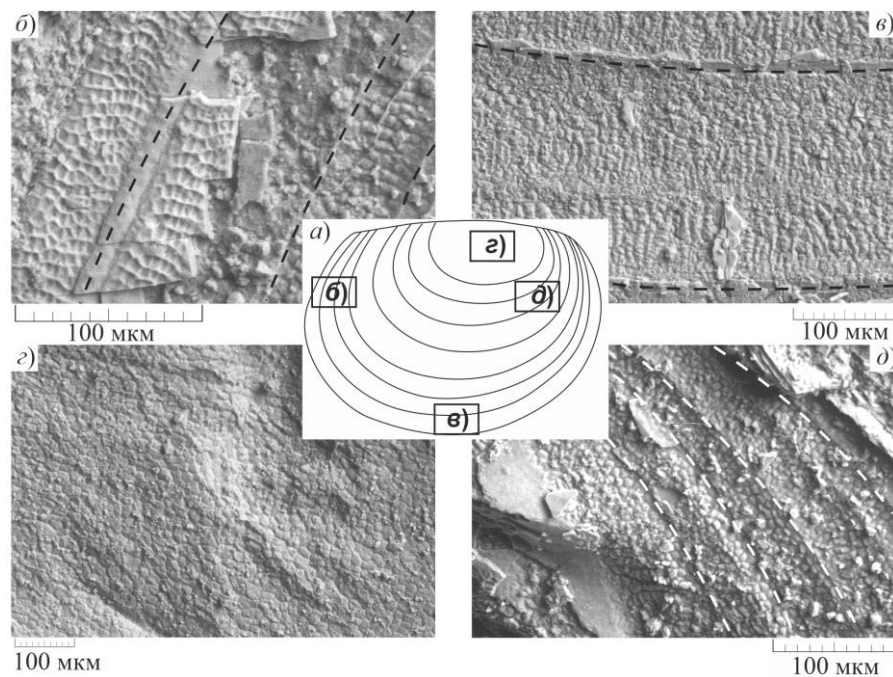


Рис. 11. Орнаментация раковины *Cornia papillaria*: а) схема мест фотографирования; б) сотовидная (внешний слой, слева) и бугорчатая (средний слой, справа); задний край; в) средний слой: бугорчатая и линейно-разветвленная; брюшной край; г) бугорчатая; макушка; д) бугорчатая; передний край; экз. 39/ВК19/20, разрез Бабий Камень; оленекский ярус

Орнаментация вида *Hemicycloleia* sp. изучена у трех экземпляров из оленекского яруса Кузбасса. На макушке она представлена крупными сотами неправильной формы (рис. 12, б). На остальной части раковины орнаментация сотовидная, осложненная радиальными ребрышками, возникающими из-за утолщения радиальных стенок между сотами (рис. 12, в–д). Радиальные скульптурные элементы могут быть выражены в нижней части полосы роста (рис. 12, в), по всей ее ширине (рис. 12, з), или в верхней части (рис. 12, д). Орнаментация классифицирована как сложная линейно-сотовидная с доминированием сотовидной.

Орнаментация вида *Concherisma tomensis* изучена у четырех экземпляров из оленекского яруса Кузбасса. На переднем крае узкие полосы роста покрыты только изогнутыми, ветвящимися радиальными валиками, протягивающимися от одной линии роста до другой (рис. 13, б). На макушке, центральной части и брюшном крае широкие полосы роста имеют более сложную орнаментацию.

Около макушки орнаментация сложная линейно-сотовидная; радиальные дихотомирующие скульптурные элементы выражены только в нижней части полосы роста; сотовидная орнаментация доминирует (рис. 13, в).

В центральной части раковины и на брюшном крае орнаментация тоже может быть отнесена к сложной линейно-сотовидной, но уже при доминировании линейных радиальных скульптурных элементов (рис. 13, з–д). Радиальные ребрышки при приближении к линиям роста утончаются и становятся менее выраженными.

Обсуждение

Изученные таксоны представлены видами и родами с различным географическим и временным распространением.

Представители рода *Palaeolimnadiopsis* Raymond, 1946 характеризуются широким стратиграфическим и географическим распространением. Их местонахождения известны в Западной и Восточной Европе, Азии, Африке, Австралии, Южной и Северной Америке в стратиграфическом интервале со среднего девона по верхний мел [38].

Типовой вид рода *Palaeolimnadiopsis carpenter* Raymond, 1946 происходит из нижней перми Северной Америки [1, 13]; его орнаментация неизвестна. Считается, что разные виды *Palaeolimnadiopsis* обладают гладкой или простой сотовидной, линейной, бугорчатой орнаментацией [24, 40, 44, 45].

Раковины *Palaeolimnadiopsis* sp. из отложений уржумского яруса (средняя пермь) обладают простой сотовидной орнаментацией, что соответствует признакам рода.

Представители *Pseudestheria* Raymond, 1946 известны из отложений девона Восточной Европы и Сибири; перми и триаса Восточной Европы, Сибири, Северной Америки и Австралии; юры и мела юго-восточной Азии [1, 3, 4, 9]. Типовой вид *Ps. brevis* Raymond, 1946 происходит из отложений нижней перми Северной Америки и имеет простую ячеистую орнаментацию [3, 13] по современной классификации.

Раковины *Ps. exigua* и *Ps. itiliana* из средней перми Восточной Европы обладают простой сотовидной орнаментацией, раковины *Ps. novacastrensis* из терминальной верхней перми Кузбасса – сложной линейно-ячеистой (наружный слой

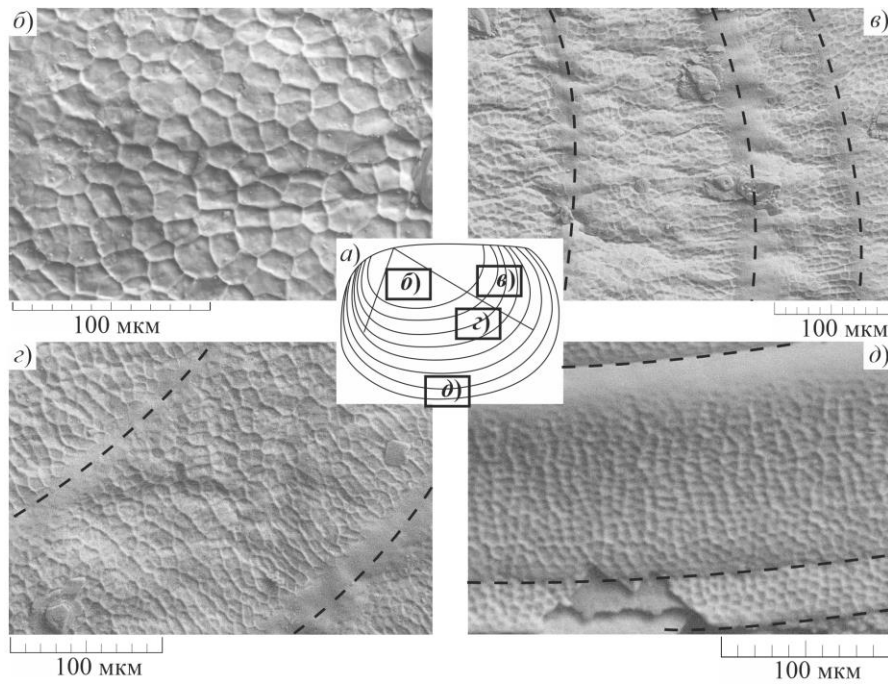


Рис. 12. Орнаментация раковины *Hemicycloleacia* sp.: а) схема мест фотографирования; б) сотовидная; макушка; в–д) сложная линейно-сотовидная: в) вблизи личиночной створки; з) центральная часть; д) брюшной край; экз. 39/ВК19/19, разрез Бабий Камень; оленекский ярус

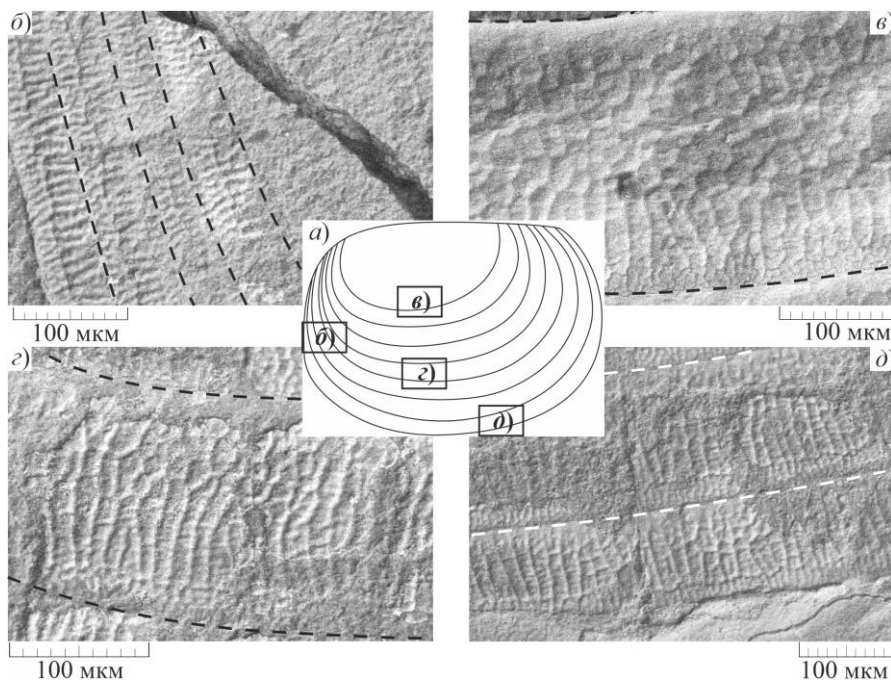


Рис. 13. Орнаментация раковины *Concherisma tomensis*: а) схема мест фотографирования; б) линейно-разветвленная; передний край; в–д) сложная линейно-сотовидная: в) у макушки; з) центральная часть раковины; д) брюшной край; экз. 39/ВК19/21, разрез Бабий Камень; оленекский ярус

раковины) и бугорчатой (средний слой), а раковины *Ps. kashirtzevi* из нижнего триаса Южного Верхоянья – простой ячеистой.

Для большинства изученных видов *Pseudestheria* характерна простая сотовидная или ячеистая орнаментация. На рубеже близком к позднепермскому вымиранию, в отложениях терминальной перми Кузбасса, у вида *Ps. novacastrensis* орнаментация становится сложной.

Представители *Wetlugites* Novojilov, 1958 известны из отложений нижнего триаса Восточной Европы и Южного Верхоянья [1, 4]. Диагноз типового вида *W. pronus* из нижнего триаса Восточной Европы содержит данные о мелкой ячеистой скульптуре раковины [42]. Переизучение голотипа *W. pronus*, происходящего из индского яруса Восточной Европы, проведенное В.В. Жариновой, показало, что на раковине чередуются гладкие участки и участки с сотовидной орнаментацией. Раковины *W. pronus* из индского яруса Южного Верхоянья имеют близкий характер орнаментации: разница состоит только в том, что с гладкими участками чередуются участки с бугорчатой орнаментацией. Причины разной орнаментации одного и того же вида у раковин из местонахождений разных зоогеографических провинций требуют дальнейшего изучения.

Некоторые исследователи считают, что орнаментация раковин конхострак может изменяться в пределах одной раковины из-за изменения условий окружающей среды (температуры, давления, глубины, солености) [16, 24]. В данном случае можно предположить, что чередование гладких и скульптурированных участков на раковине рода *Wetlugites* является признаком родового ранга.

Представители *Lioestheria* Deperet et Mazeran, 1912 известны из девона центральной Азии; перми и триаса Европы, Сибири, Австралии; юры и мела восточной Азии [1, 4]. Типовой вид *L. lallyensis* Deperet et Mazeran, 1912 (верхняя пермь Франции) имеет мелкую ячеистую орнаментацию [19]. Исследованный вид *L. ignatjevi* из индского яруса Южного Верхоянья обладает орнаментацией такого же типа. Простая ячеистая орнаментация может рассматриваться как признак, характерный для пермских *Lioestheria*.

Представители *Megasitum* Novojilov, 1970 известны из перми и триаса Восточной Европы, Сибири, центральной Азии [14, 29, 31, 32]. Типовой вид *M. harmonicum* Novojilov, 1970 (верхняя пермь Казахстана) имеет простую мелкую ячеистую орнаментацию [14]. Изученные раковины *M. harmonicum* из оленекского яруса Кузнецкого бассейна имеют такой же тип орнаментации. Простая ячеистая орнаментация может рассматриваться как признак, характерный для *M. harmonicum*. Вид *M. lopokolense*, встреченный нами в Кузбассе в одних слоях вместе с *M. harmonicum*, имеет сложную линейно-сотовидную орнаментацию. Таким образом, видим, что орнаментация раковин у различных одновозрастных видов одного и того же рода разная.

Представители *Concherisma* Novojilov et Varentsov, 1956 известны из девона Сибири; перми и триаса Восточной Европы и Сибири; юры и мела восточной Азии [1, 29, 31, 32]. Скульптура типового вида *C. consummata* (Novojilov, 1954) (девон Сибири) неизвестна. Изученный вид *C. tomensis* из оленекского яруса Кузбасса имеет сложную линейно-сотовидную орнаментацию при доминировании линейной.

Представители *Cornia* Lutkevich, 1938 известны из карбона Восточной Европы и Западной Сибири; перми и триаса Восточной Европы, Сибири, Северной Америки; юры центральной Азии [14, 29, 31, 32]. Диагноз типового вида *C. papillaria* Lutkevich, 1938 (верхняя пермь Кузбасса) содержит сведения о мелкой ячеистой орнаментации на макушке и полосах роста [46]; при этом иллюстрации орнамента в публикации Е.М. Люткевича [46] отсутствуют. Раковины *C. papillaria* из оленекского яруса Кузбасса имеют сложную орнаментацию: сотовидную (на макушке и заднем крае) – ячеистую (на переднем крае) – линейно-сотовидную (на брюшном крае). Таким образом, наблюдается усложнение орнаментации у более поздних видов *Cornia*.

Представители *Hemicycloleaia* Raymond, 1946 известны из карбона Европы, центральной Азии, Северной Америки; перми и триаса восточной Европы, Сибири; Австралии, Южной Америки; [1, 29, 31, 32]. Орнаментация типового вида *H. laevis* Raymond, 1946 (верхний карбон Северной Америки) не известна. Раковины *Hemicycloleaia* sp. из оленекского яруса Кузбасса имеют сложную линейно-сотовидную орнаментацию с доминированием сотовидной.

Представители *Euestheria* Deperet et Mazeran, 1912 известны из триаса Западной и Восточной Европы, Сибири, восточной Азии [1–2, 4, 9, 31, 32, 47, 48]. Типовой вид *Posidonia minuta* Zieten, 1833 (средний триас Германии) имеет ячеистую орнаментацию [1]. Раковины *Eu. gutta* из индского яруса (Южное Верхоянье) и оленекского яруса (Кузбасс) имеют разную орнаментацию, изменяющуюся у видов разного возраста. Раковины из индского яруса обладают переходной ячеисто-сотовидной орнаментацией, из оленекского – сложным чередованием гладкой, ячеистой и сотовидной. Раковины *Eu. gutta* из индского яруса Китая имеют простую ячеистую мелкую густую орнаментацию [47, 48]. Имеющиеся данные говорят о том, что орнаментация индских представителей *Eu. gutta* проще, чем у оленекских, которые обладают несколькими типами орнаментации в пределах одной полосы роста.

Существует мнение, что основным родовым признаком *Euestheria* является простая ячеистая мелкая орнаментация [30]. На основе различий в расположении элементов орнаментации в пределах полосы роста часть средне-позднеюрских видов, прежде относившихся к роду *Euestheria*, отнесена к другим родам [49]. Работа [49] свидетельствует о том, что, несмотря на ограниченное количество простых элементов орнаментации (ячейки, бугорки, ребрышки), их группировка и расположение на линиях роста могут быть различными, что приводит к большому разнообразию сложных орнаментов. Это исследование также подтверждает, что большое количество мезозойских конхострак обладает раковинами с более сложной орнаментацией, чем палеозойские виды, и этот признак, очевидно, имеет систематическое значение.

Изученные среднепермские, позднепермские, раннетриасовые индские и оленекские виды конхострак имеют разные типы или разное сочетание типов орнаментации. Ниже приведены данные, сгруппированные по стратиграфическим интервалам. Кроме видов, чья орнаментация описана в настоящей статье, учтены материалы других авторов, полученные при ревизии коллекций Е.М. Люткевича и Н.И. Новожилова, а также литературные данные.

Среднепермские конхостраки обладают простой сотовидной орнаментацией (*Ps. itiliana*, *Ps. exigua*, *Palaeolimnadiopsis* sp.). Этот же тип орнаментации установлен нами у вида *Estheria eichwaldi* Netchaew из средней перми Каргалинских рудников (колл. Е.М. Люткевича).

Позднепермские конхостраки обладают раковинами с простой и сложной орнаментацией. Простая ячеистая орнаментация установлена нами у позднепермских видов *Notocrypta begitchevi* Novojilov, 1958, *Gabonestheria shandaica* Novojilov, 1970 (колл. Е.М. Люткевича и Н.И. Новожилова). Сложная линейно-сотовидная орнаментация описана у *Polygrapta chatangensis* Novojilov, 1946, *Inkus unlcostatus* (Reed, 1929) [1]. Сложная линейно-ячеистая орнаментация установлена у терминально-пермского вида *Ps. novacastrensis*.

Редкая форма сложной орнаментации задокументирована нами у позднепермских *Tshuvashium itilensis* Novojilov, 1958 (колл. Н.И. Новожилова) и *Estheria celullata* Lutkevich, 1941 (колл. Е.М. Люткевича) – раковина покрыта многоугольными сотами, внутри которых находятся мелкие ячейки. Похожая редкая орнаментация известна у *Palaeolimnadiopsis eichwaldi* (Netschajew, 1894) – внутри многоугольных сот располагаются одиночные бугорки [1].

Индские конхостраки обладают раковинами с простой и переходной орнаментацией. Простая ячеистая орнаментация зафиксирована у *L. ignatjevi*, *Ps. kashirtzevi*, переходная – у *W. pronus* и *E. gutta*.

Оленекские конхостраки по сравнению с конхостраками других возрастных уровней изученной коллекции в большинстве случаев обладают раковинами с наиболее сложной орнаментацией. Виды с простой орнаментацией раковины тоже встречаются (*M. harmonicum*), но имеют подчиненное значение. Усложнение орнаментации в оленекском ярусе наблюдается у представителей родов *Megasitum*, *Concherisma*, *Cornia*, *Hemicycloleia*, *Euestheria*.

Заключение

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

1. Наружный и средний слои раковин конхострак имеют разную орнаментацию. Наружный слой, как правило, обладает отрицательными элементами орнамента (ячейки, соты), средний – положительными элементами (бугорки, ребрышки). При неполной сохранности раковин сложно определить, какой из слоев доступен для наблюдения, что приводит к путанице в характеристике орнаментации раковин конхострак.

2. Линейные элементы орнамента наружного и среднего слоев ориентированы под углом друг к другу и образуют перекрещенную структуру, по-видимому, увеличивающую прочность раковины.

3. Орнаментация раковин может иметь таксономическое значение. Например, а) простая ячеистая орнаментация может рассматриваться как признак, характерный для пермских *Lioestheria*; б) для рода *Wetlugites* чередование гладких и орнаментированных участков раковины может являться признаком родового ранга; в) простая ячеистая орнаментация может рассматриваться как признак, характерный для вида *Megasitum harmonicum*.

4. Сложная орнаментация раковин наиболее значима для систематики. Сочетание и расположение элементов орнамента на полосах роста или разных зонах

раковины у каждого вида (рода) имеет свои особенности. Такое сочетание может служить систематическим признаком видового или родового ранга.

5. Одинаковая орнаментация раковин, встреченных в одном местонахождении, но отнесенных к разным родам и видам, вызывает вопросы о валидности систематических признаков конхострак родового ранга.

6. Орнаментация раковин конхострак имеет тенденцию изменения во времени. Среднепермские раковины обладают *простой* орнаментацией; позднепермские – *простой* и *сложной*. Раннеиндские раковины имеют *простую* или *переходную* орнаментацию; в оленекском веке наблюдается максимальное усложнение *орнаментации* раковин.

7. Упрощение орнаментации конхострак из раннего инда можно объяснить выживанием наиболее оппортунистических эвритопных видов на ранних этапах восстановления биоты после великого пермского вымирания.

Благодарности. Авторы выражают благодарность доктору геолого-минералогических наук А.С. Бякову (СВКНИИ ДВО РАН, г. Магадан), кандидату геолого-минералогических наук И.В. Будникову (СНИИГГиМС, г. Новосибирск), кандидату геолого-минералогических наук Р.В. Кутыгину (ИГАиБМ СО РАН, г. Якутск) за предоставленный материал, а также сотрудникам ПИН РАН (г. Москва): кандидату биологических наук Р.А. Ракитову, кандидату геолого-минералогических наук Е.А. Жегалло за помощь в фотографировании образцов.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда в рамках научного проекта (проект № 22-14-00258).

Литература

1. *Новожилов Н.И.* Подотряд Conchostraca Sars, 1846. Двустворчатые листоногие // Основы палеонтологии / Под ред. Ю.А. Орлова. – 1960. – Т. Членистоногие. – С. 220–253.
2. *Scholze F., Golubev V.K., Niedźwiedzki G., Sennikov A.G., Schneider J.W., Silantiev V.V.* Early Triassic Conchostracans (Crustacea: Branchiopoda) from the terrestrial Permian–Triassic boundary sections in the Moscow syncline // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* – 2015. – V. 429. – P. 22–40. – doi: 10.1016/j.palaeo.2015.04.002.
3. *Scholze F., Golubev V.K., Niedźwiedzki G., Sennikov A.G., Schneider J.W.* Late Permian conchostracans (Crustacea, Branchiopoda) from continental deposits in the Moscow Syncline, Russia // *J. Paleontol.* – 2019. – V. 93, No 1. – P. 72–97. – doi: 10.1017/jpa.2018.58.
4. *Zharinova V.V., Scholze F., Davydov V.I., Kutygin R.V.* Early Triassic conchostracans from the Tiryakh-Kobyume section (Southern Verkhoyansk Region, Republic of Sakha (Yakutia)) // *Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки.* – 2020. – Т. 162, кн. 2. – С. 244–252. – doi: 10.26907/2542-064X.2020.2.244-252.
5. *Попов Ю.Н.* О палеоэкологии эстерий // *Докл. АН СССР.* – 1954. – Т. 94, № 4. – С. 769–770.
6. *Schneider J.W., Scholze F., Voigt S., Götz A.E., Opluštil S., Ronchi A., Bordy E.M., Silantiev V.V., Zharinova V., Marchetti L., Lucas S.G., Shen S.-Z., Barrick J., Werneburg R., Rößler R., Kerp H., Golubev V., Saber H., López-Gómez J.* Report on the activities of the Late Carboniferous – Permian – Early Triassic Nonmarine-Marine Correlation Working Group for 2016 and 2017 // *Permophiles.* – 2017. – V. 65. – P. 16–24.
7. *Schneider J.W., Lucas S.G., Scholze F., Voigt S., Marchetti L., Klein H., Opluštil S., Werneburg R., Golubev V.K., Barrick J.E., Nemyrovska T., Ronchi A., Day M.O., Silan-*

- tiev V.V., Rößler R., Saber H., Linnemann U., Zharinova V., Shen S.-Z.* Correlation of the Late Carboniferous, Permian and Early Triassic continental biostratigraphy to the Standard Global Chronostratigraphic Scale // Abstr., 19th Int. Congr. on the Carboniferous and Permian. – 2019. – P. 279–280.
8. *Schneider J.W., Lucas S.G., Scholze F., Voigt S., Marchetti L., Klein H., Opluštil S., Werneburg R., Golubev V.K., Barrick J.E., Nemyrovska T., Ronchi A., Day M.O., Silantiev V.V., Rößler R., Saber H., Linnemann U., Zharinova V., Shen S.-Z.* Late Paleozoic–early Mesozoic continental biostratigraphy – Links to the Standard Global Chronostratigraphic Scale // *Palaeoworld*. – 2020. – V. 29, No 2. – P. 186–238. – doi: 10.1016/j.palwor.2019.09.001.
 9. *Жаринова В.В.* Корреляция отложений индского яруса Евразии по фауне конхострак // Палеострат-2021: Сб. тез. науч. конф. – М.: ПИН РАН, 2021. – С. 30–31.
 10. *Jones T.R.* A Monograph of the Fossil Estheriae. – London: Palaeontograph. Soc., 1862. – viii, 134 p.
 11. *Tasch P.* Branchiopoda, Order Conchostraca // Moore R.C. (Ed.) Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. R. V. 4: Arthropoda. – Lawrence: Univ. Kans. Geol. Soc. Am., 1969. – P. 141–163.
 12. *Scholze F., Schneider J.W.* Improved methodology of ‘conchostracan’ (Crustacea: Branchiopoda) classification for biostratigraphy // *Newslett. Stratigr.* – 2015. – V. 48, No 3. – P. 287–298. – doi: 10.1127/nos/2015/0065.
 13. *Raymond E., Percy E.* The genera of fossil Conchostraca – an order of bivalve Crustacea // *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.* – 1946. – V. 96, No 3. – P. 217–307.
 14. *Новожиллов Н.И.* Вымершие лимнадиоидеи. – М.: Наука, 1970. – 249 с.
 15. *Новожиллов Н.И.* Листоногие ракообразные верхней юры и мела Монголии // *Тр. Палеонтол. Ин-та. Акад. наук СССР*. – 1954. – Вып. 49. – С. 7–124.
 16. *Новожиллов Н.И.* Двустворчатые листоногие ракообразные. Леайиды. – М.: Изд-во АН СССР, 1956. – 130 с. (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 61)
 17. *Новожиллов Н.И.* О таксономическом положении «*Estheriella lualabensis* Leriche» (Conchostraca) из верхней юры Конго // *Геол. бюл.* – 1963. – С. 63–75.
 18. *Li G., Chen P., Wang D., Batten D.J.* The spinicaudatan *Tylestheria* and biostratigraphic significance for the age of dinosaur eggs in the Upper Cretaceous Majiacun Formation, Xixia Basin, Henan Province, China // *Cretaceous Res.* – 2009. – V. 30, No 2. – P. 477–482. – doi: 10.1016/j.cretres.2008.09.002.
 19. *Orlova E.F., Sadovnikov G.N.* Microornamentation of Lioestheria, Mimoleaia, and Echinolimnadia (Conchostraca) from the Terminal Permian of Siberia // *Paleontol. J.* – 2006. – V. 40, No 3. – P. 276–285. – doi: 10.1134/S0031030106030075.
 20. *Orlova E.F., Sadovnikov G.N.* Distribution and Microsculpture of Limnadiidae, Falsiscidae, and Glyptoasmussiidae (Conchostraca) of the Terminal Permian of Siberia // *Paleontol. J.* – 2009. – V. 43, No 6. – P. 631–639. – doi: 10.1134/S0031030109060057.
 21. *Teng X., Xiao J.N., Zhang Y.Z., Matsuoka A., Li G.* *Nestoria sikeshuensis* (spinicaudatan), a new clam shrimp species from the Tugulu Group in Junggar Basin, northwestern China // *Sci. Rep. Niigata Univ. (Geol.)*. – 2016. – No 31. – P. 75–81.
 22. *Hethke M., Fürsich F.T., Dchneider S., Iang B.* Sex determination of the Early Cretaceous clam shrimp *Eosestheria middendorffii* (Yixian Formation, China) // *Lethaia*. – 2017. – V. 50, No 1. – P. 105–121. – doi: 10.1111/let.12180.
 23. *Kobayashi T.* A new Palaeogeneparacenoeratoid from southern Kyushu in Japan // *Jap. J. Geol. Geograph.* – 1954. – V. 24. – P. 181–184.
 24. *Webb J.A.* A new Triassic *Palaeolimnadiopsis* (Crustacea: Conchostraca) from the Sydney Basin, New South Wales // *Alcheringa*. – 1978. – V. 2. – P. 261–267. – doi: 10.1080/03115517808527784.

25. *Daday de Deés E.* Monographie systématique des Phyllopo des Conchostracés // Ann. Sci. Nat., Zool. – 1915. – Ser. 9, V. 20. – P. 39–330.
26. *Daday de Deés E.* Monographie systématique des Phyllopo des Conchostracés. II. Lep-
tetheriidae // Ann. Sci. Nat., Zool. – 1923. – Ser. 10e, V. 6. – P. 255–390.
27. *Massal L.* Deuxième note sur le milieu e la croissance des esthérias // Bull. Soc. Sci. Nat.
Tunis. – 1954. – V. 7. – P. 163–181.
28. *Zharinova V., Silantiev V., Scholze F., Schneider J.* Permian Conchostraca from conti-
nental deposits in Eastern Europe (Volga-Kama Region): First taxonomic results // Kazan
Golovkinsky Stratigraphic Meeting, 2017: Advances in Devonian, Carboniferous and
Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources. – Bologna, Italy:
Filodiritto Publ., 2018. – P. 247–254.
29. *Davydov V.I., Karasev E.V., Nurgalieva N.G., Schmitz M.D., Budnikov I.V., Biakov A.S.,
Kuzina D.M., Silantiev V.V., Urazaeva M.N., Zharinova V.V., Zorina S.O., Gareev B.,
Vasilenko D.V.* Climate and biotic evolution during the Permian-Triassic transition
in the temperate Northern Hemisphere, Kuznetsk Basin, Siberia, Russia // Palaeogeogr.,
Palaeoclimatol., Palaeoecol. – 2021. – V. 573. – Art. 110432, P. 1–26. – doi:
10.1016/j.palaeo.2021.110432.
30. *Reible P.* Die Conchostraken (Branchiopoda, Crustacea) der Germanischen Trias. // Neues
Jahrb. Geol. Palaeontol., Abh. – 1962. – Bd. 114. – S. 169–244.
31. *Davydov V.I., Zharinova V.V., Silantiev V.V.* Late Permian and Early Triassic conchostra-
cans from the Babii Kamen section (Kuznetsk coal basin) // Учен. зап. Казан. ун-та.
Сер. Естеств. науки. – 2019. – Т. 161, кн. 2. – С. 339–347. – doi: 10.26907/2542-
064X.2019.2.339-347.
32. *Sabirova E.F., Zharinova V.V., Scholze F., Schneider J.W.* Microsculpture study of Late Per-
mian and Early Triassic conchostracans from the Babii Kamen section (Western Siberia) //
Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2019. – Т. 161, кн. 2. – С. 348–357. – doi:
10.26907/2542-064X.2019.2.348-357.
33. *Orlova E.F.* Permian-Triassic conchostracan faunas from the North of Central Siberia //
Stratigr. Geol. Correl. – 1999. – V. 7, No 5. – P. 465–472.
34. *Gosh S.C., Bhandari N., Kamath U., Shukta P.N.* SEM study of fossil Conchostraca along
with REE profile of Rantganj-Panchet strata vis-à-vis Permo-Triassic boundary // XXIV
Annu. Conf. of EMSI on Electron Microscopy and Allied Fields: Abstract Book. – 2001. –
P. 95–96.
35. *Gosh S.C.* Scanning electron microscopy in Palaeontological studies // Indian J. Geol. –
2009. – V. 79, No 1–4. – P. 7–21.
36. *Tassi L.V., Monti M., Gallego O.F., Zavattieri A.M., Lara M.B.* The first spinicaudatan
(Crustacea: Diplostraca) from Permo-Triassic continental sequences of South America
and its palaeoecological context // Alcheringa. – 2013. – V. 37, No 2. – P. 189–201. –
doi: 10.1080/03115518.2013.736793.
37. *Mezzalira S.* Contribuição ao conhecimento da estratigrafia e paleontologia do arenito
Baurú // Bol. Inst. Geogr. Geol. – 1974. – V. 51. – P. 1–163.
38. *Carbonaro F.A., Rohn R., Ghilardi R.P.* Conchostráceos *Palaeolimnadiopsis* (Spinicaudata,
Crustacea) do Grupo Bauru (Cretáceo Superior, bacia Bauru): Taxonomia, Paleoecologia
e Paleobiogeografia // Revista Brasileira de Paleontologia. – 2013. – V. 16, No 2. – P. 283–
296. – doi: 10.4072/rbp.2013.2.09.
39. *Shen Y.B.* Review of the classification of the Family Afrograptidae (Crustacea: Con-
chostraca) // Acta Palaeontol. Sin. – 2003. – V. 42, No 4. – P. 590–597.

40. *Gallego O.F.* First record of the family Palaeolimnadiopseidae Defretin-Le Franc, 1965 (Crustacea–Conchostraca) in the Triassic of Argentina // *J. South Am. Earth Sci.* – 2005. – V. 18. – P. 223–231. – doi:10.1016/j.jsames.2004.10.002.
41. *Orlova E.P.* New data of the conchostracans *Rohdendorfiium* and *Bipemphigus* from the Permian-Triassic volcanogenic deposits of the Tunguska Syncline // *Paleontol. J.* – 1990. – V. 24, No 2. – P. 29–38.
42. *Novojilov N.I.* Recueil D'Articles sur les Phylloporodes Conchostraces. – Moscow: Nauka, 1950. – 128 p.
43. *Liao H., Shen Y., Huang D.* Serrated microstructures on carapaces of Eosestheria (Branchiopoda: Diplostraca) in the Early Cretaceous Jehol Biota and discussion on the taxonomic value of these structures // *Cretaceous Res.* – 2019. – V. 95. – P. 310–317. – doi: 10.1016/j.cretres.2018.11.023.
44. *Shen Y.-B.* Classification and evolution of family Palaeolimnadiopseidae (Conchostraca) // *Sci. Sin., Ser. B.* – 1985. – V. 28, No 8. – P. 888–894.
45. *Ferreira-Oliveira L.G., Rohn R.* Conchostráceos com Linhas de Crescimento Recurvadas Junto à Margem Dorsal (Famílias Palaeolimnadiopseidae e Perilimnadiidae) da Formação Rio do Rasto, Permiano Superior, Bacia do Paraná, Brasil // *Geol. USP Sér. Cient., São Paulo.* – 2008. – V. 8, No 1. – P. 41–52.
46. *Люткевич Е.М.* О некоторых Phylloporoda СССР // Ежегодник Всерос. палеонтол. о-ва. – 1938. – Т. 11. – С. 59–70.
47. *Chu D., Tong J., Benton M.G., Yu J., Huang Yu.* The conchostracan fauna from the Kayitou Formation of western Guzhou, China // *Acta Palaeontol. Sin.* – 2013. – V. 52, No 3. – P. 265–280.
48. *Chu D., Tong J., Benton M.G., Yu J., Huang Y.* Mixed continental-marine biotas following the Permian-Triassic mass extinction in South and North China // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* – 2019. – V. 519. – P. 95–107. – doi: 10.1016/j.palaeo.2017.10.028.
49. *Liao H.-Y., Shen Y.B., Huang D.-Y.* Conchostracans of the Middle–Late Jurassic Dao-hugou and Linglongta beds in NE China // *Palaeoworld.* – 2017. – V. 26, No 2. – P. 317–330. – doi: 10.1016/j.palwor.2016.11.001.

Поступила в редакцию
20.09.2022

Жаринова Вероника Владимировна, кандидат геолого-минералогических наук, ассистент кафедры палеонтологии и стратиграфии; научный сотрудник

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Ленинский пр-т, д. 33, г. Москва, 119071, Россия

E-mail: vevzharinova@kpfu.ru

Силантьев Владимир Владимирович, доктор геолого-минералогических наук, заведующий кафедрой палеонтологии и стратиграфии; заведующий кафедрой естественных и точных наук

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия

Филиал Казанского (Приволжского) федерального университета в городе Джизаке
ул. Ш. Рашидова, д. 295, г. Джизак, 130000, Республика Узбекистан

E-mail: Vladimir.Silantiev@kpfu.ru

ORIGINAL ARTICLE

doi: 10.26907/2542-064X.2022.4.606-632

**Changes in the Shell Ornamentation
of Conchostracans (Phyllopoda, Spinicaudata)
at the Permian–Triassic Boundary:
Case Studies from Eastern Europe, Kuznetsk Basin,
and Verkhoyansk Region**V.V. Zharinova^{a,b*}, V.V. Silantiev^{a,c**}^aKazan Federal University, Kazan, 420008 Russia^bA.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow, 119071 Russia^cBranch of Kazan Federal University in the City of Jizzakh, Jizzakh, 130000 Republic of Uzbekistan
E-mail: *vevzharinova@kpfu.ru, **Vladimir.Silantiev@kpfu.ru

Received September 20, 2022

Abstract

This article sums up the results of our study on shell ornamentation of 13 conchostracan species. Their fossil remains were sampled from the Middle and Upper Permian, Induan, and Olenekian (Lower Triassic) deposits of different zoogeographical provinces. Careful examination of the samples revealed different ornamentation patterns of the outer and middle shell layers: the linear elements of the two layers are set in different directions and together create an intersected structure stiffening the shell. Considering the differences in the number and arrangement of ornamental elements on the growth bands and the shells, three types of ornamentation were singled out: simple (one ornamental element), transitional (two ornamental elements alternating on the shell surface), and complex (more than two ornamental elements arranged in a complex pattern). It was concluded that the combination and arrangement of ornamental elements should be regarded as a valid diagnostic feature of fossil conchostracans at the species and genus ranks. Interestingly, the ornamentation patterns of conchostracans tend to become more complex with time: the shells of Late Permian conchostracans have more twisted ornamentation than Middle Permian ones, but it is less complex than that of Olenekian conchostracans; accordingly, the ornamentation of Early Induan conchostracans is simpler than that of Late Permian and Olenekian ones. This can be explained by the fact that the most opportunistic eurytopic species were more likely to survive in the early phases of the biota recovery after the Great Permian Extinction.

Keywords: ornamentation, fossil conchostracans, Permian–Triassic boundary, Spinicaudata

Acknowledgments. We thank A.S. Biakov (Doctor of Geology and Mineralogy, North-Eastern Integrated Research Institute, Magadan), I.V. Budnikov (PhD in Geology and Mineralogy, Siberian Research Institute of Geology, Geophysics and Mineral Raw Materials), R.V. Kutugin (PhD in Geology and Mineralogy, Diamond and Precious Metal Geology Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk) for kindly providing us with the materials for this study, as well as R.A. Rakitov (PhD in Biology) and E.A. Zhegallo (PhD in Geology and Mineralogy) from Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences (Moscow) for their precious assistance in photographing the samples.

This study was supported by the Russian Science Foundation (project no. 22-14-00258).

Figure Captions

Fig. 1. Conchostracan shell divided into zones, which were studied to single out different ornamentation types, with indication of the main biometric parameters. Zones: 1 – umbo and larval valve; 2 – dorsal margin; 3 – anterior margin; 4 – central part; 5 – ventral margin; 6 – posterior margin. Main biometric

parameters: L – length, H – height, l – length of dorsal margin, h – height of larval valves, H/L – shape of the shell, AM , PM , VM – maximum curvature at anterior, posterior, and ventral margins.

- Fig. 2. Some types of ornamentation of Permian–Triassic conchostracans. Simple types: *a*) smooth; *b*) radial; *c*) radial-fringed; *d*) nodular; *e*) pitted; *f*) reticulated; an example of complex ornamentation: *g*) radial-reticulated [12, with changes].
- Fig. 3. Simple reticulated ornamentation: *a–b*) shell of *Pseudestheria exigua*: *a*) posterior margin; *b*) anterior margin; no. 39/M05, Monastery section; Middle Permian, Severodvinian Stage; *c–d*) shell of *Pseudestheria itiliana*: *c*) central part; *d*) ventral margin; no. 39/P08, Cheremushka section, Middle Permian, Urzhumian Stage; *e–f*) shell of *Palaeolimnadiopsis* sp.: *e*) ventral margin; *f*) central part; no. 39/P04, Cheremushka section; Middle Permian, Urzhumian Stage. Here and below, the dotted line indicates the growth lines.
- Fig. 4. Simple pitted ornamentation of *Lioestheria ignatjevi*: *a*) on the anterior margin; *b*) on the ventral margin; no. 39/TK19/23, Southern Verkhoyansk Region, Tiryakh-Kobyume section; Induan Stage.
- Fig. 5. Ornamentation of the shell of *Pseudestheria kashirtzevi*: *a*) simple pitted ornamentation on the outer shell layer (on the left side in the photo); ventral margin; *b*) simple nodular ornamentation on the middle shell layer; anterior margin, no. 39/TK19/13, Southern Verkhoyansk Region, Tiryakh-Kobyume section; Induan Stage.
- Fig. 6. Ornamentation on the shell of *Wetlugites pronus*: *a*) smooth; larval valve; *b*) alternation of nodular and smooth ornamentation; anterior margin; no. 39/TK19/12, Southern Verkhoyansk Region, Tiryakh-Kobyume section; Induan Stage.
- Fig. 7. Ornamentation on the shell of *Megasitum harmonicum*, alternation of smooth and nodular ornamentation: *a*) anterior margin; *b*) posterior margin; no. 39/BK19/15, Babyi Kamen section; Olenekian Stage.
- Fig. 8. Ornamentation on the shell of *Euestheria gutta*: *a–b*) Transitional pitted and reticulated ornamentation (no. 39/TK19/7; Southern Verkhoyansk Region, Tiryakh-Kobyume section; Induan Stage): *a*) on the anterior margin; *b*) on the larval valve; *c–d*) complex ornamentation of samples from the Babyi Kamen section, Kuzbass; Olenekian Stage: *c*) alternation of smooth, pitted, and reticulated ornamentation on the outer shell layer; anterior margin (no. 39/BK19/57); *d*) nodular ornamentation on the middle shell layer; posterior margin (no. 39/BK19/32).
- Fig. 9. Ornamentation on the shell of *Pseudestheria novacastrensis*: *a*) simple nodular ornamentation on the middle shell layer; posterior margin; *b*) complex radial-pitted ornamentation on the outer shell layer; ventral margin; no. 39/BK19/30, Babyi Kamen section; Upper Permian, Maltsevo formation.
- Fig. 10. Ornamentation on the shell of *Megasitum lopokolense*: *a*) scheme of the shell regions that were photographed; *b*) radial-fringed; ventral margin; *c*) radial-reticulated; larval valve; *d*) reticulated (outer shell layer; on the left part) and nodular (middle shell layer; on the right part); anterior margin; no. 39/BK19/4, Babyi Kamen section; Olenekian Stage.
- Fig. 11. Ornamentation on the shell of *Cornia papillaria*: *a*) scheme of the shell regions that were photographed; *b*) reticulated (outer shell layer; on the left part) and nodular (middle shell layer; on the right part); posterior margin; *c*) middle shell layer: nodular and radial-fringed; ventral margin; *d*) nodular; umbo; *e*) nodular; anterior margin, no. 39/BK19/20, Babyi Kamen section; Olenekian Stage.
- Fig. 12. Ornamentation on the shell of *Hemicycloleia* sp.: *a*) scheme of the shell regions that were photographed; *b*) reticulated; umbo; *c–e*) complex radial-reticulated: *c*) near larval valve; *d*) central part; *e*) ventral margin; no. 39/BK19/19, Babyi Kamen section; Olenekian Stage.
- Fig. 13. Ornamentation on the shell of *Concherisma tomensis*: *a*) scheme of the shell regions that were photographed; *b*) radial-fringes; anterior margin; *c–e*) complex radial-reticulated: *c*) near umbo; *d*) central part of shell; *e*) ventral margin; no. 39/BK19/21, Babyi Kamen section; Olenekian Stage.

References

1. Novojilov N.I. Suborder Conchostraca Sars, 1846. Conchostracans. In: Orlov Yu.A. (Ed.) *Osnovy paleontologii* [Fundamentals of Paleontology]. Vol: Arthropods. Moscow, Gos. Nauchn.-Tekh. Izd. Lit. Geol. Okhr. Nedr, 1960, pp. 220–253. (In Russian)
2. Scholze F., Golubev V.K., Niedźwiedzki G., Sennikov A.G., Schneider J.W., Silantiev V.V. Early Triassic Conchostracans (Crustacea: Branchiopoda) from the terrestrial Permian–Triassic boundary sections in the Moscow syncline. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 2015, vol. 429, pp. 22–40. doi: 10.1016/j.palaeo.2015.04.002.

3. Scholze F., Golubev V.K., Niedźwiedzki G., Sennikov A.G., Schneider J.W. Late Permian conchostracans (Crustacea, Branchiopoda) from continental deposits in the Moscow Syncline, Russia. *J. Paleontol.*, 2019, vol. 93, no. 1, pp. 72–97. doi: 10.1017/jpa.2018.58.
4. Zharinova V.V., Scholze F., Davydov V.I., Kutugin R.V. Early Triassic conchostracans from the Tiryakh-Kobyume section (southern Verkhoyansk Region, Republic of Sakha (Yakutia)). *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennyye Nauki*, 2020, vol. 162, no. 2, pp. 244–252. doi: 10.26907/2542-064X.2020.2.244-252.
5. Popov Yu.N. About paleoecology of estherias. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 1954, vol. 94, no. 4, pp. 769–770. (In Russian)
6. Schneider J.W., Scholze F., Voigt S., Götz A.E., Opluštil S., Ronchi A., Bordy E.M., Silantiev V.V., Zharinova V., Marchetti L., Lucas S.G., Shen S.-Z., Barrick J., Werneburg R., Rößler R., Kerp H., Golubev V., Saber H., López-Gómez J. Report on the activities of the Late Carboniferous – Permian – Early Triassic Nonmarine-Marine Correlation Working Group for 2016 and 2017. *Permophiles*, 2017, vol. 65, pp. 16–24.
7. Schneider J.W., Lucas S.G., Scholze F., Voigt S., Marchetti L., Klein H., Opluštil S., Werneburg R., Golubev V.K., Barrick J.E., Nemyrovska T., Ronchi A., Day M.O., Silantiev V.V., Rößler R., Saber H., Linnemann U., Zharinova V., Shen S.-Z. Correlation of the Late Carboniferous, Permian and Early Triassic continental biostratigraphy to the Standard Global Chronostratigraphic Scale. *Abstr., 19th Int. Congr. on the Carboniferous and Permian*, 2019, pp. 279–280.
8. Schneider J.W., Lucas S.G., Scholze F., Voigt S., Marchetti L., Klein H., Opluštil S., Werneburg R., Golubev V.K., Barrick J.E., Nemyrovska T., Ronchi A., Day M.O., Silantiev V.V., Rößler R., Saber H., Linnemann U., Zharinova V., Shen S.-Z. Late Paleozoic–early Mesozoic continental biostratigraphy – Links to the Standard Global Chronostratigraphic Scale. *Palaeoworld*, 2020, vol. 29, no. 2, pp. 186–238. doi: 10.1016/j.palwor.2019.09.001.
9. Zharinova V.V. Correlation of the Induan deposits of Eurasia by the fauna of conchostracans. *Paleostrat-2021: Sb. tez. nauch. konf.* [Paleostrat-2021: Proc. Sci. Conf.]. Moscow, PIN Ross. Akad. Nauk, 2021, pp. 30–31. (In Russian)
10. Jones T.R. *A Monograph of the Fossil Estheriae*. London, Palaeontogr. Soc., 1862. viii, 134 p.
11. Tasch P. Branchiopoda, order Conchostraca. In: Moore R.C. (Ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt. R, Vol. 4: Arthropoda. Lawrence, Univ. Kans. Geol. Soc. Am., 1969, pp. 141–191.
12. Scholze F., Schneider J.W. Improved methodology of ‘conchostracan’ (Crustacea: Branchiopoda) classification for biostratigraphy. *Newsl. Stratigr.*, 2015, vol. 48, no. 3, pp. 287–298. doi: 10.1127/nos/2015/0065.
13. Raymond E., Percy E. The genera of fossil Conchostraca – an order of bivalve Crustacea. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.*, 1946, vol. 96, no. 3, pp. 217–307.
14. Novojilov N.I. *Vymershie limnadioidei* [Extinct Limnadioidea]. Moscow, Nauka, 1970. 249 p. (In Russian)
15. Novojilov N.I. Phyllopods of the Upper Jurassic and Cretaceous of Mongolia. *Tr. Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1954, no. 49, pp. 7–124. (In Russian)
16. Novojilov N.I. *Dvustvorchatye listonogie rakoobraznye. Leaiidy* [Bivalve Phyllopod Crustaceans. Leaiidae]. Moscow, Izd. Akad. Nauk SSSR, 1956. 130 p. *Tr. Paleontol. Inst.*, vol. 61. (In Russian)
17. Novojilov N.I. About the taxonomic position of “*Estheriella lualabensis* Leriche” (Conchostraca) from the Upper Jurassic deposits of the Congo. *Geol. Byull.*, 1963, pp. 63–75. (In Russian)
18. Li G., Chen P., Wang D., Batten D.J. The spinicaudatan *Tylestheria* and biostratigraphic significance for the age of dinosaur eggs in the Upper Cretaceous Majiacun Formation, Xixia Basin, Henan Province, China. *Cretaceous Res.*, 2009, vol. 30, no. 2, pp. 477–482. doi: 10.1016/j.cretres.2008.09.002.
19. Orlova E.F., Sadovnikov G.N. Microornamentation of *Lioestheria*, *Mimoleaia*, and *Echinolimnadia* (Conchostraca) from the terminal Permian of Siberia. *Paleontol. J.*, 2006, vol. 40, no. 3, pp. 276–285. doi: 10.1134/S0031030106030075.
20. Orlova E.F., Sadovnikov G.N. Distribution and microsculpture of Limnadiidae, Falsiscidae, and Glyptoasmussiidae (Conchostraca) of the terminal Permian of Siberia. *Paleontol. J.*, 2009, vol. 43, no. 6, pp. 631–639. doi: 10.1134/S0031030109060057.

21. Teng X., Xiao J.N., Zhang Y.Z., Matsuoka A., Li G. *Nestoria sikeshuensis* (spinicaudatan), a new clam shrimp species from the Tugulu Group in Junggar Basin, northwestern China. *Sci. Rep. Niigata Univ. (Geol.)*, 2016, no. 31, pp. 75–81.
22. Hethke M., Fürsich F.T., Schneider S., Iang B. Sex determination of the Early Cretaceous clam shrimp *Eosestheria middendorffii* (Yixian Formation, China). *Lethaia*, 2017, vol. 50, no. 1, pp. 105–121. doi: 10.1111/let.12180.
23. Kobayashi T. A new Palaeogene paracenoceratoid from southern Kyushu in Japan. *Jpn. J. Geol. Geogr.*, 1954, vol. 24, pp. 181–184.
24. Webb J.A. A new Triassic *Palaeolimnadiopsis* (Crustacea: Conchostraca) from the Sydney Basin, New South Wales. *Alcheringa*, 1978, vol. 2, pp. 261–267. doi: 10.1080/03115517808527784.
25. Daday de Deés E. Monographie systématique des Phyllopodes Conchostracés. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 1915, ser. 9, vol. 20, pp. 39–330. (In French)
26. Daday de Deés E. Monographie systématique des Phyllopodes Conchostracés. II. Leptestheriidae. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 1923, ser. 10e, vol. 6, pp. 255–390. (In French)
27. Massal L. Deuxième note sur le milieu e la croissance des esthérias. *Bull. Soc. Sci. Nat. Tunis.*, 1954, vol. 7, pp. 163–181. (In French)
28. Zharinova V., Silantiev V., Scholze F., Schneider J. Permian Conchostraca from continental deposits in Eastern Europe (Volga-Kama Region): First taxonomic results. *Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting, 2017: Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources*. Bologna, Italy, Filodiritto Publ., 2018, pp. 247–254.
29. Davydov V.I., Karasev E.V., Nurgalieva N.G., Schmitz M.D., Budnikov I.V., Biakov A.S., Kuzina D.M., Silantiev V.V., Urazaeva M.N., Zharinova V.V., Zorina S.O., Gareev B., Vasilenko D.V. Climate and biotic evolution during the Permian-Triassic transition in the temperate Northern Hemisphere, Kuznetsk Basin, Siberia, Russia. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 2021, vol. 573, art. 110432, pp. 1–26. doi: 10.1016/j.palaeo.2021.110432.
30. Reible P. Die Conchostraken (Branchiopoda, Crustacea) der Germanischen Trias. *Neues Jahrb. Geol. Palaentol., Abh.*, 1962, Bd. 114, S. 169–244. (In German)
31. Davydov V.I., Zharinova V.V., Silantiev V.V. Late Permian and Early Triassic conchostracans from the Babii Kamen section (Kuznetsk coal basin). *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2019, vol. 161, no. 2, pp. 339–347. doi: 10.26907/2542-064X.2019.2.339-347.
32. Sabirova E.F., Zharinova V.V., Scholze F., Schneider J.W., Kogan I. Microsculpture study of Late Permian and Early Triassic conchostracans from the Babii Kamen section (Western Siberia). *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2019, vol. 161, no. 2, pp. 348–357. doi: 10.26907/2542-064X.2019.2.348-357.
33. Orlova E.F. Permian-Triassic conchostracan faunas from the North of Central Siberia. *Stratigr. Geol. Correl.*, 1999, vol. 7, no. 5, pp. 465–472.
34. Gosh S.C., Bhandari N., Kamath U., Shukta P.N. SEM study of fossil Conchostraca along with REE profile of Rantganj-Panchet strata vis-à-vis Permo-Triassic boundary. *XXIV Annu. Conf. of EMSI on Electron Microscopy and Allied Fields: Abstract Book*, 2001, pp. 95–96.
35. Gosh S.C. Scanning electron microscopy in palaeontological studies. *Indian J. Geol.*, 2009, vol. 79, nos. 1–4, pp. 7–21.
36. Tassi L.V., Monti M., Gallego O.F., Zavattieri A.M., Lara M.B. The first spinicaudatan (Crustacea: Diplostraca) from Permo-Triassic continental sequences of South America and its palaeoecological context. *Alcheringa*, 2013, vol. 37, no. 2, pp. 189–201. doi: 10.1080/03115518.2013.736793.
37. Mezzalira S. Contribuição ao conhecimento da estratigrafia e paleontologia do arenito Baurú. *Bol. Inst. Geogr. Geol.*, 1974, vol. 51, pp. 1–163. (In Portuguese)
38. Carbonaro F.A., Rohn R., Ghilardi R.P. Conchostráceos *Palaeolimnadiopsis* (Spinicaudata, Crustacea) do Grupo Bauru (Cretáceo Superior, bacia Bauru): Taxonomia, Paleoecologia e Paleobiogeografia. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 2013, vol. 16, no. 2, pp. 283–296. doi: 10.4072/rbp.2013.2.09. (In Portuguese)
39. Shen Y.B. Review of the classification of the Family Afrograptidae (Crustacea: Conchostraca). *Acta Palaeontol. Sin.*, 2003, vol. 42, no. 4, pp. 590–597.

40. Gallego O.F. First record of the family Palaeolimnadiopseidae Defretin-Le Franc, 1965 (Crustacea–Conchostraca) in the Triassic of Argentina. *J. South Am. Earth Sci.*, 2005, vol. 18, pp. 223–231. doi: 10.1016/j.jsames.2004.10.002.
41. Orlova E.P. New data of the conchostracans *Rohdendorffium* and *Bipemphigus* from the Permian–Triassic volcanic deposits of the Tunguska Syncline. *Paleontol. J.*, 1990, vol. 24, no. 2, pp. 29–38.
42. Novojilov N.I. *Recueil D'Articles sur les Phylloporodes Conchostraces*. Moscow, Nauka, 1950. 128 p. (In French)
43. Liao H., Shen Y., Huang D. Serrated microstructures on carapaces of *Eosestheria* (Branchiopoda: Diplostraca) in the Early Cretaceous Jehol Biota and discussion on the taxonomic value of these structures. *Cretaceous Res.*, 2019, vol. 95, pp. 310–317. doi: 10.1016/j.cretres.2018.11.023.
44. Shen Y.-B. Classification and evolution of family Palaeolimnadiopseidae (Conchostraca). *Sci. Sin., Ser. B*, 1985, vol. 28, no. 8, pp. 888–894.
45. Ferreira-Oliveira L.G., Rohn R. Conchostráceos com Linhas de Crescimento Recurvadas Junto à Margem Dorsal (Famílias Palaeolimnadiopseidae e Perilimnadiidae) da Formação Rio do Rasto, Permiano Superior, Bacia do Paraná, Brasil. *Geol. USP Sér. Cient., São Paulo*, 2008, vol. 8, no. 1, pp. 41–52. (In Portuguese)
46. Lyutkevich E.M. About some Phylloporoda of the USSR. *Ezheg. Vseross. Paleontol. O-va*, 1938, vol. 11, pp. 59–70. (In Russian)
47. Chu D., Tong J., Benton M.G., Yu J., Huang Y. The conchostracan fauna from the Kayitou Formation of western Guizhou, China. *Acta Palaeontol. Sin.*, 2013, vol. 52, no. 3, pp. 265–280.
48. Chu D., Tong J., Benton M.G., Yu J., Huang Y. Mixed continental-marine biotas following the Permian–Triassic mass extinction in South and North China. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 2019, vol. 519, pp. 95–107. doi: 10.1016/j.palaeo.2017.10.028.
49. Liao H.-Y., Shen Y.B., Huang D.-Y. Conchostracans of the Middle–Late Jurassic Daohugou and Linglongta beds in NE China. *Palaeoworld*, 2017, vol. 26, no. 2, pp. 317–330. doi: 10.1016/j.palwor.2016.11.001.

Для цитирования: Жаринова В.В., Силантьев В.В. Изменение орнаментации раковин конхострак (Phylloporoda, Spinicaudata) на рубеже перми и триаса: примеры из Восточной Европы, Кузнецкого бассейна и Верхоянья // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2022. – Т. 164, кн. 4. – С. 606–632. – doi: 10.26907/2542-064X.2022.4.606-632.

For citation: Zharinova V.V., Silantiev V.V. Changes in the shell ornamentation of conchostracans (Phylloporoda, Spinicaudata) at the Permian–Triassic boundary: Case studies from Eastern Europe, Kuznetsk basin, and Verkhoyansk Region. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennyye Nauki*, 2022, vol. 164, no. 4, pp. 606–632. doi: 10.26907/2542-064X.2022.4.606-632. (In Russian)