

УДК 564.82.833.735.1

РАЗНООБРАЗИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ БРАХИОПОД ОТРЯДА CHONETIDA В КАРБОНЕ

© 2022 г. Г. А. Афанасьева*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: G.Afanasjeva@mail.ru

Поступила в редакцию 08.11.2021 г.

После доработки 09.03.2022 г.

Принята к публикации 09.03.2022 г.

На основании изучения коллекций каменноугольных хонетид из разных районов мира и литературных материалов составлен обзор родового разнообразия, стратиграфического и географического распространения этих брахиопод на фоне геологических событий в карбоне. Отчетливое обновление родового состава хонетид происходило в начале периода, на границе с девонем и на рубеже раннего и среднего карбона. Рассмотрены отличия в развитии ранне- и средне–позднекаменноугольных комплексов хонетид в зависимости от колебаний глубины морских бассейнов. В раннем карбоне отмечено обратное соотношение скорости изменения разнообразия хонетид с частотой колебаний уровня моря. В среднем и позднем карбоне эта скорость не зависит от частоты эвстатических флюктуаций, что, возможно, связано с усилением у хонетид сосудистой системы, свидетельствующим об интенсификации функций питания и дыхания. Среди каменноугольных хонетид отмечено явление гетерохронной гомеоморфии. Гигантизм, присущий только позднетурнейским и визейским родам раннего карбона, по-видимому, объясняется, по аналогии с гигантизмом современных морских беспозвоночных, увеличением глубины бассейнов в это время, для которого характерно наибольшее в карбоне развитие трансгрессий и погружений.

Ключевые слова: каменноугольные брахиоподы, Chonetida, родовый состав, стратиграфическое и географическое распространение, гигантизм, гомеоморфия

DOI: 10.31857/S0031031X22050026

Отряд Chonetida является одной из наиболее многочисленных и широко распространенных стратиграфически, географически и фациально групп брахиопод в карбоне мира. Они встречаются почти во всех фаунистически охарактеризованных отложениях карбона, накопление которых происходило на территориях от лагун и прибрежного мелководья до открытого моря, как в обстановках с нормальными гидрологическими показателями, так и в условиях с аномальной подвижностью воды – в области волнового поля и в затишных участках, а также аномального химизма – повышенной солености и примеси вулканических продуктов. Хонетиды встречаются в различных типах органогенных известняков, в обломочных породах, в т.ч. в гравелитах и в вулканично-обломочных породах (Иванова, 1949, 1958; Сарычева и др., 1962; Осипова и др., 1971; Афанасьева, 1988; Афанасьева, Невеская, 1994 и др.). Географическое распространение родов хонетид в основном широкое, а иногда и повсеместное, соответствующее слабой географической дифференциации морских бассейнов карбона. Комплексы хонетид обнаруживают отчетливые

хронологические изменения состава на протяжении периода, особенно в раннем карбоне. Такой тип распространения группы делает ее весьма ценной для разработки стратиграфии карбона на всех уровнях, включая зональный, и для понимания специфики развития брахиопод и морской биоты в целом в каменноугольном периоде.

Родовое разнообразие хонетид в карбоне восстанавливается после вымирания в позднем девоне. Хотя оно и не достигает раннедевонского максимума, но является весьма значительным – более 40 родов. Представлены оба крупных надсемейства хонетид – Chonetoidea и Anoplioidea.

Ниже приводится полный родовый состав каменноугольных хонетид.

Надсемейство Chonetoidea: Daviesiella Waagen, 1884; Plicochonetes Paeckelmann, 1930; Semenewia Paeckelmann, 1930; Lissochonetes Dunbar et Condra, 1932; Mesolobus Dunbar et Condra, 1932; Airtonia Cope, 1934; Rugosochonetes Sokolskaja, 1950; Megachonetes Sokolskaja, 1950; Chonetinella Ramsbottom, 1952; Eolissochonetes Hoare, 1960; Gibbichonetes Aisenverg, 1960; Delepineia Muir-Wood,

1960; *Neochonetes* Muir-Wood, 1962; *Retichonetes* Muir-Wood, 1962; *Tulcumbella* Campbell, 1963; *Sulcataria* Cooper et Grant, 1969; *Komiella* Barchatova, 1970; *Schistochonetes* Roberts, 1971; *Paramesolobus* Afanasjeva, 1975; *Trichochonetes* Roberts, 1976; *Leiochonetes* Roberts, 1976; *Jakutochonetes* Afanasjeva, 1976; *Sokolskaya* Aisenverg, 1980; *Prorugaria* Waterhouse, 1982; *Isochonetes* Aisenverg, 1985; *Capillomesolobus* Pecar, 1986; *Riosanetes* Martinez Chacon et Winkler Prins, 2000; *Thuringochonetes* Afanasjeva, 2002; *Robertsella* Chen et Shi, 2003; *Aitgounetes* Chen et Shi, 2003.

Надсемейство Anoplioida: *Tornquistia* Paeckelmann, 1930; *Anopliopsis* Girty, 1938; *Globosochonetes* Brunton, 1968; *Caenanoplia* Carter, 1968; *Subglobosochonetes* Afanasjeva, 1975; *Costachonetes* Waterhouse, 1975; *Yagonia* Roberts, 1976; *Saharonetes* Havlicek, 1984; *Chilenchonetes* Isaackson et Dutro, 1999; *Paleoanopliosis* Afanasjeva, 2002; *Gonzalezius* Taboada, 2004.

Обзор стратиграфического и географического распространения родов каменноугольных хонетид составлен на основании изучения коллекций из различных районов России (Русская платформа, Урал, Восточная Арктика, Северный Кавказ, Кузнецкий бассейн, Забайкалье, Северо-Восточные и Дальневосточные районы), Донбасса, Казахстана, Средней Азии, Памира, Англии, Бельгии, Монголии, США, Австралии. Привлечены также литературные данные по распространению родов хонетид по всему миру.

Были использованы основные публикации следующих авторов: Айзенберг, 1971, 1980, 1985; Афанасьева, 1975а, б, 1976, 1988, 2002, 2015, 2022; Бархатова, 1970; Безносова и др., 1962; Бубличенко, 1956; Григорьева и др., 1984; Наливкин, 1937, 1979; Сарычева и др., 1963; Симорин, 1956; Сокольская, 1950, 1960; Чернышев, 1902; Archbold, 1982; Bahrammanesh et al., 2011; Brand, 1970; Brunton, 1968; Campbell, Engel, 1963; Carter, 1988; Chao, 1928; Chen, Shi, 2002, 2003; Davidson, 1862; Dunbar, Condra, 1932; Girty, 1938; Hoare, 1960; Isaackson, Dutro, 1999; Koninck, 1847; Martinez Chacon, Winkler Prins, 2005; Mottequin et al., 2015; Muir-Wood, 1962, 1965; Paeckelmann, 1930; Qiao, Shen, 2012; Racheboeuf, 2000, 2006; Ramsbottom, 1952; Roberts, 1971, 1976; Shen et al., 2005, 2017; Shi et al., 2005; Taboada, 2004; Taboada, Shi, 2009; Waagen, 1884; Waterhouse, 1982; Weller, 1914; Winkler Prins, 1968 и др.

В ряде случаев при изучении ранее описанных коллекций и литературного материала проводилась ревизия родового состава, в результате которой менялись родовые названия.

С самого начала каменноугольного периода, уже в раннем турне, состав хонетид почти полностью обновляется по сравнению с фаменским веком позднего девона. Из родов, распространенных

в девоне, в карбон переходят только *Retichonetes* и *Plicochonetes*, которые продолжают существовать на Русской платформе (лихвинский надгоризонт). Кроме того, *Retichonetes* распространен в Центральном Казахстане (симоринские слои), на северо-востоке России в бассейне р. Омолон (элэргетхынская свита) и в штате Айова в США; *Plicochonetes* — на Рудном Алтае (тарханская свита), в Рейнской области в Германии (зона *Gattendorphia*) и в штате Миссури в США (*Louisiana Limestone*).

Впервые появляются роды: *Rugosochonetes* — на Русской платформе (малевский и упинский горизонты) и в штате Айова в США (*Kinderhook Group*), *Subglobosochonetes* — на Русской платформе (малевский горизонт), *Thuringochonetes*, *Paleoanopliopsis* — в Тюрингских и Рейнских Сланцевых горах Германии (зона *Gattendorphia*), *Chilenchonetes* — на севере Чили.

В позднем турне продолжает существовать род *Rugosochonetes*, ареал которого значительно расширяется. Он встречен на Русской платформе (черепетский горизонт), на Урале (кыновский, кизеловский, лихвенский горизонты и ишимские слои), в Казахстане (кассинские, русаковские, ишимские слои), в Кузнецком бассейне (тайдонский и нижнетерсинский горизонты), в Средней Азии, в Рудном Алтае (бухтарминская свита), в Кантабрийских горах на севере Испании (*Vegamian Formation*), широко на севере Западной Европы, в Юго-Западном Китае (*Yudong Formation*), в Восточной Австралии (зоны *Tulcumbella tenuistriata*, *Schellwienella* cf. *burlingtonensis*), в Северо-Западной Австралии (*Burt Range Formation*), в Северной Америке (*Burlington Limestone*, *Keokuk Limestone*).

Впервые появляются роды *Megachonetes*, *Delepineia*, *Semenewia*, *Tulcumbella*, *Gibbochonetes*, *Caenanoplia*.

Род *Megachonetes* распространен на Русской платформе, на Урале (кизеловский горизонт), в Мугоджарах, в Киргизии (акчешашская свита), в Кузнецком бассейне (нижнетерсинский горизонт) и широко в Западной Европе; род *Delepineia* — на Урале (березовская свита, кизеловский горизонт), в Западной Европе и в Новом Южном Уэльсе в Австралии (*Burindi Group*); род *Semenewia* — на территории Англии, Франции, Бельгии, Германии; род *Tulcumbella* — в Новом Южном Уэльсе в Австралии (*Tulcumba Sandstone*); род *Gibbochonetes* — на Урале (алатаусская свита); род *Caenanoplia* — в штате Миссури в США (низы *Burlington Limestone*), в Северном Иране (*Mobarak Formation*).

Существование родов *Tulcumbella*, *Subglobosochonetes*, *Caenanoplia*, *Gibbochonetes* ограничено только турнейским веком. Роды *Rugosochone-*

tes, Plicochonetes, Delepineae, Megachonetes, Semenewia переходят в последующий визейский век.

В визейском веке, наряду с ранее существовавшими родами, впервые появляются роды *Daviesiella*, *Airtonia*, *Tornquistia*, *Schistochonetes*, *Globosochonetes*, *Leiochonetes*, *Trichochonetes*, *Yagonia*, *Robertsella*, *Aitegounetes*.

Род *Rugosochonetes* распространен на Русской платформе (тульский и алексинский горизонты), в Волго-Уральской области (елоховский горизонт), в Казахстане, на Рудном Алтае (ульбинская свита), в Западной Европе, в Свентокшиских горах в Польше (зона *Goniatites granosus*), на северо-западе Ирландии (Meenymore Formation), в горах Китаками в Японии, в Ливии, в Северо-Западном Китае, в Восточной (зоны *Rhipidomella fortimuscula*, *Schellwienella cf. burlingtonensis*) и Северо-Западной Австралии (Utting Calcarenite); род *Megachonetes* — на Русской платформе (тульский, алексинский, михайловский, веневский горизонты), на Урале (косьвинский, тульский, алексинский, михайловский, веневский горизонты), на Донбассе, на Новой Земле, в Ферганской долине, в Каратау, в Мугоджарах, на Северном Хараулахе, в Сетте-Дабане (курахская свита), в Польше, в Кантабрийских горах на севере Испании (*Genicera* Formation, *Gete Member*), широко в Западной Европе, в Северной Америке, на Кунь-Луэ на северо-западе Китая, в Восточной (зоны *Schellwienella cf. burlingtonensis*, *Orthotetes australis*) и Северо-Западной Австралии (Burville Beds); род *Delepineae* — на Русской платформе (тульский, алексинский, михайловский горизонты), на Урале (косьвинский, тульский, алексинский, михайловский, веневский горизонты), на Новой Земле, на Донбассе (горизонты C1va, C1vf), в Северной Киргизии (каракиинская свита), в Западной Европе, в Марокко, в Центральном Китае, в Японии (*Akioishi Limestone Group*, *Delepineae sinuata Zone*), в Северо-Западной Австралии и Новом Южном Уэльсе; род *Semenewia* — на территории Бельгии, Великобритании, Франции, Германии; род *Tornquistia* — на Русской платформе (тульский, михайловский горизонты), в Донецком бассейне (горизонты C1va, C1vf, C1vg1), в Свентокшиских горах Польши (зона *Goniatites granosus*), в Испании, Англии, Шотландии, Ирландии и в Германии; род *Daviesiella* — в Великобритании (подзоны C2, S1, S2, D1); род *Airtonia* — в Англии (подзона C2), в Северной Ирландии, в Северо-Западной Австралии (Burville Beds); род *Schistochonetes* — в Северо-Западной Австралии (Utting Calcarenites); род *Leiochonetes* — в Восточной Австралии (от подзоны *Gigantoproductus tenuirugosus* зоны *Delepineae aspinosa* до зоны *Rhipidomella fortimuscula*); род *Trichochonetes* — в Восточной Австралии (от подзоны *Inflatia elegans* зоны *Delepineae aspinosa* до зоны *Delepineae fortimuscula*); род *Yagonia* — в Западной Аргентине (Maliman Formation), в За-

падной Австралии (Booti Sandstone, Yagon Siltstone, Berrico Cruk Formation, Buskets Gap Formation); род *Robertsella* — в Новом Южном Уэльсе Австралии и в Северо-Западном Китае; род *Aitegounetes* — в Северо-Западной Австралии и Северо-Западном Китае (средняя часть Heshilafu Formation), род *Globosochonetes* — в Германии, на северо-западе Ирландии (Meenymore Formation), в Северо-Западной Австралии (Burville Beds).

В серпуховском веке родовой состав хонетид резко сокращается. Продолжают существовать ранее появившиеся роды *Rugosochonetes*, *Tornquistia* и *Yagonia*. Впервые появляются роды *Anopliopsis* и *Gonzalezius*, распространение которых ограничено этим веком.

Род *Rugosochonetes* известен с Русской платформы (стешевский и протвинский горизонты), в Англии, Шотландии, Ирландии, Чехии (нижний намюр, намюр А, подзона E1), в Испании (Mere Beds) и Северо-Западном Китае (Zhanpo Formation); род *Tornquistia* — из Шотландии и Испании (Mere Beds); род *Yagonia* — из Западной Аргентины (Malinan Formation) и Западной Австралии; род *Anopliopsis* — из штатов Техас, Теннесси, Оклахома США (Chester Series); род *Gonzalezius* — из Аргентины.

На рубеже раннего и среднего карбона происходит обновление родového состава и одновременное сокращение числа родов хонетид. Все роды башкирского века, а именно — *Neochonetes*, *Chonetinella*, *Lissochonetes*, *Eolissochonetes*, *Jakutochonetes*, *Sokolskaya*, *Neotornquistia* — появляются впервые. Существование *Jakutochonetes* и *Sokolskaya* ограничено только башкирским веком, а остальные роды переходят в последующий московский век.

Род *Neochonetes* распространен на Русской платформе (подмартьяновская свита, частично), на Донбассе (известняки E), в Северо-Восточном Казахстане (керегетасская свита), в Верхонье (тиксинская свита), в Кантабрийских горах Испании (San Emiliano Formation), в Северном Таиланде, в штатах Техас (Bends Series), Нью-Мексико (Morrow Group, Atoka Group) и Огайо (Portsville Group) США; род *Chonetinella* — на Таймыре (макаровский горизонт), в Северо-Восточном Казахстане (керегетасская свита), в Кантабрийских горах Испании (San Emiliano Formation), в Северном Таиланде, в штате Небраска США (Atoka Group); род *Lissochonetes* — в Северо-Восточном Казахстане (керегетасская свита), в Колымо-Омолонском массиве (магарский горизонт), в штате Оклахома США (Morrow Group), в Новом Южном Уэльсе Австралии (Baskets Gap Formation, Branch Creek Formation); род *Eolissochonetes* — в Колымо-Омолонском массиве (агиджинская и ольчинская свиты), в штатах Кентукки (Portsville Group) и Оклахома (Morrow Group)

США; род *Jakutochonetes* – в Северном Верхоянье (юпэнчинская свита); род *Sokolskaya* – на Русской платформе, на Урале, в Донецком бассейне (известняк E), в Кантабрийских горах Испании (*San Emiliano Formation*); род *Neotornquistia* – на Русской платформе (черемшанский горизонт), в Колымо-Омолонском массиве (магарская свита), в Кантабрийских горах Испании (*San Emiliano Formation*), в штате Техас в США.

В московском веке преобладают роды, перешедшие из башкирского века: *Neochonetes*, *Chonetinella*, *Lissochonetes*, *Eolissochonetes* и *Neotornquistia*. Впервые появляются роды *Mesolobus* и *Paramesolobus*, которые продолжают существовать в позднем карбоне, и род *Riosanetes*, в своем распространении ограниченный только московским веком.

Род *Neochonetes* распространен на Русской платформе (верейский, каширский, подольский и мячковский горизонты), в Приуралье (подмартьяновская свита, частично мартьяновская и надмартьяновская свиты), на Донбассе, в Северо-Восточном Казахстане (слои с чакельмесским комплексом частично, керегетасская свита частично), в Кантабрийских горах Испании, в штатах Нью-Мексико, Небраска (*Charokeo Group*), Оклахома (*Des Moines Series*, *Wowoka Formation*), Техас (*Mineral Wells Formation*) США, в Северо-Западном Китае (*Xiaohaizi Formation*); род *Chonetinella* – в Северо-Восточном Казахстане (керегетасская свита частично), в Западной Европе (вестфальский ярус), в Фергане, США в штатах Огайо, Нью-Мексико (*Des Moines Series*), Айова, Миссури (*Des Moines Series*, *Cherokee Shale*), Небраска (*Des Moines Series*, *Marmaton Group*), Техас (*Mineral Wells Formation*, *Millsap Lake Formation*) США; род *Lissochonetes* – на Русской платформе (подольский горизонт), в Северо-Восточном Казахстане (керегетасская свита частично, слои с коксуйским комплексом частично), в Бельгии (вестфальский ярус), в Кантабрийских горах Испании (*Fusulinella B2 subzone*), в штате Айова США (*Des Moines Series*), в Перу, Бразилии, в Новом Южном Уэльсе Австралии (*Duckets Gap Formation* частично); род *Eolissochonetes* – в штатах Огайо, Айова, Миссури (*Des Moines Series*) и Кентукки (*Kendrick Shale*, *Fottsville Series*) США; род *Mesolobus* – в штатах Миссури, Нью-Мексико (*Des Moines Series*) и Небраска (*Marmatone Group*, *Cherokee Group*) США; род *Paramesolobus* – в Кантабрийских горах Испании (*Branosera Formation* частично), в штатах Миссури и Нью-Мексико (*Des Moines Series*, *Atoka Group*) США; род *Neotornquistia* – на Русской платформе (верейский горизонт), в Западной Европе, в штатах Небраска и Техас США; род *Riosanetes* – в Кантабрийских горах Испании.

В позднем карбоне продолжают существовать роды, появившиеся в среднем карбоне – *Neochonetes*, *Chonetinella*, *Lissochonetes*, *Eolissochonetes*, *Mesolobus*, *Paramesolobus* и *Neotornquistia*. Впервые появляются роды *Quadrochonetes*, *Sulcataria*, *Prorugaria* и *Costachonetes*. Родовые комплексы хонетид касимовского и гжельского веков позднего карбона почти не различаются, и поэтому рассматриваются как единый этап.

Род *Neochonetes* распространен на Русской платформе (хамовнический, кревьякинский горизонты касимовского яруса и русавкинский горизонт гжельского яруса), в Приуралье, на Урале, на Новой Земле, на Западном Шпицбергене, в Донецком бассейне (араукаритовая свита), в Северо-Восточном Казахстане (слои с чакельмесским комплексом частично), на Памире, в Ферганской долине, в Северо-Западной Испании (*Burguelo Formation*), на северо-западе Китая (касимовский ярус), в Японии (*Miaokou Formation*), в Северном Таиланде и Малайзии (*Aring Formation*), в штатах Техас (*Virgil Series*, *Canyon Series*, *Grandford Formation*, *Brad Formation*), Айова (*Missouri Series*, *Deep Creek Formation*), Колорадо (*Hermosa Formation*), Канзас (*Missouri Series*, *Stanton Formation*), *Virgil Series*, *Silver Lake Shale*, *Scranton Shale Formation*), Небраска (*Douglas Group*, *Wabansee Group*) США; род *Chonetinella* – на Русской платформе (кревьякинский, дорогомилловский горизонты касимовского яруса и русавкинский, псевдофузулиновый горизонты гжельского яруса), в Приуралье, на Урале (зилимские слои, коровый и швагерининовый горизонты), в Донецком бассейне (авиловская свита, зоны С3а, С3р, известняк O5), на Таймыре (турузовский горизонт), на Новой Земле, на Западном Шпицбергене, в Средней Азии, в Венгрии, в Северном Таиланде, в штатах Айова, Оклахома, Канзас, Миссури (*Missouri Series*, *Kansas City Group*, *Douglas Group*, *Lansing Group*), Колорадо (*Hermosa Formation*) и Небраска (*Missouri Series*, *Lansing Group*) США; род *Lissochonetes* – на Русской платформе (касимовский ярус, русавкинский горизонт), на Урале (коровый горизонт), на Шпицбергене (*Nordenskioldbreen Formation*), на Новой Земле, на Западном Таймыре (эвенкская свита), в Северо-Восточном Казахстане (слои с кокпектинским комплексом, слои с коксуйским комплексом частично), на Соляном кряже, в штате Квинсленд Австралии, в штатах Техас (*Canyon Group*, *Caddo Creek Formation*), Канзас и Небраска (*Virgil Series*, *McKissick Grove Shale*, *Douglas Group*, *Plattsmouth Limestone*, *Wabansee Group*) США; род *Eolissochonetes* – на Новой Земле, Колымо-Омолонском массиве (магивеевская свита), в Колумбии (верхи пенсильвания); род *Mesolobus* – в штате Колорадо США (*Hermosa Formation*); род *Paramesolobus* – на Русской платформе, в Донецком бассейне (гжельский ярус, зона С3с, O4, 1 – P1 и кровля извест-

няка O5), на Урале (швагеринский горизонт), в Западной Европе; род *Sulcataria* — в штате Техас США (Missouri Series); род *Quadrochonetes* — в штатах Миссури, Небраска, Айова, Канзас США (Missouri Series, Kansas City Group, Lansing Group); род *Costachonetes* — на Русской платформе (кревьякинский, дорогомилловский и псевдофузулиновый горизонты), в Донецком бассейне (авиловская свита, известняки O1, O3, O4, араукариновая свита и известняк P1), в Китае (Penchi Group, Taiyuan Group); род *Proguaria* — в Таиланде (касимовский—гжельский ярусы); *Neotornquistia* — на Русской платформе, на Новой Земле, на Колымо-Омолонском массиве (пареньский надгоризонт, магивеевская свита), в Испании и Бразилии.

Таким образом, разнообразие хонетид в карбоне по сравнению с поздним девонем существенно возрастает. Происходит резкое обновление родового состава. Роды раннего карбона составляют единый комплекс. На рубеже раннего и среднего карбона также происходит обновление состава хонетид, но число родов по сравнению с ранним карбоном заметно уменьшается. В основном единый родовой состав характеризует средний и поздний карбон, а также начало ранней перми.

На этих двух этапах каменноугольной системы наблюдается различный характер развития группы.

В раннем карбоне географическое распространение родов хонетид в основном широкое, а иногда и повсеместное (роды *Rugosochonetes*, *Neochonetes*), соответствующее слабой биогеографической дифференциации морских бассейнов того времени.

Ранний карбон — эпоха погружений и трансгрессий. Уже в раннем турне позднефаменское поднятие позднего девона сменилось опусканием, которое было началом большой волны трансгрессий, достигших наибольшего развития во второй половине турнейского века и в визейском веке, приведших к углублению морских бассейнов. Это время характеризуется наиболее слабо выраженным провинциализмом морской фауны. Большинство родов хонетид существовали и в Североамериканской, и в Евразийской биогеографических областях. Только роды *Caenaporia* и *Aporliopsis*, возможно, являются эндемиками Североамериканской области.

В раннем карбоне отмечается обратное соотношение скорости изменения разнообразия хонетид и частоты эвстатических колебаний уровня моря, в частности, наблюдаемое на Русской платформе (рис. 1) (Афанасьева, 2006). На фоне относительно медленных колебаний уровня моря хонетиды, как правило, быстро эволюционировали. Так, подавляющее большинство видов (10 из 15) раннекаменноугольных хонетид Русской плат-

формы в своем распространении ограничены каким-либо одним горизонтом. В среднем и позднем карбоне роды хонетид распространены хронологически более широко и независимо от эвстатических флюктуаций и различия их видового состава отмечены в основном на уровне ярусов. Это, по-видимому, можно объяснить появлением у них дополнительных адаптаций, способствующих интенсификации функций дыхания и питания. Так, развитие более высокой срединной септы спинной створки привело к разделению мантийной полости и лопасти лофофора и усилению фильтрации. Большая выраженность отпечатков сосудов мантии свидетельствует об усилении респираторной функции. Эти же особенности отличают гетерохронные гомеоморфы раннего и среднего—позднего карбона. Так, гомеоморфные роды *Rugosochonetes* и *Neochonetes* различаются по наличию у *Neochonetes* парных васкулярных валиков по обеим сторонам от срединной септы на внутренней поверхности брюшной створки, а на внутренней поверхности спинной створки развиты брахиальные валики, отсутствующие у *Rugosochonetes* (рис. 2, 3) (Афанасьева, 1988, 2015). Изменения сосудистой системы на данном рубеже отмечены и у родов отрядов *Orthida* и *Spiriferida* (Lazarev, Poletaev, 1982), что может свидетельствовать об изменении газового режима морских вод в это время.

Только у раннекаменноугольных представителей хонетид присутствует гигантизм. Это явление хорошо наблюдается у позднеурнейских—визейских родов *Delepinea*, *Daviesiella* и *Megachonetes*. Одновременно гигантизм проявлялся и в других отрядах брахиопод, таких как *Productida* и *Spiriferida*. По-видимому, это явление имеет общее экологическое объяснение. Гигантизм современных морских организмов биологи связывают, в частности, с увеличением глубины бассейна и понижением температуры придонных вод, что приводит к нехватке пищевых ресурсов, к поздней половой зрелости и, соответственно, к увеличению в размере (Пантелеев, 1994; Винарский, 2013 и др.). Возможно, что гигантизм раннекаменноугольных хонетид и других брахиопод также связан с увеличением глубины морских бассейнов в позднем турне — визе, когда трансгрессии и погружения, в целом характерные для раннего карбона, были наибольшими (Афанасьева, 2022).

В среднем карбоне, несмотря на частичные регрессии, вследствие существовавшего сообщения между отдельными акваториями, провинциализм практически не наблюдается, и распространение родов хонетид остается, в основном, широким. Почти все роды найдены во всех трех биогеографических областях среднего карбона: Западноевроазиатской, Североевразийской и Центральноамериканской. Только единичные роды характеризуют какую-либо одну область: *Sokolskaya* —

Ярусы	Региональные ярусы Русской платформы	Кривая уровня моря Московской синеклизы	Распространение хонетид в карбоне Московской синеклизы	
Жельский	Ногинский		Lissochonetes <u>geinitzianus</u> N. <u>dalmanoides</u> Chonetinella <u>uralica</u>	
	Павловопосадский			
	Русавкинский			
Касимовский	Дорогомилловский			Ch. <u>pigmaea</u>
	Хамовнический			Paramesolobus <u>ivanovae</u>
	Кревякинский			Lissochonetes <u>rarus</u>
Московский	Мячковский			Neochonetes <u>carboniferus</u>
	Подольский			
	Каширский			
	Верейский			Tornquistia <u>aljutowica</u> N. <u>donetzianus</u>
Башкирский	Мелекесский			
	Черемшанский			
	Прикамский			
	Северокельтменский			
	Краснополянский			
	Вознесенский			
Серпуховский	Запалтубинский			
	Протвинский			R. <u>serpukhovensis</u>
	Стешевский			
	Тарусский			R. <u>praecarboniferus</u> R. <u>vashanensis</u> R. <u>waldschmidt</u>
Визейский	Веневский			
	Михайловский			Megachonetes <u>siblyi</u>
	Алексинский			M. <u>zimmermanni</u>
	Тулский			R. <u>annae</u> P. <u>tricornis</u> Delepinea <u>comoides</u> Tornquistia <u>polita</u>
	Бобриковский			
	Радаевский			
Турнейский	Косьвинский			
	Кизеловский			
	Черепетский		R. <u>distinctus</u> R. <u>znamenkensis</u> Plicochonetes <u>elegans</u>	
	Каракубский			
	Упинский		Rugosochonetes <u>upensis</u>	
	Малевский		Subglobosochonetes <u>malevkensis</u>	

Рис. 1. Схема сопоставления изменения уровня моря (по: Alekseev et al., 1996) и состава хонетид в карбоне Русской платформы. Подчеркнуты виды, встреченные в каком-либо одном горизонте; вертикальной чертой показано стратиграфическое распространение видов (по: Афанасьева, 2006).

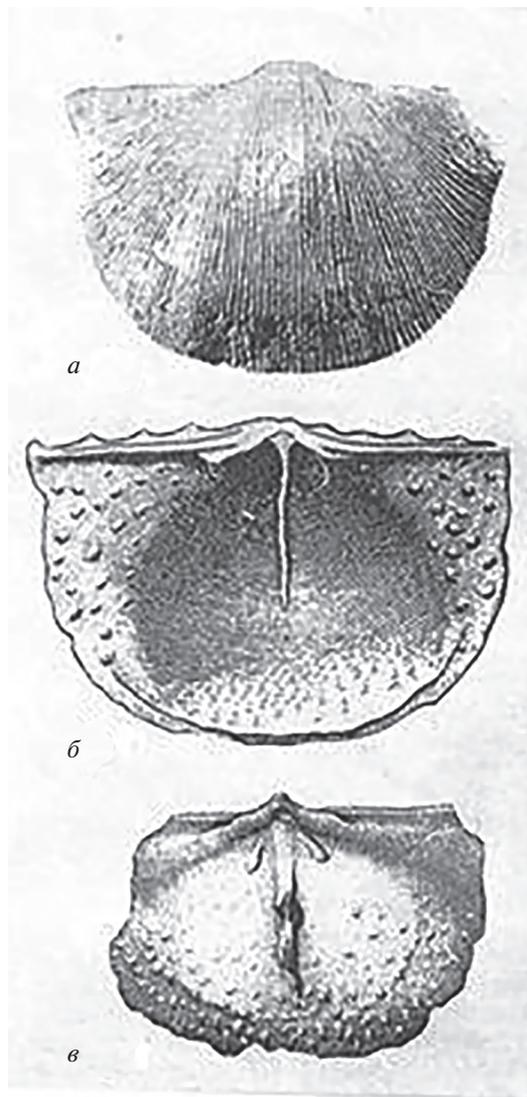


Рис. 2. Род *Rugosochonetes* Sokolskaja: *a* – наружное строение брюшной створки, *б* – внутреннее строение брюшной створки, *в* – внутреннее строение спинной створки (по: Афанасьева, 1988).

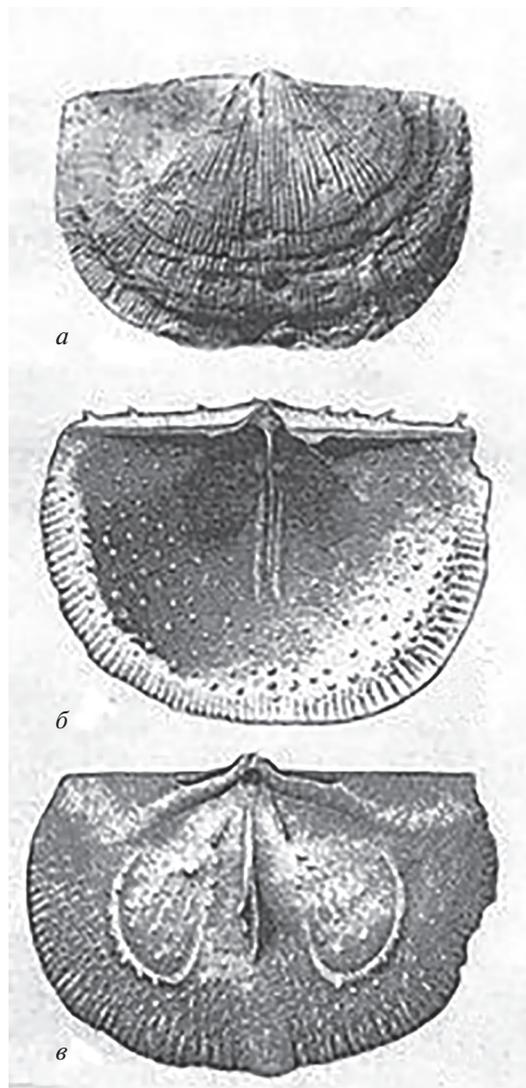


Рис. 3. Род *Neochonetes* Muir-Wood: *a* – наружное строение брюшной створки, *б* – внутреннее строение брюшной створки, *в* – внутреннее строение спинной створки (по: Афанасьева, 1988).

Западноевроазиатскую, *Jakutochonetes* – Северо-евроазиатскую, *Mesolobus* – Центральноамериканскую.

В позднем карбоне, в эпоху новой трансгрессии, распространение родов хонетид, в основном, то же, что и в среднем карбоне. Все три биогеографические области охарактеризованы одним и тем же набором родов, и лишь распространение отдельных родов ограничено какой-либо одной областью. Так, *Mesolobus*, *Sulcataria* и *Quadrochonetes* существовали только на территории Центральноамериканской области. Эти роды переходят и в раннюю пермь, и их появление в позднем карбоне можно расценивать как начало формирова-

ния в дальнейшем фауны брахиопод Тропической области перми.

Таким образом, в карбоне продолжается расцвет хонетид, начавшийся в раннем девоне. По родовому составу выделяются два отчетливых комплекса – раннекаменноугольный, характерный только для данного диапазона, и единый средне–позднекаменноугольный, продолжающийся в раннюю пермь (Афанасьева, 2022). Отличительными чертами хонетид раннего карбона, кроме того, является обратное соотношение скорости развития их разнообразия и частоты эвстатических флюктуаций, а также появление гигантских форм, связанное, по-видимому, с этапом максимального углубления морских бассейнов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айзенберг Д.Е.* Chonetidae (Brachiopoda) // Атлас фауны турнейских отложений Донецкого бассейна. Киев: Наук. думка, 1971. С. 66–91.
- Айзенберг Д.Е.* Новые раннебашкирские хонетиды Донецкого бассейна // Палеонтол. журн. 1980. № 3. С. 5–57.
- Айзенберг Д.Е.* Новые хонетиды из карбона Донбасса // Палеонтол. журн. 1985. № 4. С. 35–42.
- Афанасьева Г.А.* Каменноугольный этап развития надсемейства Chonetacea (Brachiopoda) // Палеонтол. журн. 1975а. № 1. С. 3–9.
- Афанасьева Г.А.* Chonetacea (Brachiopoda) среднего и позднего карбона Русской платформы // Палеонтол. журн. 1975б. № 2. С. 96–113.
- Афанасьева Г.А.* Chonetacea (Brachiopoda) раннего карбона Русской платформы // Палеонтол. журн. 1976. № 3. С. 58–70.
- Афанасьева Г.А.* Брахиоподы отряда Chonetida (историческое развитие, функциональная морфология, филогенез и система). М.: Наука, 1988. 123 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 228).
- Афанасьева Г.А.* Брахиоподы отряда Chonetida из бассейновых фаций пограничных отложений девона и карбона Тюрингских и Рейнских Сланцевых гор (Германия) // Палеонтол. журн. 2002. № 6. С. 57–62.
- Афанасьева Г.А.* Изменения разнообразия брахиопод отряда Chonetida и колебания уровня моря в карбоне Московской синеклизы // Эволюция биосферы и биоразнообразия. 4. Палеоэкология и эволюция сообществ. Сб. к 70-летию А.Ю. Розанова. М.: ПИН РАН, 2006. С. 307–315.
- Афанасьева Г.А.* Проблема сходства в морфологической эволюции брахиопод // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: устойчивость и вариабельность. М.: ПИН РАН, 2015. С. 134–145.
- Афанасьева Г.А.* О гигантизме у раннекаменноугольных брахиопод отряда Chonetida // Палеонтол. журн. 2022. № 3. С. 16–18.
- Афанасьева Г.А., Невеская Л.А.* Анализ причин различных последствий кризисных ситуаций на примере замковых брахиопод и бивальвий // Экосистемные перестройки в эволюции биосферы. Вып. 1. М.: Недра, 1994. С. 101–108.
- Бархатова В.П.* Биостратиграфия карбона и нижней перми Северного Тимана. Л.: Недра, 1970. 228 с. (Тр. ВНИГРИ. Вып. 283).
- Безносова Г.А., Бенедиктова Р.А., Сарычева Т.Г. и др.* Некоторые новые представители брахиопод девона и карбона Рудного Алтая и Сары-Арка // Изв. АН Каз. ССР. Сер. геол. 1956. Вып. 23. С. 94–104.
- Винарский М.В.* О применимости Правила Бергмана к экотермным организмам: современное состояние проблемы // Журн. общ. биол. 2013. Т. 74. № 5. С. 327–339.
- Иванова Е.А.* Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. М.: Наука, 1949. 144 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 21).
- Иванова Е.А.* Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей. Кн. 3. Развитие фауны в связи с условиями существования. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 303 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 69).
- Григорьева А.В., Афанасьева Г.А., Лазарев С.С., Эрлангер О.А.* Брахиоподы верхнего карбона // Верхний карбон СССР. М.: Наука, 1984. С. 91–95 (Тр. Межвед. стратиграф. ком-та. Т. 13).
- Наливкин Д.В.* Брахиоподы верхнего и среднего девона и нижнего карбона Северо-Восточного Казахстана. М.-Л.: ОНТИ НКТП СССР, 1937. 200 с. (Тр. ЦНИГРИ. Т. 99).
- Наливкин Д.В.* Брахиоподы турнейского яруса Урала. Л.: Наука, 1979. 247 с.
- Осипова А.И., Геккер Р.Ф., Бельская Т.Н.* Закономерности распространения и смены фауны в позднепалеозойских эпиконтинентальных морях Русской платформы // Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1971. С. 279–293 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 130).
- Пантелеев П.А.* Правило Бергмана – концептуальный и эмпирический аспекты // Успехи совр. биол. 1994. Т. 114. № 1. С. 42–51.
- Сарычева Т.Г., Сокольская А.Н., Безносова Г.А., Максимова С.В.* Брахиоподы и палеогеография карбона Кузнецкой котловины. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 547 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 95).
- Сарычева Т.Г., Сокольская А.Н., Максимова С.В., Безносова Г.А.* Фациальная зональность брахиопод в каменноугольных морях Кузнецкой котловины // Палеонтол. журн. 1962. № 4. С. 58–69.
- Симорин А.М.* Стратиграфия и брахиоподы Карагандинского бассейна. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. 296 с.
- Сокольская А.Н.* Chonetidae Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 108 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 27).
- Сокольская А.Н.* Надсемейство Chonetacea // Основы палеонтологии: Мшанки, брахиоподы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 221–223.
- Чернышев Ф.Н.* Верхнекаменноугольные брахиоподы Урала и Тимана. СПб., 1902. 749 с. (Тр. Геол. ком-та. Т. 16. № 2).
- Afanasjeva G.A.* The brachiopod order Chonetida in the Permian // Paleontol. J. 2022. V. 56. № 7. <https://doi.org/10.1134/S0031030122070024>
- Alekseev A.S., Kononova L.I., Nikishin A.M.* The Devonian and Carboniferous of the Moscow Syncline (Russian Platform): Stratigraphy and sea-level changes // Tectonophysics. 1996. V. 268. P. 149–168.
- Archbold N.W.* Classification and evolution of the brachiopod family Rugosochonetidae Muir-Wood, 1962 // Proc. Roy. Soc. Victoria. 1982. V. 94. № 1. P. 1–9.
- Bahrammanesh M., Angiolini L., Antonelli A.A. et al.* Tournaisian (Mississippian) brachiopods from Mobarak Formation, North Iran // GeoArabia. 2011. V. 16. № 3. P. 129–192.

- Brand P.J.* Scottish Carboniferous chonetoids // *Bull. Geol. Soc. Gr. Brit.* 1970. V. 31. P. 89–137.
- Brunton C.H.C.* Silicified brachiopods from the Visean of County Fermanagh // *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol.* 1968. V. 16. № 1. P. 1–70.
- Campbell K.S.W., Engel B.A.* The faunas of the Tournaisian Tulcumba Sandstone and its members in the Werrie and Belene Synclines, New South Wales // *J. Geol. Soc. Australia.* 1963. V. 10. Pt 1. P. 55–122.
- Carter J.L.* Mississippian brachiopods from the Glen Park Formation of Illinois and Missouri // *Bull. Carnegie Mus. Natur. Hist.* 1988. V. 27. P. 1–82.
- Chao I.T.* Productidae of China. Pt II. Chonetinae, Productinae and Richthofeniinae // *Palaeontol. Sin. B* 5. 1928. 103 p.
- Chen Z.Q., Shi G.R.* Late Carboniferous to Early Permian brachiopod fauna from the Bachu and Kalpin areas, Tarim basin, NW China // *Alcheringa.* 2002. V. 25. № 3. P. 293–326.
- Chen Z.Q., Shi G.R.* Early Carboniferous brachiopod faunas and their biogeographical affinities from the western Kunlun Mountains, North-West China // *Palaeontogr. Abt. A.* 2003. Bd 268. P. 103–187.
- Dunbar C.O., Condra G.E.* Brachiopoda of the Pennsylvanian system in Nebraska // *Bull. Nebr. Geol. Surv. Ser. 2.* 1932. V. 5. 377 p.
- Davidson T.* On British Carboniferous Brachiopoda // *Geologist.* 1862. V. 4. P. 41–59.
- Girty G.H.* Description of a new genus and new species of Carboniferous brachiopods // *J. Wash. Acad. Sci.* 1938. V. 28. P. 278–284.
- Hoare R.D.* New Pennsylvanian Brachiopoda from Southern Missouri // *J. Paleontol.* 1960. V. 34. P. 217–232.
- Isaackson P.E., Dutro J.T.* Lower Carboniferous brachiopods from Sierra de Almeida, Northern Chile // *J. Paleontol.* 1999. V. 73. № 4. P. 625–633.
- Koninck L.G.* Monographie des genres Productus et Chonetes // *Mém. Soc. Sci. Liege.* 1847. V. 4. 278 p.
- Lazarev S.S., Poletaev V.I.* The development of the brachiopod mantle system at the Early – Middle Carboniferous boundary // *Biostratigraphic data for a Mid-Carboniferous boundary.* Leeds: Subcom. Carbonifer. Stratigr., 1982. P. 89–94.
- Martinez Chacon M.L., Winkler Prins C.F.* Rugosochonetidae (Brachiopoda, Chonetidina) from the Carboniferous of the Cantabrian Mountains (N Spain) // *Geobios.* 2005. V. 38. P. 637–651.
- Mottequin B., Sevastopulo G., Simon E.* Micromorph brachiopods from the Late Asbian (Mississippian, Visean) from northwest Ireland (Gleniff, County Sligo) // *Bull. Geosci.* 2015. V. 90. № 2. P. 307–330.
- Muir-Wood H.M.* The Morphology and Classification of the Brachiopod Suborder Chonetoidea. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1962. 132 p.
- Muir-Wood H.M.* Suborder Chonetidina // *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Pt. H. Brachiopoda. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1965. V. 2. P. 412–439.
- Paeckelmann W.* Die Brachiopoden des deutschen Unterkarbon. 1. Die Orthiden, Strophomeniden und Chonetiden des mittleren und oberen Unterkarbons // *Abh. Preuss. Geol. Landesanst. N. F.* 1930. Bd 122. S. 143–326.
- Qiao L., Shen S.Z.* Late Mississippian (Early Carboniferous) brachiopods from the Western Daba Mountains, Central China // *Alcheringa.* 2012. V. 36. № 3. P. 1–23.
- Racheboeuf P.R.* Chonetidina // *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Pt H. Brachiopoda (revised). V. 2. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 2000. P. 362–423.
- Racheboeuf P.R.* Chonetidina // *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Pt H. Brachiopoda (revised). V. 6. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 2006. P. 2628–2638.
- Ramsbottom W.H.C.* The fauna of the Cefn Coed Marine band of the coal measures at Aberbaiden, near Tondy, Glamorgan // *Bull. Geol. Surv. U. K.* 1952. V. 4. P. 8–32.
- Roberts J.* Devonian and Carboniferous brachiopods from the Bonaparte Gulf basin north-western Australia // *Bull. Austral. Geol. Geophys.* 1971. № 122. 319 p.
- Roberts J.* Carboniferous Chonetacean and Productacean brachiopods from eastern Australia // *Palaeontology.* 1976. V. 19. P. 17–77.
- Shen S.Z., Qiao L., Zhang Y. et al.* Carboniferous brachiopod genera on type species of China. Beijing: Sci. Press, 2017. P. 559–649.
- Shen S.Z., Tazawa J., Shi G.R.* Carboniferous and Permian Rugosochonetidae (Brachiopoda) from West Spitsbergen // *Alcheringa.* 2005. V. 29. P. 241–256.
- Shi G.R., Chen Z.Q., Zhan L.P.* Early Carboniferous brachiopod fauna from the Baoshan block, West Yunnan, southwest China // *Alcheringa.* 2005. V. 29. P. 31–85.
- Taboada A.C.* Braquiopodos y biostratigrafía del Carbonífero del Cordon del Naranjo (subcuenca Calingasta – Uspallata), Argentina // *Ameghiniana.* 2004. V. 41. № 3. P. 405–432.
- Taboada A.C., Shi G.R.* Yagonia Roberts (Brachiopoda, Chonetidina) from the Malinan Formation, Lower Carboniferous of western Argentina: paleobiogeographical implications // *Alcheringa.* 2009. V. 33. № 3. P. 223–235.
- Waagen W.* Salt range fossils: Productus Limestone fossils // *Palaeontol. Ind. Ser. 13.* 1884. V. 1. Fasc. 4. Pt 4. P. 611–728.
- Waterhouse J.B.* New Carboniferous brachiopod genera from Huai Bun Nak, North-East Thailand // *Paläontol. Z.* 1982. Bd 56. H. 1/2. P. 39–52.
- Weller S.* The Mississippian Brachiopoda of the Mississippi Valley Basin // *Illinois Geol. Surv. Monogr.* 1914. 508 p.
- Winkler Prins C.F.* Carboniferous Productidina and Chonetidina of the Cantabrian Mountains (NW Spain): systematics, stratigraphy and palaeoecology // *Leidsche Geol. Meded.* 1968. № 43. P. 41–126.

Diversity and Distribution of the Carboniferous Brachiopods of the Order Chonetida

G. A. Afanasjeva

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

Basing on the study collections of the Carboniferous brachiopods of the order Chonetida from different regions of the world data of their stratigraphic and geographical distributions are composed. Renovation of the generic composition of chonetids took place at the Devonian–Carboniferous boundary and at that of the Early–Middle Carboniferous. At the Early Carboniferous it is observed inverse relationship between the rate of chonetid diversification and sea-level changes. Heterochronic homeomorphy of Early and Middle–Late Carboniferous chonetid genera takes place. Existence of gigantic genera at Late Tournaisian–Visean connects with maximum of the Lower Carboniferous transgression at that time.

Keywords: Carboniferous brachiopods, Chonetida, generic composition, stratigraphic and geographical distribution, relationship with sea-level changes, gigantism, homeomorphy