

УДК 564.171:551.736.1(571)

РЕВИЗИЯ ПОЗДНЕПЕРМСКОГО РОДА НЕМОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ *Verneuilunio* Starobogatov, 1987

М.Н. Уразаева, В.В. Силантьев, Р.Р. Усманова

Аннотация

Род *Verneuilunio* (типовой вид *Naiadites verneuli*) был выделен из рода *Palaeonodonta* Amalitzky на основании различий в строении замочного края раковин, установленных по литературным данным. Оба рода были включены в семейство Palaeonodontidae, считавшееся автором рода субъективным синонимом семейства Palaeomutelidae. Ревизия коллекции В.П. Амалицкого, проведенная авторами, показала, что первоначальный диагноз рода содержит ряд неточностей, затрудняющих его идентификацию и отнесение к более высокому таксонам. В статье приведен уточненный диагноз рода *Verneuilunio* и подробное описание его типового вида. На основании наличия дупливинкулярного слегка амфидетного лигамента род *Verneuilunio* отнесен к семейству Naiaditidae. По этому признаку данный род резко отличается от встречающихся совместно с ним других униоподобных родов позднепермских неморских двустворчатых моллюсков: *Palaeomutela*, *Palaeonodonta*, *Oligodontella*, *Opokiella*. Наибольшее внешнее сходство *Verneuilunio* отмечено с «атипичными» *Anthraconaia* Trueman et Weir, характеризующимися униоподобными очертаниями и широко распространенными в позднем карбоне. Статистическая обработка биометрических параметров *Verneuilunio verneuli* и наиболее сходного с ним по внешним очертаниям вида *A. pruvosti* выявила статистически значимые различия в степени удлиненности заднего конца раковины. По имеющимся в настоящее время данным географический ареал *Verneuilunio* ограничен центральной частью Восточно-Европейской платформы, а стратиграфический интервал его распространения отвечает нижнему подъярису северодвинского яруса.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, пермская система, стратиграфия, систематика.

Введение

Род *Verneuilunio* Starobogatov, 1987 был формально выделен из рода *Palaeonodonta* Amalitzky, 1895 [1] в обзорной статье, посвященной ревизии систематики неморских двустворчатых моллюсков позднего палеозоя [2]. Типовым видом рода был выбран *Naiadites verneuli* Amalitzky, 1892, распространенный в позднепермских отложениях Окско-Волжского бассейна и обозначенный в первоначальных публикациях [3, 4] одним из типовых видов *Naiadites* Dawson, 1860 emend. Amalitzky, 1892 (= *Palaeonodonta* Amalitzky, 1895). Оба рода были включены в семейство Palaeonodontidae Modell, 1964 [5], считавшееся авторами цитированной статьи [2] субъективным синонимом семейства Palaeomutelidae Lahusen, 1897 (= Palaeomutelidae Weir, 1969).

Выделение рода *Verneuilunio* Starobogatov, 1987 было основано только на тексте и иллюстрациях В.П. Амалицкого [3, 4] без переизучения коллекционного

материала. В связи с этим диагноз рода является весьма схематичным [2] и содержит ряд неточностей, затрудняющих его идентификацию и отнесение к более высоким таксонам современной классификации двустворчатых моллюсков [6].

Цель настоящей работы заключается в уточнении диагноза рода *Verneuilunio* и выявлении признаков, отличающих его от других внешне сходных родов позднепалеозойских неморских двустворчатых моллюсков, в уточнении его стратиграфического и географического распространения. Работа основана на ревизии коллекции В.П. Амалицкого [3, 4], проведенной нами в 2011–2014 гг., а также на изучение новых коллекций из позднепермских отложений Двинско-Мезенского бассейна.

Материал

При подготовке работы использована монографическая коллекция В.П. Амалицкого (Палеонтолого-стратиграфический музей кафедры динамической и исторической геологии Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ, кол. № 11)), включающая эталонный материал *Naiadites verneuili* Amalitzky, 1892 – типового вида рода *Verneuilunio*. В качестве сравнительного материала использовались коллекции А.К. Гусева (Геологический музей Казанского федерального университета (КФУ), кол. № 30), М.А. Плотникова (Институт геологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, кол. № 299), а также новая коллекция, собранная В.К. Голубевым (Палеонтологический институт РАН, г. Москва) и авторами статьи в 2011–2014 гг. из позднепермских отложений Двинско-Мезенского бассейна (КФУ, кол. № 36).

Большинство экземпляров *Verneuilunio* представлено отдельными (разобщенными) створками раковин, первичное вещество которых замещено вторичным кальцитом (размер зерен от 0.05 до 0.1 мм). Перекристаллизация не повредила ни внешнюю скульптуру раковины, представленную линиями роста, ни отпечатки мускулов на внутренней поверхности створок, ни тончайшие бороздки, расположенные на верхнем крае раковины.

Геологическое положение

Все типовые экземпляры *Verneuilunio verneuili* [3, 4] происходят из верхнепермских отложений Центральной части Восточно-Европейской платформы, стратотипической территории развития пермской системы. Обнажения, из которых происходят типовые экземпляры, расположены в пределах Нижегородской области (рис. 1). Из-за образования в 1957 г. Горьковского водохранилища обнажение у села Катунки оказалось утраченным.

Местонахождения *Verneuilunio verneuili* [3, 4] приурочены к нижней половине северодвинского яруса Общей стратиграфической шкалы России (рис. 2). По современным представлениям этот стратиграфический интервал соответствует нижней части яруса Caripatian Международной хроностратиграфической шкалы [7, 8].

Совместно с *Verneuilunio verneuili* [3, 4] встречаются виды рода *Palaeomutela* Amalitzky, 1892, характерные для начала северодвинского времени: *P. ulemensis* (Gusev), *P. marposadica* (Gusev), *P. verneuili* Amalitzky, 1892, *P. subparallela* Amalitzky, 1892, *P. solenoides* Amalitzky, 1892 [9].

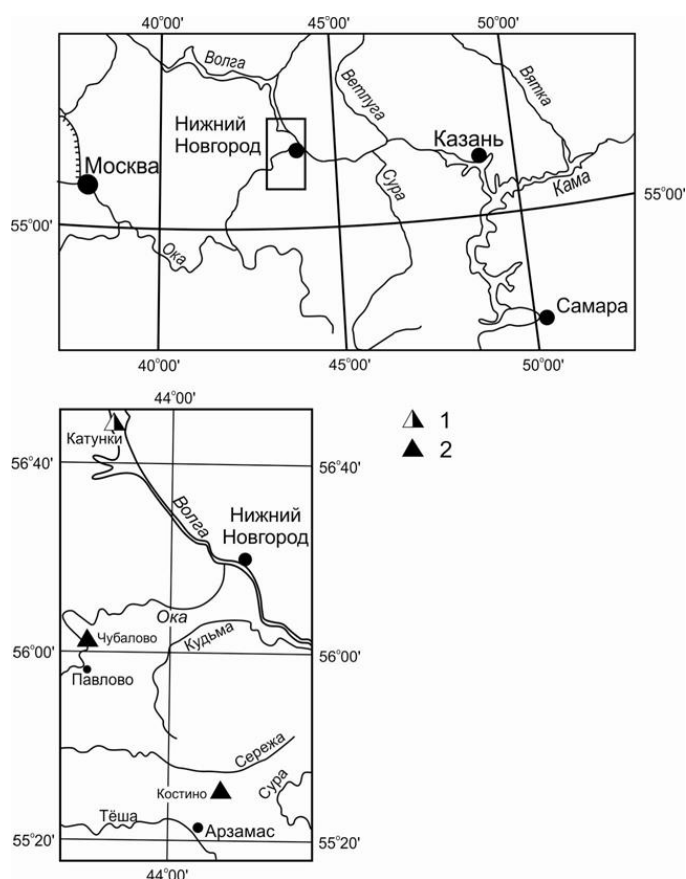


Рис. 1. Типовой район распространения *Verneuilunio verneuli* [3] и типовые местонахождения: 1 – утраченные; 2 – существующие

Методы исследования

В работе использованы стандартные обозначения морфологических элементов раковины двустворчатых моллюсков [10]. В ходе исследования стандартные биометрические параметры (H – высота, L – длина) измерялись на разных стадиях роста раковины: H_1 , L_1 , H_2 , L_2 и т. д. (рис. 3). Одновременно для каждой стадии роста раковины рассчитывалась величина отношения высоты раковины к ее длине (H/L). Аналогичным образом определялось отношение длины заднего края раковины (L_{pe}) к длине задневерхнего края (L_{pdm}) (рис. 3). По характеру изменения величины H/L в зависимости от роста раковин делался вывод о равномерности их роста, а величина отношения L_{pe}/L_{pdm} служила параметром, по которому судили об удлинненности заднего края раковины.

Статистическая обработка данных проводилась с использованием программного обеспечения Microsoft Office Excel. Рассчитывались средние значения (M), стандартные отклонения (σ) и стандартные ошибки средних (σ_n). Сравнительный анализ проводился с использованием критерия Стьюдента для выборок с нормальным распределением. Различия считались значимыми при значении критерия Стьюдента $p < 0.05$.

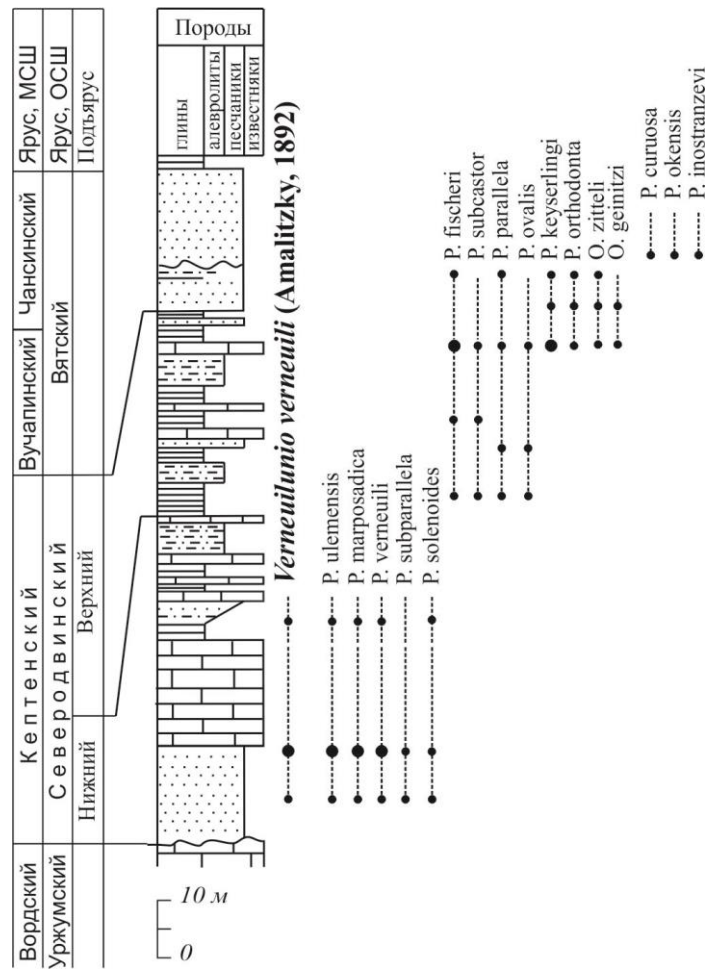


Рис. 2. Стратиграфическое положение *Verneuilunio verneuili* (Amalitzky, 1892) в сводном разрезе Нижегородской области

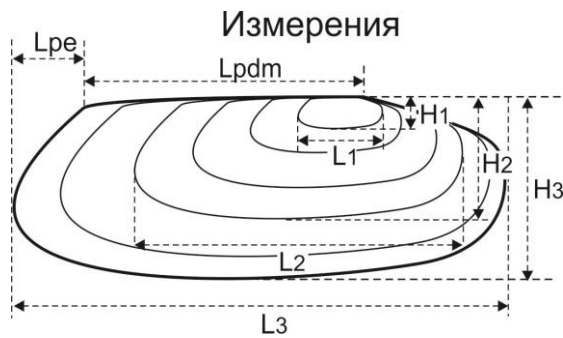


Рис. 3. Стандартные биометрические параметры раковин неморских двустворчатых моллюсков: L1, L2, L3 – длина раковины на разных стадиях роста; H1, H2, H3 – ширина раковины на разных стадиях роста; Lpdm – длина задней ветви замочного края; Lpe – длина заднего конца раковины

Минералогический состав раковинного вещества определялся рентгенографическим методом на кафедре минералогии и литологии Казанского федерального университета.

Систематическая часть

Согласно современной систематике двустворчатых моллюсков [6] и их позднепалеозойских неморских представителей [11], род *Verneuilunio* может быть отнесен к семейству Naiaditidae Scarlato et Starobogotov, 1979 (= non-marine and brackish water Myalinidae [12]). Семейство объединяет роды *Naiadites* Dawson, 1860 (C₁-C₂) и *Anthraconaia* Trueman et Weir, 1946 (C₂-P₁), характеризующиеся беззубым верхним краем и дупливинкулярным слегка амфидетным лигаментом. К семейству отнесены также роды *Anthraconauta* Pruvost, 1930 (C₂-P₁), *Curvirimula* Weir, 1960 (C₂), *Quasianthraconauta* Betekhtina in Betekhtina et Tokareva, 1988 (C₁), строение замка и лигамента которых неизвестно.

Класс Bivalvia Linnaeus, 1758

Подкласс Autobranchia Grobben, 1894

Инфракласс Pteriomorpha Beurlen, 1944

Надсемейство Prokopievskioidea H. Vokes, 1967

Семейство Naiaditidae Scarlato et Starobogotov, 1979

Род *Verneuilunio* Starobogotov, 1987 in Betekhtina, Starobogotov et Jatsuk, 1987

Verneuilunio: Starobogotov, 1987 in Betekhtina, Starobogotov et Jatsuk, 1987, p. 42.

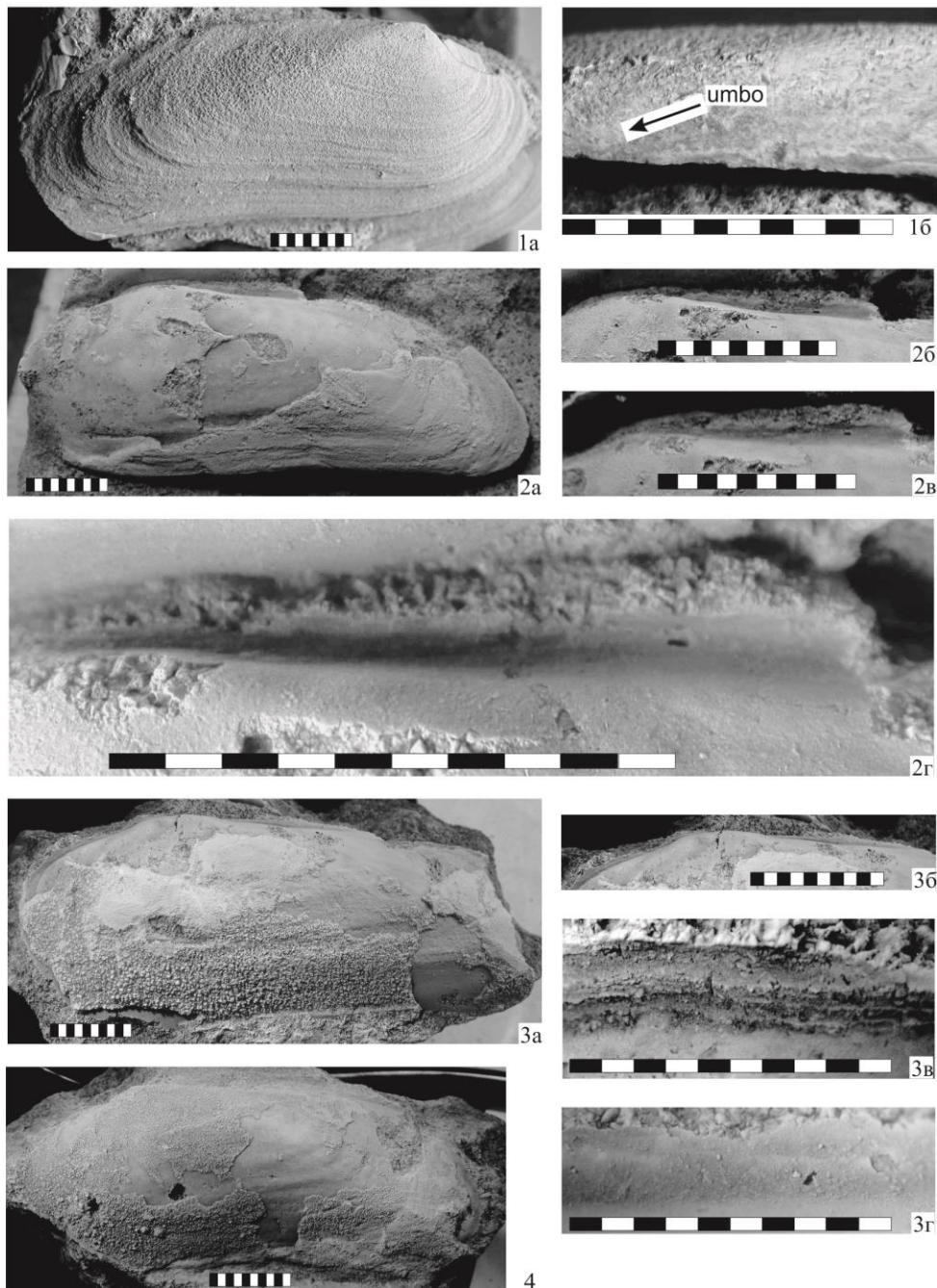
Типовой вид. *Naiadites verneuili* Amalitzky, 1892; верхняя пермь, северодвинский ярус Восточно-Европейской платформы, табл. I, фиг. 1–4.

Диагноз. Раковины от средних до крупных размеров, униовидные (овально-прямоугольные), удлинённые, сужающиеся к заднему концу, равностворчатые, неравносторонние, беззубые; лигамент дупливинкулярный, слегка амфидетный; узкие бороздки лигаментной площадки, хорошо выражены на передней ветви замочного края и едва различимы на задней ветви замочного края. Мантийная линия цельная. Отпечаток переднего аддуктора крупный, угловато-овальный; отпечаток переднего ножного ретрактора округлый, расположен позади вершины аддуктора. Места прикрепления переднего ножного протрактора образуют серию (цепь) отпечатков, расположенную позади аддуктора. Скульптура в виде тонких дихотомирующих линий нарастания и более грубых складок роста.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Род *Verneuilunio* отличается от родов *Naiadites*, *Anthraconauta*, *Curvirimula*, *Quasianthraconauta*, характеризующихся треугольными очертаниями, униовидной удлинённой формой раковины. От рода *Anthraconaia*, большинство видов которого имеют раковину с расширяющимся задним концом, отличается удлинённой сужающейся к заднему концу раковинной, хорошо выраженными лигаментными бороздками на передней части замочного края и еле различимыми впечатлениями лигаментных бороздок на задней части замочного края. От родов *Palaeomutela* Amalitzky, 1892 s.l. и *Palaeonodonta* Amalitzky, 1895 s.str.,

Табл. I



Объяснения: Фиг. 1–4. *Verneuilunio verneuili* (Amalitzky, 1892): 1 – лектотип [13, p. 176], экз. 11/136, кол. В.П. Амалицкого, С.-Петерб. ун-т [3, p. 111, Pl. I, fig. 28; 4, p. 187, Pl. XIX, fig. 28]: 1a – правая створка, общий вид (x 2); 1б – вид сверху на макушку и верхний (замочный) край; видны сколы замочного края позади макушки (x 6); 2 – экз. 11/137, кол. В.П. Амалицкого, С.-Петерб. ун-т [3, p. 111, Pl. I, fig. 29; 4, p. 187, Pl. XIX, fig. 29]: 2a – левая створка внутреннего ядра с частично сохранившейся перекристаллизованной раковиной (x 2); 2б – вид сверху на отпечаток задней части замочного края; тонкие бороздки, параллельные замочному краю, различимы на поверхности отпечатка (x 3.7); 2в – то же, под углом, увели-

чивающим обзор отпечатка замочной площадки (x 4); 2г – увеличенный фрагмент задней части замочного края; тончайшие бороздки, субпараллельные замочному краю, различимы на поверхности отпечатка (x 12); 3 – экз. 11/136-11-2, кол. В.П. Амалицкого, С.-Петербург. ун-т; 3а – левая створка внутреннего ядра с частично сохранившейся перекристаллизованной раковиной (x 2); 3б – вид сверху на верхнюю часть ядра с сохранившимся отпечатком верхнего края раковины (x 2.5); 3в – увеличенный фрагмент передней части замочного края; тончайшие бороздки в количестве трех-четырех, параллельные замочному краю, различимы на поверхности отпечатка (x 12); 3г – увеличенный фрагмент задней части замочного края; еле различимые впечатления, субпараллельные замочному краю, различимы на поверхности отпечатка (x 12); 4 – экз. 11/136-11-1, кол. В.П. Амалицкого, С.-Петербург. ун-т; левая створка внутреннего ядра с частично сохранившейся перекристаллизованной раковиной (x 1.5); р. Волга, с. Катунки, Нижегородская область, 70 км северо-западнее г. Нижний Новгород; поздняя пермь.

Масштабная линейка 1 см.

с представителями которых часто встречается совместно, род *Verneuilunio* отличается беззубым замочным краем, дупливинкулярным лигаментом, крупным удаленным от переднего конца раковины отпечатком переднего аддуктора и хорошо выраженной серией (цепью) отпечатков переднего ножного протрактора. В качестве отличительного признака можно также добавить, что первичное вещество раковины у *Verneuilunio* замещено кристаллическим кальцитом, в то время как у *Palaeomutela* оно либо представлено первичным арагонитом, либо замещено пелитовым кальцитом [14].

Замечания. Микроструктура достоверно неизвестна; первичное вещество раковин изученных экземпляров замещено вторичным кристаллическим кальцитом. Имеется вероятность, что самые задние отпечатки в серии (цепи) отпечатков переднего ножного протрактора в реальности могут представлять собой отпечатки прикрепления ктенидия (устн. коммент. Дж. Картера (J.G. Carter), Университет Северной Каролины в Чапел-Хилл, США).

Вид *Verneuilunio verneuili* (Amalitzky, 1892)

Naiadites verneuili: Amalitzky, 1892a, p. 111; Amalitzky, 1892b, p. 187.

Naiadites bicarinata (Keyserling): Amalitzky, 1892a, p. 115; Amalitzky, 1892b, p. 191.

Anthraconaia verneuili: Gusev, 1990, p. 176 non *Anthracomya* (= *Anthraconaia*) *verneuili* Tschernyshev [15, p. 41].

Лектотип [13, p. 176]. Санкт-Петербургский университет, коллекция В.П. Амалицкого, экз. № 11/136, табл. I, фиг. 1 [3, с. 111, Табл. I, фиг. 28; 4, p. 187, Pl. XIX, fig. 28]; местонахождение Катунки, Нижегородская область; северодвинский ярус.

Описание (табл. I, фиг. 1–4). Длина раковин варьирует от 10 до 65 мм; составляя в среднем 40 мм. Передний край раковины широко округлен, замочный край прямой, верхнезадний край скошен и оттянут вниз, нижний край вогнутый. Раковины сужаются к заднему концу. Лигамент дупливинкулярный, слегка амфидетный, располагается в очень узких бороздках лигаментной площадки, которые наиболее отчетливо выражены на передней ветви замочного края и еле заметны на задней ветви замочного края. Отпечаток переднего аддуктора крупный, угловато-овальный, располагается на расстоянии равном своей длине

Табл. 1

Величины стандартных параметров *Verneuilunio verneuli* (Amalitzky) и их сравнение со стандартными параметрами *Anthraconaia pruvosti* (Tschernyshev)

Стандартные биометрические параметры	<i>Anthraconaia pruvosti</i> (n = 20)		<i>Verneuilunio verneuli</i> (n = 20)		p
	M ± σ	σ _n	M ± σ	σ _n	
Длина, мм	9.86 ± 4.55	1.02	40.53 ± 15.04	3.36	< 0.001
Ширина, мм	4.00 ± 1.50	0.34	16.60 ± 5.57	1.24	> 0.02
Длина верхнезаднего края раковины (Lpdm), мм	6.03 ± 2.64	0.66	16.75 ± 8.49	2.12	> 0.05
Длина заднего конца раковины (Lpe), мм	2.04 ± 0.78	0.20	9.88 ± 3.27	0.82	> 0.02
Отношение ширины к длине (H/L)	0.42 ± 0.05	0.01	0.42 ± 0.03	0.01	> 0.05
Отношение длины заднего конца раковины к длине ее верхнезаднего края (Lpe/Lpdm)	0.40 ± 0.21	0.05	0.67 ± 0.20	0.05	< 0.01

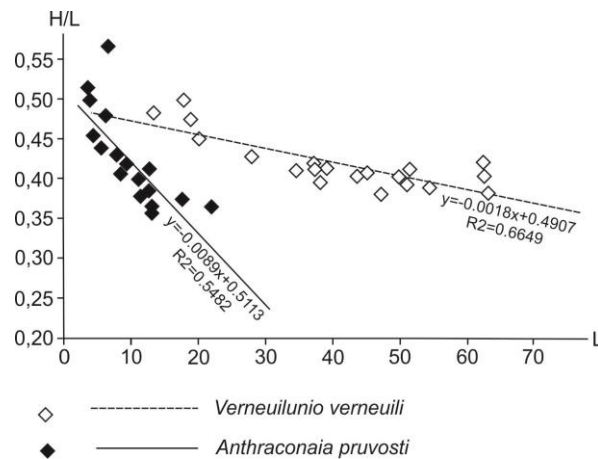


Рис. 4. График зависимости отношения H/L от длины раковины у позднепермских неморских двустворок *Verneuilunio verneuli* (Amalitzky) и позднекаменноугольных неморских двустворок *Anthraconaia pruvosti* (Tschernyshev)

от переднего края; в верхней части ограничен невысоким упором или валиком внутренней поверхности створки. Отпечаток переднего ножного ретрактора округлой формы, расположен позади вершины аддуктора. Места прикрепления переднего ножного протрактора образуют серию (цепь) отпечатков, обладающую в целом изогнутой формой и расположенную позади аддуктора.

Измерения. Величины стандартных параметров *Verneuilunio verneuli* приведены в правой части табл. 1. График зависимости отношения H/L от длины раковины приведен на рис. 4.

По мере роста раковин *Verneuilunio verneuli* отношение H/L уменьшается от 0.50 до 0.38, что свидетельствует о неравномерном росте раковины моллюска и о том, что на более зрелых стадиях раковина становится более длинной и узкой.

Сравнение. Беззубый замочный край и дупливинкулярный лигамент сближает позднепермский род *Verneuilunio* с каменноугольным родом *Anthraconaia*. Указанные выше различия в степени выраженности лигаментных бороздок и характер их проявления на разных ветвях замочного края могут показаться несущественными. К тому же данные признаки часто не доступны из-за плохой сохранности материала. В этом случае отличительные признаки следует искать во внешней форме раковин. Действительно, род *Verneuilunio* и его типовой вид *Verneuilunio verneuili* отличаются от большинства типичных видов рода *Anthraconaia*, обладающих раковинами с расширяющимся задним концом, удлиненной сужающейся к заднему концу раковинной.

Тем интереснее сравнить *Verneuilunio verneuili* с «нетипичными» антракозиидоподобными морфотипами *Anthraconaia*, обособленными в группу *A. pringlei* [16, p. 71–72; 17]. «Нетипичные» антракозиидоподобные морфотипы *Anthraconaia* характеризуются трапециевидными раковинами, с субпараллельным расположением верхнего и нижнего краев, последний из которых иногда является вогнутым. Стратиграфически эти формы распространены намного шире, чем типичные представители рода. Сосуществуя параллельно с типичными *Anthraconaia* в Вестфальских отложениях Великобритании, Северной Европы и Донецкого бассейна, они проходят вверх по разрезу в стефанские (Stephanian) отложения [17, 18] и далее в отложения нижнего Красного лежня (Lower Rotliegend = “Autenian”) [19]. Известны они также из Monongahela Series и Dunkard Group (верхний карбон – нижняя пермь) восточной части Северной Америки [20, 21]. Для сравнения выбран вид *Anthraconaia pruvosti* [15], распространенный в верхнем карбоне Донецкого бассейна [15] и Британии и обладающий сходством с *A. pringlei* Dix et Trueman, 1931 [18, p. 406] – эталоном «нетипичных» антракозиидоподобных морфотипов *Anthraconaia*. По внешней форме вид *Anthraconaia pruvosti* более всего напоминает *Verneuilunio verneuili* и, так же как и последний, характеризуется униовидной формой раковины, вогнутым нижним краем, оттянутым задним концом и иногда сужающейся назад раковинной [15, с. 40, Табл. 4, фиг. 69; 18, p. 403, Pl. XLV, figs. 1, 2, 8, 11, 14].

Стандартные параметры *Anthraconaia pruvosti* приведены в левой части табл. 1. График зависимости отношения Н/Л от длины раковины представлен на рис. 4.

Анализ значений биометрических параметров показал, что оба вида характеризуются неравномерным (аллометрическим) ростом раковины. У вида *Anthraconaia pruvosti* значения отношения Н/Л уменьшаются от 0.57 до 0.36 по мере роста (увеличения длины) раковины, то есть, так же как и раковина *Verneuilunio verneuili*, раковина данного вида на более зрелых стадиях роста становится более длинной и узкой. По данному признаку отличить рассматриваемые виды невозможно ($p > 0.05$).

Различие между этими видами установлено по признаку «удлиненности заднего конца раковины», который можно выразить через отношение длины заднего конца раковины к длине ее верхнезаднего края (L_{pe}/L_{pdm}). По сравнению с раковинами *Anthraconaia pruvosti* ($L_{pe}/L_{pdm} = 0.40$) раковины *Verneuilunio verneuili* обладают более вытянутым задним концом раковины ($L_{pe}/L_{pdm} = 0.67$), и это различие является статистически значимым ($p < 0.01$) (табл. 1).

Интересно также отметить тот факт, что длина раковин *Verneuilunio verneuili* в четыре раза (в среднем) превышает длину раковин *Anthraconaia pruvosti*, и различие данных видов по этому признаку также является статистически значимым ($p < 0.001$).

Замечания. Первоначально вид *Naiadites verneuili* Amalitzky, 1892, обозначенный впоследствии типовым видом рода *Verneuilunio* (Старобогатов, 1987 в Бетехтина и др., 1987), был выбран В.П. Амалицким [3, 4] в качестве одного из типовых видов рода *Naiadites* emend Amalitzky, 1892 non *Naiadites* Dawson, 1860. Позднее для рода *Naiadites* emend Amalitzky, 1892 non *Naiadites* Dawson, 1860 автором было предложено название *Palaeonodonta* Amalitzky, 1895 [1] с типовым видом *Unio castor* Eichwald, 1860 [22].

Основываясь на характере лигамента, располагающегося в узких бороздках ('striae') лигаментной площадки, Дж. Вейр [17, p. 329; 23] исключил группу *Naiadites verneuili* из рода *Palaeonodonta*, обладающего опистодетным лигаментом, отметив, что строение замочного края у этого вида «может быть интерпретировано как чрезвычайно суженная лигаментная площадка дупливинкулярного типа» [23, p. 406]. В 1987 г. И.Я. Старобогатов установил род *Verneuilunio* Starobogatov, 1987 in Betekhtina Starobogatov, Jatsuk, 1987, обозначив в качестве типового вида *Naiadites verneuili* Amalitzky, 1892 и дав следующий схематичный диагноз [2, с. 40]: «раковина крупная прямоугольная с почти параллельными спинным и брюшным краями, мало вздутая; замочный край с продольными валиками, сходящимися у макушки; отпечатки аддукторов и pedalных мускулов резко обособлены». Данный диагноз был основан на иллюстрациях *Naiadites verneuili* из работ В.П. Амалицкого [3, табл. I, фиг. 28–30; 4, Pl. XIX, fig. 28–30]. Действительно, на увеличенных изображениях замочного края, приведенных В.П. Амалицким [3, табл. I, фиг. 30; 4, Pl. XIX, fig. 30], можно видеть, что передняя и задняя ветви замочного края экз. 11/136 обладают валиками, напоминающими латеральные зубные пластины гетеродонтного замка. Изучение этого экземпляра (табл. I, фиг. 1а, 1б) показало, что замочный край у него является сломанным и продольные валики на нем не наблюдаются. Отсутствие валиков установлено и у других типовых экземпляров *Naiadites verneuili*; у них зафиксировано лишь наличие узких бороздок дупливинкулярного лигамента, едва заметных на задней ветви и отчетливых на передней ветви замочного края.

А.К. Гусев [13, с. 176] отнес вид *Naiadites verneuili* Amalitzky, 1892 к роду *Anthraconaia* Trueman et Weir, 1946. При этом лигаментные бороздки дупливинкулярного лигамента *Anthraconaia* были ошибочно интерпретированы им как «зубы схизодонтного (гетеродонтного) замка» [13, с. 158]. Одновременно к роду *Anthraconaia* А.К. Гусев [13] отнес некоторые раковины *Palaeomutela* с абрадированным замочным краем, но с сохранившейся лигаментной бороздкой [24]. Это дало ему основание внести в диагноз *Anthraconaia* Trueman et Weir, 1946 признак «лигамент наружный опистодетный» [13, с. 158], что является неверным и противоречит диагнозу рода *Anthraconaia* [25, p. xv; 17, p. 321].

Экземпляры из коллекции В.П. Амалицкого [3, 4], обозначенные им под наименованием *Naiadites bicarinata* (Keyserling), происходят из одних и тех же местонахождений, что и *Verneuilunio verneuili*, и представляют собой, вероятно, раковины более молодых (и соответственно более мелких) особей этого вида.

Материал. Девять экземпляров разной степени сохранности из местонахождений Катунки, Костино, Чубалово; Нижегородская область; верхняя пермь, северодвинский ярус Восточно-Европейской платформы (Санкт-Петербургский университет, коллекция № 11 В.П. Амалитцкого, экз. № 136, 136-11-1, 136-11-2, 136-11-3, 136-11-4, 137, 138, 139, 140). Местонахождение Катунки уничтожено в результате создания на р. Волге в 1957 г. Горьковского водохранилища.

Заключение

Уточненный диагноз *Verneuilunio* и его типового вида позволит в последующем уточнить видовой состав рода, расширить его географический ареал и стратиграфический интервал распространения. В настоящее время ареал *Verneuilunio* ограничен центральной частью Восточно-Европейской платформы, а стратиграфический интервал его распространения – нижним подъярусом северодвинского яруса (= нижней части яруса Caritanian).

Род *Verneuilunio* (типовой вид *Naiadites verneuli* Amalitzky, 1892) резко отличается от других униоподобных позднепермских родов неморских двустворчатых моллюсков Восточно-Европейской платформы (*Palaeomutela* Amalitzky, 1892, *Palaeanodonta* Amalitzky, 1895, *Oligodontella* Gusev, 1963, *Opokiella* Plotnikov, 1949) дупливинкулярным слегка амфидетным лигаментом. Все остальные перечисленные выше роды обладают внешним опистодетным паравинкулярным лигаментом. Это указывает на криптогенный характер *Verneuilunio* и на отсутствие его генетической связи с представителями неморских двустворчатых моллюсков, населявших континентальные бассейны Восточно-Европейской платформы в ранней и средней перми.

По строению лигамента *Verneuilunio* относится к семейству Naiaditidae Scarlato et Starobogatov, 1979. Среди родов этого семейства *Verneuilunio* внешне сходен с родом *Anthraconaia* Trueman et Weir, широко распространенным в позднем карбоне (Westphalian) Северной Америки и Европы. Наибольшее внешнее сходство раковин *Verneuilunio* отмечается с раковинами «атипичных» *Anthraconaia*, характеризующихся антракозиидоподобными или униоподобными очертаниями [17, p. 329].

Статистическая обработка биометрических параметров *Verneuilunio verneuli* Amalitzky, 1892 и наиболее внешне сходного с ним из «атипичных» *Anthraconaia* вида *A. pruvosti* [15] выявила статистически значимые ($p < 0.01$) различия в степени удлиненности заднего конца раковины. Задний конец раковины у вида *Verneuilunio verneuli* является более вытянутым, нежели задний конец раковины у вида *Anthraconaia pruvosti*. Это различие, с одной стороны, может иметь генетическую природу, а с другой – может быть связано с этолого-трофическими особенностями сравниваемых родов и видов [10].

В любом случае прямое генетическое родство *Anthraconaia* и *Verneuilunio* является маловероятным, так как между последними представителями *Anthraconaia* (начало ассельского века, 298 млн лет) и первыми достоверными представителями *Verneuilunio* (начало северодвинского века (= Caritanian), 265 млн лет) располагается временной промежуток длительность не менее 33 млн лет. На протяжении этого времени в геологической летописи не зафиксировано никаких

промежуточных форм неморских двустворок, которые бы подтверждали эволюцию *Verneuilunio* от *Anthraconaia*.

Можно предположить, что появление *Verneuilunio* в поздней перми Восточно-Европейской платформы является результатом вселения морских двустворчатых моллюсков в континентальные водоемы, располагавшиеся на северной периферии платформы. Не исключено, что морские предки *Verneuilunio*, так же как и морские предки *Anthraconaia*, вселившиеся в начале позднего карбона (Westphalian) в паралические бассейны Северной Америки и Европы, принадлежали к единой генетической группе морских эвригалинных двустворчатых моллюсков. Более точно определить систематическую принадлежность предков *Verneuilunio* и *Anthraconaia* в настоящее время не представляется возможным. Тем не менее присутствие в разрезе представителей *Verneuilunio* опосредованно может указывать на существование в начале северодвинского времени связи континентальных бассейнов Восточно-Европейской платформы с Мировым океаном.

Авторы выражают благодарность А.В. Лопатину, Е.А. Жегалло и С.В. Попову (ПИН РАН, г. Москва) за предоставленную возможность работы в Кабинете приборной аналитики ПИН РАН и консультации при определении микроструктуры раковин, Дж. Картеру (Университет Северной Каролины в Чапел-Хилл, США) за ценные замечания, повысившие качество рукописи.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 13-05-00642).

Литература

1. *Amalitzky W.* A Comparison of the Permian freshwater Lamellibranchiata from Russia with those from the Karoo System of South Africa // *Quart. J. Geol. Soc.* – 1895. – V. 51, No 1–4. – P. 337–351.
2. *Бетехтина О.А., Старобогатов Я.И., Яцук Н.Е.* Некоторые вопросы номенклатуры и систематики позднепалеозойских неморских двустворчатых моллюсков // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. – М.: Наука, 1987. – С. 37–49.
3. *Амалицкий В.П.* Материалы к познанию фауны пермской системы России. 1. Мергелисто-песчаные породы Окско-Волжского бассейна // *Изв. Варшав. ун-та.* – 1892. – № 2–5, 7–8. – С. 1–150.
4. *Amalitzky W.* Über die Anthracosien der Permformation Russlands // *Palaeontographica.* – 1892. – Bd. 39, H. 4–6. – S. 125–214.
5. *Modell H.* Das natürliche System der Najaden. 3 // *Archiv für Molluskenkunde.* – 1964. – Bd. 93, H. 3–4. – P. 71–129.
6. *Carter J.G., Altaba C.R., Anderson L.C., Araujo R., Biakov A.S., Bogan A.E., Campbell D.C., Campbell M., Jin-hua C., Cope J. C.W., Delvene G., Dijkstra H.H., Zong-jie F., Gardner R.N., Gavrilova V.A., Goncharova I.A., Harries P.J., Hartman J.H., Hautmann M., Hoeh W.R., Hylleberg J., Bao-yu J., Johnston P., Kirkendale L., Kleemann K., Koppka J., Kříž J., Machado D., Malchus N., Márquez-Aliaga A., Masse J.-P., McRoberts C., Middelfart P.U., Mitchell S., Neveeskaja L.A., Özer S., Pojeta J. Jr., Polubotko I.V., Pons J.M., Popov S., Sánchez T., Sartori A.F., Scott R.W., Sey I.I., Signorelli J.H., Silantiev V.V., Skelton P.W., Steuber T., Waterhouse J.B., Yancey T.* A Synoptical Classification of the Bivalvia (Mollusca) // *Paleontol. Contrib. Univ. Kansas.* – 2011. – No 4. – P. 1–47.

7. *Golubev V.K., Silantiev V.V., Balabanov Y.P., Kotlyar G.V., Minikh A.V., Molostovskaya I.I.* The Permian sequence of Russian Plate as a global standard of the continental Middle-Upper Permian // Proc. Kazan Golovkinsky Strat. Meeting. – 2014. – P. 39–40.
8. *Kotlyar G.V., Golubev V.K., Silantiev V.V.* General stratigraphic scale of the Permian marine-continental and continental formations of the East European Platform // Proc. Kazan Golovkinsky Strat. Meeting. – 2014. – P. 49–51.
9. *Silantiev V.V.* Permian nonmarine bivalve zonation of the East European platform // Stratigr. Geol. Correl. – 2014. – V. 22, No 1. – P. 1–27.
10. *Невеская Л.А., Попов С.В., Гончарова И.А., Гужов А.В., Янин Б.Т., Полуботко И.В., Бяков А.С., Гаврилова В.А.* Двустворчатые моллюски России и сопредельных стран в фанерозое = Phanerozoic bivalvia of Russia and surrounding countries. – М.: Науч. мир, 2013. – 524 с.
11. *Силантьев В.В., Картер Дж.* Об изменениях в систематике неморских двустворчатых моллюсков позднего палеозоя в новом издании “Treatise on Invertebrate Paleontology” // Бюл. МОИП. Отд. Геол. – 2011. – Т. 86, Вып. 1. – С. 14–17.
12. *Weir J.* Nonmarine and brackish water Myalinidae // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N. Mollusca 6: Bivalvia. V. 1 / Ed. R.C. Moore. – Lawrence: Geol. Soc. Am. & Kansas Univ. Press, 1969. – P. N291–N295.
13. *Гусев А.К.* Неморские двустворчатые моллюски верхней перми Европейской части СССР. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1990. – 295 с.
14. *Silantiev V.V., Urazaeva M.N.* Shell Microstructure in the Permian Nonmarine Bivalve *Palaeomutela Amalitzky*: Revision of the Generic Diagnosis // Paleontol. J. – 2013. – V. 47, No 2. – P. 139–146.
15. *Чернышев Б.И.* Carbonicola, Anthracomya и Najadites Донецкого бассейна // Труды Главн. геол.-разв. упр. – 1931. – Вып. 72. – С. 1–129.
16. *Trueman A.E.* A suggested correlation of the coal measures of England and Wales // Proceedings of the South Wales Institute of Engineers. – 1933. – P. 1–32.
17. *Weir J.* The British Carboniferous non-marine Lamellibranchia, Part 11 // Monograph of the Palaeontographical Society London. – 1966. – V. 119, No 510. – P. 321–372.
18. *Weir J.* The British Carboniferous non-marine Lamellibranchia, Part 12 // Monograph of the Palaeontographical Society London. – 1967. – V. 121, No 517. – P. 373–413.
19. *Eagar R.M.C.* Non-marine and limnic bivalves // Wrede V. (ed.). Stratigraphie von Deutschland V. Das Oberkarbon (Pennsylvanien) in Deutschland. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Bd. 254. – 2005. – P. 55–86.
20. *Eagar R.M.C.* Some nonmarine Bivalve faunas from the Dunkard group and underlying measures // The Age of the Dunkard: Proceedings of the First I. C. White Memorial Symposium / Eds. J.A. Barlow. – Morgantown: West Virginia Geological and Economic Survey, 1975. – P. 23–67.
21. *Eagar R.M.C.* Late Carboniferous-Early Permian Non-marine Bivalve Faunas of Northern Europe and Eastern North America // Compte Rendu Neuvième Congrès International de Stratigraphie et de Géologie de Carbonifère, Washington and Champaign-Urbana. – 1984. – V. 2. – P. 559–576.
22. *Eichwald E.* Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie, décrite et figurée par Edouard d'Eichwald, Première Volume, Second section de l'ancienne Période, contenant la continuation Flore de la Faune de l'ancienne Période, savoir les Mollusques jusqu'aux Reptiles. – Stuttgart: E. Schweizerbart, 1860. – P. 680–1657.
23. *Weir J.* Order Unionoida Stoliczka, 1871 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N. Mollusca 6: Bivalvia. V. 1 / Ed. R.C. Moore. – Lawrence: Geol. Soc. Am. & Kansas Univ. Press, 1969. – P. N401–N470.

24. *Silantiev V.V.* New Data on the Upper Permian Bivalve *Palaeomutela* in European Russia // Johnston P.A., Haggart J.W. (eds.) *Bivalves: An Eon of Evolution*. – Calgary: Univ. Calgary Press, 1998. – P. 437–442.
25. *Trueman A.E., Weir J.* The British Carboniferous non-marine Lamellibranchia, Part 1 // *Monograph of the Palaeontographical Society London*. – 1946. – V. 99, No 434. – P. 1–18.

Поступила в редакцию
14.01.15

Уразаева Миляуша Назимовна – заместитель директора Геологического музея им. А.А. Штуkenберга, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия.

E-mail: *Milyausha.Urazaeva@kpfu.ru*

Силантьев Владимир Владимирович – кандидат геолого-минералогических наук, доцент, директор Геологического музея им. А.А. Штуkenберга, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия.

E-mail: *Vladimir.Silantiev@kpfu.ru*

Усманова Расима Ренатовна – заведующая отделом минералогии и петрографии Геологического музея им. А.А. Штуkenберга, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия.

E-mail: *Usmanova.Rasima@gmail.com*

* * *

REVISION OF THE LATE PERMIAN NON-MARINE BIVALVE GENUS *Verneuilunio* Starobogatov, 1987

M.N. Urazaeva, V.V. Silantiev, R.R. Usmanova

Abstract

The genus *Verneuilunio* (type species *Naiadites verneuili*) has been singled out from the genus *Palaeanodonta* Amalitzky based on differences in the structure of hinge margin established using the literature data. Both genera have been included in the family Palaeanodontidae, which used to be considered by the discoverer of this genus as a subjective synonym for the family Palaeomutelidae. The revision of W. Amalitskii's collection has demonstrated that the original diagnosis of the genus contains a number of inaccuracies. This creates difficulties for identification of the genus *Verneuilunio* and complicates its placement within higher taxa. The paper presents a revised diagnosis of the genus *Verneuilunio*. The detailed description of its type species is provided. The genus *Verneuilunio* has been assigned to the family Naiaditidae based on the duplivincular and slightly amphidetic ligament. According to this feature, the genus under study is significantly different from other unio-like Late Permian non-marine bivalve genera (*Palaeomutela*, *Palaeanodonta*, *Oligodontella*, and *Opokiella*), often occurring in the same strata. The genus *Verneuilunio* mostly resembles some Late Carboniferous "atypical" unio-like species of the genus *Anthraconaia* Trueman et Weir. Statistical processing of the biometric parameters of *Verneuilunio verneuili* and the species *A. pruvosti*, mostly resembling it, has revealed statistically significant differences in elongation of the posterior end of the shell. To date, the geographic range of the genus *Verneuilunio* is restricted to the central part of the East European Platform, whereas its stratigraphic range is in the lower sublayer of the Severodvinsk layer.

Keywords: bivalves, Permian system, stratigraphy, systematics.

References

1. Amalitzky W. A Comparison of the Permian Freshwater Lamellibranchiata from Russia with Those from the Karoo System of South Africa. *Quart. J. Geol. Soc.*, 1895, vol. 51, nos. 1–4, pp. 337–351.

2. Betekhtina O.A., Starobogatov Ya.I., Yatsuk N. E. Some issues of the nomenclature and systematics of Late Paleozoic non-marine bivalve mollusks. *Sistema i filogeniya iskopaemykh bespozvochnykh* [The System and Phylogeny of Fossil Invertebrates], Moscow, Nauka, 1987, pp. 37–49. (In Russian)
3. Amalitzky W.P. Materials on the fauna of the Russian Permian system. 1. Marly sands of the Oka-Volga River basin. *Izv. Varshav. Univ.*, 1892, nos. 2–5, 7–8, pp. 1–150. (In Russian)
4. Amalitzky W. Über die Anthracosien der Permformation Russlands, *Palaeontographica*, 1892, Bd. 39, H. 4–6, S. 125–214.
5. Modell H. Das natürliche System der Najaden. *Arch. Molluskenk.*, 1964, Bd. 93, H. 3–4, S. 71–129.
6. Carter J.G., Altaba C.R., Anderson L.C., Araujo R., Biakov A.S., Bogan A.E., Campbell D.C., Campbell M., Jin-hua C., Cope J. C.W., Delvene G., Dijkstra H.H., Zong-jie F., Gardner R.N., GavriloVA V.A., Goncharova I.A., Harries P.J., Hartman J.H., Hautmann M., Hoeh W.R., Hylleberg J., Bao-yu J., Johnston P., Kirkendale L., Kleemann K., Koppka J., Kříž J., Machado D., Malchus N., Márquez-Aliaga A., Masse J.-P., McRoberts C., Middelfart P.U., Mitchell S., NeveSSkaja L.A., Özer S., Pojeta J. Jr., Polubotko I.V., Pons J.M., Popov S., Sánchez T., Sartori A.F., Scott R.W., Sey I.I., Signorelli J.H., Silantiev V.V., Skelton P.W., Steuber T., Waterhouse J.B., Yancey T. A synoptical classification of the Bivalvia (Mollusca). *Univ. Kans. Paleontol. Contrib.*, 2011, no. 4, pp. 1–47.
7. Golubev V.K., Silantiev V.V., Balabanov Y.P., Kotlyar G.V., Minikh A.V., Molostovskaya I.I. The Permian sequence of Russian Plate as a global standard of the continental Middle-Upper Permian. *Proc. Kazan Golovkinsky Strat. Meeting*, 2014, pp. 39–40.
8. Kotlyar G.V., Golubev V.K., Silantiev V.V. General stratigraphic scale of the Permian marine-continental and continental formations of the East European platform. *Proc. Kazan Golovkinsky Strat. Meeting*, 2014, pp. 49–51.
9. Silantiev V.V. Permian nonmarine bivalve zonation of the East European platform. *Stratigr. Geol. Correl.*, 2014, vol. 22, no. 1, pp. 1–27.
10. NeveSSkaya L.A., Popov S.V., Goncharova I.A., Guzhov A.V., Yanin B.T., Polubotko I.V., Byakov A.S., GavriloVA V.A. Phanerozoic Bivalvia of Russia and Surrounding Countries. Moscow, Nauch. Mir, 2013, 524 p. (In Russian)
11. Silantiev V.V., Carter J.G. On changes in the taxonomy of nonmarine bivalve mollusks of the Late Paleozoic Period in the new edition of “Treatise on Invertebrate Paleontology”. *Byull. Mosk. O-va Ispyt. Prir., Otd. Geol.*, 2011, vol. 86, no. 1, pp. 14–17. (In Russian)
12. Weir J. Nonmarine and brackish water Myalinidae, *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N. Mollusca, 6(1): Bivalvia*, Moore R.C. and Cox L.R. (eds.), Lawrence, Geol. Soc. America and Univ. Kansas Press, 1969a, pp. N291–N295.
13. Gusev A.K. Nonmarine Bivalve Mollusks in the Upper Permian System of the European USSR. Kazan, Izd. Kazan. Gos. Univ., 1990. 295 p. (In Russian)
14. Silantiev V.V., Urazaeva M.N. Shell microstructure in the Permian nonmarine bivalve *Palaeomutela* Amalitzky: revision of the generic diagnosis. *Paleontol. J.*, 2013, vol. 47, no. 2, pp. 139–146.
15. Chernyshev B.I. Carbonicola, Anthracomya, and Naiadites of the Donets basin. *Tr. Gl. Geol.-Razv. Upr.*, 1931, vol. 72, pp. 1–129.
16. Trueman A.E. A suggested correlation of the coal measures of England and Wales. *Proc. South Wales Inst. Eng.*, 1933, vol. 49, 1933, pp. 1–32.
17. Weir J. The British carboniferous non-marine Lamellibranchia, Part 11. *Monogr. Palaeontographical Soc. London*, 1966, vol. 119, no. 510, pp. 321–372.
18. Weir J. The British carboniferous non-marine Lamellibranchia, Part 12. *Monogr. Palaeontographical Soc. London*, 1967, vol. 121, no. 517, pp. 373–413.
19. Eagar R.M.C. Non-marine and limnic bivalves. *Stratigraphie von Deutschland V. Das Oberkarbon (Pennsylvanien) in Deutschland. Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, Wrede V. (ed.). Bd. 254, 2005, pp. 55–86.
20. Eagar R.M.C. Some nonmarine Bivalve faunas from the Dunkard group and underlying measures. The Age of the Dunkard. *Proc. of the First I. C. White Meml. Symp.*, Barlow J.A. (ed.), Morgantown, West Virginia Geological and Economic Survey, 1975, pp. 23–67.

21. Eagar R.M.C. Late Carboniferous-Early Permian non-marine Bivalve faunas of Northern Europe and Eastern North America. *Compte Rendu Neuvième Congrès International de Stratigraphie et de Géologie de Carbonifère, Washington and Champaign-Urbana*, 1984, vol. 2, pp. 559–576.
22. Eichwald E. Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie, décrite et figurée par Edouard d'Eichwald, Première Volume, Second section de l'ancienne Période, contenant la continuation Flore de la Faune de l'ancienne Période, savoir les Mollusques jusqu'aux Reptiles. Stuttgart, E. Schweizerbart, 1860, pp. 680–1657.
23. Weir J. Order Unionoida Stoliczka, 1871. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N. Mollusca, 6: Bivalvia. V. 1*, Moore R.C. (ed.), Lawrence, Geol. Soc. America and Kansas Univ. Press, 1969, pp. N401–N470.
24. Silantiev V.V. New Data on the Upper Permian Bivalve Palaeomutela in European Russia. *Bivalves: An Eon of Evolution*, Johnston P.A. and Haggart J.W. (eds.), Calgary, Univ. Calgary Press, 1998, pp. 437–442.
25. Trueman A.E., Weir J. The British carboniferous non-marine Lamellibranchia, Part 1. *Monogr. Palaeontographical Soc. London*, 1946, vol. 99, no. 434, pp. 1–18.

Received
January 14, 2015

Urazaeva Milyausha Nazimovna – Deputy Director, Stuckenberg Geology Museum, Kazan Federal University, Kazan, Russia.

E-mail: Milyausha.Urazaeva@kpfu.ru

Silantiev Vladimir Vladimirovich – PhD in Geology and Mineralogy, Associate Professor, Head of the Stuckenberg Geology Museum, Kazan Federal University, Kazan, Russia.

E-mail: Vladimir.Silantiev@kpfu.ru

Usmanova Rasima Renatovna – Head of the Department of Mineralogy and Petrology, Stuckenberg Geology Museum, Kazan Federal University, Kazan, Russia.

E-mail: Usmanova.Rasima@gmail.com