

УДК 564.113:551.736(470.55./58)

НАХОДКА ДРЕВНЕЙШИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА PINNA (BIVALVIA) В РАННЕПЕРМСКОМ РИФЕ ШАХТАУ (ЮЖНОЕ ПРИУРАЛЬЕ, РОССИЯ)

© 2023 г. Л. Е. Шилехин^{a, b, *}, А. В. Мазаев^{a, **}, А. С. Бяков^{c, ***}

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

^bМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

^cСеверо-Восточный комплексный научно-исследовательский институт им. Н.А. Шило ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

*e-mail: levia4an@mail.ru

**e-mail: mazaev.av@mail.ru

***e-mail: abiakov@mail.ru

Поступила в редакцию 08.12.2022 г.

После доработки 25.01.2023 г.

Принята к публикации 25.01.2023 г.

Из нижнепермских отложений рифа Шахтау (Южное Приуралье, Россия) описан новый и самый древний вид рода *Pinna*, *P. pacata* sp. nov. До настоящего времени самые ранние находки представителей этого рода были известны из нижнего триаса. Новый вид пополняет список видов, предковых для мезозойских форм, что позволяет рассматривать Уральский пролив в качестве одного из центров позднепалеозойской диверсификации моллюсков.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, род *Pinna*, нижняя пермь, ассельский ярус, сакмарский ярус, Южное Приуралье, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X23040116, **EDN:** OHPPDM

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая статья является продолжением изучения разнообразного комплекса двустворчатых моллюсков из нижнепермских рифогенных массивов Южного Приуралья (Бяков, Мазаев, 2023). В статье описаны уникальные экземпляры *Pinna pacata* sp. nov., обнаруженные в одном из башкирских шиханов (Стерлитамакская группа) — Шахтау.

Семейство Pinnidae Leach включает в себя одних из наиболее крупных гетеромиарных двустворчатых моллюсков. Первые представители этого семейства появились в раннем карбоне. В настоящее время пинниды широко распространены в современных тропических и субтропических морях и имеют высокое промысловое значение.

Эволюционная история пиннид все еще остается слабо изученной. Условно она разделяется на два этапа: палеозойский и постпалеозойский. Присутствие в современных морях таких родов, как *Pinna* L. и *Atrina* Gray, обеспечивает более полное представление о морфологических особенностях представителей постпалеозойского этапа развития этой группы. С другой стороны, из-за высокого уровня разнообразия видов-двойников не вполне определен даже современный видовой состав семейства (Lemer et al., 2014). Для палеозойского этапа характерны такие формы, как каменноугольный род *Sulcatopinna* Hyatt,

пермские роды *Aviculopinna* Meek и *Meekopinna* Yancey. Род *Pteronites* MacCoу, который традиционно включался в состав семейства Pinnidae, в недавнем исследовании (Yancey et al., 2022) был исключен из его состава и отнесен к семейству Pterineidae, поскольку обладает явными признаками последнего (раковина более округлая, форма заднего окончания крыловидная). Кроме того, многие позднепалеозойские пиннообразные двустворки, отнесенные к роду *Pteronites*, вероятно, должны быть отнесены к другим, возможно, новым родам (Муромцева, Гуськов, 1984; Бяков, 2013).

Разработка сценария развития семейства Pinnidae в палеозое затруднена из-за неполноты таксономических списков и, в частности, невозможна без понимания происхождения и объема типового рода *Pinna*. До настоящего времени древнейшие представители *Pinna* были известны из нижнетриасовых отложений (Nakazawa, 1961). Описанный в настоящей статье вид меняет представление о пиннах как об исключительно мезо-кайнозойских формах, а также свидетельствует о неполноте палеонтологической летописи и все еще низком уровне изученности пермской малакофауны в мире.

Оба вида, с которых мы начинаем изучение раннепермских двустворчатых моллюсков Южного Приуралья, *Prospodylus shakhtauensis* Biakov in Biakov et Mazaev, 2023 и *Pinna pacata* sp. nov., несо-

мненно, являются предковыми для мезозойских форм. Ранее из Шахтау были описаны гетеробранхии: *Cristalloella* (*Wonwalica*) *permica* Mazaev, 2019 и *Monimirus bonus* Mazaev, 2019, которые также являются базальными для мезозойских представителей этих родов (Mazaev, 2019). Имеющиеся в наших сборах еще не изученные экземпляры гастропод и наутилоидей дают полное основание считать, что список видов, предковых для моллюсков мезозоя, обнаруженных в Шахтау, будет расширяться. Все это позволяет считать Уральский пролив в ассельско–сакмарское время одним из центров диверсификации базальных мезозойских форм.

МАТЕРИАЛ

Коллекция раннепермских двустворчатых моллюсков Южного Приуралья в настоящий момент включает в себя экземпляры, собранные в ассельско–сакмарских рифогенных фациях карьера Шахтау. По предварительным оценкам, общий облик комплекса двустворчатых моллюсков рифа Шахтау характеризуется преобладанием представителей родов *Myalina*, *Parallelodon*, *Edmondia*, *Sanguinolites*, *Towapteria*, *Waagenoperna*, *Streblopteria*, *Leptochondria*, *Pseudomonotis* и других многочисленных пектинид.

Географическое положение карьера Шахтау и местонахождений ископаемой фауны в нем, их стратиграфическое положение и приуроченность к фациям, а также особенности сохранности обсуждались ранее (Mazaev, 2019; Бяков, Мазеев, 2023).

Находки *Pinna rasata* sp. nov. крайне редки. За всю историю работ на карьере Шахтау и в Башкирских шиханах было найдено только три экземпляра. Первый экз. был найден в 2015 г., местонахождение № 5876/4: центральная часть восточного борта карьера, второй уступ (140–155 м), сакмарский ярус, базальная часть тастубского горизонта, фации полибиогермных известняков (Королюк, 1985, с. 84). Известняки серые, массивные, крупноблочные, спорадически встречаются мшанки, раковины моллюсков, характерны скопления продуктид. Второй экз. был найден в 2019 г., местонахождение № 5876/18: южная часть восточного борта карьера, первый уступ (127–140 м), верхнеассельский подъярус, фации рифового гребня (Королюк, 1985, с. 87). Известняки светло- и темно-коричневые, массивные, крупноблочные, узорчатые, с массивными инкрустированными криптонами (от 1 до 30 см), спорадически встречаются скопления фаунистических остатков: мшанки, брахиоподы, бентосные и нектонные моллюски. Раковины моллюсков и брахиопод не ориентированы. Третий экз. был найден в 2022 г., местонахождение № 5876/10, сакмарский ярус, стерлитамакский горизонт (подробнее см.: Бяков, Мазеев, 2023).

Сохранность всех трех экземпляров примерно одинаковая: внутренний перламутровый слой выщелочен, наружный призматический слой (если есть) скреплен с матриксом, макушечная часть в виде массивного набора из тонких септ.

Описанный материал хранится в Палеонтологическом музее им. Ю.А. Орлова, Палеонтологический ин-т РАН им. А.А. Борисяка (ПИН РАН), колл. № 5876.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант № 22-24-00099 “Эволюция моллюсковых сообществ раннепермского рифа Шахтау”.

Авторы выражают признательность руководству ОАО “Сырьевая компания” в лице генерального директора А.В. Шкурко за содействие и техническую поддержку экспедиционных работ на карьере Шахтау. Ценные замечания, фактически оказавшие толчком к написанию настоящей работы, были получены от А.А. Мироненко из Геологического ин-та РАН. Также мы благодарим рецензентов С.В. Попова (ПИН РАН) и И.Н. Косенко из Ин-та нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука Сибирского отделения РАН, замечания которых способствовали улучшению текста рукописи.

СЕМЕЙСТВО PINNIDAE LEACH, 1819

Род *Pinna* Linné, 1758

Типовой вид – *Pinna rudis* Linné, 1758; современный, Восточная Атлантика и Карибское море.

Диагноз. Раковина равностворчатая, от клиновидной до веерообразной. На обеих створках присутствует срединный киль. Перламутровый слой разделен на две равные доли по линии срединного киля. Макушки терминальные.

Видовой состав. Палеозой (пермь) – *P. rasata* sp. nov., Россия. Мезозой, кайнозой – более 100 видов, космополит. Ныне – более 20 видов, всесветно, тропические и субтропические моря.

Сравнение. Отличается от *Aviculopinna* более глубокой бороздой, занимающей почти срединное положение, а также большим апикальным углом [см., напр., *A. cf. rectangularis* (Hayasaka) – Nakazawa, Newell, 1968].

Замечания. Главным морфологическим отличием *Pinna* от других родов семейства и, в частности, от палеозойских пиннид, является наличие срединного киля на раковине, которому отвечает срединная борозда на ядре. Срединный киль делит перламутровый слой на две доли и создает зону изгиба раковины, работая как псевдолигамент. При сокращении заднего мускула средняя часть раковины прогибается внутрь, и зияющий задний конец закрывается (Seilacher, 1982). Некритическое понимание этого признака стало

причиной ошибочного представления о стратиграфическом распространении рода *Pinna*. Ряд исследователей (Waller, Stanley, 2005; Ros-Franch et al., 2014 и др.) указывали на ошибку Л. Кокса (Cox, Hertlein, 1969), который полагал, что данный род появился в карбоне. В качестве примера каменноугольной пинны он приводил изображение "*Pinna (Pinna) costata* Philipps", не имеющего четко выраженного срединного кия и относящегося к роду *Sulcatopinna* Hyatt (Cox, Hertlein, 1969, рис. C23.2c).

Pinna pacata Shilekhin, Mazaev et Biakov, sp. nov.

Название вида от *pacatus* лат. — мирный.

Голотип — ПИН, № 5876/18-1, ядро передней части двустворчатого экземпляра с участками сохранившегося наружного призматического слоя раковины и внешний слой раковины левой створки, скрепленный с вмещающей породой; Южное Приуралье, шихан Шахтау (к востоку от г. Стерлитамак); нижняя пермь, ассельский ярус, верхнеассельский подъярус.

Описание (рис. 1, 2). Раковина крупная, равностворчатая, вытянуто-треугольная, клиновидная, равномерно расширяющаяся в задне-нижнем направлении; макушечный угол варьирует от 28° до 31°; дорсальный и вентральный края прямые. Задний край не сохранился. Длина наиболее крупного фрагмента более 152 мм, высота 71 мм. Поперечное сечение раковины ромбовидное, с выпукло-округлыми сторонами.

Правая и левая створки несут срединный киль, который начинается от септальных сатур и почти симметрично делит поверхность створки на дорсальную и вентральную стороны. Срединный киль около переднего мускула массивный, высокий и относительно широкий в профиле.

Раковина выпуклая, выпуклость створки 17 мм. Макушки терминальные, до 15 мм в высоту, вытянутые, конические, заполнены септальными сатурами, состоящими из равномерно нарастающих призматических слоев. Поверхность раковины, судя по ядрам и по сколу раковины, слабоморщинистая, почти гладкая; на заднем поле внутренней стороны раковины заметны слабо выраженные линии нарастания (рис. 2, д).

Отпечаток переднего мускула крупный, до 17 мм в высоту, субовальный, асимметричный, расположен субцентрально в верхней части раковины (пм: рис. 2, е); разделен срединным килем на две неравных части: часть отпечатка на дорсальной стороне заметно больше, чем часть, расположенная на вентральной стороне. Отпечаток заднего мускула целиком не сохранился; видимая часть имеет высоту 14 мм, расположен на дорсальной стороне раковины (зм: рис. 2, д). Призматический слой столбчатый, толстый, до 3 мм в толщину.

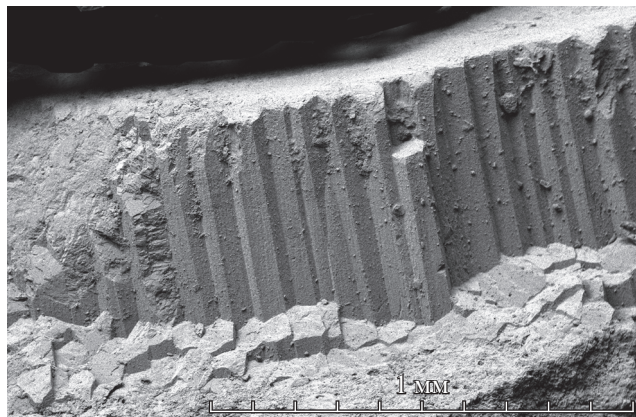


Рис. 1. Микроструктура раковины *Pinna pacata* sp. nov., голотип ПИН, № 5876/18-1; Южное Приуралье, карьер Шахтау; нижняя пермь, верхнеассельский подъярус.

Сравнение. Заостренный срединный киль сходен с наблюдаемым у мезозойских представителей рода. От *P. muikadaniensis* (Nakazawa, 1961) отличается клиновидным очертанием раковины, несколько меньшим макушечным углом и отсутствием сетчатой скульптуры. От *P. romanikhae* Zakharov (Захаров, 1966), описанного из нижнего валанжина Северной Сибири (Хатангская впадина, р. Большая Романиха), отличается отсутствием радиальных ребер.

Замечания. Фенотипическая пластичность и морфологическая консервативность *Pinna* затрудняет определение видов этого рода (Lemer et al., 2014). На наших экземплярах заметно, что створка разорвана на расстоянии 3 см от макушки по срединной борозде (рис. 2). Аналогичное рассечение по срединному килю можно наблюдать у *P. romanikhae* Zakharov, 1966. По нашему мнению, рассечение створок у ископаемых представителей является не морфологическим признаком, а особенностью сохранности пинн. Раковины некоторых современных пинн при жизни трескаются на две трети длины по срединному килю, возникшие трещины используются как псевдолигамент (Seilacher, 1982). Часть раковины позади заднего мускула-аддуктора состоит из призматического слоя, который очень гибок в силу высокого содержания органического вещества — конхиолина — и способен быстро восстанавливаться после повреждений (Yonge, 1953). В таком случае линия срединного кия, характеризующаяся высоким содержанием конхиолина, подвержена как растворению, так и механической деформации во время захоронения и фоссилизации.

Фрагменты раковинного вещества нового вида были изучены на сканирующем электронном микроскопе VEGA3 TSCAN в ПИН РАН. На полученном изображении отчетливо виден толстый столбчатый призматический слой раковины, являющийся одним из характерных признаков семейства Pinnidae (рис. 1). На ядрах присутствует хорошо

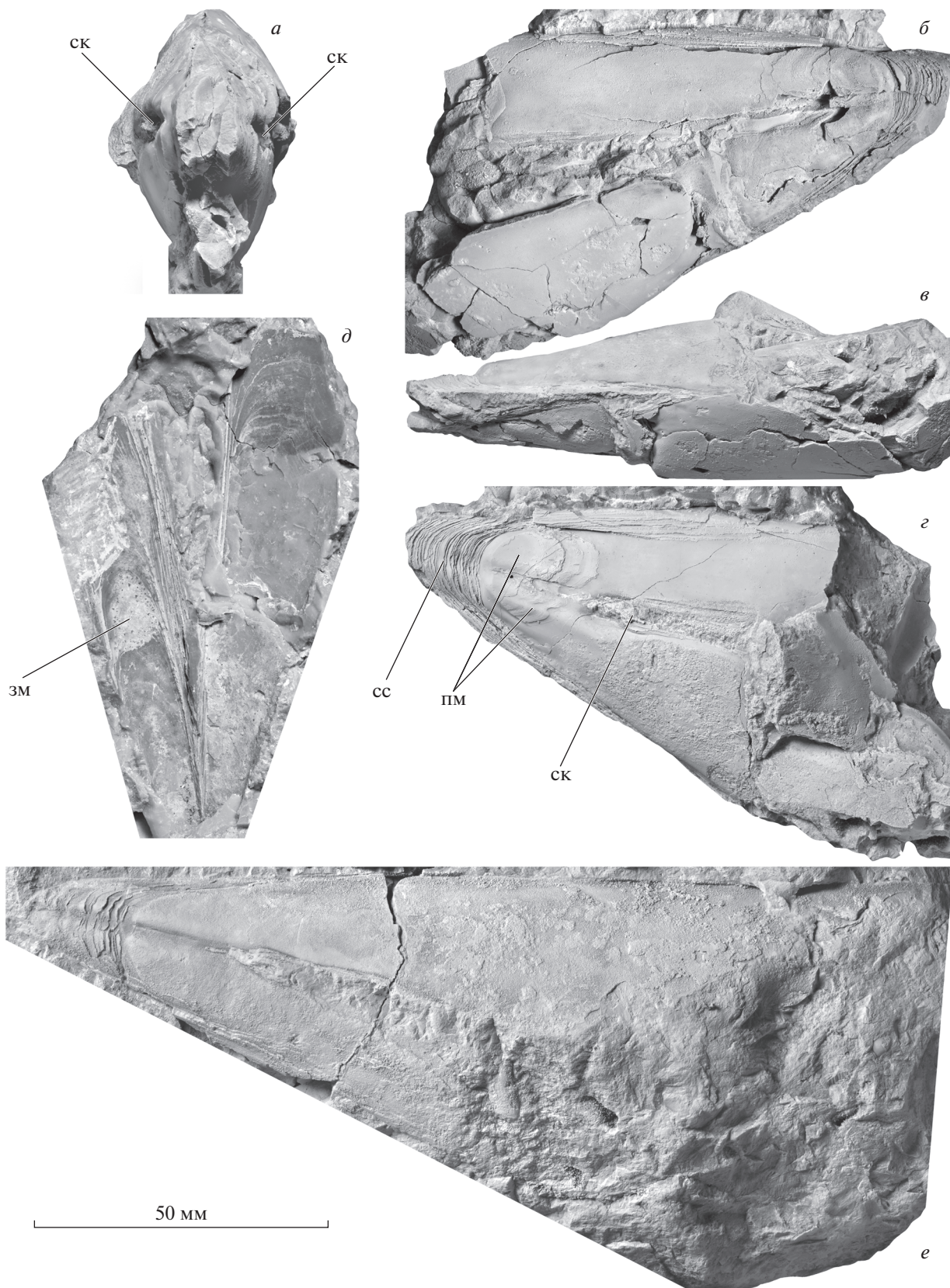


Рис. 2. *Pinna rasata* sp. nov.: *a–d* – голотип ПИН, № 5876/18-1, $\times 1$: *a–c* – ядро: *a* – вид спереди, *b* – вид справа, *c* – вид с вентрального края, *d* – внутренняя поверхность правой створки; *e* – паратип ПИН, № 5876/10-169, ядро левой створки; Южное Приуралье, карьер Шахтау; нижняя пермь, верхнеассельский подъярус (*a–d*) и сакмарский ярус (*e*). Обозначения: сс – септальные сутуры, ск – срединный киль (отпечаток), пм – передний мускул, зм – задний мускул.

опознаваемая срединная борозда, являющаяся отпечатком срединного кия (ск: рис. 2, а, з). У описанного вида срединный киль так же хорошо развит, как и у юрских пинн (см., напр., Захаров, 1966). Современные представители рода обладают менее развитым килем (Корпка, 2018).

Все изученные экземпляры обладают макушечной частью, представленной септальными сутурами (сс: рис. 2, з). Данная часть раковины редко сохраняется у ископаемых пиннид. Редкость находок полных раковин и ядер в ископаемом состоянии является типичной особенностью сохранности пинн. Это объясняется как высоким уровнем содержания конхиолина в раковине, так и семиинфаунным образом жизни, при котором в осадок погружена только передняя часть очень хрупкой раковины.

Распространение. Южное Приуралье; нижняя пермь, верхнеассельский подъярус и сакмарский ярус.

Материал. Три экз.: один экз. из местонахождения № 5876/18, верхнеассельский подъярус; один экз. из местонахождения № 5876/4, сакмарский ярус, базальная часть тастубского горизонта; один экз. из местонахождения № 5876/10, сакмарский ярус, стерлитамакский горизонт.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бяков А. С. Новый пермский птеронитес (Bivalvia, Pinnidae) из нижней перми Омолонского массива (северо-восток Азии) // Палеонтол. журн. 2013. № 4. С. 16–19. <https://doi.org/10.7868/S0031031X13040077>

Бяков А. С., Мазяев А. В. Первые находки древнейших устрицеподобных двустворчатых моллюсков рода *Prospondylus Zimmermann* (Pectenida, Prospondylidae) в нижней перми Южного Приуралья (Россия) // Палеонтол. журн. 2023. № 3. С. 42–51.

Захаров В. А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири (отряд Anisomyaria) и условия их существования. М.: Наука, 1966. 190 с.

Королюк И. К. Методы и результаты изучения пермского рифогенного массива Шахтау (Башкирское Приуралье). М.: Наука, 1985. 112 с.

Муромцева В. А., Гуськов В. А. Пермские морские отложения и двустворчатые моллюски Советской Арктики. Л.: Недра, 1984. 208 с.

Cox L.R., Hertlein L.G. Superfamily Pinnacea Leach, 1819 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt N. Mollusca 6. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1969. P. N281–N285.

Koppka J. Pinnidae (Bivalvia) from the Reuchenette Formation (Kimmeridgian, Upper Jurassic) of northwestern Switzerland // Acta Geol. Pol. 2018. V. 68. № 1. P. 21–51. <https://doi.org/10.1515/agn-2017-0027>

Lemer S., Buge B., Bemis A., Giribet G. First molecular phylogeny of the circumtropical bivalve family Pinnidae (Mollusca, Bivalvia): Evidence for high levels of cryptic species diversity // Mol. Phylog. Evol. 2014. V. 75. P. 11–23. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.02.008>

Mazaev A. V. Lower Permian gastropods of Shakhtau (Asselian-Sakmarian boundary beds, Southern Cisuralia) // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 12. P. 1237–1345. <https://doi.org/10.1134/S0031030119120025>

Nakazawa K. Early and Middle Triassic Pelecypod-fossils from the Maizuru Zone, Southwest Japan // Mem. Coll. Sci., Univ. Kyoto. Ser. B. Geol. Miner. 1961. V. 27. № 3. P. 249–291.

Nakazawa K., Newell N.D. Permian Bivalves of Japan // Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ., Ser. Geol. Miner. 1968. V. 35. № 1. 108 p.

Ros-Franch S., Marquez-Aliaga A., Dambornea S. Comprehensive database on Induan (Early Triassic) to Sinemurian (Early Jurassic) marine bivalve genera and their paleobiogeographic record // Univ. Kansas Paleontol. Contrib. 2014. № 8. P. 1–219. <https://doi.org/10.17161/PC.1808.13433>

Seilacher A. The kinetic valves of Pinna // Chinzei K., Savazzi E., Seilacher A. Adaptational strategies of bivalves living as infaunal secondary soft bottom dwellers. Schweizerbart, 1982. P. 236–238 (N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. V. 164).

Waller T.R., Stanley Jr. G.D. Middle Triassic pteriomorphian Bivalvia (Mollusca) from the New Pass Range, West-Central Nevada: Systematics, biostratigraphy, paleoecology, and paleobiogeography // J. Paleontol. 2005. V. 79. № 1. P. 1–58. <https://doi.org/10.1666/0022-3360%282005%2979%5B1%3AMTPBMF%5D2.0.CO%3B2>

Yancey T.E., Amler M.R.W., Raczynski P., Brandt S. Rebuilding the foundation of late Paleozoic pinnid bivalve study (family Pinnidae) // J. Paleontol. 2022. <https://doi.org/10.1017/jpa.2022.55>

Yonge C.M. Form and habit in *Pinna carnea* Gmelin // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1953. V. 237. P. 335–374.

The Most Ancient Representatives of the Genus *Pinna* (Bivalvia) in the Early Permian Reef of Shakhtau (Southern Cis-Urals, Russia)

L. E. Shilekhin^{1, 2}, A. V. Mazaev², A. S. Biakov³

¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

²*Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory 1, Moscow, 119991 Russia*

³*North-East Interdisciplinary Scientific Research Institute n.a. N.A. Shilo, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia*

A new and most ancient species of the genus *Pinna*, *P. pacata* sp. nov., has been described from the Lower Permian deposits of the Shakhtau reef (southern Urals, Russia). Until now, the most ancient finds of representatives of this genus were known from the Lower Triassic. The new species adds to the list of species ancestral to Mesozoic forms, which makes it possible to consider the Ural Strait as one of the centers of Late Paleozoic mollusk diversification.

Keywords: Bivalve, Pinnidae, *Pinna*, Lower Permian, Asselian, Sakmarian, South Cis-Urals, Russia