

УДК 565.33:551.736.3+551.761.1(470)

## ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОЗДНЕПЕРМСКИХ И РАННЕТРИАСОВЫХ ПРЭСНОВОДНЫХ ОСТРАКОД ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

М.А. Наумчева

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова  
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва

Поступила в редакцию 15.12.16

Рассмотрена история изучения позднепермских и раннетриасовых остракод преимущественно центральных районов Восточно-Европейской платформы, начиная от самых первых работ 30-х гг. прошлого столетия до настоящего времени. Выделено четыре этапа.

*Ключевые слова:* пресноводные остракоды, поздняя пермь, ранний триас, Восточно-Европейская платформа, Россия.

*Naumcheva M.A.* Research history of late Permian and early Triassic non-marine ostracods from East European Platform. Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Geological Series. 2017. Volume 92, part 1. P. 21–37.

The research history of the late Permian and early Triassic ostracods mainly from central areas of the East European Platform is considered from the 1930s to the present. Four stages are distinguished.

*Key words:* non-marine ostracods, late Permian, early Triassic, East European Platform, Russia.

### Введение

Прежде чем приступить к рассмотрению истории изучения пресноводных остракод верхнепермских и нижнетриасовых отложений Восточно-Европейской платформы (ВЕП), следует сделать несколько замечаний. Во-первых, в связи с тем, что родовая принадлежность многих видов менялась по мере накопления знаний о группе, во избежание путаницы названия будут приводиться так, как они были даны в первоисточнике. Во-вторых, граница между пермской и триасовой системами зафиксирована в разрезе Мейшань (Южный Китай) по первому появлению конодонтов *Hindeodus parvus* (Kozur et Ryatakova) (Yin et al., 2001). Положение этого уровня в континентальных отложениях, развитых на территории ВЕП, в настоящее время неизвестно. Традиционно граница перми и триаса проводится между вятским и вохминским горизонтами, поскольку рубеж между ними сопряжен с самыми значительными изменениями в палеонтологических комплексах и седиментации. Поэтому в дальнейшем изложении «граница перми и триаса» будет пониматься как рубеж между этими горизонтами, а не как она принята в глобальной стратиграфической шкале. В-третьих, некоторые стратиграфические подразделения изменили свой ранг и объем. Так, недавно верхний подъярус татарского яруса был переведен в ранг отдела, а входившие в его состав северодвинский и вятский горизонты стали ярусами (Постановления МСК..., 2006). В тех случаях, когда это было возможно без искажения смысла, старые стратиграфические подразделения заменены современными аналогами. В ряде случаев сохранено устаревшее название «татарский ярус»,

под которым понимаются нерасчлененные отложения уржумского, северодвинского и вятского ярусов, принятых в современной Общей стратиграфической шкале России.

В связи с большим объемом накопленного литературного материала о неморских остракодах перми и триаса ВЕП в статье рассматриваются главным образом наиболее важные и обстоятельные публикации.

### История изучения

Исследования пресноводных остракод, присутствующих в верхнепермских и нижнетриасовых отложениях, широко развитых на территории ВЕП, начались в 30-е гг. прошлого столетия и были связаны с началом масштабных геолого-разведочных работ. Историю изучения этой группы беспозвоночных можно разделить на несколько этапов, которые не имеют четких границ, но рубежи между ними отмечены знаковыми событиями.

**Первый этап (1930–1940-е гг.).** Связан с описанием видов и надвидовых таксонов и накоплением знаний об их распространении во времени и пространстве. В 1933 г. Т.Н. Спичарский при изучении коллекций, собранных Е.М. Люткевичем из разрезов татарского отдела в бассейнах рек Сухоны и Северной Двины, выделил микрофаунистические комплексы, свойственные сухонской и северодвинской свитам, и привел их видовую характеристику. Также им были изучены остракоды из пермских отложений Кузбасса (Спичарский, 1937). Спичарского справедливо считают основоположником межрегиональных корреляций по неморским остракодам, так как он первым заметил сходство фаун

этого возраста Кузбасса и ВЕП. Т.Н. Спижарский по форме раковины и особенностям охвата створок установил среди пермских остракод четыре новых рода (*Suchonella*, *Suchonellina*, *Sinusuella* и *Tomiella*) и 15 новых видов (Спижарский, 1937, 1939). Эти роды до сих пор играют ключевую роль в стратиграфии верхнепермских отложений европейской России.

В эти же годы В.М. Познер провел изучение остракод татарского яруса Вятского района; Г.Ф. Шнейдер описала микрофауну верхнепермских толщ бассейна р. Печоры, В.М. Старостина – позднепермские остракоды Ишимбайского Приуралья, а Н.Н. Субботина и Н.А. Волошина изучили остракоды татарского яруса Бугурусланского района. Верхнепермские и нижнетриасовые остракоды Прикаспийской впадины изучались Е.М. Глебовской и Г.Ф. Шнейдер (Кухтинов и др., 1986; Молостовская, 1977). К сожалению, большая часть полученных этими исследователями данных осталась неопубликованной и их можно найти только в рукописных отчетах.

Первые описания пресноводных остракод триаса, выполненные Г.Ф. Шнейдер и М.И. Мандельштамом, опубликованы в «Атласе руководящих форм ископаемых фаун СССР. Триасовая система» в 1947 г. Атлас содержит краткие характеристики нескольких видов рода *Darwinula* (*D. oblonga* Schneider, *D. lata* Schneider, *D. liassica* (Brodie), *D. triassica* Schneider, *D. triassica* var. *elongata* Schneider, *D. parva* Schneider, *D. radczenkoi* Mandelstam, *D. tentosa* Mandelstam, *D. globosa* (Duff), *D. laciniosa* Mandelstam, *D. elongatissima* Mandelstam, *D. oviformis* Mandelstam) и одного вида рода *Tomiella* (*T.?*) *chramovi* Schneider), которые происходят из триасовых отложений Прикаспийской впадины и Кузнецкого бассейна (Шнейдер, Мандельштам, 1947).

Основопологающей работой по пермским остракодам стала статья Г.Ф. Шнейдер (1948), в которой даны описания многих ключевых таксонов остракод из центральных и северных областей ВЕП: *Darwinula inornata* (Spizharsky), *D. parallela* (Spizharsky), *D. stelmachovi* (Spizharsky), *D. auriculata* Sharapova, *D. typica* (Spizharsky), *D. spizharskyi* Posner, *D. gerdae* Glebovskaya, *D. nasalis* Sharapova, *D. cornuta* (Spizharsky), *D. fragilis* Schneider, *D. fragilis* var. *angusta* Schneider, *D. svijazhicus* Sharapova, *D. tataricus* Posner, *D. perlonga* Sharapova, *D. suchonensis* Schneider, *D. malachovi* (Spizharsky), *D. chramovi* (Glebovskaya), *D. trapesoides* Sharapova, *D. sentjakensis* Sharapova, *D. complicata* Schneider, *Permiana oblonga* (Posner), *P. elongata* (Posner), *Sinusuella vjatzensis* (Posner), *S. ignota* Spizharsky. Важно, что в этой публикации приведены описания многих видов, которые были выделены другими исследователями в отчетах и до этого не публиковались. Согласно статье 50.1 МКЗН, автором этих видов следует считать Г.Ф. Шнейдер (Международный кодекс..., 2004). К ним относятся все вышеперечисленные виды, кроме *Darwinula typica*, *D. inornata*, *D. malachovi* и *Sinusuella ignota*, описания которых ранее были опу-

бликованы Т.Н. Спижарским (1939). Г.Ф. Шнейдер (1948) также упразднила выделенные Т.Н. Спижарским роды *Suchonellina* и *Suchonella*, включив их виды в род *Darwinula* на основании сходства строения мускульного отпечатка.

Род *Darwinula* Brady et Robertson in Jones, 1885 впервые был описан на современном материале из пресных вод Англии (Brady, Robertson, 1870). Затем отдельные виды этого рода определялись в породах самого разного возраста, начиная с каменноугольного (Jones, 1885). В 1947 г. Г.Ф. Шнейдер и М.И. Мандельштам (1947) впервые определили этот род в триасовых континентальных отложениях России, а в 1948 г. Г.Ф. Шнейдер впервые отнесла к роду *Darwinula* и некоторые пермские виды пресноводных остракод (Шнейдер, 1948).

**Второй этап (1950–1970-е гг.).** Этот этап в изучении остракод приходится на 1950–1970-е гг., когда накопилось достаточно сведений для построения первых зональных шкал по пресноводным остракодам. Первая такая шкала была предложена Н.П. Кашеваровой в 1953 г. для татарского яруса (ныне уржумский, северодвинский и вятский ярусы) Бугуруслано-Куйбышевской нефтеносной области (табл. 1). В этой схеме татарский ярус был расчленен на три фаунистических горизонта. Горизонты в свою очередь были разделены на более мелкие зоны и слои. В составе нижнетатарского подъяруса (ныне уржумский ярус) ею выделены две зоны: *Darwinula fragilis* и *D. chramovi* – *D. elongata*. Верхнетатарский подъярус (ныне татарский отдел) представлен переходной зоной, зоной с *D. parallela* и зоной с очень редкими *D. inornata* и *D. parallela* (Кашеварова, 1953). В 1960 г. Н.П. Кашеварова привела стратиграфическую схему для Волго-Уральской области. Остракодовая характеристика татарских отложений северных и южных районов Волго-Уральской области имела значительные отличия. В южных районах выделены три зоны по остракодам и только две верхние характеризуют татарский отдел. Первая из них включает следующие виды: *Darwinula parallela* Schneider, *D. parallela typica* Lunjak, *D. inornata* (Spizharsky), *D. inornata* var. *macra* Lunjak, *D. trapezoides* Schneider, *D. futschiki* Kashevarova, *Suchonella typica* Spizharsky, *S. cornuta* Schneider, *Darwinuloides svijazhica* (Schneider), *D. tatarica* (Schneider), *D. buguruslanica* Kashevarova, *Permiana oblonga* Schneider, *P. elongata* Schneider, *P. fedorovae* Kashevarova, *Tscherdynzeviana busulukensis* Kashevarova, *Sinusuella vjatzensis* Schneider. Характеристика второй зоны не приведена, отмечено только крайне незначительное содержание *Darwinulocopina*. Н.П. Кашеварова указывала, что эту часть разреза З.Д. Белоусова относил уже к триасу. Северные районы отличаются более богатым видовым составом родов *Suchonella*, *Darwinuloides*, *Permiana* и *Sinusuella* (Кашеварова, 1960).

Первая работа по триасовым остракодам центральных районов ВЕП была опубликована З.Д. Белоусовой в 1961 г. В ней дана микрофаунистическая характеристика нижнетриасовых отложений Ки-

Таблица 1

Зональная схема татарского яруса Бугуруслано-Куйбышевской нефтеносной области по остракодам, по (Кашеварова, 1953)

Ярус	Подъярус	Свига	Горизонт	Микрофаунистические подразделения			
				Семейство Darwinulidae		Семейства Volganellidae, Permianidae, Cytheridae	
Татарский	Верхний	Кутулукская	Горизонт III	Зона с очень редкими Darwinula inornata, D. parallela		Не выделены	
		Малокинельская	Горизонт II	Зона с Darwinula parallela	Слои с Darwinula typica	Sinusella ignota	
					Слои с Darwinula tatarica и D. svjazhica		
	Нижний	Аманакская	Горизонт I	Зона с Darwinula chramovi и D. elongata	Слои с Darwinula buguruslanica и D. futschiki		Permiana oblonga
					Переходная зона		
		Большекинельская	Зона с Darwinula fragilis	Слои с Volganella	Не выделены		

нешмо-Костромского Поволжья и бассейнов рек Ветлуга и Вятка. З.Д. Белоусова выделила характерный комплекс нижнетриасовых остракодов и описала новый род *Gerdalia*, а также несколько новых видов (Белоусова, 1961). Этот триасовый комплекс включал следующие виды: *Darwinula pseudoobliqua* Belousova, *D. pseudoinornata* Belousova, *D. fragilina* Belousova, *D. longissima* Belousova, *D. crassa* Belousova, *D. pseudooblonga* Belousova, *D. acuminate* Belousova, *D. triassiana* Belousova, *D. malachovi* (Spizharsky), *D. aff. trapezoides* Schneider, *D. aff. inornata* (Spizharsky), *D. adducta* Lubimova, *Suchonella stelmachovi* Schneider, *Suchonella ex gr. typica* Spizharsky, *Gerdalia longa* Belousova, *G. polenovi* Belousova, *G. dactyla* Belousova, *G. noinskyi* Belousova, *G. wetlugensis* Belousova, *G. rara* Belousova. З.Д. Белоусова заключила, что «для нижнетриасовых отложений характерно наличие некоторого количества верхнетатарских форм и обилие видов рода *Gerdalia*» (Белоусова, 1961, с. 131).

В 1962 г. З.Д. Белоусова опубликовала биостратиграфическую шкалу по результатам многолетних исследований остракодов пермских отложений цент-

ральных и северо-восточных областей Русской плиты (табл. 2). Она представлена последовательностью из восьми зон: I – *Darwinula ufimica*, II – *Amphisites tscherdynzevi*, III – *Bythocypris*, IV – *Darwinula edmistonae*, V – *Darwinuloides triangula*, *Volganella*, VI – *Permiana oblonga*, VII – *Darwinula parallela*, VIII – *Darwinula svjazhica*, *D. tatarica*. Первая из них соответствует уфимскому ярусу, вторая и третья – морским фациям казанского яруса, остальные – татарскому ярусу (возможно также неморским фациям казанского яруса) (Белоусова, 1962). Зоны VII и VIII, по-видимому, характеризуют татарский отдел в современном понимании.

В 1965 г. Е.М. Мишина обнародовала результаты исследования остракодов нижнетриасовых отложений, развитых в Костромской области. По литологической характеристике эти отложения разделены на три толщи: нижнюю – красноцветную, среднюю – слоистую и верхнюю – пестроцветную. Для каждой толщи выделен свой характерный комплекс остракодов, состоящий преимущественно из видов родов *Darwinula* и *Gerdalia*. В ассоциации остракодов

Зональная схема расчленения верхнепермских отложений центральных областей ВЕП по остракодам, по (Белоусова, 1962)

Ярус	Подъярус	Горизонт/Слои	Микрофаунистическая зона
Татарский	Верхний	Филейский	зона VIII <i>Darwinuloides svjazhica</i> , <i>D. tatarica</i>
		Сарминский	зона VII <i>Darwinula parallela</i>
	зона VI <i>Permiana oblonga</i>		
	Нижний	Горьковско-сухонский	зона V <i>Darwinuloides triangula</i> , <i>Volganella</i>
Нижнеустынский		зона IV <i>Darwinuloides edmistonae</i>	
Казанский	Верхний	Пелециподовые	зона III <i>Healdianella</i> sp.
	Нижний	Брахиоподовые	зона II <i>Amphissites tscherdynzevi</i>
Уфимский		Не расчлененный	зона I <i>Darwinula ufimica</i>

нижней толщи велико количество верхнепермских видов. Е.М. Мишина связывала это явление с переотложением из нижележащих слоев (Мишина, 1965). Дальнейшие исследования в этом направлении, но на более обширной территории Костромской, Вологодской, Ярославской и Тверской областей, позволили выделить на основании указанных комплексов три остракодовые зоны (табл. 3): нижнюю — *Darwinula mera*—*Gerdalia variabilis*; среднюю — *Darwinula postparallela*—*Marginella necessaria*; верхнюю — *Darwinuloides kostromensis*—*D. justus*, которые соответствуют тем же трем литологическим толщам (Мишина, 1966). Первая зона охарактеризована многочисленными видами родов *Darwinula* и *Gerdalia*. Е.М. Мишина также отметила вспышку видообразования в роде *Gerdalia*, имевшую место во время формирования базальных слоев триаса. Виды рода *Darwinula* занимали подчиненное положение. Ассоциация остракод зоны *Darwinula postparallela*—*Marginella necessaria* состоит из представителей следующих родов: *Darwinula*, *Gerdalia*, *Darwinuloides*, *Wetluginella*, *Nerechtina*, *Marginella*, *Kostromella*, *Lucida*. Зона характеризуется заметным уменьшением количества представителей рода *Gerdalia*, обилием *Darwinula* и значительным развитием солоноватоводных родов *Wetluginella*, *Nerechtina*, *Marginella*, *Kostromella* (сем. Cyprididae). Верхняя зона *Darwinuloides kostromensis*—*D. justus* отличается развитием остракод рода *Darwinuloides*, ограниченным распространением видов рода *Darwinula* и полным исчезновением представителей семейства Cyprididae. Нижняя граница зоны обосновывается преобладанием видов рода *Darwinuloides* над родом *Darwinula* и уменьшением роли остракод рода *Gerdalia*.

Годом позже Е.М. Мишина обобщила данные по пермским и триасовым остракодам, детализировав стратиграфическую шкалу З.Д. Белоусовой, опубликованную в 1962 г. (табл. 3). В вятском ярусе выделены два остракодовых комплекса. Нижней части соответствует комплекс *Suchonella typica*, *S. cornuta*. Комплекс отличается преобладанием видов рода *Suchonella* над видами родов *Darwinula*

(ныне *Suchonellina* и *Wjatkellina*) и *Darwinuloides*. Верхней части соответствует комплекс *Darwinuloides tataricus*, *D. svjazhicus*, который характеризуется широким развитием остракод рода *Darwinuloides*. В индском ярусе устанавливаются три остракодовые зоны, которые были описаны выше (Мишина, 1967а).

В работах, посвященных собственно пограничным отложениям перми и триаса, Е.М. Мишина подчеркивала, что «по микрофауне граница [перми и триаса] четкая; она выражается сменой довольно крупных, прямоугольно-округлых остракод рода *Darwinula* удлиненно-заостренными, низкими раковинами рода *Gerdalia*» (Мишина, 1969а, с. 85). На остракодовом материале Е.М. Мишина попыталась обосновать наличие перерыва на границе перми и триаса в центральных районах ВЕП. Согласно полученным ею данным, нижнетриасовые отложения (зона *Darwinula mera*—*Gerdalia variabilis*) подстилаются различными горизонтами татарского отдела с разными комплексами остракод. При движении с востока на запад Русской плиты подстилающие комплексы становятся все более древними. На этом основании делается вывод о сильном размыве отложений вятского и северо-родвинского ярусов, поверх которых накапливались триасовые отложения.

В.В. Липатова и Н.Н. Старожилова (1968) изучали остракод триасовых толщ Саратовского Заволжья. Нижний отдел триаса разделен ими на две остракодовые зоны: *Gerdalia wetlugensis*—*Darwinula ovalis* и *Gerdalia longa*—*Darwinula longissimi*. В общем виде нижняя зона отличается «комплексом овальных дарвинул, а верхняя — комплексом *Gerdalia* и удлиненных *Darwinula*» (Липатова, Старожилова, 1968, с. 61). Как показали более поздние исследования, комплекс нижней зоны оказался смешанным. В него входят как пермские, так и триасовые виды остракод (Лозовский, Кухтинов, 2007). Липатова и Старожилова отмечали наличие в комплексе пермских элементов, но, в отличие от Е.М. Мишиной, считали их присутствие не результатом переотложения, а тем, что они продолжали существовать

Таблица 3

Расчленение верхнепермских и нижнетриасовых отложений севера центральных районов Русской плиты по остракодам, по (Мишина, 1966, 1967а, 1969б)

Система	Ярус	Подъярус	Горизонт / Толща	Зоны и комплексы по остракодам
Триасовая	Индский		Верхняя	Зона <i>Darwinuloides kostromensis</i> , <i>D. justus</i>
			Средняя	Зона <i>Darwinula postparallela</i> , <i>Marginella necessaria</i>
			Нижняя	Зона <i>Gerdalia variabilis</i> , <i>Darwinula mera</i>
Пермская	Татарский	Верхний	Вятский	Комплекс <i>Darwinuloides tataricus</i> , <i>D. svijazhicus</i>
				Комплекс <i>Suchonella typica</i> , <i>S. cornuta</i>
			Северодвинский	Комплекс <i>Darwinula parallela</i>
				Смешанный комплекс <b>позднетатарские виды:</b> <i>Darwinula parallela</i> , <i>D. inornata</i> var. <i>macra</i> , <i>D. futschiki</i> <b>раннетатарские виды:</b> <i>Darwinula perlonga</i> , <i>D. chramovi</i> , <i>D. kassini</i> , <i>Darwinuloides triangula</i>

и в триасе. К таким видам отнесены: *Darwinula inornata* (Spizharsky), *D. parallela* Schneider, *D. chramovi* Schneider, *D. aff. trapezoides* Schneider, *D. fragilis* var. *angusta* Schneider, *D. teodorovichii* Belousova и *Suchonella stelmachovi* Spizharsky.

Помимо указанных выше работ в этот период увидели свет многочисленные публикации, в которых приведены лишь сводные комплексы остракод, присутствующие в пермских и триасовых отложениях различных регионов ВЕП. К ним относятся работы П.С. Любимовой (1956; Любимова, Хабарова, 1955) по триасу Самарской области и Украины, М.И. Мандельштама (1956) по перми северных районов ВЕП и триасу Прикаспия, Монголии и Китая, Г.Ф. Шнейдер (1956, 1960, 1968) по триасу Прикаспия, В.А. Лукина и А.К. Гусева (1960) по перми Горьковско-Казанского Поволжья, Р.З. Ерзиной и М.П. Жернаковой (1962) по перми Волго-Уральской области, Ю.Л. Зекиной (1970, 1973; Зекина, Кухтинов, 1972) по перми Волго-Вятского междуречья, И.И. Молостовской (1977) по перми севера ВЕП, Д.А. Кухтинова (1971, 1976) по триасу Прикаспия, В.С. Коржаченко (1973) по перми Самарской обл. и др. Все вместе они значительно дополнили представления о распределении остракод этого возраста на территории ВЕП.

Этот этап также связан и с появлением важных работ по систематике пресноводных остракод. Так, в 1958 г. Н.П. Кашеварова в результате изучения многих пермских видов указала как ключевые признаки рода форму раковины и перекрывание створок, а не замок, как это было принято ранее. На этом основании она восстановила род *Suchonella* Spizharsky, который Г.Ф. Шнейдер свела в синонимы рода *Darwinula* (Кашеварова, 1958).

В самом начале 1960-х гг. вышли крупные сводные работы по палеонтологии. Это «Основы палеонтологии. Т. 8. Членистоногие — трилобитообразные и ракообразные» (Чернышева, 1960) и «Treatise

on Invertebrate Paleontology. Part Q. Arthropoda 3 (Crustacea, Ostracoda)» (1961). В них дана краткая характеристика всех известных родов остракод и приведена их систематическая принадлежность (табл. 4). Представления о систематике пресноводных остракод перми и триаса различаются в отечественной и зарубежной сводках. Например, в «Основах палеонтологии» (Занина и др., 1960) семейство *Darwinulidae* рассматривается в составе надсемейства *Healdiacea* Harlton, 1933 на основании морфологического сходства раковин представителей родов *Healdianella* и *Darwinula*. В семейство *Darwinulidae* были включены три рода: *Darwinula*, *Suchonella* и *Darwinuloides*. В то же время в «Treatise..., 1961» остракоды рассматриваемой группы на основании своеобразного строения отпечатка замыкательных мышц были объединены в самостоятельное надсемейство *Darwinulacea* Brady et Norman, 1889. В состав надсемейства входило одно семейство *Darwinulidae*, включавшее два рода: *Darwinula* и *Darwinuloides*. Роды *Suchonella*, *Suchonellina* и некоторые другие были включены в надсемейство *Surgidacea* Baird, 1845 без указания семейства.

В 1963 г. З.Д. Белоусова начала ориентированное шлифование раковин остракод, в результате которого были выявлены различия в их внутреннем строении у представителей родов *Darwinula*, *Gerdalia*, *Suchonella* и *Darwinuloides*. Для *Darwinula* и *Gerdalia* оказалось характерным наличие утолщения края одной из створок. У представителей рода *Darwinula* утолщение протягивается от переднего конца раковины до задней трети, постепенно сужаясь. У *Gerdalia* в продольном сечении утолщение имеет форму капли и присутствует только на переднем конце раковины. У представителей рода *Suchonella* утолщение створок отсутствует, но при этом имеется значительное перекрытие створок по всему свободному краю. Остракоды рода *Darwinuloides* имеют раковины с сильно утолщенным

История представлений о систематике остракод надсемейства Darwinulacea Brady et Norman, 1889

Основы палеонтологии (Занина и др., 1960)	Treatise on Invertebrate Paleontology, 1961	Е.М. Мишина, 1972	И.И. Молоствовская, 1982	Н.П. Кашеварова, И.Ю. Неуструева, 1982	Д.А. Кухтин, 1985	Практическое руководство по микрофауне СССР (Молоствовская, 1990)
<b>Надсемейство</b> Healdiacea <u>Сем.</u> Darwinulidae <i>Darwinula</i> [=Cyprione =Suchonellina] <i>Suchonella</i> <i>Darwinuloides</i> ? <i>Whipplella</i> ? <i>Pruvostina</i>	<b>Надсемейство</b> Darwinulacea <u>Сем.</u> Darwinulidae <i>Darwinula</i> [=Cyprione] <i>Darwinuloides</i> <b>Надсемейство</b> Cypridacea <u>Сем.</u> Incertae sedis <i>Carbonita</i> <i>Suchonella</i> <i>Suchonellina</i> <i>Whipplella</i>	<b>Надсемейство</b> Darwinulacea <u>Сем.</u> Darwinulidae <i>Darwinula</i> <i>D. (Darwinula)</i> <i>D. (Neudarwinula)</i> <i>Gerdalia</i> ? <i>Darwinuloides</i> <u>Сем.</u> Suchonellidae <i>Suchonella</i> <i>Tatariella</i>	<b>Надсемейство</b> Darwinulacea <u>Сем.</u> Darwinulidae <i>Darwinula</i> <i>Suchonellina</i> <i>Gerdalia</i> <u>Сем.</u> Suchonellidae <i>Suchonella</i> <i>Tatariella</i> <i>Prasuchonella</i> <u>Сем.</u> Darwinuloididae <i>Darwinuloides</i> <i>Whipplella</i>	<b>Надсемейство</b> Darwinulacea <u>Сем.</u> Darwinulidae <i>Darwinula</i> [=Cyprione] <i>D. (Darwinula)</i> <i>D. (Gerdalia)</i> <i>Suchonellina</i> [=Darwinula (Neudarwinula)] <u>Сем.</u> Microdarwinulidae <i>Microdarwinula</i> <u>Сем.</u> Suchonellidae <i>Suchonella</i> [=Tatariella] <i>Prasuchonella</i> <u>Сем.</u> Darwinuloididae [=Panxianiidae] <i>Darwinuloides</i> <i>Whipplella</i> ? <i>Panxiania</i> Роды неясного систематического положения <i>Vymella</i>	<b>Надсемейство</b> Darwinulacea <u>Сем.</u> Darwinulidae <u>Подсем.</u> Darwinulinae <i>Darwinula</i> <i>Gerdalia</i> <u>Подсем.</u> Suchonellinae <i>Suchonellina</i> <u>Сем.</u> Microdarwinulidae <i>Microdarwinula</i>	<b>Подотряд</b> Darwinulocopina <b>Надсемейство</b> Darwinulacea <u>Сем.</u> Paleodarwinulidae <i>Paleodarwinula</i> <i>Garjainovula</i> <u>Сем.</u> Suchonellinidae <i>Suchonellina</i> <i>Wjatkellina</i> <u>Сем.</u> Gerdaliidae <i>Gerdalia</i> <u>Сем.</u> Darwinulidae <i>Darwinula</i> <i>Quasidarwinula</i> <u>Сем.</u> Microdarwinulidae <i>Microdarwinula</i> <b>Надсемейство</b> Suchonellacea <u>Сем.</u> Suchonellidae <i>Suchonella</i> <i>Tatariella</i> <i>Dvinella</i> <u>Сем.</u> Prasuchonellidae <i>Prasuchonella</i> <b>Надсемейство</b> Darwinuloidacea <u>Сем.</u> Darwinuloididae <i>Darwinuloides</i> ? <i>Whipplella</i> ? <i>Pruvostina</i> <b>Надсемейство</b> Incertae sedis <u>Сем.</u> Vymellidae <i>Vymella</i>

передним концом большей створки и меньшим утолщением меньшей створки. Также отмечены различия в строении замочного и брюшного краев, однако какие именно не указано (Белоусова, 1963).

Н.Н. Старожилова и М.Н. Шарова впервые применили биометрический метод к изучению пресноводных остракод перми. Ими исследовался вид *Darwinula inornata* Spizharsky из трех разных местонахождений, расположенных в Кировской и Оренбургской областях и в Чувашии (Старожилова, Шарова, 1967). Измерение различных параметров раковины и сопоставление этих параметров в разных группах позволили выявить как внутривидовую, так и эколого-географическую изменчивость у данного вида, т.е. удалось определить его границы. Это очень важное достижение, так как объем *D. inornata* трактовался разными исследователями по-разному, из-за чего оказалось, что он имеет очень широкое стратиграфическое и географическое распространение.

К 1970-м гг. назрела необходимость свести все накопившиеся сведения в одну общую систему. Внимание всех исследователей в первую очередь было обращено на группу остракод, которая в «Основах палеонтологии» помещалась в семейство Darwinulidae, так как именно они чаще всего использовались в стратиграфии. Среди них на тот момент были описаны следующие роды: *Suchonellina*, *Gerdalia*, *Darwinula*, *Suchonella*, *Tatariella*, *Darwinuloides* и *Whipplella*. Применение новых методов изучения и накопление морфологических данных определило появление новых работ по систематике этой группы.

Одной из наиболее важных является статья Е.М. Мишиной «О систематике ископаемых дарвинул (остракоды)» (1972), в которой убедительно показаны существенные различия в морфологии раковин у родов *Darwinula* и *Suchonella*. На основании специфики полового диморфизма и строения отпечатка мускула аддуктора Е.М. Мишина уста-

новила новое семейство Suchonellidae и подтвердила целесообразность выделения надсемейства Darwinulacea. Последнее объединяет теперь два семейства: Darwinulidae, включающее роды *Darwinula*, *Gerdalia* и условно *Darwinuloides*, и семейство Suchonellidae, в состав которого входят роды *Suchonella* и *Tatariella* (табл. 4). Род *Darwinula* Е.М. Мишина предложила разделить на два подрода: *Darwinula* (*Darwinula*) и *D.* (*Neodarwinula*) на основании различий в очертании раковины с боковой стороны и степени развития порово-канальной зоны (Мишина, 1972).

В это время стратиграфия триасовых отложений разрабатывалась в основном для Прикаспийского региона. Отсюда было описано много видов остракод и разработаны региональные шкалы по ним (Кухтинов, 1971, 1976; Кухтинов, Замаренов, 1972; Шлейфер, 1966, 1969, 1973).

**Третий этап (1980–1990-е гг.).** Этот этап связан в первую очередь с работами И.И. Молоствовской, которая уделила особое внимание систематике надсемейства Darwinulacea. Она систематизировала и переоценила известные, а также выявила ряд новых систематических признаков. Внешние морфологические особенности анализировались во взаимосвязи с деталями внутреннего строения раковины и с учетом изменений, связанных с половым диморфизмом и онтогенезом. Был применен принцип устойчивости признаков, который позволил разделить все признаки на три соподчиненные группы, характеризующие соответственно виды, роды и семейства (Молостовская, 1982).

К признакам семейства И.И. Молостовская отнесла контур раковины со спинной стороны, контур раковины в поперечном сечении, тип охвата створок, очертание мускульного пятна, очертание бугорков для прикрепления замыкательных мышц и порядок их расположения, а также характер проявления полового диморфизма. На основании этих признаков И.И. Молостовская приняла два семейства: Darwinulidae и Suchonellidae и выделила новое Darwinuloididae Molostovskaya, 1979. Все семейства отнесены к надсемейству Darwinulacea (табл. 4).

К признакам таксонов родового ранга ею были отнесены: особенности контура раковины со спинной стороны и в поперечном сечении (характер асимметрии створок); строение замка; смыкание створок на концах раковины и брюшном крае; число бугорков для прикрепления замыкательных мышц; степень развития порово-канальной зоны и особенности возрастного метаморфоза в ходе онтогенеза. На этом основании И.И. Молостовская предложила для названных семейств следующий родовой состав: в семействе Darwinulidae — *Darwinula*, *Suchonellina*, *Gerdalia* и *Microdarwinula* Danielopol, в семействе Suchonellidae — *Suchonella*, *Tatariella*, *Prasuchonella* Molostovskaya, в семействе Darwinuloididae — *Darwinuloides* и *Whipplella*.

Наиболее важным морфологическим признаком для выделения видов, по ее мнению, являются осо-

бенности контура раковины с боковой стороны. Наряду с этим также учитывались экологический и стратиграфический критерии (Молостовская, 1982).

В одном издании с работой И.И. Молоствовской опубликована статья Н.П. Кашеваровой и И.Ю. Неуструевой, в которой приведен обзор истории изучения и принципы классификации этой группы (Кашеварова, Неуструева, 1982). Эти авторы пришли к выводу о том, что разные исследователи при установлении таксонов одного и того же ранга использовали различные морфологические признаки раковины и, как следствие, не все таксоны имеют достаточное обоснование. Для устранения недостатков в классификации предложено создать единую систему признаков. За основу взята классификация признаков, предложенная И.И. Молостовской, но несколько уточненная. К признакам семейств они добавили местоположение отпечатка аддуктора, которое определяется наличием или отсутствием выводковой камеры и характером выпуклости створок. Также эти авторы более подробно рассмотрели вопрос о количестве мускульных бугорков у надсемейства Darwinulacea. Они отметили, что колебание числа бугорков наблюдается только у рода *Darwinula*, для остальных родов характерно их постоянное количество: *Microdarwinula* — 7 (редко 8), *Gerdalia* — 8, *Suchonella* — 9, *Darwinuloides* и *Whipplella* — 10–11. Род *Gerdalia*, по их мнению, обособляется от рода *Darwinula* только по постоянству числа мускульных бугорков и удлинённости раковины. Ввиду этого исключения авторы не дали окончательной оценки таксономического ранга данного признака и предложили использовать его только в качестве дополнительного. На основании указанных критериев установлено новое семейство Microdarwinulidae и предложена новая классификация надсемейства Darwinulacea (табл. 4). Интересно, что в этой системе род *Gerdalia* рассматривается только в качестве подрода рода *Darwinula*, а род *Tatariella*, описанный Е.М. Мишиной (1967б), сведен в младшие синонимы рода *Suchonella*.

В 1985 г. Д.А. Кухтинов предложил иную систему надсемейства Darwinulacea (табл. 4). Им были изучены мускульные отпечатки всех родов, относимых предыдущими исследователями к этому надсемейству. В результате ревизии к надсемейству Darwinulacea Д.А. Кухтинов отнес только следующие роды: *Darwinula*, *Gerdalia*, *Suchonellina* и *Microdarwinula*. Выделенное И.И. Молостовской семейство Darwinuloididae в составе родов *Darwinuloides* и *Whipplella* он поместил в семейство Cytherellidae в ранге подсемейства. Семейство Suchonellidae включено в состав Cypridacea. Род *Vymella* Kalis et Mishina отнесен Д.А. Кухтиновым к тому же надсемейству, но только в качестве младшего синонима рода *Clinocypris* Mandelstam. Таким образом, в составе надсемейства Darwinulacea, по мнению Кухтинова, нужно оставить лишь два семейства — Darwinulidae и Microdarwinulidae. В состав первого

входят подсемейства *Darwinulinae* и *Suchonellinae* (Кухтинов, 1985).

Сводная работа по триасовым остракодам была опубликована коллективом авторов в 1986 г. (Кухтинов и др., 1986). В ней были собраны и описаны все известные на тот момент виды раннетриасовых остракодов ВЕП. Для описания применялся метод цифрового кодирования, который заключался в выделении многочисленных признаков, их цифровой кодировке и описании видов при ее помощи. Было закодировано 27 признаков гладкостворчатых остракодов и описан 131 вид при помощи этого кода. Виды относились к следующим родам и семействам: *Darwinula*, *Suchonellina*, *Gerdalia* – семейство *Darwinulidae*; *Suchonella* – семейство *Suchonellidae*; *Darwinuloides* – семейство *Darwinuloididae*. Изучение триасовых остракодов Прикаспийской впадины продолжалось и позже (Кухтинов, 1997).

Наиболее важными сводными работами по систематике пресноводных остракодов являются «Практическое руководство по микрофауне СССР. Остракоды палеозоя» (Абушик, 1990) и «Практическое руководство по микрофауне. Остракоды мезозоя» (Николаева, Неуструева, 2000). Среди пермских остракодов было выделено некоторое количество новых родов: *Paleodarwinula*, *Garjainovula*, *Wjatkellina* и *Dvinella* и предложена система для пермских остракодов дарвинулидного типа, которые включены в подотряд *Darwinulosopina* (табл. 4). Примечательно, что род *Darwinula* был полностью исключен из числа существовавших в перми путем его разделения на несколько других родов (Молостовская, 1990). Род *Gerdalia* в руководстве 1990 г. помещался в отдельное семейство *Gerdaliidae* *Molostovskaya*, 1990. Однако в позднее опубликованном руководстве по остракодам мезозоя от этого отказались и он был помещен в семейство *Darwinulidae* совместно с родом *Darwinula* (Неуструева, 2000). Согласно двум этим работам, общими для перми и триаса являются следующие роды пресноводных остракодов: *Gerdalia*, *Suchonellina*, *Wjatkellina*, *Suchonella* и *Darwinuloides*.

В 1999 г. И.И. Молостовская (1999) опубликовала зональную шкалу в интервале от уфимского до татарского яруса включительно для всей ВЕП, которая основывалась на различиях характера и темпов эволюции надсемейств *Darwinuloidea*, *Suchonelloidea* и *Darwinuloidoidea* (согласно последней версии Международного кодекса зоологической номенклатуры (2004), названия надсемейств должны иметь окончание *-oidea*) (*Molostovskaya*, 2000). Схема состояла из восьми зон (рис. 1). Самая древняя зона *Paleodarwinula onica* – *Faluniella prolata* соответствовала нижнему подъярису уфимского яруса, зона *Paleodarwinula parallelaformis* – *Garjainovula lija* – *Prasuchonella kargalensis* – верхнему подъярису уфимского яруса, зона *Paleodarwinula fainae* – *Prasuchonella tichvinskaja* – *Darwinuloides sentjakensis* – казанскому ярису, зона *Paleodarwinula fragiliformis* – *Kalisula plena* – *Prasuchonella nasalis* –

уржумскому горизонту, зона *Suchonellina inornata* – *S. daedala* – *Prasuchonella nasalis* – нижней половине северодвинского горизонта, зона *Suchonellina inornata* – *Prasuchonella stelmachovi* – верхней половине северодвинского горизонта, зона *Suchonellina inornata* – *Wjatkellina fragilina* – *Dvinella curta* – нижней половине вятского горизонта и зона *Suchonellina trapezoides* – *Wjatkellina* (?) *fragiloides* – *Suchonella typica* – верхней половине вятского горизонта (Молостовская, 1999).

**Четвертый этап (2000 – ныне).** Этот этап можно считать современным. В начале 2000-х гг. в России была утверждена новая общая стратиграфическая шкала пермской системы (рис. 1). Вместо двух были выделены три отдела: приуральский, биармийский и татарский. Статус некоторых региональных горизонтов был повышен до яруса. Зоны по остракодам в этой шкале показаны начиная с уржумского яруса. Первая зона *Paleodarwinula fragiliformis* – *Prasuchonella nasalis* соответствует целиком уржумскому ярису. Зоны *Suchonellina inornata* – *Prasuchonella nasalis* и *Suchonellina inornata* – *Prasuchonella stelmachovi* охватывают соответственно нижний и верхний подъярусы северодвинского яруса. Зоны *Wjatkellina fragilina* – *Dvinella curta* и *Wjatkellina fragiloides* – *Suchonella typica* характеризуют нижний и верхний подъярусы вятского яруса (Постановление МСК..., 2006).

Для нижнего триаса центральных регионов ВЕП в качестве стандартной была выбрана шкала, предложенная Е.М. Мишиной еще в 1966 г. (Уточненная..., 2011). Однако теперь выделенные Е.М. Мишиной зоны стали охватывать весь нижний отдел триаса. Индскому ярису соответствует зона *Darwinula mera* – *Gerdalia variabilis*, а оленекскому ярису – зоны *Darwinula postparallela* – *Marginella necessaria* и *Darwinuloides kostromensis* – *D. justus*.

В эти годы возродился интерес к вопросу о развитии фауны остракодов ВЕП на рубеже пермского и триасового периодов. В 1960-е гг. сформировались два мнения по этой проблеме. Одно из них впервые было высказано З.Д. Белоусовой (1961, 1969) и заключалось в том, что нижнетриасовый комплекс остракодов состоит из проходящих позднепермских видов и многочисленных *Gerdalia* и *Darwinula*, впервые появившихся в триасе. Иного мнения придерживалась Е.М. Мишина, считавшая, что смена комплексов остракодов на рубеже перми и триаса была очень резкой. Все характерные пермские формы исчезли и остались только многочисленные *Gerdalia* и вновь появившиеся *Darwinula*. Точка зрения Е.М. Мишиной была принята большинством геологов и палеонтологов, поскольку господствовало представление о существовании значительного перерыва в осадконакоплении на границе перми и триаса (Игнатьев, 1971; Строк и др., 1984) и резкая смена фауны остракодов лишней раз это подтверждала. Присутствие «пермских» видов в триасовых отложениях объясняли либо неверной датировкой вмещающих пород, либо переотложе-



Международная стратиграфическая шкала, 2004 г.			Возраст млн лет	Общая стратиграфическая шкала, 1992 г.			Региональная стратиграфическая схема ВЕП, 1990 г.	Общая стратиграфическая шкала России, 2006 г.			Зоны по конодонтам и неморским остракодам						
Система	Отдел	Ярус		Отдел	Ярус	Подъярус		Горизонт	Отдел	Ярус		Подъярус					
Пермская	Лопинский	Чансинский	253,8	Верхний	Татарский		Вятский	Татарский	Вятский	Верх.	Wjatkellina fragiloides – Suchonella typica						
												Ниж.	Wjatkellina fragilis – Dvinella cyrta				
		Учапинский								Верхний	Северодвинский			Северодвинский	Верх.	Suchonellina inornata – Prasuchonella stelmachovi	
												Кептенский	Нижний				Suchonellina inornata – Prasuchonella nasalis
	Гваделупский	Вордский	260,4			Уржумский	Биармийский		Уржумский		Paleodarwinula fragiliformis – Prasuchonella nasalis						
												Роудский	Верх.	Казанский	Верх.	Поволжский	Верх.
		Ниж.															
												Приуральский	Кунгурский	265,8		Шешминский	Приуральский
	Соликамский	Paleodarwinula onica															
			Иренский		Кунгурский	268,0			Филипповский	Кунгурский	Neostreptognathodus pnevi						
	Саранинский	Артинский											Neostreptognathodus pequopensis				
			Саргинский		Иргинский				270,6		Бурцевский	Артинский		Sweetognathus whitei			
	Стерлитамакский	Сакмарский											Sweetognathus aff. merrilli				
			Тастубский		Сакмарский	275,6					Шиханский	Приуральский		Streptognathodus isolatus			
	Холодноложский	Ассельский															
			Приуральский		Артинский				284,4								
	Сакмарский	Артинский															
					Ассельский	Артинский	294,6										
	Ассельский	Артинский															
			Ассельский		Артинский	299,0											
Ассельский	Артинский																

Рис. 1. Общая стратиграфическая шкала пермской системы России и биостратиграфические маркеры (Постановления..., 2006)

нием. Эта концепция определила направление работ в последующие годы. В 1970-е, 1980-е и даже в 1990-е гг. остракоды, присутствующие в пермских и триасовых отложениях, анализировались раздельно, как-будто две несвязанные друг с другом группы. Только при решении вопросов систематики они рассматривались вместе, хотя для пермских остракод в итоге она оказалось разработана гораздо лучше, чем для триасовых. До последнего времени вопрос о смене комплексов остракод на границе перми и триаса считался решенным (Кухтинов, 2015а). Однако в начале 2000-х гг. развернулись активные исследования полных разрезов пограничных отложений перми и триаса в центральных районах ВЕП (Голубев, 2004; Миних и др., 2011; Сенников, Голубев, 2012), которые доказывают отсутствие значительного перерыва на этой границе и инициировали серию новых исследований остракод этого интервала.

В конце 1990-х гг. вышла обобщающая работа по континентальным разрезам ВЕП, содержащим пограничный интервал перми и триаса (Лозовский, Есаулова, 1998). Из многочисленных разрезов, описанных в этой работе, только в двух были обнаружены остракоды как в терминальной перми, так и в нижнем триасе. Один из них — это разрез Пучеж на Волге. Д.А. Кухтинов определил в нем следующий комплекс остракод из вятских отложений: *Darwinula sempiterna* Mishina, *D. ex gr. fragilis* Schneider, *Darwinuloides alveata* Lev, *D. svijazhicus* (Schneider), *D. tataricus* (Schneider), *Gerdalia ex gr. noinskyi* Belousova, *G. longa* Belousova, *Sinusuella vjatkensis* Schneider, *Suchonella auriculata* (Schneider), *S. cyrta* Zekina, *S. grandis* Starozhilova, *S. ex gr. typica* Spizharsky, *S. stelmachovi* (Schneider), *Suchonellina aequalis* Lev, *S. alia* Mishina, *S. ex gr. arctica* (Lev), *S. fragilina* (Belousova), *S. parallela* (Schneider), *S. praelonga* (Zekina), *S. trapezoides* (Schneider). По данным И.И. Молоствовской, в нижнетриасовых отложениях присутствуют *Darwinula cara* Mishina, *D. cf. media* Mishina, *D. sima* Mishina, *Gerdalia longa* Belousova, *G. cf. dactyla* Belousova, *G. polenovi* Belousova и «типичная ассоциация зоны *Darwinula mera* — *Gerdalia variabilis* схемы Е.М. Мишиной, характеризующая вохминский горизонт» (Лозовский, Есаулова, 1998).

Второй разрез — Мертвые Соли — расположен в Прикаспии на р. Урал. Оттуда И.И. Молоствовской из пермской части были определены *Suchonellina ex gr. trapezoides* (Schneider), *S. anjugensis* Mishina, *S. parallela* (Schneider), *Wjatkellina ex gr. vladimiri* (Belousova), *Suchonella auriculata* (Schneider), *Dvinella ex gr. cyrta* (Zekina), *Darwinuloides svijazhicus* (Schneider), *Volganella ex gr. magna* (Spizharsky in Mandelstam), а из триасовой части *Darwinula sima* Mishina, *D. cf. gravis* Mishina, *Gerdalia* sp.

Немного позже И.И. Молостовская определила комплекс остракод из пограничного интервала стратотипического разреза вятского яруса Путятино на р. Вятка. В самом верхнем образце из пермской

части разреза определены *Dvinella cyrta* (Zekina), *Suchonellina* sp., *Darwinuloides svijazhicus* (Schneider), *Vymella dobrynini* (Kashevarova), *Gerdalia* sp., *Sinusuella vjatkensis* (Schneider), *Permianella tuberculata* (Kashevarova). В отложениях, считающихся триасовыми, встречены *Gerdalia wetlugensis* Belousova, *G. longa* Belousova, *Darwinula acuta* Mishina (Гоманьков, 2001).

Также интересные данные были получены при изучении разреза, расположенного на р. Самаре (Оренбургская обл.), который предлагался в качестве гипостратотипа вохминского горизонта. В нижнетриасовых отложениях был выявлен следующий богатый комплекс остракод: *Darwinula temporalis* Mandelstam, *D. obliterated* Mandelstam, *D. longissimi* Belousova, *D. modesta* Mishina, *D. postparallela* Mishina, *D. activa* Starozhilova, *D. lacrima* Starozhilova, *D. acuta* Mishina, *D. ichnianensis* Mandelstam, *D. lanciniosa* Mandelstam, *D. regia* Mishina, *D. sima* Mishina, *D. pseudooblonga* Belousova, *D. pseudoinornata* Belousova, *D. electa* Mishina, *D. brevis* Mishina, *D. parva* Schneider, *D. ingrata* Lubimova, *D. obventis* Mandelstam, *D. prisca* Mishina, *D. topicalis* Mandelstam, *D. gerdiae* Schneider, *D. acuminate* Belousova, *D. artaformis* Mandelstam, *D. sedecentis* Mandelstam, *D. unzhuca* Mishina, *D. media* Mishina, *D. oblonga* Schneider, *Gerdalia ampla* Mishina, *G. secunda* Starozhilova, *G. variabilis* Mishina, *G. rixosa* Mishina, *G. polenovi* Belousova, *G. clara* Mishina, *G. longa* Belousova, *G. compressa* Mishina, *G. analoga* Starozhilova, *Suchonella rycovi* Starozhilova. Подстилающие пермские отложения содержат *Suchonellina inornata* Spizharsky, *S. inornata macra* (Lunjak), *S. cf. undulata* (Mishina), *S. daedala* (Mishina), *S. trapezoides* (Schneider), *S. parallela typica* (Lunjak), *Suchonella typica* Spizharsky (Твердохлебов и др., 2001).

На тот момент это были единственные естественные обнажения, для которых имелись данные по остракодам одновременно из пермских и триасовых толщ. Как видно из приведенных списков, общих элементов в этих комплексах практически нет. Триасовые ассоциации зачастую заметно беднее и состоят исключительно из видов родов *Darwinula* и *Gerdalia*, в отличие от разнообразных пермских комплексов.

Вместе с тем открытие и активное исследование новых полных обнажений предоставило дополнительный материал для изучения. В 2000-х гг. внимание привлек разрез Жуков овраг, находящийся во Владимирской обл., который оказался богат ископаемыми остатками. Отсюда остракоды независимо определялись Д.А. Кухтиновым и И.И. Молоствовской (Кухтинов, Воронкова, 2012а; Миних и др., 2011; Молостовская, 2010). Обоими исследователями были получены богатые ассоциации, особенно в пермской части разреза. Изучение остракод из разреза Жукова оврага показало, что в терминальной части перми присутствует особая фауна остракод. Было отмечено присутствие значительного числа видов, которые впервые были описаны Н.Н. Ста-

рожиловой из «триасовых» отложений Саратовского Заволжья (Липатова, Старожилова, 1968). Д.А. Кухтинов выделил слои с этой ассоциацией в новую комплексную зону верхней перми *Suchonellina perelubica* – *Suchonella rycovi* – *S. posttypica* (Кухтинов, Воронкова, 2012а; Кухтинов, 2015б), которая соответствует жуковскому горизонту. Аналогичный комплекс был определен И.И. Молостовской в разрезе Самбулак (Оренбургская обл.) и в скв. 1 Овечкино (Ивановская обл.) (Олферьев и др., 2001; Твердохлебов и др., 2010).

Крайне интересно местонахождение Соковка (Владимирская обл.), где был обнаружен необычный, смешанный комплекс остракод. По определениям разных авторов ассоциация содержит разнообразные типично пермские виды, такие как *Suchonella posttypica* Starozhilova, *S. rycovi* Starozhilova, *Tatariella citata* Mishina, *T. impairs* Mishina, *T. innasuetta* Mishina, *Wjatkellina vladimiri* (Belousova), *Suchonellina inornata* Spizharsky, *S. trapezoides* (Schneider), *S. perelubica* (Starozhilova), *S. dubia* (Starozhilova), *S. compacta* (Starozhilova), и в то же время многочисленные формы родов *Darwinula* и *Gerdalia*, более характерные для триаса: *Darwinula* (?) *abscondita* Mishina, *D.* (?) *regia* Mishina, *D.* (?) *sima* Mishina, *D. accuminata* Belousova, *D. aff. bulloida* Mishina, *D. ex gr. decima* Mishina, *D. ex gr. extrema* Mishina, *D. ex gr. laciniosa* Mandelstam, *D. ex gr. pseudoinornata* Belousova, *D. ex gr. pseudoobliqua* Belousova, *D. ex gr. pseudooblonga* Belousova, *D. ex gr. pyriformis* Kashevarova, *D. ex gr. suchonensis* Schneider, *D. frivolis* Mandelstam, *D. gerdiae* Schneider, *D. liassica* (Brodie in Mandelstam), *D. media* Mishina, *D. orbiculata* Kukhtinov, *D. temirensis* Kukhtinov, *Gerdalia analoga* Starozhilova, *G. arta* (Lubimova), *G. ex gr. rara* Belousova, *G. ex gr. rixosa* Mishina, *G. cf. triassiana* Belousova, *G. sedecentis* (Mandelstam), *G. wetlugensis* Belousova (Лозовский, Кухтинов, 2007; Sennikov, Golubev, 2006). Отличительной особенностью этой ассоциации также является полное отсутствие представителей рода *Volganella*, характерного элемента комплексов остракод терминальной перми. Раковины рода *Volganella* часто образуют скопления, численно подавляя остальные виды. Раковины этого рода имеют крупные размеры и специфическую форму, что указывает на его стенобионтность. Они широко распространены в разрезе Жуков овраг, который располагается в 36 км от Соковки. В Жуковом овраге редки *Darwinula*, а *Gerdalia*, наоборот, более разнообразны (Кухтинов, Воронкова, 2012б). По отдельным элементам ассоциации можно судить, что оба обнажения имеют примерно один и тот же возраст, соответствующий зоне *Suchonellina perelubica* – *Suchonella rycovi* – *S. posttypica*. На пермский возраст местонахождения Соковка также указывают находки в вышележащей песчаной толще остатков тетрапод, рыб, двустворчатых моллюсков и растений пермского облика, а в глинистом слое вместе с остракодами также рыб, двустворчатых моллюсков, растений, насекомых и конхострак (Sennikov, Golubev, 2006). Таким обра-

зом, в одном районе в двух местонахождениях были встречены разновозрастные ассоциации остракод с различным таксономическим составом сообщества (Кухтинов, Воронкова, 2012б), что может расцениваться как отражение разных экологических обстановок.

Появление нового богатого материала из естественных обнажений пограничных отложений перми и триаса изменило взгляды исследователей на вопрос о смене фауны остракод при переходе от палеозоя к мезозою. И.И. Молостовская отмечает, что редкие виды триасового облика рода *Darwinula* начали появляться еще в пермское время, что расценивается ею как «начало смены палеозойского морфологического типа остракод мезозойским» (Молостовская, 2009, с. 197). Также для рода *Gerdalia*, который впервые зафиксирован в отложениях нижневятского подъяруса, отмечается значительное увеличение разнообразия уже в терминальной перми. В ассоциациях вязниковского горизонта род *Gerdalia* представлен 16 видами: *Gerdalia ampla*, *G. analoga*, *G. clara*, *G. dactyla*, *G. longa*, *G. noinskiy*, *G. polenovi*, *G. rara*, *G. rixosa*, *G. secunda*, *G. triassiana*, *G. variabilis*, *G. wetlugensis*, *G. arta*, *G. sedecentis*, *G. sibirica*. Из них только три последних вида не проходят в нижний триас, и всего лишь два вида появляются в начале триаса: *Gerdalia artaformis* и *G. minuta* (Арефьев, Кухтинов, 2012; Голубев и др., 2005, 2012; Лозовский, Есаулова, 1998; Кухтинов, 2015а, 2015б; Кухтинов, Воронкова, 2012а, 2012б; Лозовский, Кухтинов, 2007; Молостовская, 2010; Олферьев и др., 2001; Твердохлебов и др., 2010).

Д.А. Кухтинов, исследовавший ассоциации остракод базальных слоев триаса, отмечает присутствие в них видов, морфологически близких к позднепермским *Suchonellina* и *Wjatkellina* (Кухтинов, 2015а). Так, в разрезе Асташиха (слои 1 и 2) на р. Ветлуга им обнаружены следующие остракоды: *Darwinula accuminata* Belousova, *D. cf. pseudooblonga* Belousova, *D. ex gr. dubia* Starozhilova, *D. ex gr. rotundata* Lubimova, *D. nota* Schneider, *D. oblonga* Schneider, *D. perelubica* Starozhilova, *D. postparallela* Mishina, *D. pseudoinornata* Belousova, *D. temporalis* Mandelstam, *D. vocalis* Mishina, *Gerdalia ampla* Mishina, *G. analoga* Starozhilova, *G. artaformis* (Mandelstam), *G. clara* Mishina, *G. dactyla* Belousova, *G. ex gr. minuta* Starozhilova, *G. longa* Belousova, *G. noinskiy* Belousova, *G. rara* Belousova, *G. rixosa* Mishina, *G. secunda* Starozhilova, *G. triassiana* (Belousova), *G. variabilis* Mishina, *G. wetlugensis* Belousova. Д.А. Кухтинов отметил, что *Darwinula perelubica* и *D. dubia* должны относиться к роду *Suchonellina* и характерны для зоны *Suchonellina perelubica* – *Suchonella rycovi* – *S. posttypica* (Лозовский, Есаулова, 1998; Кухтинов, 2015а). Кроме того, Д.А. Кухтинов предполагает, что *D. pseudooblonga*, *D. pseudoinornata*, *D. fragilina*, *D. longissima*, *D. pseudoobliqua*, описанные З.Д. Белоусовой из триасовых отложений, могли происходить из толщи, относящейся к верхней перми, так как они морфологически весьма похожи на *Suchonellina* (Кухтинов, 2015а).

Пермская		Триасовая		Система
Татарский		Нижний		Отдел
Северодвинский	Вятский	Индский	Оленекский	Ярус
Северодвинский	Вятский	Вохминский	Рыбинский	Горизонт
Сухонский	Нефедовский			Подгоризонт
Suchonellina inornata – Prasuchonella stelmachovi	Wjatkellina fragiloides – Suchonella typica	Darwinula mera – Gerdalla variabilis	Darwinula postparallela – Marginella necessaria	Зона по остракодам
_____	_____	_____	_____	<i>Palaeodanwinula</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Prasuchonella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Permiana</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Nuguschna</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Tschergymzjeviana</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Netschajeviana</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Actobella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Parasuchonella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Sinusuela</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Placidea</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Volganella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Uzhiella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Wjatkella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Yrnella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Suchonellina</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Darwinuloides</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Clinocypris</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Dvinella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Permianella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Tatarinella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Suchonella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Wjatkella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Gerdalla</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Nerechnina</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Marghella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Darwinula</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Weiuginella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Kostronella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Glorianella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Reningartenella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Cytherassinella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Lutkevichinella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Triassianella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Pulvella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Araisorella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Speiuncella</i>
_____	_____	_____	_____	<i>Indarella</i>

Рис. 2. Распространение родов остракод в верхнепермских и нижнетриасовых отложениях Восточно-Европейской платформы, по (Кухтинов, Воронкова, 2015; Мишина, Калис, 1975; Мишина, 1967а, б; Абушик, 1990; Николаева, Неуструева, 2000; Старжилова, 1967; Шлейфер, 1965, 1973)

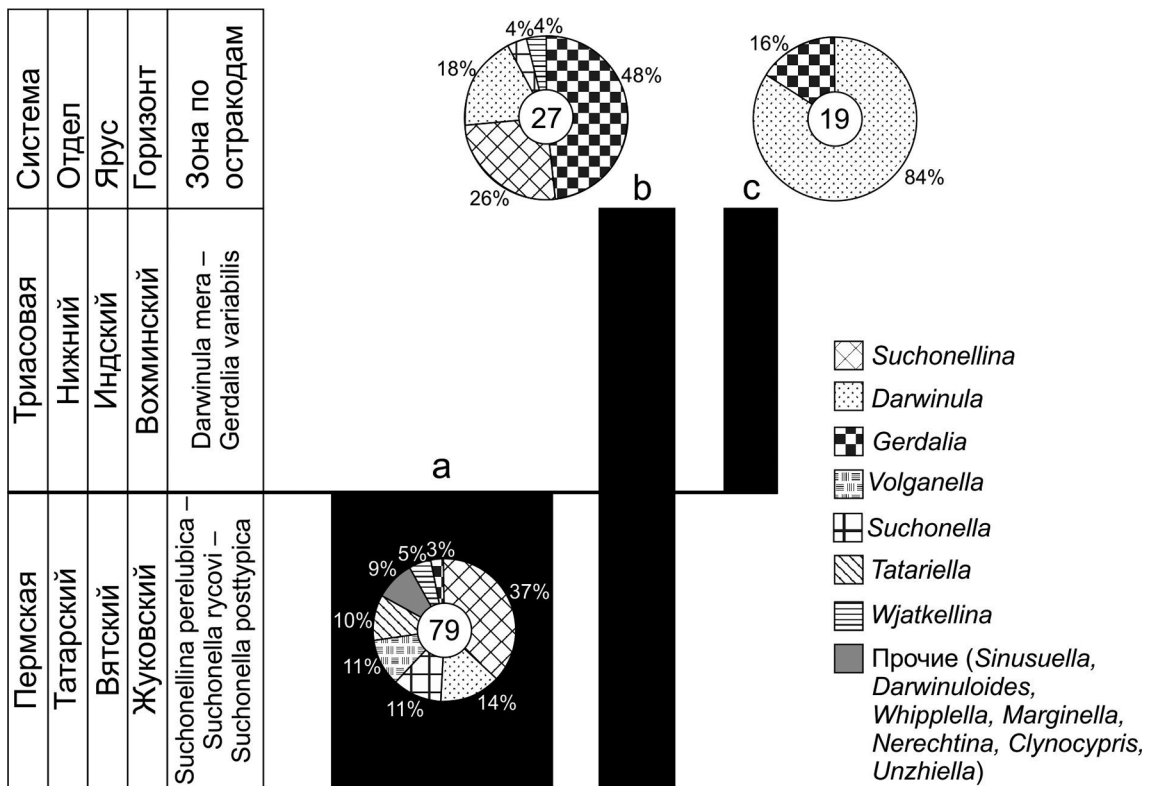


Рис. 3. Характеристика комплексов остракодов пограничных отложений перми и триаса. Черными столбиками показано относительное число видов остракодов: а) позднепермские виды; б) транзитные виды; в) новые триасовые виды. Циклограммы показывают количественное соотношение видов разных родов. Число в центре циклограммы – абсолютное количество видов, по (Арефьев, Кухтинов, 2012; Воронкова, 2014; Голубев и др., 2005; Голубев и др., 2012; Кухтинов, 2015а; Кухтинов, Воронкова, 2012а, 2012б; Лозовский, Кухтинов, 2007; Молостовская, 2010; Олферьев и др., 2001; Твердохлебов и др., 2010)

Таким образом, в последнее время появляется все больше свидетельств в пользу того, что между позднепермскими и раннетриасовыми сообществами остракодов больше общего, чем это считалось ранее. Ни у кого не вызывает сомнения, что глобальный кризис конца пермского периода отразился и на пресноводных остракодах, что проявилось в первую очередь в значительном сокращении таксономического разнообразия за счет вымирания многих пермских родов, таких как *Sinusuella*, *Placidea*, *Unzhiella*, *Permianella*, *Volganella*, *Tatariella*, *Whipplella* (рис. 2). Проходят границу роды *Vymella*, *Suchonellina*, *Darwinuloides*, *Clynocypris*, *Suchonella*, *Wjatkellina*, *Gerdalia*, *Nerechtina*, *Marginella*, *Darwinula*. Однако род *Vymella* больше характерен для северодвинских отложений и в нижнем триасе известен только по редким находкам одного вида (Мишина, Калис, 1975). Род *Darwinuloides* не был встречен в отложениях индского возраста, но, по данным Е.М. Мишиной (1966), он продолжал свое существование в оленекское время, полностью обновив видовой состав. Типовой вид рода *Clynocypris* происходит из нижнемеловых отложений (Мандельштам, 1956), но его представители являются типичными элементами раннетриасовых ассоциаций. Отнесение некоторых позднесеверодвинских форм к роду *Clynocypris* вызывает споры у специалистов и требует более надежного подтверждения. Роды *Nerechtina* и *Marginella* были

встречены в верхнепермских отложениях только один раз (Голубев и др., 2005), но достоверно появляются только в оленекское время. Представители рода *Suchonella* неоднократно отмечались разными исследователями в триасовых отложениях (Белоусова, 1961; Голубев и др., 2012; Липатова, Старожилова, 1968; Твердохлебов и др., 2001; Шлейфер, 1964, 1973). Как правило, это редкие находки небольшого числа экземпляров. В настоящее время сложилось представление, что *Suchonella* вымирают в перми. С чем связаны находки этого рода в триасовых толщах, пока не ясно. Они могут быть как пережившими кризис реликтами, так и результатом переотложения. Род *Gerdalia* несомненно пересекает границу перми и триаса. Однако вспышка видообразования этого рода приходится не на ранний триас, а на позднюю пермь. Почти половина всех проходящих из пермских отложений в триас видов – это представители рода *Gerdalia* (рис. 3).

Более сложный вопрос – выяснение связи между позднепермскими *Suchonellina* и раннетриасовыми *Darwinula*. До ревизии пермских остракодов считалось, что род *Darwinula* пересекает границу перми и триаса, но при этом сильно обновляется его видовой состав. Но, как считается ныне, первое появление представителей этого рода приходится на триас (Неуструева, 2000). Некоторые виды *Darwinula*, изначально описанные, как считалось, из триасовых отложений, сейчас

отнесены к родам *Suchonellina* и *Wjatkellina* (Кухтинов, 2015а; Молостовская, 2010). Следовательно, триасовые формы, сейчас относящиеся к роду *Darwinula*, могут принадлежать как пермским родам *Suchonellina* и *Wjatkellina*, так и близким к ним таксонам. Все три этих рода как единая группа пересекают границу перми и триаса. Они так же, как *Gerdalia*, составляют практически половину всех транзитных видов (рис. 3).

Таким образом, все разнообразие раннетриасовых остракод сводится к двум родам *Gerdalia* и *Darwinula*, а также *Suchonellina* и *Wjatkellina*. Позднее, в оленекском ярусе, помимо уже упоминавшихся *Marginella*, *Nerechitina* и *Darwinuloides*, появляются многочисленные новые роды остракод: *Kostromella*, *Wetluginella*, *Speluncella*, *Cytherissinella*, *Clinocypris*, *Glorianella*, *Lutkevichinella*, *Gemmanella*, *Pulviella*, *Triassinella*, *Aralsorella*, *Rengartenella* (рис. 2).

### Заключение

За более чем 80 лет изучения пресноводных остракод ВЕП проделана колоссальная работа, в ходе которой описаны многочисленные виды (более 100), разработана их систематика, выявлены основные закономерности эволюции и установлено большое значение этих ракообразных для стратиграфии континентальных отложений перми и триаса. В последние годы был сделан заметный шаг вперед в понимании того, как пресноводные остракоды пережили рубеж палеозоя и мезозоя. Сейчас следует признать, что этот рубеж характеризуется не появлением новых триасовых форм, а скорее вымиранием многочисленных пермских видов. Это создает трудности для решения вопросов стратиграфии. Так, например, в настоящее время возникло много спо-

ров вокруг местонахождения Недуброво (Вологодская обл.), в котором по разным группам ископаемых остатков получается различный возраст (Кухтинов, 2015а; Лозовский и др., 2001, 2014, 2017). Среди остракод в этом разрезе были обнаружены *Gerdalia rara*, *G. noinskyi*, *G. rixosa*, *G. wetlugensis*, *G. clara*, *G. longa*, *G. triassiana* и *Darwinula* sp. Все эти виды известны как из терминально пермских, так и из триасовых отложений. Косвенным указанием на триасовый возраст этой ассоциации может быть только отсутствие типичных пермских таксонов. Однако отсутствие каких-либо таксонов — не очень надежное доказательство возраста, поэтому такая ассоциация не позволяет точно определить возраст отложений, представленных в разрезе Недуброво.

Одной из ключевых проблем в вопросе изменения фауны остракод на рубеже перми и триаса является недостаточно разработанная систематика триасовых форм. Изучением пермских остракод занимались многие исследователи, им посвящено значительное число работ. Это позволило, в частности, ликвидировать мнение о присутствии рода *Darwinula* в пермских толщах. Однако триасовые «*Darwinula*» требуют ревизии. Отчасти это касается и рода *Gerdalia*, что затрудняет выяснение связи между сообществами поздней перми и раннего триаса.

Таким образом, главным направлением дальнейших исследований в области изменения фауны пресноводных остракод на рубеже перми и триаса должна стать ревизия и разработка систематики триасовых представителей, а также изучение смены комплексов остракод в максимально полных разрезах пограничных отложений.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проекты 16-04-01062, 17-04-00410, 17-04-01937.

### ЛИТЕРАТУРА

- Абушик А.Ф. (ред.). Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 4. Остракоды палеозоя. Л.: Недра, 1990. 356 с.
- Арефьев М.П., Кухтинов Д.А. Палеонтологическая и литологическая характеристика триасовых отложений в районе г. Вязники // Бюл. Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. Вып. 5. М.: РАЕН, 2012. С. 113–117.
- Белюсова З.Д. Остракоды нижнего триаса // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1961. Т. 36, вып. 1. С. 127–147.
- Белюсова З.Д. Остракоды верхнепермских отложений центральных и северо-восточных областей Русской платформы // Стратиграфические схемы палеозойских отложений. Пермская система. Тр. совещания по уточнению унифицированных стратиграфических схем палеозоя Волго-Уральской нефтегазоносной провинции, состоявшегося в г. Москве при ВНИГНИ 12–20 февраля 1960 г. / Ред. Т.В. Макарова, Д.Л. Степанов. М.: Гостоптехиздат, 1962. С. 139–146.
- Белюсова З.Д. Строение раковин дарвинулид в ориентированных шлифах // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1963. Т. 68, вып. 3. С. 146–147.
- Белюсова З.Д. О границе перми и триаса // Пермоярус Русской платформы в связи с его нефтегазоносностью / Ред. В.Н. Виноградов. Тр. МИНХ и ГП. Вып. 83. М.: Недра, 1969. С. 64–67.
- Воронкова Е.А. Остракоды *Volganelloidea* Mandelstam из опорного разреза терминальных слоев верхней перми Русской платформы // Палеонтол. журн. 2014. № 5. С. 34–37.
- Голубев В.К. Граница перми и триаса на Восточно-Европейской платформе // Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы. Докл. всеросс. совещ. (14–15 июля 2004 г.) / Ред. В.К. Голубев. Казань: Казанск. ун-т, 2004. С. 19–21.
- Голубев В.К., Миних А.В., Балабанов Ю.П. и др. Опорный разрез перми и триаса в Жуковом овраге у г. Гороховец, Владимирская область // Бюл. Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. Вып. 5. М.: РАЕН, 2012. С. 49–82.
- Голубев В.К., Сенников А.Г., Наугольных С.В. Новые данные по стратиграфии и палеонтологии верхнепермских отложений окрестностей г. Вязники (Владимирская область) // Палеострат-2005. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделен-

ния Палеонтологического общества при РАН. Москва, 14–15 февраля 2005 г. Программа и тезисы докладов / Ред. А.С. Алексеев. М.: ПИН РАН, 2005. С. 14–15.

Гоманьков А.В. (ред.). Стратотипический разрез татарского яруса на реке Вятка // Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 532. М.: GEOS, 2001. 145 с.

Ерзина Р.З., Жернакова М.П. Новые данные в изучении верхнепермских остракод и использование их при расчленении разрезов // Стратиграфические схемы палеозойских отложений. Пермская система. Тр. совещания по уточнению унифицированных стратиграфических схем палеозоя Волго-Уральской нефтегазоносной провинции, состоявшегося в г. Москве при ВНИГНИ 12–20 февраля 1960 г. / Ред. Т.В. Макарова, Д.Л. Степанов. М.: Гостоптехиздат, 1962. С. 147–154.

Занина И.Е., Кашеварова Н.П., Поленова Е.Н. Надсемейство Haldiacea // Основы палеонтологии. Членистоногие, трилобитообразные и ракообразные / Ред. Н.Е. Чернышева. М.: Гостоптехиздат, 1960. С. 337–340.

Зекина Ю.Л. К вопросу о расчленении верхнетатарских отложений Волго-Вятского междуречья по фауне остракод // Мат-лы по геологии востока Русской платформы. Вып. 3 / Ред. Е.И. Тихвинская. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1970. С. 69–72.

Зекина Ю.Л. Обоснование стратиграфического выделения вятского горизонта по остракодам: Тез. докл. расширенного пленума постоянной комиссии МСК по пермской системе (3–7 сентября 1973 г., Казань) / Ред. Д.Л. Степанов, Е.И. Тихвинская. Казань: Казанск. ун-т, 1973. С. 40–41.

Зекина Ю.Л., Кухтинов Д.А. Новые позднепермские и раннетриасовые дарвинулы // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР / Ред. И.Е. Занина. М.: Наука, 1972. С. 264–267.

Игнатъев В.И. О перерывах и стратиграфических несогласиях в верхнепермских и нижнетриасовых отложениях востока Русской платформы // Геология Поволжья и Прикамья / Ред. В.И. Игнатъев. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1971. С. 23–50.

Кашеварова Н.П. Остракоды татарского яруса Бугурусланско-Куйбышевской нефтеносной области: Дисс. ... канд. геол.-минерал. наук. Куйбышев, 1953. 208 с.

Кашеварова Н.П. Новые виды остракод из верхнепермских (уфимские и татарские) отложений Южного Тимана и Волго-Уральской области // Микрофауна СССР. Сб. 9. Вопросы систематики и описание новых видов, родов и подсемейств фораминифер и остракод / Ред. Т.И. Шлыкова. Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. Вып. 115. Л.: Гостоптехиздат, 1958. С. 301–339.

Кашеварова Н.П. Остракоды верхнепермских континентальных отложений северо-востока Европейской части СССР // Дочетвертичная микропалеонтология. Междунар. геол. конгресс. XXI сессия. Доклады советских геологов. Проблема 6 / Ред. В.В. Меннер. М.: Гостоптехиздат, 1960. С. 124–129.

Кашеварова Н.П., Неуструева И.Ю. Состояние изученности и принципы классификации остракод надсемейства Darwinulacea Brady et Norman, 1889 // Вопр. микропалеонтологии. Вып. 25. М.: Наука, 1982. С. 141–154.

Коржаченко В.С. Остракоды вятского горизонта юго-востока Русской платформы и Южного Приуралья: Тез. докл. расширенного пленума постоянной комиссии МСК по пермской системе (3–7 сентября 1973 г., Казань) / Ред. Д.Л. Степанов, Е.И. Тихвинская. Казань: Казан. ун-т, 1973. С. 50–52.

Кухтинов Д.А. Новые остракоды из нижнего триаса горы Большое Богдо // Палеонтол. журн. 1971. № 4. С. 133–136.

Кухтинов Д. А. Биостратиграфия триасовых отложений Прикаспийской впадины по остракодам. М.: Недра, 1976. 99 с.

Кухтинов Д.А. Система остракод надсемейства Darwinulaceae // Палеонтол. журн. 1985. № 4. С. 64–69.

Кухтинов Д.А. Новые остракоды из триасовых отложений Прикаспийской впадины // Недра Поволжья и Прикаспия. 1997. Вып. 14. С. 22–27.

Кухтинов Д.А. Об остракодах пограничных слоев перми и триаса // Бюл. Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. Вып. 6. М.: РМСК, 2015а. С. 60–64.

Кухтинов Д.А. О биостратиграфии неморских отложений перми Русской платформы // Недра Поволжья и Прикаспия. 2015б. Вып. 82. С. 35–40.

Кухтинов Д.А., Воронкова Е.А. Остракодовая характеристика вязниковского горизонта верхней перми Русской платформы // Бюл. Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. Вып. 5. М.: РАЕН, 2012а. С. 83–88.

Кухтинов Д.А., Воронкова Е.А. О составе и биостратиграфическом значении остракод из терминальных слоев перми Русской платформы // Современная микропалеонтология. Тр. XV Всеросс. микропалеонтологического совещания (12–16 сентября 2012 г., Геленджик) / Ред. В.С. Вишневецкая, Н.В. Горева, Т.В. Филимонова. М.: ГИН РАН, 2012б. С. 236–239.

Кухтинов Д.А., Воронкова Е.А. Новые данные о морфогенезе пермских неморских остракод Suchonelloidea Mishina, 1972 // Современная микропалеонтология. Сб. тр. XVI Всерос. микропалеонтологического совещ. Калининград, 2015 / Ред. В.С. Вишневецкая, Д.М. Ольшанецкий. М.: ГИН РАН, 2015. С. 89–91.

Кухтинов Д.А., Замаренов А.К. О границе верхней перми и нижнего триаса на востоке Прикаспийской впадины // Новые данные по границе перми и триаса. Мат-лы пленарного совещ. МСК СССР / Ред. А.Н. Олейников. Л.: ВСЕГЕИ, 1972. С. 45.

Кухтинов Д.А., Мишина Е.М., Неуструева И.Ю. Остракоды // Парастратиграфические группы флоры и фауны триаса / Ред. А.Н. Олейников, А.И. Жамойда. Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 334. Л.: Недра, 1986. С. 139–170, 216–282.

Липатова В.В., Старожилова Н.Н. Стратиграфия и остракоды триасовых отложений Саратовского Заволжья. Саратов: Саратов. ун-т, 1968. 191 с.

Лозовский В.Р., Есаулова Н.К. (ред.). Граница перми и триаса в континентальных сериях Восточной Европы. М.: GEOS, 1998. 246 с.

Лозовский В.Р., Кухтинов Д.А. Вязниковский ярус – самое молодое подразделение верхней перми Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. геол. 2007. Т. 82, вып. 6. С. 17–26.

Лозовский В.Р., Красилов В.А., Афонин С.А. и др. О выделении новой пачки в составе вохминской свиты Московской синеклизы // Бюл. Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. Вып. 3. М.: МАНПО, 2001. С. 151–163.

Лозовский В.Р., Балабанов Ю.П., Пономаренко А.Г. и др. Стратиграфия, палеомагнетизм и петромагнетизм нижнего триаса Московской синеклизы. Статья 1. Бассейн р. Юг // Бюл. МОИП. Отд. геол. 2014. Т. 89, вып. 2. С. 61–72.

- Лозовский В.Р., Морковин Б.И., Кухтинов Д.А. и др. Недубровская пачка имеет раннетриасовый возраст! // Палеострат-2017. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 28 января – 1 февраля 2017 г.: Тез. докл. / Ред. А.С. Алексеев. М.: ПИН РАН, 2017. С. 39–40.
- Лукин В.А., Гусев А.К. Биостратиграфическая характеристика отложений татарского яруса Горьковско-Казанского Поволжья по остракодам // Вестн. студ. науч. об-ва. Естественные науки. Вып. 1. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1960. С. 61–65.
- Любимова П.С. Триасовые и юрские остракоды восточных районов Украины // Микрофауна СССР. Сб. 8. Фораминиферы, мшанки и остракоды Русской платформы, Донбасса, Тенгизской впадины и Кузбасса / Ред. Л.П. Гроздилова // Тр. ВНИГРИ. Вып. 98. Л.: Гостоптехиздат, 1956. С. 533–583.
- Любимова П.С., Хабарова Т.Н. Остракоды мезозойских отложений Волго-Уральской области. М.: Гостоптехиздат, 1955. 163 с.
- Мандельштам М.И. Род *Clinocypris* gen. nov. // Мат-лы по палеонтологии. Новые семейства и роды / Ред. Л.Д. Кипарисова. Мат-лы ВСЕГЕИ. Нов. сер. Вып. 12. Палеонтология. М.: Госгеолтехиздат, 1956. С. 94–95.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. четвертое. М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. 223 с.
- Миних А.В., Голубев В.К., Кухтинов Д.А. и др. К характеристике опорного разреза пограничных отложений перми и триаса в овраге Жуков (Владимирская обл., бассейн р. Клязьма) // Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы. Сб. материалов Междунар. науч. конф., посвященной 170-летию со дня открытия пермской системы (5–9 сентября 2011 г., Пермь) / Ред. Т.В. Карасева. Пермь: Пермский ун-т, 2011. С. 133–138.
- Мишина Е.М. Расчленение нижнетриасовых отложений Костромской области по фауне остракод // Сб. статей по геологии и гидрогеологии. Вып. 4 / Ред. Е.Г. Чановский. М.: Недра, 1965. С. 81–83.
- Мишина Е.М. Детальная стратиграфия отложений ветлужской серии нижнего триаса по остракодам // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1966. № 12. С. 95–112.
- Мишина Е.М. Расчленение верхнепермских и нижнетриасовых отложений севера центральных районов Русской платформы по остракодам // Пермские и триасовые отложения юго-востока Русской платформы в связи с их нефтегазоносностью: Тез. науч. семинара. М.: Недра, 1967а. С. 38–40.
- Мишина Е.М. Новый род остракод татарских отложений // Сб. статей по геологии и инженерной геологии. Вып. 6 / Ред. Е.Г. Чановский. М.: Недра, 1967б. С. 108–120.
- Мишина Е.М. Граница верхней перми и нижнего триаса по остракодам // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1969а. № 5. С. 85–95.
- Мишина Е.М. Расчленение верхнепермских и нижнетриасовых отложений севера центральных районов Русской платформы по остракодам // Пермо-триас Русской платформы в связи с его нефтегазоносностью / Ред. В.Н. Виноградов. Тр. МИНХ и ГП. Вып. 83. М.: Недра, 1969б. С. 140–147.
- Мишина Е.М. О систематике ископаемых дарвинулид (остракоды) // Палеонтол. сб. Вып. 9. Львов: Высшая школа, 1972. С. 44–51.
- Мишина Е.М., Калис А.Э. Новый род остракод северо-востока Русской платформы // Палеонтол. журн. 1975. №1. С.78–81.
- Молостовская И.И. Позднепермские остракоды юго-восточных районов Русской платформы и их стратиграфическое значение: Автореф. дисс. ... канд. геол.-минерал. наук. Саратов: Саратовск. ун-т, 1977. 18 с.
- Молостовская И.И. Некоторые принципы систематики позднепермских *Darwinulacea* // Вопр. микропалеонтологии. Вып. 25. М.: Наука, 1982. С.155–164.
- Молостовская И.И. Подотряд *Darwinuloscopina* Sohn, 1988 // Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 4. Остракоды палеозоя / Ред. А.Ф. Абушик. Л.: Недра, 1990. С. 162–166.
- Молостовская И.И. Зональная схема верхней перми по неморским остракодам // Верхнепермские стратотипы Поволжья. Докл. междунар. симпозиума. 28 июля – 3 августа 1998 г. М.: ГЕОС, 1999. С. 157–160.
- Молостовская И.И. К вопросу о вязниковских слоях и границе перми и триаса // Верхний палеозой России: стратиграфия и фациальный анализ. Мат-лы Второй Всеросс. конф., посвященной 175-летию со дня рождения Н.А. Головкинского (27–30 сентября 2009 г.) / Ред. В.В. Силантьев. Казань: Казанск. ун-т, 2009. С. 196–197.
- Молостовская И.И. О границе перми и триаса в Жуковом овраге // Изв. вузов. Геол. и разведка. 2010. № 3. С. 10–14.
- Неуструева И.Ю. Подотряд *Darwinuloscopina* Sohn, 1988 // Практическое руководство по микрофауне. Т. 7. Остракоды мезозоя / Ред. И.А. Николаева, И.Ю. Неуструева. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 1999 (2000). С. 25–28.
- Николаева И.А., Неуструева И.Ю. (ред.). Практическое руководство по микрофауне. Т. 7. Остракоды мезозоя. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 1999 (2000). 244 с.
- Олферьев А.Г., Миледин А.К., Алексеев А.С. и др. Новые данные о пермских и триасовых отложениях Ивановской области // Бюл. Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. Вып. 3. М.: МАНПО, 2001. С. 114–130.
- Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 36. СПб.: ВСЕГЕИ, 2006. 68 с.
- Сенников А.Г., Голубев В.К. К фаунистическому обоснованию границы перми и триаса в континентальных отложениях Восточной Европы. 1. Гороховец – Жуков овраг // Палеонтол. журн. 2012. № 3. С. 88–98.
- Спижарский Т.Н. *Ostracoda* кольчугинской свиты угленосных осадков Кузнецкого бассейна // Тр. ЦНИГРИ. Вып. 97. Л.: ВСЕГЕИ, 1937. С. 139–170.
- Спижарский Т.Н. Отряд *Ostracoda*. Раковинчатые раки // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. 6. Пермская система / Ред. Б.К. Лихарев. Л.; М.: ГОНТИ, Редакция горно-топливной и геолого-разведочной лит.-ры, 1939. С. 193–196.
- Старожилова Н.Н. Новые виды верхнепермских остракод юго-востока Русской платформы // Вопр. геол. Южного Урала и Поволжья. Вып. 3. Ч. 1. Палеозой. Саратов: Изд-во Саратовск. ун-та, 1967. С. 92–115.
- Старожилова Н.Н., Шарова М.Н. К вопросу о биометрическом изучении вида *Darwinula inornata* Spizh. // Вопр. геол. Южного Урала и Поволжья. Вып. 3. Ч. 1. Палеозой. Саратов: Изд-во Саратовск. ун-та, 1967. С. 144–160.
- Строк Н.И., Горбаткина Т.Е., Лозовский В.Р. Верхнепермские и нижнетриасовые отложения Московской синеклизы. М.: Недра, 1984. 140 с.



Твердохлебов В.П., Кухтинов Д.А., Молостовская И.И. Гипостратотип вохминского горизонта в бассейне реки Самары // Проблемные вопросы региональной и местной стратиграфии фанерозоя Поволжья и Прикаспия. Мат-лы первой региональной научно-практической конф. (9–12 октября 2001 г., Саратов) / Ред. Ю.А. Писаренко. Саратов: НВ НИИГГ, 2001. С. 62.

Твердохлебов В.П., Твердохлебова Г.И., Молостовская И.И. Особенности геодинамики вязниковского этапа развития Южного Приуралья // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. Мат-лы V Междунар. конф. 22–23 ноября 2010 г., г. Москва / Ред. В.К. Голубев, А.Г. Сенников. М.: ПИН РАН, 2010. С. 116–117.

Уточненная субрегиональная стратиграфическая схема триасовых отложений запада, центра и севера Восточно-Европейской платформы (Польско-Литовская, Московская и Мезенская синеклизы, Вятско-Камская впадина). М.: ПИН РАН, 2011. 32 с.

Чернышева Н.Е. (ред.). Основы палеонтологии. Членистоногие, трилобитообразные и ракообразные. М.: Гостехиздат, 1960. 518 с.

Шлейфер А.Г. Стратиграфия верхнепермского и триасового нефтегазоносных комплексов центральной части Прикаспийской впадины: Автореф. дисс. ... канд. геол.-минерал. наук. М., 1964. 16 с.

Шлейфер А.Г. Остракоды баскунчакской серии нижнего триаса Прикаспийской впадины и их стратиграфическое значение // Геология Русской платформы, Прикаспия, Оренбуржья / Ред. В.Н. Виноградов. Тр. МИНХ и ГП. Вып. 61. М.: Недра, 1966. С. 112–139.

Шлейфер А.Г. Триасовые отложения центральной части Прикаспийской впадины // Пермо-триас Русской платформы в связи с его нефтегазоносностью / Ред. В.Н. Виноградов. Тр. МИНХ и ГП. Вып. 83. М.: Недра, 1969. С. 68–73.

Шлейфер А.Г. Остракоды из отложений триаса Прикаспийской впадины // Геология нефтегазоносных областей юга СССР / Ред. В.Н. Виноградов. Тр. МИНХ и ГП. Вып. 103. М.: Недра, 1973. С. 3–43.

Шнейдер Г.Ф. Фауна остракод верхнепермских отложений (татарский и казанский ярусы) нефтеносных

районов СССР // Микрофауна нефтяных месторождений СССР. Сб. 1. Второе Баку и Западная Сибирь / Ред. А.В. Фурсенко. Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. Вып. 31. Л.; М.: Гостехиздат, 1948. С. 21–36.

Шнейдер Г.Ф. Семейство Placideidae Schneider fam. nov. // Мат-лы по палеонтологии. Новые семейства и роды / Ред. Л.Д. Кипарисова. Мат-лы ВСЕГЕИ. Нов. сер. Вып. 12. Палеонтология. М.: Гостехиздат, 1956. С. 95–96.

Шнейдер Г.Ф. Фауна остракод нижнетриасовых отложений Прикаспийской низменности // Геология и нефтегазоносность юга СССР. Туркменистан и Западный Казахстан. Тр. КЮГЭ. Вып. 5 / Ред. И.О. Брод. Л.: Гостехиздат, 1960. С. 287–309.

Шнейдер Г.Ф. Новые раннетриасовые цитериды Прикаспийской впадины // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Вып. 2. Ч. 2 / Ред. Б.П. Марковский. М.: Недра, 1968. С. 262–263.

Шнейдер Г.Ф., Мандельштам М.И. Отряд Ostracoda. Раковинчатые раки // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. 7. Триасовая система / Ред. Л.Д. Кипарисова. Л.; М.: Гостехиздат, 1947. С. 147–185.

Brady G.S., Robertson D. The Ostracoda and Foraminifera of tidal rivers // Annals and Magazine of Natural History. Ser. 4. Vol. 6. 1870. P. 1–34.

Jones T.R. On the Ostracoda of the Purbek Formation; with notes on the Wealden species // Quart. J. Geol. Soc. London. 1885. Vol. 45. P. 311–354.

Molostovskaya I.I. The evolutionary history of Late Permian Darwinulocopina Sohn, 1988 (Ostracoda) from the Russian Plate // Hydrobiologia. 2000. Vol. 419. P. 125–130.

Sennikov A.G., Golubev V.K. Vyazniki biotic assemblage of the terminal Permian // Paleontol. J. 2006. Vol. 40. Suppl. 4. P. S475–S481.

Treatise on Invertebrate Paleontology. Part Q. Arthropoda 3. Crustacea, Ostracoda. Lawrence; New York: Geological Society of America and University of Kansas Press, 1961. 442 p.

Yin H., Kexin Z., Jinnan T. et al. The Global Stratotype Section and Point (GSSP) of the Permian-Triassic boundary // Episodes. 2001. Vol. 24, N 2. P. 102–114.