

УДК 563.141:551.734.3/.736

РЕВИЗИЯ СЕМЕЙСТВА TETRENTACTINIIDAE KOZUR ET MOSTLER, 1979 (РАДИОЛЯРИИ ПОЗДНЕГО ПАЛЕОЗОЯ). ЧАСТЬ 1. СЕМЕЙСТВО И ПОДСЕМЕЙСТВА

© 2025 г. М. С. Афанасьева^{а, *}, Э. А. Гайнуллина^{а, б, **}

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

^бМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

*e-mail: afanasieva@paleo.ru

**e-mail: elika10@bk.ru

Поступила в редакцию 09.01.2025 г.

После доработки 28.01.2025 г.

Принята к публикации 28.01.2025 г.

Проведена ревизия, и внесены дополнения и изменения в диагноз и родовой состав семейства Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979, rev. et emend., herein. Изменен таксономический ранг и родовой состав подсемейства Tetrentactiniinae Kozur et Mostler, 1979, stat. nov. Установлено новое подсемейство Uralitiniinae subfam. nov. Приведен диагноз нового рода и нового вида Uralitina megalospina gen. et sp. nov. Восстановлен статус *validus* для рода Triaenoentactinosphaera Wang, 1997.

Ключевые слова: Radiolaria, Tetrentactiniidae, ревизия, новые таксоны, девон, карбон, пермь

DOI: 10.31857/S0031031X25030024 EDN: EQCGGX

ВВЕДЕНИЕ

Морфотипы радиолярий, в основу формирования скелетов которых заложен трехмерный тетраэдр, а внутренний каркас представлен четырехлучевой спикулой, заметно отличаются от всех остальных радиолярий. При этом собственно раковина может быть субпирамидальной или субсферической формы, с одной или двумя внешними оболочками, или со скелетом, внутренняя полость которого заполнена хаотичным переплетением тонких нитей скелетной ткани, но обязательно с четырехлучевой спикулой и четырьмя основными иглами.

Радиолярии с этими особенностями морфотипов объединены в настоящее время в два семейства: Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979 и Tetratormentidae Nestell et Nestell, 2010.

Настоящая статья посвящена результатам ревизионного исследования семейства Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979, rev. et emend., herein. Новое исследование радиолярий этого семейства позволило авторам:

1) провести ревизию и внести дополнения и изменения в диагноз и родовой состав семейства

Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979, rev. et emend., herein;

2) изменить таксономический ранг и родовой состав подсемейства Tetrentactiniinae Kozur et Mostler, 1979, stat. nov.;

3) выделить новое подсемейство Uralitiniinae Afanasieva et Gainullina, subfam. nov.;

4) дать краткий диагноз для нового рода и нового вида Uralitina megalospina gen. et sp. nov.;

5) восстановить статус *validus* для рода Triaenoentactinosphaera Wang, 1997.

Описание двух новых родов и пяти новых видов радиолярий (*Longibelona globosa* gen. et sp. nov., *L. alia* gen. et sp. nov., *L. neglecta* gen. et sp. nov., *Tetraedrella tetraedros* gen. et sp. nov. и *Uralitina brevispina* sp. nov.), а также расширенное описание рода и вида *Uralitina megalospina* Afanasieva et Gainullina, 2025 приводится в следующей статье (Афанасьева, Гайнуллина, 2025, в печати).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для более глубокого и всестороннего анализа таксономического значения и распространения

ния различных родов радиолярий из семейства *Tetrentactiniidae* Kozur et Mostler, 1979, rev. et emend., herein мы использовали собственные данные и большое количество научной литературы:

– верхний девон: франкий ярус, Казахстан, Мугоджары (Назаров, 1973); фаменский ярус: Россия, Приколымское поднятие (Назаров и др., 1981), Тимано-Печорский басс., Полярный Урал (Афанасьева, 2000, 2020; Afanasieva, Amon, 2011; Afanasieva, 2020); Белоруссия, Припятский прогиб (Назаров, 1988; Afanasieva, 2020; Афанасьева, 2020); США, штат Огайо (Foreman, 1963); Германия, Франкенвальд (Kiessling, Tragelehn, 1994); Северо-Западный Китай, провинция Синьцзян (Wang, 1997);

– нижний карбон: турнейский ярус: Германия, Рейнские Сланцевые горы (Braun, 1989); Франция, Верхние Пиренеи (Gourmelon, 1986), горы Монтень-Нуар (Gourmelon, 1987); США, штат Юта, горы Саут-Лейксайд (Park, Won 2012); нижнетурнейский подъярус: Россия, Волго-Уральский басс., скв. Мелекесская-1 (Афанасьева, 2023б; Afanasieva et al., 2023); визейский ярус: Франция, горы Монтень-Нуар (Deflandre, 1973); Германия, Рейнские Сланцевые горы (Won, 1983); Северная Вестфалия (Won, Seo, 2010);

– нижняя пермь, Россия, Южный Урал: асельский и сакмарский ярусы, р. Сакмара, разрез Кондуровский (Афанасьева, 2021); артинский ярус, р. Урал, с. Донское (Gainullina, Alekseev, 2024; Афанасьева, Гайнуллина, 2025, в печати);

– средняя пермь, роудский и кептенский ярусы, США, Техас, горы Гваделупе (Maldonado, Noble 2010; Nestell, Nestell, 2020);

– верхняя пермь, Япония (Kuwahara, Yao, 1998, 2001; Hori, 2005; Sano et al., 2010); Филиппины, центральный о-в Бусуанга (Tumanda et al., 1990; Tumanda, 1991, 1994); верхняя пермь, чансинский ярус: центральная и юго-западная части Японии (Sashida, Tonishi, 1985, 1988; Feng et al., 2007); Восточный Таиланд, Клаенг (Sashida et al., 2000); Южный Китай, провинция Гуанси (Feng et al., 2007).

Систематика радиолярий приведена по работам М.С. Афанасьевой и Э.О. Амона (Афанасьева, 2000, 2002; Афанасьева, Амон, 2003, 2006; Afanasieva et al., 2005).

СЕМЕЙСТВО TETRENTACTINIIDAE

В 1979 г. Х. Коцур и Х. Мостлер (Kozur, Mostler, 1979, с. 31) установили трибу *Tetrentactiniini*,

которая объединила радиолярии с одной решетчатой или губчатой, обычно шаровидной или тетраэдрической оболочкой. Четыре луча внутренней спикеры направлены из единого центра к вершинам тетраэдра и продолжают снаружи как основные иглы, причем они часто сопровождаются вторичными иглами, которые мало чем отличаются от основных игл. В состав трибы вошло два рода: *Tetrentactinia* Foreman, 1963 и *Tetragregnon* Ormiston et Lane, 1976 (рис. 1, а, е).

Название трибы было основано на названии рода *Tetrentactinia* Foreman, 1963, который является типовым родом трибы. Выбор типового рода определил основу названия номинального таксона трибы *Tetrentactiniini* Kozur et Mostler, 1979, что отвечает правилам Международного кодекса зоологической номенклатуры (МКЗН, 2004, глава 14).

П. Думитрика (Dumitrica, 2011, с. 212) преобразовал трибу *Tetrentactiniini* Kozur et Mostler, 1979 в семейство *Tetrentactiniidae* Kozur et Mostler, 1979, оставил практически без изменения первичный диагноз Коцура и Мостлера¹ (Kozur, Mostler, 1979) и указал типовой род *Tetrentactinia* Foreman, 1963. При этом он только на основании наличия четырехлучевой спикеры объединил в одном семействе *Tetrentactiniidae* восемь известных родов из верхнего девона–нижней перми (рис. 1):

– *Ellipsostigma* Hinde, 1899, типовой вид *E. australe* Hinde (Hinde, 1899, с. 51, табл. 9, рис. 5);

– *Multisphaera*² Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000, типовой вид *M. impersepta* Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000 (Афанасьева, 2000, с. 75, табл. 81, фиг. 7–10);

– *Staurentactinia* Schwartzapfel et Holdsworth, 1996, типовой вид *S. nazarovi* Schwartzapfel et Holdsworth, 1996 (Schwartzapfel, Holdsworth, 1996, с. 202, табл. 9, фиг. 1, 2, 5–19);

– *Tetragregnon* Ormiston et Lane, 1976, типовой вид *T. sycamorensis* Ormiston et Lane, 1976 (Ormiston, Lane, 1976, с. 23, табл. 2, фиг. 6–8);

¹ Диагноз семейства *Tetrentactiniidae* Kozur et Mostler, 1979: “Spongy or latticed Paleozoic Entactinaria having a tetrahedral initial spicule with the four rays originated in a centre or a very short median bar” (Dumitrica, 2011, с. 212).

² Думитрика (Dumitrica, 2011) исправил диагноз рода *Multisphaera*, рассмотрел его в составе семейства *Tetrentactiniidae* и отверг подсемейство *Multisphaerinae* Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000. Отрицательное мнение по этому вопросу подробно изложено в статье: Афанасьева, 2023а.

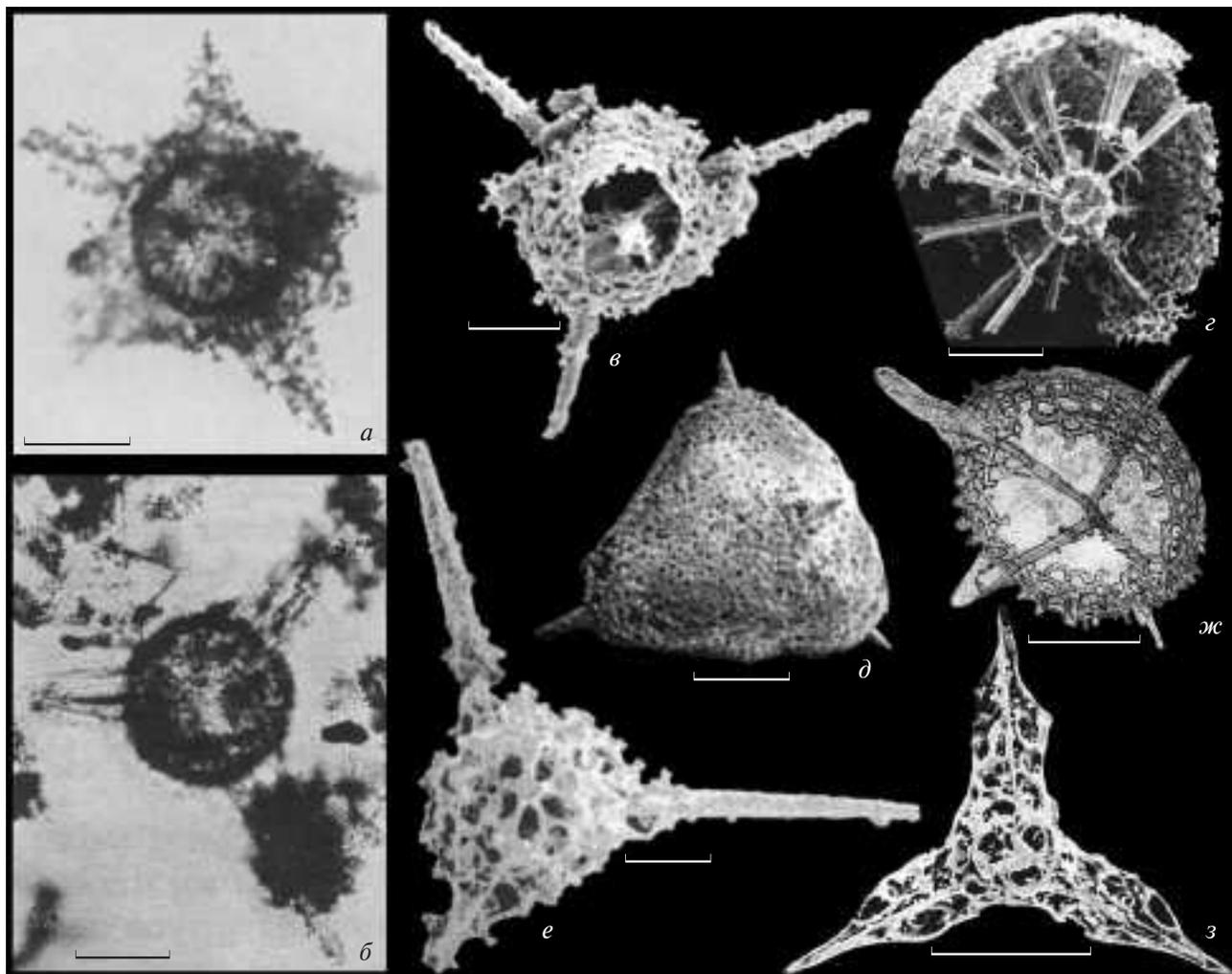


Рис. 1. Семейство Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979, sensu Dumitrica, 2011: *a* – *Tetrentactinia barysphaera* Foreman, 1963, верхний девон, фаменский ярус, формация Гурон, штат Огайо, США (Foreman, 1963, с. 282, табл. 7, фиг. 9); *б* – *Triaenosphaera sicarius* Deflandre, 1973, нижний карбон, визейский ярус, горы Монтень-Нуар, Франция (Deflandre, 1973, с. 1150, табл. 2, фиг. 3); *в* – *Tetraspongoactinia holdsworthi* Won, 1998, нижний карбон, верхнетурнейский подъярус, Рейнские Сланцевые горы, Германия (Won, 1998, с. 257, табл. 4, фиг. 10); *г* – *Multisphaera imperseptata* Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000, нижняя пермь, артинский ярус, р. Урал, с. Донское, Южный Урал, Россия (Афанасьева, 2000, табл. 81, фиг. 7); *д* – *Tetratormentum narthecium* Nazarov et Ormiston, 1985, нижняя пермь, артинский ярус, р. Урал, с. Донское, Южный Урал, Россия (Nazarov, Ormiston, 1985, с. 42, табл. 5, фиг. 8); *е* – *Tetragregnon susamogensis* Ormiston et Lane, 1976, нижний карбон, визейский ярус, формация Сикморе, горы Арбакл, Оклахома, США (Ormiston, Lane, 1976, с. 167, табл. 2, фиг. 6); *ж* – *Ellipsostigma australe* Hinde, 1899, средний девон, живетский ярус, формация Яррими, Новый Южный Уэльс, Австралия (Hinde, 1899, с. 51, табл. 9, фиг. 5); *з* – *Staurentactinia nazarovi* Schwartzapfel et Holdsworth, 1996, верхний девон, верхнефаменский подъярус, формация Вудфорд, Кри-нер-Хиллз и горы Арбакл, Оклахома, США (Schwartzapfel, Holdsworth, 1996, с. 202, табл. 9, фиг. 8). Масштабная линейка: *a, г–е, з* – 100 мкм; *б, в, ж* – 50 мкм.

– *Tetraspongoactinia* Won, 1998, типовой вид *T. holdsworthi* Won, 1998 (Won, 1998, с. 257, табл. 4, фиг. 10–12);

– *Tetratormentum* Nazarov et Ormiston, 1985, типовой вид *T. narthecium* Nazarov et Ormiston, 1985 (Nazarov, Ormiston, 1985, с. 42, табл. 5, фиг. 8, 9);

– *Tetrentactinia* Foreman, 1963, типовой вид *T. barysphaera* Foreman, 1963 (Foreman, 1963, с. 282, табл. 7, фиг. 9);

– *Triaenosphaera* Deflandre, 1973, типовой вид *T. sicarius* Deflandre, 1973 (Deflandre, 1973, с. 1150, табл. 2, фиг. 3, 4).

В результате этого в одном семействе Tetrentactiniidae оказались морфотипы с разными типами структуры скелетной ткани (пористые, губчатые, сетчато-решетчатые) и с разной геометрической формой скелета:

- сферические формы с одной или несколькими оболочками скелета (рис. 1, *a–z*);
- субтетраэдрные морфотипы с одной оболочкой скелета (рис. 1, *д*);
- субтетраэдрные морфотипы, внутренняя полость которых заполнена скелетной тканью (рис. 1, *е*);
- эллипсоидальные скелеты (рис. 1, *ж*);
- ставраксонные радиолярии с четырьмя лучами-руками (рис. 1, *з*).

Эти морфологические особенности скелетов не указаны ни в диагнозе Коцура и Мостлера (Kozur, Mostler, 1979), ни в описании Думитрики (Dumitrica, 2011).

Г. и М. Нестелл (Nestell, Nestell, 2010) на основании морфологических особенностей строения скелета перевели род *Tetragregnon* Ormiston et Lane, 1976 в состав семейства *Tetratormentidae* Nestell et Nestell, 2010 (Nestell, Nestell, 2010; Noble et al., 2017).

П. Нобл с коллегами (Noble et al., 2017) рассмотрели родовой состав семейства Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979 в объеме семи родов, из которых только четыре рода соответствуют составу семейства, указанному Думитрикой (Dumitrica, 2011): *Ellipsostigma*, *Multisphaera*, *Tetrentactinia*, *Triaenosphaera*.

Три рода, по мнению Вон (Won, 1997a, b, 1998), являются младшими синонимами родов *Triaenosphaera* и *Tetrentactinia*:

– *Triaenoentactinosphaera* Wang, 1997 – младший синоним рода *Triaenosphaera* Deflandre, 1973 (sensu Won, 1998);

– *Somphoentactinia* Nazarov, 1975 и *Spongentactinella* Nazarov, 1975 являются младшими синонимами рода *Tetrentactinia* Foreman, 1963 (sensu Won, 1997a, b).

Таким образом, семейство Tetrentactiniidae представляет собой в настоящее время сборный вариант разных морфотипов.

Как отмечала М.-З. Вон (Won, 1983, с. 166), и это было поддержано М.С. Афанасьевой (2023a, с. 23), виды не могут принадлежать к одному и тому же роду или более высокому таксону только из-за наличия одинаковой внутренней спикулы,

несмотря на различное строение стенок скелета. Внутреннее строение скелета следует учитывать только в сочетании со всеми другими морфологическими признаками. Объединение различных морфотипов радиолярий в одном семействе только на основании наличия четырехлучевой спикулы нецелесообразно.

Новое исследование радиолярий семейства Tetrentactiniidae позволило авторам провести ревизию и внести дополнения и изменения в первичный диагноз и родовой состав семейства Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979, rev. et emend., herein.

МОРФОЛОГИЯ СКЕЛЕТА

Морфология радиолярий из ревизованного семейства Tetrentactiniidae отличается формированием субтетраэдрических скелетов с первичной четырехлучевой спикулой, лучи которой берут начало в едином центре. Продолжением лучей спикулы являются четыре основные иглы.

Диагностическими признаками семейства являются:

- 1) геометрическая форма скелета, основанная на тригональном тетраэдре;
- 2) четырехлучевая спикула с лучами, исходящими из единого центра;
- 3) микросфера с первичной четырехлучевой спикулой;
- 4) пористая или сетчатая структура внешних оболочек скелета – одной или двух, реже трех;
- 5) строение основных игл.

Геометрическая форма скелета

Гипотетическая модель геометрической формы скелета радиолярий семейства Tetrentactiniidae основана на трехмерном тригональном тетраэдре с четырьмя вершинами. При этом собственно раковина может быть субпирамидальной или субсферической формы, но обязательно с четырьмя основными иглами.

Внутренний каркас

Внутренний каркас Tetrentactiniidae занимает центральное положение в скелете и имеет форму спикулы или микросферы с первичной четырехлучевой спикулой.

Функциональное назначение внутреннего каркаса все еще остается неясным. Однако нельзя не отметить его коррелятивную связь с другими скелетными образованиями и в первую

очередь — со скелетными оболочками и радиальными иглами.

Внутренняя спикула занимает центральное или эксцентричное положение внутри первичной внутренней сферы скелета — микросферы. Можно предположить, что его расположение по отношению к аксопласту было почти идентично взаимоотношению этих структур у современных населлярий. В клетке населлярий аксопласт сохраняет свое положение около срединной балки скелета (Петрушевская, 1981, 1986).

Отходящие у радиолярий палеозоя от внутренней спикулы радиальные лучи могли быть ориентированы так же, как и аксоподиальные нити (по аналогии с современными населляриями). Аналогично аксоподиальному аппарату внутренний каркас связан со всеми другими частями скелета: непосредственным продолжением лучей внутренней спикулы являются основные иглы скелета. Поэтому можно предположить, что и у древних радиолярий внутренняя спикула и аксопласт с аксоподиями были взаимосвязаны и составляли единую систему (Afanasyeva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006; Афанасьева, 2007). Протозоологи полагают, что аксоподиальная система радиолярий принимает непосредственное участие в формировании скелета (Cachon, Cachon, 1972).

В связи с этим можно предположить, что в эволюции радиолярий палеозоя происходит практически одновременное заложение и развитие основных типов внутреннего каркаса: внутренней спикулы и микросферы (Afanasyeva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006; Афанасьева, 2007).

Четырехлучевая спикула

Спикула — внутренняя первичная структура, морфологический центр скелета, представляет собой n -лучевую фигуру (где значение n равно от 4-6 до 24), образованную одной первичной четырехлучевой спикулой или объединением двух первичных четырехлучевых спикул. На дистальном окончании лучей спикулы формируются основные иглы скелета.

Четырехлучевая спикула является универсальным первичным элементом скелета радиолярий, устойчивым в пространстве и времени. Четырехлучевая спикула, появившаяся в кембрии и сохранившаяся в скелетах радиолярий до настоящего времени, оказалась наиболее консервативным элементом скелета.

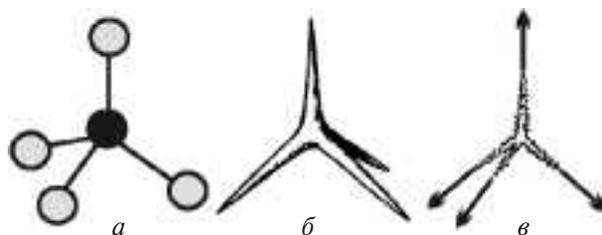


Рис. 2. Возможный вариант формирования спикулы и основных игл: *a* — кремнекислородный тетраэдр $[\text{SiO}_4]$, черным цветом выделен атом кремния (из: Afanasyeva et al., 2005, рис. 3, а); *б* — гипотетическая четырехлучевая спикула (по: Popofsky, 1913, рис. 1); *в* — эмпирическая модель формирования основных игл (иглы показаны стрелками, из: Afanasyeva et al., 2005, рис. 11, в).

Скелет радиолярий состоит из опала ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$), основной структурной единицей которого является кремнекислородный тетраэдр $[\text{SiO}_4]^{4-}$ — анион ортокремниевой кислоты (Афанасьева, Вишневская, 1992; Афанасьева, 2000). В вершинах тетраэдра находятся атомы кислорода, а в центре — атом кремния (рис. 2, *a*). Особенностью биогенного аморфного кремнезема (Francois, 1989) является способность создавать сложные структуры из коротких трехмерных цепочек тетраэдров $[\text{SiO}_3]^{2-}$, которые могут образовывать соединения двух или более анионов через общий атом кислорода.

Кремнекислородный тетраэдр опала лежит в основе формирования первичной четырехлучевой спикулы радиолярий (рис. 2, *б*), т.е. микроуровень проявляется на макроуровне. Возможно, именно четырехлучевая спикула была прообразом первичного скелета у всех радиолярий (Афанасьева, Вишневская, 1992; Точилина, 1997; Афанасьева, 2000, 2007; Afanasyeva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006).

Впервые идея о четырехлучевом треножнике как исходном элементе становления скелетов была предложена Э. Геккелем (Naesckel, 1882, 1884) и позднее подробно разработана А. Поповским (Popofsky, 1913).

Ж. Дефландр (Deflandre, 1953) провел серьезные исследования по систематизации и ревизии радиолярий. Он, вслед за Поповским, считал четырехлучевую спикулу исходной формой для отрядов Spumellaria и Nassellaria. В 1964 г. Дефландр (Deflandre, 1964) указал на важное онтогенетическое и филогенетическое значение взаимосвязи внутренней спикулы с основными иглами скелета, которые являются продолжением лучей спикулы (рис. 2, *в*). Число

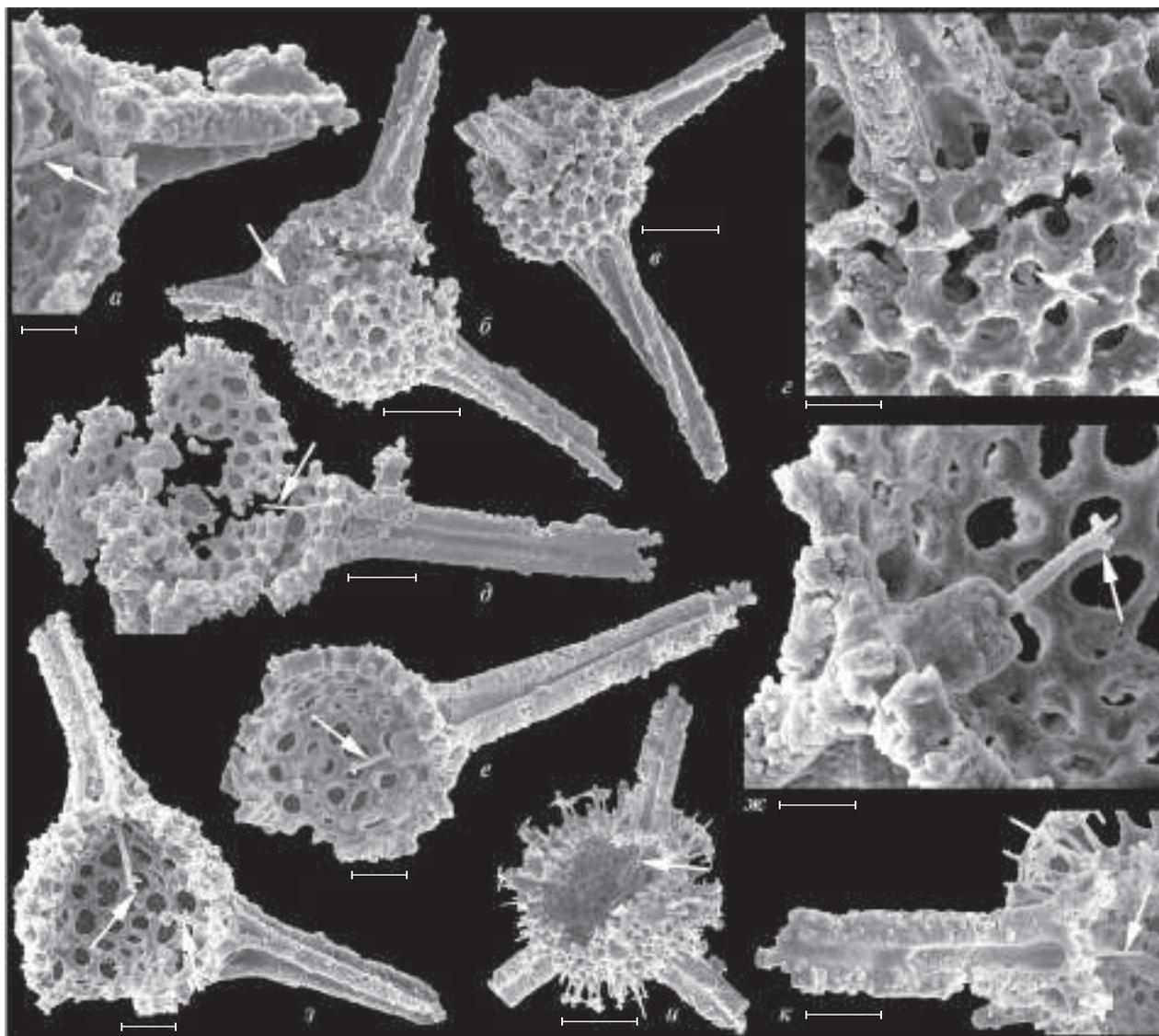


Рис. 3. Четырехлучевая спикула: *a–z* – *Longibelona spiroacus* (Afanasieva, 2023), сохранившиеся фрагменты лучей спикулы (из: Афанасьева, 2023б, рис. 6, *a*, *b*, *d*, *e*); *д–жс* – *Longibelona alia* Afanasieva et Gainullina, gen. et sp. nov. (MS): *д* – фрагмент луча спикулы (из: Афанасьева, 2023б, табл. II, фиг. 1), *е*, *жс* – луч спикулы с сохранившимися основаниями еще трех лучей; *з* – *Triaenosphaera fortunatovae* Afanasieva, 2023, сохранившиеся два луча спикулы, на одном из которых видны основания еще двух лучей (из: Афанасьева, 2023б, табл. II, фиг. 3); *и*, *к* – *Longibelona neglecta* Afanasieva et Gainullina, gen. et sp. nov. (MS), фрагмент луча спикулы. Обозначения: стрелками указаны сохранившиеся лучи четырехлучевой спикулы (*с*, *е–з*). Масштабная линейка: *жс* – 10 мкм; *а* – 20 мкм; *с*, *к* – 30 мкм; *в*, *д*, *е*, *з* – 50 мкм; *и* – 100 мкм.

лучей спикулы является важным признаком семейства.

Вместе с тем, как отмечала Вон (Won, 1983, с. 166³), внутреннее строение скелета, безусловно, имеет большое значение для классификации, но

³ Won, 1983, с. 166: “Die innere Struktur ist zwar wichtig, aber nach meiner Meinung müßte diese nicht allein, sondern in Kombination mit allen anderen morphologischen Merkmalen bei der taxonomischen Zuordnung berücksichtigt werden”.

его следует учитывать не отдельно, а в сочетании со всеми другими морфологическими признаками.

Кроме того, следует помнить слова К. Линнея (как перефразировал их Ч. Дарвин в 1859, а позже процитировали Петрушевская, 1986, с. 99 и Maggenti, 1989, с. 4): “Не признаки определяют род, а род определяет признаки”.

Концепция Поповского и Дефландра (Popofsky, 1913; Deflandre, 1964) о приоритетном

значении числа лучей спикулы, но непременно в сочетании с другими особенностями строения скелета (Won, 1983; Афанасьева, 1999, 2000), легла, в частности, в основу разработанной Афанасьевой (1999, 2000, 2002; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006) системы фиксированной совокупности морфологических признаков

скелета для диагностики и описания радиолярий палеозоя различного таксономического уровня. Таким образом, число лучей спикулы является одним из наиболее важных признаков семейства и подсемейства.

В ходе исследования внутреннего каркаса у представителей *Triaenosphaera* (рис. 3, *a–z*, *e–z*)

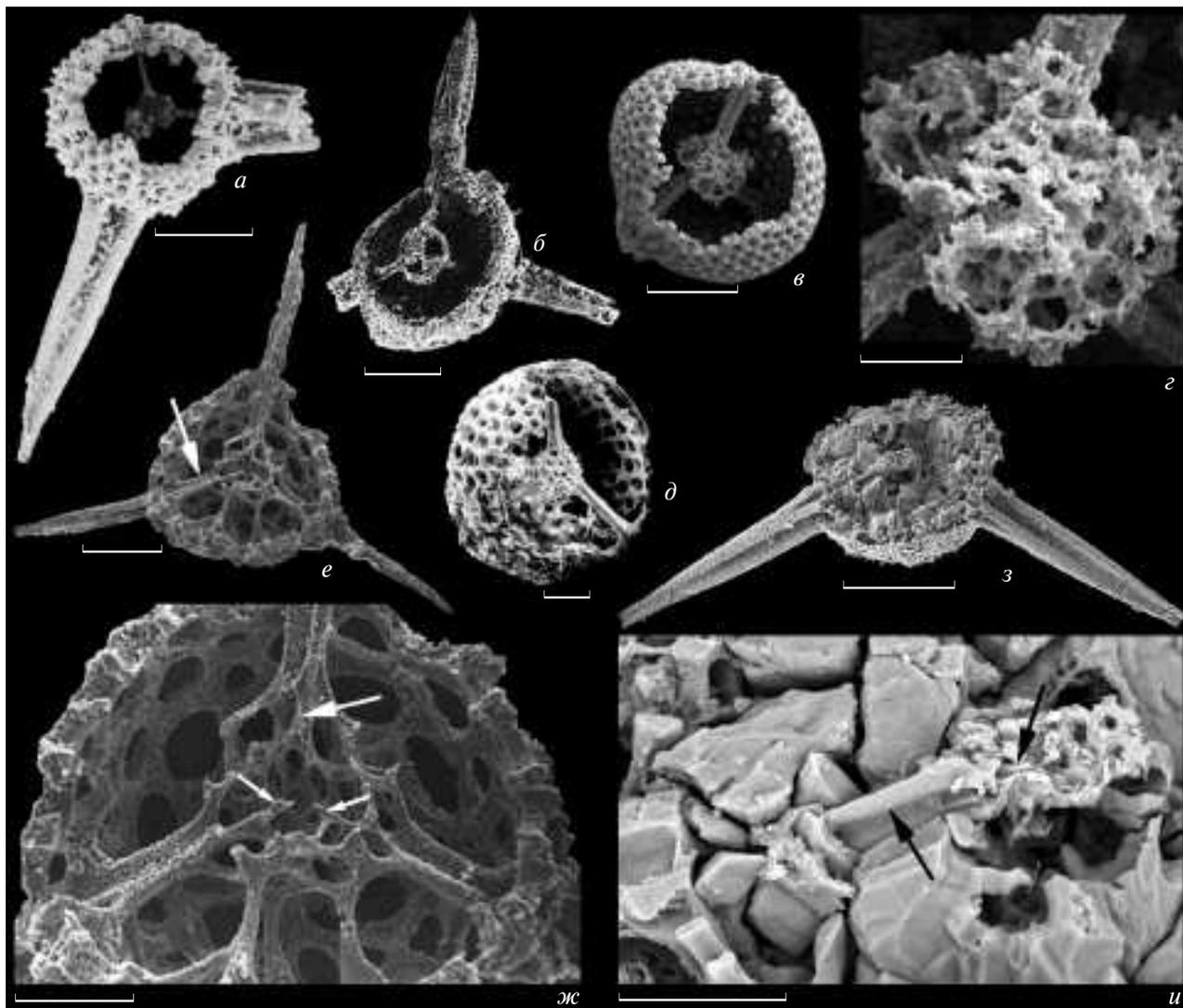


Рис. 4. Микросфера у представителей подсемейства *Uralitinae*, subfam. nov.: *a*, *б* – *Triaenoentactinosphaera*, микросфера и первичные стержневидные иглы: *a* – *T. sicarius* (Deflandre, 1973 *sensu* Won, 1998) (восстановлено из: Won, 1998, pl. 7, fig. 15); *б* – *T. regularia* Wang, 1997 (восстановлено из: Wang, 1997, pl. 4, fig. 8); *в–д* – *Kashiwara magna* Sashida et Tonishi, 1985, микросфера и трехлопастные первичные иглы: *в*, *г* – пористые внешняя и внутренняя оболочки микросферы (восстановлено из: Feng et al., 2007, pl. 6, figs. 17, 18); *д* – пористая внешняя оболочка микросферы (восстановлено из: Sashida, Tonishi, 1985, pl. 5, fig. 7); *e*, *ж* – *Kashiwara roadensis* Nestell et Nestell, 2020, сложное строение микросферы с пористой внешней и сетчатой внутренней оболочками (адаптировано с изменением из: Nestell, Nestell, 2020, pl. 8, figs. 7a and 7b); *e* – стрелка указывает на трехлопастную первичную иглу, *ж* – фрагмент, на котором показана двойная оболочка микросферы с фрагментами лучей спикулы (показано маленькими стрелками), большая стрелка указывает на стержневидную первичную иглу; *з*, *и* – *Uralitina megalospina* Afanasieva et Gainullina, gen. et sp. nov., экз. ПИН, № 0729: *з* – общий вид, *и* – фрагмент, стрелки указывают на первичную стержневидную иглу и часть луча спикулы, заключенной в микросферу. Масштабная линейка: *a–в*, *д*, *e*, *з* – 100 мкм, *г*, *ж* – 50 мкм, *и* – 30 мкм.

и *Longibelona* gen. nov. (MS) (рис. 3, *д, и, к*) было обнаружено, что на одном из оставшихся лучей спикулы сохранились основания еще трех лучей (рис. 3, *г, е–з*). Это позволяет сделать вывод о первичном формировании у рассматриваемых родов четырехлучевой спикулы.

Триба *Tetrentactiniini* Kozur et Mostler, 1979 выделена в подсемейство *Tetrentactiniinae* Kozur et Mostler, 1979, stat. nov. Это подсемейство характеризуется наличием первичной четырехлучевой спикулы (рис. 3).

Микросфера

Микросфера – это первая внутренняя оболочка скелета большинства радиолярий (рис. 4). Микросфера имеет высокий таксономический статус на уровне семейства и подсемейства (Афанасьева, 2000, 2002, 2007; De Wever et al., 2001).

По данным А. Холланда и М. Энжюме (Hollande, Enjume, 1960), у современных радиолярий наблюдается определенное взаимоотношение скелетных образований и нуклеоаксоподиального комплекса, влияющего на морфологию и симметрию скелета. Они представили концепцию микросферы и макросферы, основанную на размере первой внутренней оболочки и ее положении по отношению к центральной капсуле. Внутренний каркас радиолярий весьма консервативен и занимает определенное положение относительно центральной капсулы живого организма (Петрушевская, 1986).

Можно предположить, что внутренний каркас радиолярий в форме спикулы является первичным элементом скелета по времени образования. Микросфера (или первая внутренняя сфера) развивается на дистальных концах лучей спикулы и поэтому является вторичным элементом скелета по времени образования (Афанасьева, 2000, 2002, 2007; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006).

Микросфера хорошо известна у мезозойских, кайнозойских и современных радиолярий (De Wever et al., 2001). Долгое время первая внутренняя сфера радиолярий палеозоя не рассматривалась как микросфера (Foreman, 1963; Назаров, 1988; Kozur, Mostler, 1989; Афанасьева, 2000; и многие другие работы разных авторов по радиоляриям палеозоя). При этом первое упоминание микросферы у радиолярий палеозоя было сделано Б. Холдсвортом (Holdsworth, 1977) при исследовании “*Palaeoactinomids*” из ордовика Шпицбергена.

Диаметр микросферы у современных радиолярий колеблется от 15 до 50 мкм и больше (Петрушевская, 1986; De Wever et al., 2001). Изученный диаметр первой внутренней сферы радиолярий палеозоя изменяется от 20 до 60 мкм, реже больше (Sashida, Tonishi, 1985; Wang, 1997; Won, 1998; Афанасьева, 2000, 2002, 2007; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006; Maletz, Bruton, 2007; Nestell, Nestell, 2010, 2020, 2021; настоящая работа). При этом следует подчеркнуть, что диаметр внешней сферы превышает диаметр внутренней сферы, как правило, в три–пять раз (рис. 4).

Необходимо отметить, что радиолярии, имеющие размер внутренней сферы 15–25 мкм и, тем более, 10–15 мкм, весьма немногочисленны и редко встречаются в отложениях палеозоя, вероятно, в силу утраты столь нежного скелета. При этом стенка первой сферы настолько тонка (1–3 мкм), что сопоставима с размером глобул опала в ультраструктуре скелета. Глобулы опала плотно прилегают друг к другу и формируют элементы скелета, высота, ширина и толщина которых одинакова (Афанасьева, 1990; Afanasieva, 1990).

Ж. Малец и Д. Брутон (Maletz, Bruton, 2007) провели детальное исследование радиолярий из нижнего ордовика Шпицбергена. Раннеордовикские радиолярии из семейства *Antygororidae* обладают отчетливой микросферой, образованной из ряда изогнутых стержней, которая является самым древним вариантом микросфер. В результате анализа внутреннего строения скелетов они пришли к выводу, что внутренний каркас может быть представлен:

- микросферой, у которой внутри нет первичной спикулы,
- внутренней сферой, включающей первичную спикулу.

Г. и М. Нестелл (Nestell, Nestell, 2010b) при описании радиолярий средней перми Техаса употребили понятие микросфера без первичной внутренней спикулы, а в 2020 и 2021 гг. они (Nestell, Nestell, 2020, 2021) использовали термин внутренняя сфера с первичной спикулой в понимании Мальца и Брутона (Maletz, Bruton, 2007).

Мы допускаем, что внутренний каркас у радиолярий палеозоя может быть представлен: (1) первичной спикулой, (2) микросферой с первичной спикулой, (3) микросферой без спикулы. Однако и первичная спикула, и микросфера

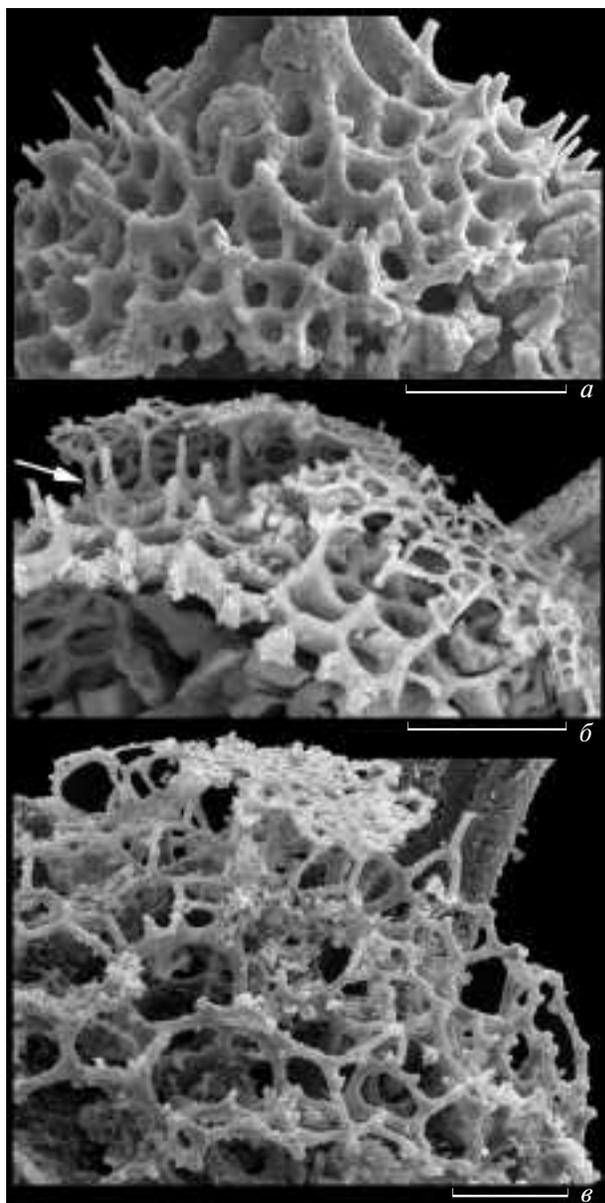


Рис. 5. Примеры строения оболочек скелета Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979, rev. et emend., herein: *a* – одна пористая оболочка скелета с шипиками, *Longivelona neglecta* Afanasieva et Gainullina, sp. nov., экз. ПИН, № 0209; *б* – два слоя: пористый → тонкосетчатая вуаль, *Uralitina megalospina* Afanasieva et Gainullina, gen. et sp. nov., стрелкой показаны опорные шипики пористой оболочки скелета; *в* – три слоя: пористый → сетчатый → тонкопористая вуаль, *Longibelona globosa* Afanasieva et Gainullina, gen. et sp. nov. (MS). Масштабная линейка 30 мкм.

могут быть утрачены в результате фоссилизации скелета.

Внутренний каркас радиолярий из нового подсемейства Uralitiniinae subfam. nov. мы рассматриваем в виде микросферы, включающей в себя четырехлучевую спикулу (рис. 4).

Наличие микросферы с первичной четырехлучевой спикулой у представителей вновь установленного подсемейства Uralitiniinae subfam. nov. отражает высокий таксономический статус этого элемента скелета на уровне подсемейства.

Структура внешних оболочек скелета

Внешние оболочки скелета Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979, rev. et emend., herein могут быть (рис. 5):

- 1) пористыми (рис. 5, *a*);
- 2) на опорных шипиках пористого основания формируется очень тонкий слой сетчатой вуали (рис. 5, *б*);
- 3) в очень редких случаях можно наблюдать остатки тончайшей тонкопористой вуали, расположенной на сетчатой оболочке скелета (рис. 5, *в*).

Сетчатая и особенно тонкопористая или тонкосетчатая вуаль внешней оболочки скелета (рис. 5, *б*, *в*) не всегда сохраняется в ископаемом состоянии, поскольку они представлены очень тонкой скелетной тканью, которая разрушается в первую очередь при переходе организма из биоценоза в тафоценоз и ориктоценоз.

Следует подчеркнуть, что у полисферических радиолярий, как правило, только внешняя оболочка скелета может иметь губчатую или сетчатую структуру, в то время как внутренние сферы обычно характеризуются пористой скелетной тканью.

Гетерогенное строение внешних оболочек скелета на фоне исключительно пористой основной внутренней сферы позволяет рассматривать семейство Tetrentactiniidae в составе отряда Entactiniata Riedel, 1967.

Формирование и морфология оболочек скелета

Формирование оболочек скелета радиолярий может осуществляться двумя способами: *способ мостика (bridge growth)* и *способ ободка (rim growth)*. При этом формирование скелета может осуществляться или только одним из этих способов, или разные способы нарастания скелетной ткани могут доминировать на разных стадиях онтогенеза (Häcker, 1908; Enriques, 1932; Петрушевская, 1962, 1986; Anderson, 1980, 1981, 1983, 1986; De Wever, 1982; Афанасьева, 1990, 2000, 2006; Afanasieva, 1990; De Wever et al., 1994, 2001; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006; Afanasieva, Amon, 2014).

Важно отметить, что у полисферических радиолярий палеозоя, как правило, только наружная оболочка скелета может быть губчатой, сетчатой или решетчатой, т.е. образованной по способу мостика, тогда как все внутренние сферы обычно пористые, образованные по способу ободка.

В соответствии со способом нарастания скелетной ткани скелетные оболочки объединены в два основных типа (Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, 2006; Афанасьева, Амон, 2006): 1) пористые, 2) решетчатые, сетчатые и губчатые.

Пористые оболочки. Скелетная ткань образована способом ободка: в органической матрице будущего скелета формируется биоминеральная основа будущей раковины с тонкими стенками и большими шестигранными порами. При этом первичная стенка сферы настолько тонка (1–3 мкм), что сопоставима с размером глобул кристаллических единиц ультраструктуры скелета (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990). Края пор нарастают внутрь, поры постепенно сужаются, и образуется пористая структура скелета.

Пористая оболочка скелета является наиболее широко распространенной, особенно у сферических радиолярий, при этом поры стенки скелета характеризуются разнообразным очертанием: округлым, овальным или округло-полигональным; кроме того, скелет радиолярий может быть пронизан порами одного или разного размера.

Решетчатые, сетчатые и губчатые оболочки. Скелетная ткань образована способом мостика: в органической матрице будущего скелета формируются почти прямые перекладины, которые удлиняются, соединяются друг с другом мостиками и создают раковину с многочисленными полигональными порами.

Образовавшиеся перекладины и мостики в разной степени утолщаются, формируя изящную губчатую и сетчатую или грубую решетчатую стенку скелета:

– решетчатыми называют такие скелеты, которые состоят из немногих толстых и грубых перекладин;

– стержни, формирующие сетчатые сферы, более тонкие, чем перекладины решетки, не шире ячеек между ними;

– губчатый скелет отличается хаотичным переплетением наиболее тонких скелетных нитей, образующих спутанно-волокнустую структуру.



Рис. 6. Схема формирования основных игл: а – микросфера и первичная спикула, б – первичная игла, в – фрагмент внешней сферы и крупные поры в основании основной иглы, г – основная трехлопастная игла.

Основные иглы скелета

Основные иглы скелета радиолярий закладываются на самом первом этапе становления скелета. Впервые начальные стадии формирования игл были показаны Геккелем (Haeckel, 1887). Современные исследования сферических радиолярий палеозоя подтвердили предположения, высказанные в позапрошлом веке (Афанасьева, 2007).

Схема формирования основных игл в скелете радиолярий объединяет несколько последовательных этапов. Сначала закладывается внутренний каркас в виде спикулы, заключенной в первичную микросферу (рис. 6, а). На продолжении лучей спикулы закладываются первичные иглы (рис. 6, б). Они могут быть стержневидными (рис. 4, а, б, е, ж), или трехлопастными (рис. 4, в), или сочетать в одном морфотипе стержневидное и трехлопастное строение первичных игл (рис. 4, г, д).

Далее наступает завершающий этап – формирование собственно основной иглы на поверхности внешней сферы (рис. 6, в, г). Форма основных игл у представителей семейства Tetrentactiniidae весьма разнообразна.

В результате исследования радиолярий семейства Tetrentactiniidae нами выделено четыре типа строения основных трехлопастных игл (рис. 7):

- иглы, частично или полностью покрытые губчатой скелетной тканью (рис. 1, а; 7, а);
- иглы с субтреугольными гранями (рис. 7, б–г);
- иглы с субпрямоугольными гранями (рис. 7, д–ж);
- скрученные иглы (рис. 7, з–к).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новая система радиолярий семейства Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979, rev. et emend., herein основана на принципе фиксированной

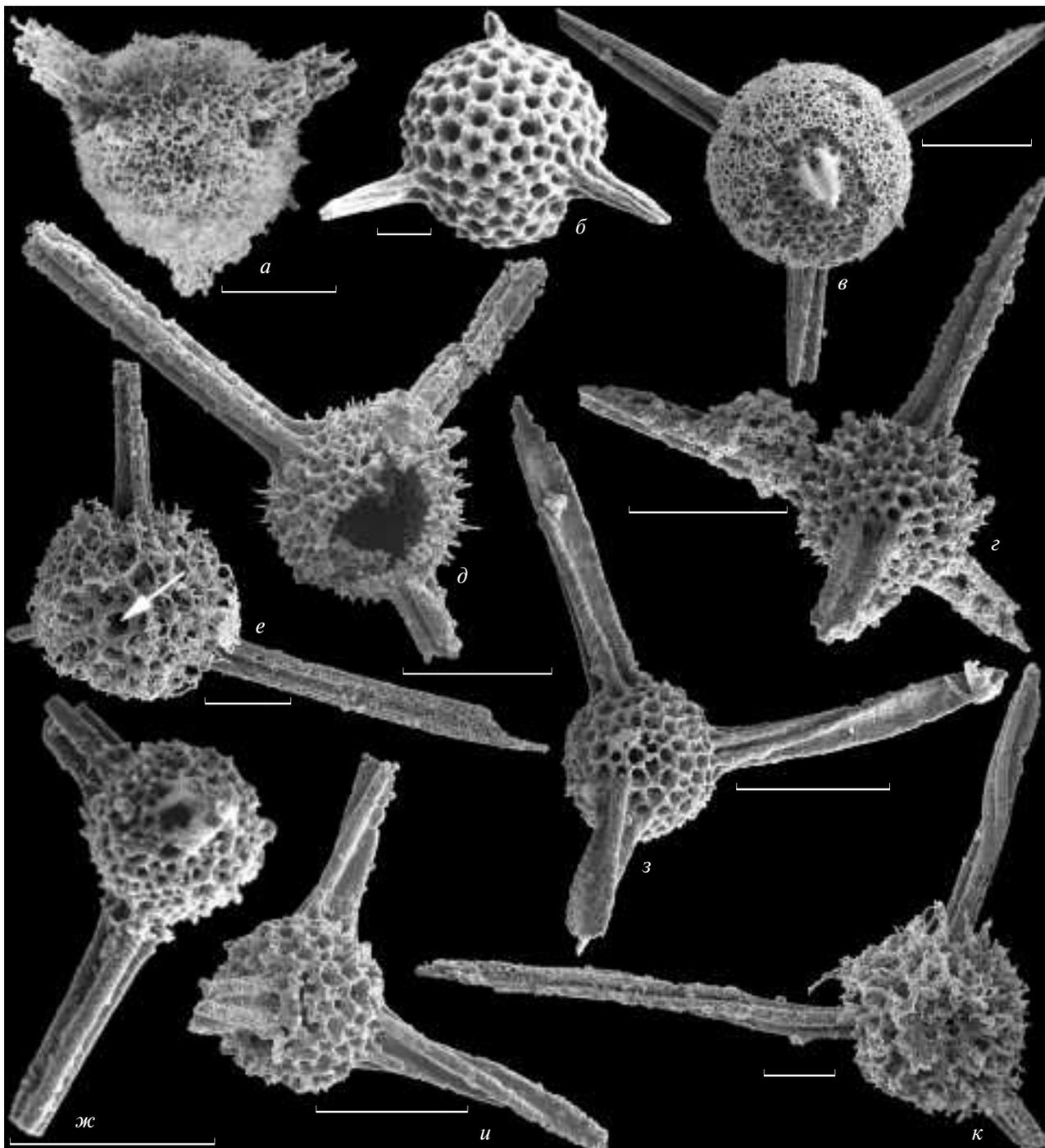


Рис. 7. Форма игл у представителей семейства Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979, rev. et emend., herein: *а* – иглы, покрытые губчатой скелетной тканью: *Tetrentactinia barysphaera* Foreman, 1963 (из: Афанасьева, 2000, табл. 84, фиг. 5); *б–г* – трехлопастные иглы с субтреугольными гранями: *б* – *Kashiwara magna* Sashida et Tonishi, 1985 (восстановлено из: Sashida, Tonishi, 1985, табл. 5, фиг. 6), *в* – *Uralitina megalospina* Afanasieva et Gainullina, gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 1108, *г* – *Triaenosphaera fortunatovae* Afanasieva, 2023 (из: Афанасьева, 2023б, табл. II, фиг. 9); *д–ж* – трехлопастные иглы с субпрямоугольными гранями игл, т.е. практически одинаковой шириной игл почти на всем их протяжении: *д* – *Longibelona neglecta* Afanasieva et Gainullina, gen. et sp. nov. (MS) демонстрирует шипики на пористой сфере (из: Афанасьева, 2023б, табл. II, фиг. 4), *е* – *Longibelona globosa* Afanasieva et Gainullina, gen. et sp. nov. (MS), хорошо виден сетчатый слой и большие поры в основании иглы (показано стрелкой), *ж* – *Longibelona megacantha* (Feng in Feng et al., 2007) (восстановлено из: Feng et al., 2007, табл. 4, фиг. 15); *з–к* – трехлопастные скрученные иглы: *з, и* – *Longibelona spiroacus* (Afanasieva, 2023) (из: Афанасьева, 2023б, рис. 6, *а, в*), *к* – *Tetraedrella tetraedros* Afanasieva et Gainullina, gen. et sp. nov. (MS). Масштабная линейка 100 мкм.

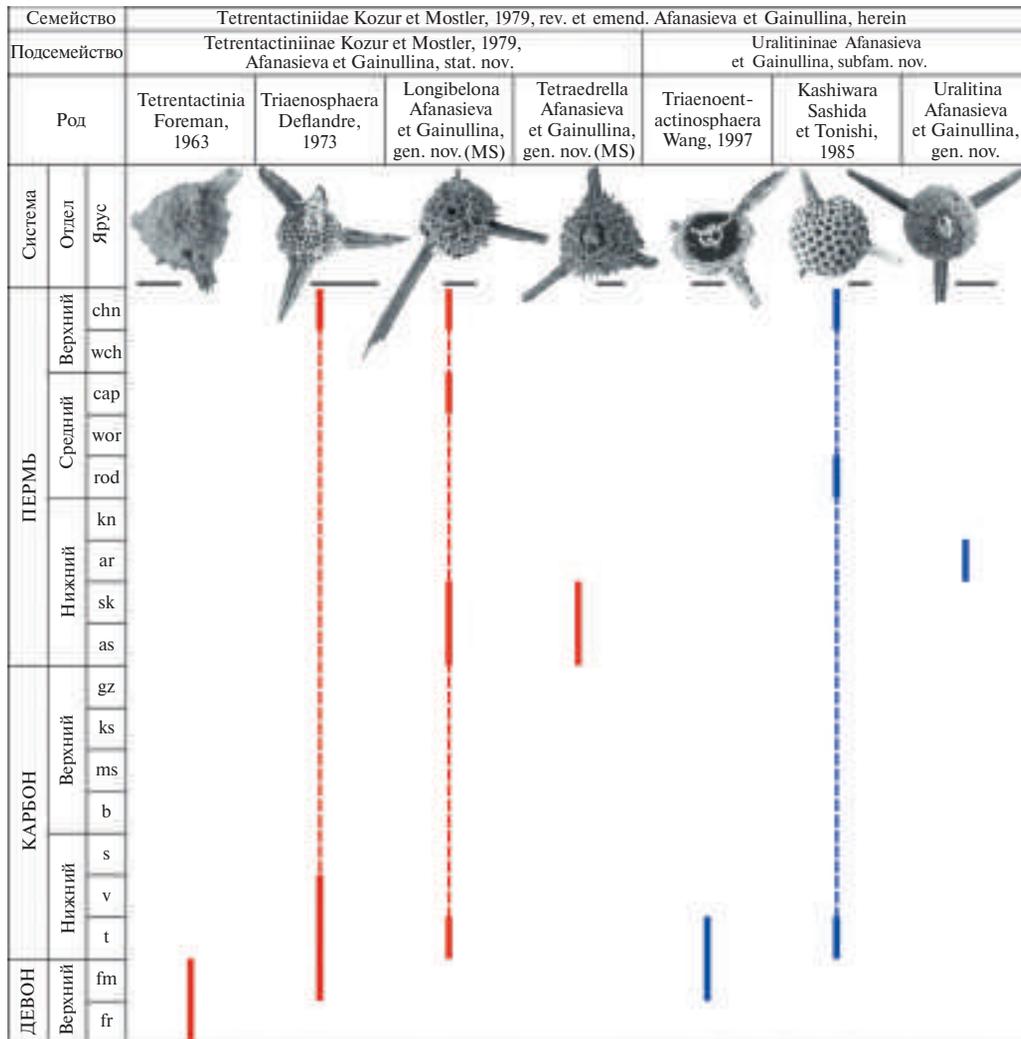


Рис. 8. Реконструкция распространения родов семейства Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979, rev. et emend., herein.

Роды и виды: *Tetrentactinia barysphaera* Foreman, 1963, Россия, Тимано-Печорский бассейн (Афанасьева, 2000, табл. 84, фиг. 5); *Trienosphaera sicarius* Deflandre, 1973, Германия, Северная Бавария, Франкенвальд (Kiessling, Tragelehn, 1994, табл. 5, фиг. 21); *Longibelona globosa* Afanasieva et Gainullina, gen. et sp. nov. (MS); *Tetraedrella tetraedros* Afanasieva et Gainullina, gen. et sp. nov. (MS); *Triaoentactinosphaera regularia* Wang, 1997 (Wang, 1997, табл. 4, фиг. 8); *Kashiwara magna* Sashida et Tonishi, 1985 (Sashida, Tonishi, 1985, табл. 5, фиг. 6); *Uralitina megalospina* gen. et sp. nov.

Распространение родов. Верхний девон: франкий ярус, Казахстан, Мугоджары (Назаров, 1973); фаменский ярус: Россия, Приколымское поднятие (Назаров и др., 1981), Тимано-Печорский бассейн, Полярный Урал (Афанасьева, 2000, 2020; Afanasieva, Amon, 2011; Afanasieva, 2020); Белоруссия, Припятский прогиб (Назаров, 1988; Afanasieva, 2020; Афанасьева, 2020); США, штат Огайо (Foreman, 1963; Maletz, 2011); Германия, Франкенвальд (Kiessling, Tragelehn, 1994); С.-З. Китай, провинция Синьцзян (Wang, 1997). Нижний карбон: турнейский ярус: Германия, Рейнские Сланцевые горы (Wron, 1989; Won, 1998); Франция, Верхние Пиренеи (Gourmelon, 1986), горы Монтень-Нуар (Gourmelon, 1987); США, штат Юта, горы Саут-Лейксайд (Park, Won 2012); нижнетурнейский подъярус, Россия, Волго-Уральский бассейн, скв. Мелекесская-1 (Афанасьева, 2023б; Afanasieva et al., 2023); визейский ярус: Франция, горы Монтень-Нуар (Deflandre, 1973); Германия, Рейнские Сланцевые горы (Won, 1983); Северная Вестфалия (Won, Seo, 2010). Нижняя пермь, Россия, Южный Урал: ассельский и сакмарский ярусы, р. Сакмара, разрез Кондуровский (Афанасьева, 2021); артинский ярус, р. Урал, с. Донское (настоящая работа). Средняя пермь, роудский и кептенский ярусы, США, Техас, горы Гваделупе (Maldonado, Noble, 2010; Nestell, Nestell, 2020). Верхняя пермь, Япония (Kuwahara, Yao, 1998, 2001; Hori, 2005; Sano et al., 2010); Филиппины, центральный о-в Бусуанга (Tumanda, 1991, 1994; Tumanda et al., 1990); верхняя пермь, чансинский ярус: центральная и юго-западная части Японии (Sashida, Tonishi, 1985, 1988; Feng et al., 2007); Восточный Таиланд, Клаенг (Sashida et al., 2000); Южный Китай, провинция Гуанси (Feng et al., 2007).

Обозначение ярусов: fr – франкий, fm – фаменский, t – турнейский, v – визейский, s – серпуховский, b – башкирский, ms – московский, ks – касимовский, gz – гжельский, as – ассельский, sk – сакмарский, ar – артинский, kn – кунгурский, rod – роудский, wor – вордский, cap – кептенский, wch – учапинский, chn – чансинский.

Масштабная линейка 100 мкм.

совокупности морфологических признаков скелета для диагноза таксонов палеозойских радиоларий подтипа Polycystina различного таксономического уровня (Афанасьева, 1999, 2000, 2002; Afanasieva et al., 2005). В частности, учитывается концепция Поповского и Дефландра (Popofsky, 1913; Deflandre, 1964) о приоритетном значении строения спикулы, но непременно в сочетании с другими характеристиками скелета (Won, 1983; Афанасьева, 2000).

Проведенное нами исследование радиоларий позволило внести дополнения в первичный диагноз семейства Tetrentactiniidae: 1) субпирамидальный или субсферический скелет состоит из внешней пористой оболочки, либо внешняя сфера представлена сетчатым или губчатым слоем, расположенным на пористом основании, иногда тонкопористая вуаль формируется на сетчатом основании; 2) внутренний каркас представлен четырехлучевой спикулой или четырехлучевой спикулой, заключенной в микросферу; 3) основные иглы трехлопастные.

Исследование радиоларий из семейства Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979, rev. et emend., herein сделало возможным выделить два подсемейства и провести реорганизацию родового состава (рис. 8):

– подсемейство Tetrentactiniinae Kozur et Mostler, 1979, stat. nov., характеризующееся развитием первичной четырехлучевой спикулы, включает в себя следующие роды: Tetrentactinia Foreman, 1963, emend. Maletz, 2011, Triaenosphaera Deflandre, 1973, Longibelona gen. nov. (MS) и Tetradrella gen. nov. (MS);

– подсемейство Uralitinae subfam. nov., отличающееся формированием первичной микросферы с первичной четырехлучевой спикулой, включает в себя следующие роды: Kashiwara Sashida et Tonishi, 1985, Triaenoentactinosphaera Wang, 1997 и Uralitina gen. nov.

Восстановлен статус *validus* для рода Triaenoentactinosphaera Wang, 1997.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ
ТИП RADIOLARIA
ПОДТИП POLYCYSTINA
КЛАСС SPHAERELLARIA
ОТРЯД ENTACTINIATA

СЕМЕЙСТВО TETRENTACTINIIDAE KOZUR ET MOSTLER,
1979, REV. ET EMEND. AFANASIEVA ET GAINULLINA, HEREIN
Tetrentactiniini: Kozur, Mostler, 1979, c. 31

Tetrentactiniidae: + Dumitrica, 2011, c. 212; Noble et al., 2017, c. 457.

Типовой род – Tetrentactinia Foreman, 1963.

Диагноз (исправленный)⁴. Субтетраэдральная раковина субсферической или субпирамидальной формы состоит из внешней пористой оболочки, на которой может формироваться дополнительный сетчатый слой. Иногда на пористом или сетчатом основании формируется очень тонкий слой сетчатой или пористой вуали (рис. 5, б, в).

Внутренний каркас представлен четырехлучевой спикулой (рис. 3), лучи которой берут начало в едином центре, или четырехлучевой спикулой, заключенной в первичную микросферу (рис. 4). Четыре луча спикулы расходятся из одной общей точки в направлении четырех вершин тетраэдра. Они продолжают снаружи как основные трехлопастные иглы (рис. 7, б–к), которые иногда покрыты губчатой скелетной тканью (рис. 7, а).

Состав. Два подсемейства: Tetrentactiniinae Kozur et Mostler, 1979, stat. nov. и Uralitinae subfam. nov. (рис. 8).

Сравнение. Радиоларии, в основу формирования скелетов которых заложен трехмерный тетраэдр, а внутренний каркас представлен четырехлучевой спикулой, объединены в настоящее время в два семейства: Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979, rev. et emend., herein и Tetratormentidae Nestell et Nestell, 2010. Эти семейства отличаются конструкцией раковины, строением внешних оболочек скелета и формой основных игл.

Семейство Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979, rev. et emend., herein, в отличие от семейства Tetratormentidae Nestell et Nestell, 2010⁵, характеризуется следующими особенностями скелета:

⁴ Оригинальный диагноз Tribus Tetrentactiniini Kozur et Mostler, 1979: “Einfache gegitterte oder spongiöse, meist kugelige, z. T. tetraedrische Schale. Die 4 internen Stacheln sind so angeordnet, daß sie in Richtung der 4 Spitzen eines Tetraeder ausstrahlen. Sie setzen sich außen als Hauptstacheln fort, wobei sie vielfach von Sekundärstacheln begleitet werden, die sich z. T. nur wenig von den Hauptstacheln unterscheiden” (Kozur, Mostler, 1979, c. 31).

⁵ Первичный диагноз семейства Tetratormentidae Nestell et Nestell, 2010: “Test of pyramidal or bipyramidal shape consisting of an external shell and internal framework of four- or six-rayed spicules enclosed in an internal small sphere. Rays of the spicule are connected with four or six terminal spines of rod-like, conical or three-bladed spines of different length. Some genera have openings around the base of the spines. External shell is thick spongy or platy with small rounded pores” (Nestell, Nestell, 2010, c. 44).

1) скелет субсферической или субпирамидальной формы, в отличие от пирамидальной или бипирамидальной раковины *Tetratormentidae*;

2) наружная оболочка пористая либо пористая с сетчатым слоем, расположенным на пористом основании, в отличие от пластинчатой с мелкими округлыми порами или толстой губчатой оболочки у *Tetratormentidae*;

3) внутренний каркас представлен четырехлучевой спикулой или четырехлучевой спикулой, заключенной в первичную микросферу, в отличие от четырех- или шестилучевой спикулы, заключенной во внутреннюю маленькую сферу у *Tetratormentidae*;

4) раковина полая, в отличие от *Tetratormentidae*, у которых внутренняя полость скелета в некоторых случаях бывает заполнена рыхлой сетью тонких скелетных нитей⁶;

5) четыре основные трехлопастные иглы, которые иногда бывают покрыты губчатой скелетной тканью, в отличие от *Tetratormentidae*, у которых лучи спикулы соединены с четырьмя или шестью основными иглами, имеющими разную форму: стержневидную, коническую или трехлопастную.

Распространение. Верхний девон, франский ярус – верхняя пермь, чансинский ярус (рис. 8).

З а м е ч а н и я . Геометрическая форма скелета радиолярий из семейства *Tetrentactiniidae* основана на трехмерном тригональном тетраэдре с четырьмя вершинами. При этом собственно раковина может быть субпирамидальной или субсферической формы, но обязательно с четырьмя основными иглами.

Диагноз семейства изменен и дополнен на основании данных, полученных при исследовании особенностей строения скелета:

(1) расширена характеристика строения внутреннего каркаса:

– четырехлучевая спикула с лучами, исходящими из единого центра (рис. 3),

– четырехлучевая спикула, заключенная в микросферу (рис. 4);

(2) сделано уточнение и выделено три типа строения внешней оболочки скелета:

– пористая (рис. 5, а),

– сетчатая внешняя оболочка расположена на пористом основании (рис. 5, б),

– иногда на пористом или сетчатом основании формируется очень тонкий слой пористой или сетчатой вуали (рис. 5, б, в);

(3) выделено четыре типа строения основных трехлопастных игл (рис. 7):

– иглы, покрытые губчатой скелетной тканью (рис. 7, а),

– иглы с субтреугольными гранями (рис. 7, б–г),

– иглы с субпрямоугольными гранями (рис. 7, д–ж),

– скрученные иглы (рис. 7, з–к).

Подсемейства *Tetrentactiniinae* и *Uralitiniinae* отличаются строением внутреннего каркаса, внешних оболочек и основных игл скелета.

ПОДСЕМЕЙСТВО TETRENTACTINIINAE
KOZUR ET MOSTLER, 1979, STAT. NOV.

Типовой род – *Tetrentactinia* Foreman, 1963.

Диагноз (исправленный). Раковина субсферической или субпирамидальной формы состоит из внешней пористой оболочки, на которой может формироваться дополнительный сетчатый слой. Иногда на сетчатом основании (рис. 5, в) или на шипиках пористой оболочки формируется тонкий слой пористой вуали. Внутренний каркас представлен четырехлучевой спикулой с лучами, исходящими из единого центра и расходящимися в направлении четырех вершин тетраэдра (рис. 3). Лучи продолжают снаружи как основные трехлопастные иглы (рис. 7, б, г–к), которые иногда полностью покрыты губчатой скелетной тканью (рис. 7, а).

Состав. Четыре рода: *Tetrentactinia* Foreman, 1963, emend. Maletz, 2011, *Trienosphaera* Deflandre, 1973, *Longibelona* Afanasieva et Gainullina, gen. nov. (MS) и *Tetraedrella* Afanasieva et Gainullina, gen. nov. (MS).

С р а в н е н и е . Подсемейство *Tetrentactiniinae* характеризуется развитием только первичной четырехлучевой спикулы и формированием основных трехлопастных игл, которые иногда частично или полностью покрыты губчатой скелетной тканью. Эти особенности морфологии отличают его от подсемейства *Uralitiniinae* Afanasieva et Gainullina, subfam. nov., характеризующегося форми-

⁶ "...the genus *Tetragregnon* should be included in this new family based on the four-rayed internal spicule enclosed in one loose spongy shell" (Nestell, Nestell, 2010, с. 42).

рованием микросферы с четырехлучевой спикулой и основных трехлопастных игл, не осложненных дополнительной скелетной тканью.

Распространение. Верхний девон, французский ярус — верхняя пермь, чансинский ярус (рис. 8).

Замечания. Род *Tetrentactinia* Foreman, 1963, emend. Maletz, 2011. Согласно первоописанию Х. Форман (Foreman, 1963), главным отличительным признаком этого рода является тетраэдрическая спикула с четырьмя лучами, исходящими из одной точки и расположенными как оси тетраэдра. Вокруг спикулы развита субсферическая оболочка, часто губчатая, которая может быть расположена на пористом основании. Основные иглы у многих видов частично или полностью покрыты губчатой скелетной тканью (рис. 1, а; 7, а).

Ж. Малец (Maletz, 2011) опубликовал пересмотренный диагноз и подробное обсуждение рода *Tetrentactinia* Foreman, 1963, emend. Maletz, 2011, который он поместил в семейство Spongentactiniidae Nazarov, 1975. Мы согласны с уточненным диагнозом рода *Tetrentactinia*, сделанным Мальцом (Maletz, 2011, с. 387) и поддержанным Нобл с коллегами (Noble et al., 2017, с. 458). Однако мы не можем согласиться с рассмотрением рода *Tetrentactinia* в составе семейства Spongentactiniidae Nazarov, 1975.

Spongentactiniidae отличаются преимущественным наличием шестилучевой спикулы, продолжением лучей которой являются, как правило, шесть основных игл. В первичном диагнозе трибы⁷ Spongentactiniini указана четырехшестилучевая спикула (Назаров, 1975), что требует ревизии и уточнения.

Напротив, представители рода *Tetrentactinia* характеризуются развитием четырехлучевой спикулы и, соответственно, четырех основных игл (рис. 1, а; 7, а).

В связи с этими морфологическими особенностями мы, вслед за Коцуром и Мостлером (Kozur, Mostler, 1979, с. 31), а также Нобл с коллегами (Noble et al., 2017, с. 458), рассматриваем

род *Tetrentactinia* в составе семейства Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979.

Род *Triaenosphaera* Deflandre, 1973 характеризуется наличием сферической перфорированной раковины с четырехлучевой спикулой и четырьмя основными трехлопастными иглами, являющимися продолжением лучей четырехлучевой спикулы и расположенными по четырем осям тетраэдра (рис. 1, б; 3, а–г, е–з; 7, г, з, и).

Род *Longibelona* Afanasieva et Gainullina, gen. nov. (MS) отличается формированием длинных основных трехлопастных игл с субпрямоугольными гранями практически одинаковой ширины на всем протяжении иглы (рис. 3, д, и, к; 7, д–ж).

Род *Tetraedrella* Afanasieva et Gainullina, gen. nov. (MS) характеризуется скелетом субпирамидальной формы. Длинные основные трехлопастные иглы с субпрямоугольными гранями иногда бывают закручены (рис. 7, к).

ПОДСЕМЕЙСТВО URALITININAE AFANASIEVA ET
GAINULLINA, SUBFAM. NOV.

Типовой род — *Uralitina* Afanasieva et Gainullina, gen. nov. (MS).

Диагноз. Раковина субсферической формы состоит из внешней пористой оболочки, на которой может формироваться дополнительный сетчатый слой (рис. 5, б). Иногда тонкосетчатая вуаль образуется на сетчатом основании. Внутренний каркас представлен четырехлучевой спикулой с лучами, исходящими из единого центра, и заключенной в микросферу. Диаметр внешней сферы превышает диаметр микросферы, как правило, в три–пять раз (рис. 4). Четыре луча внутренней спикулы расположены так, что они расходятся в направлении четырех вершин тетраэдра. Они продолжают снаружи как основные трехлопастные иглы с ✦-образным поперечным сечением (рис. 7, в).

Состав. Три рода: *Uralita* Afanasieva et Gainullina, gen. nov. (MS), *Kashiwara* Sashida et Tonishi, 1985 и *Triaenoentactinosphaera* Wang, 1997.

Сравнение. Подсемейство *Uralitinae* subfam. nov. характеризуется формированием микросферы с четырехлучевой спикулой и отсутствием дополнительной губчатой скелетной ткани на основных иглах. Это отличает его от подсемейства Tetrentactiniinae Kozur et Mostler, 1979, stat. nov., характеризующегося развитием первичной четырехлучевой спикулы и формированием основных трехлопастных игл, которые

⁷ Систематический ранг трибы Spongentactiniini (Назаров, 1975; Nazarov, Ormiston, 1985) был повышен до подсемейства Spongentactiniinae (Назаров, 1974; Афанасьева, 1999, 2000, 2002; Afanasieva et al., 2005) и семейства Spongentactiniidae (Афанасьева, 1999, 2000, 2002; De Wever et al., 2001; Afanasieva et al., 2005; Maletz, 2011; Nestell, Nestell, 2021).

иногда частично или полностью покрыты губчатой скелетной тканью.

Распространение. Верхний девон, фаменский ярус – верхняя пермь, чансинский ярус (рис. 8).

Замечания. Под **Kashiwara Sashida et Tonishi, 1985, emend. Nestell et Nestell, 2020** характеризуется двумя сферическими решетчатыми оболочками с четырьмя тетраэдрически расположенными главными иглами (Sashida, Tonishi, 1985). Четыре первичные иглы соединяют внутреннюю микросферу и внешнюю оболочку (рис. 4, в). На поверхности скелета их продолжением являются основные иглы.

Первоначально К. Сашида и К. Тониши (Sashida, Tonishi, 1985) отнесли род *Kashiwara* к “Informal Grouping “Palaeoactinommids” Holdsworth 1977”. Позже род *Kashiwara* был включен К. Феном с соавт. (Feng et al., 2007) и Нобл с соавт. (Noble et al., 2017) в семейство *Entactiniidae* Riedel, 1967, несмотря на то, что у этого рода четыре первичные иглы, расположенные в вершинах воображаемого тетраэдра. К сожалению, ни один из этих авторов не сообщил о наличии микросферы и внутренней спикулы.

Вместе с тем, на основании всестороннего изучения представителей рода *Kashiwara* Г. и М. Нестелл (Nestell, Nestell, 2020) показали у него очень сложное двухслойное строение микросферы с внутренней спикулой:

(1) внешняя и внутренняя оболочки микросферы могут быть пористыми, как у *Kashiwara magna* Sashida et Tonishi, 1985 (рис. 4, в–д) (Sashida, Tonishi, 1985, pl. 5, figs. 7, 10, 11; Feng et al., 2007, pl. 6, figs. 17–19);

(2) внешняя оболочка микросферы может быть пористой, а внутренняя сетчатой, как у *K. roadensis* Nestell et Nestell, 2020 (рис. 4, е, ж) (Nestell, Nestell, 2020, pl. 7, figs. 5–11, pl. 8, figs. 1–7).

Сложно устроены и первичные иглы *Kashiwara roadensis* (рис. 4, е, ж). Они могут быть стержневидными и трехлопастными (Nestell, Nestell, 2020, табл. 8, фиг. 7а, 7б).

На основании наличия четырехлучевой спикулы и четырех первичных игл, расположенных тетраэдрическим образом, род *Kashiwara* был отнесен Нестелл и Нестелл (Nestell, Nestell, 2020) к семейству *Tetrentactiniidae* Kozur et Mostler, 1979. Мы полностью поддерживаем это решение и также рассматриваем род *Kashiwara* в составе семейства *Tetrentactiniidae*. Более того, наличие

первичной микросферы позволило нам отнести род *Kashiwara* к новому подсемейству *Uralitinae* subfam. nov.

Род *Triaenoactinosphaera* Wang, 1997 характеризуется образованием двух сферических оболочек скелета с четырьмя трехлопастными основными иглами. Внутренняя сфера, являющаяся, по нашему мнению, аналогом микросферы, имеет четыре первичные радиальные стержневидные иглы. На продолжении этих стержневидных игл на внешней оболочке скелета формируются четыре основные иглы (рис. 4, б).

Вон (Won, 1998, с. 241–242, табл. 7, фиг. 15) обнаружила в скелете *Triaenosphaera sicarius* Deflandre, 1973 внутреннюю сферу диаметром 40 мкм, соединенную с внешней оболочкой четырьмя тетраэдрически расположенными лучами, продолжением которых являются четыре основные иглы (рис. 4, а). На этом основании Вон изменила диагноз рода *Triaenosphaera*, указав на наличие двух сферических оболочек скелета.

Позднее Думитрика (Dumitrica, 2011, р. 210) выразил сожаление, что внутренняя сфера довольно плохо сохранилась у экземпляра, который проиллюстрировала Вон (Won, 1998, с. 241–242, табл. 7, фиг. 15), а увеличение на рисунке слишком мало для того, чтобы увидеть остатки возможной четырехлучевой начальной спикулы. На этом основании Думитрика, а вслед за ним Нобл с коллегами (Noble et al., 2017, с. 458) не признали предложение Вон (Won, 1998) об уточнении диагноза рода *Triaenosphaera*. Мы согласны с этим решением.

Таким образом, раковина, которую Вон (Won, 1998) определила как *Triaenosphaera sicarius* Deflandre, 1973, должна быть отнесена к роду *Triaenoactinosphaera* Wang, 1997 (рис. 4, б): *T. sicarius* (Deflandre, 1973 *sensu* Won, 1998).

К сожалению, Нобл с коллегами (Noble et al., 2017, с. 458) решили, что по морфологии род *Triaenoactinosphaera* аналогичен роду *Triaenosphaera* Deflandre, 1973, и предложили рассматривать его в качестве младшего синонима рода *Triaenosphaera*. Мы не можем согласиться с этим предложением, поскольку род *Triaenoactinosphaera* отличается от рода *Triaenosphaera* формированием микросферы с четырехлучевой спикулой. В связи с этим мы восстанавливаем статус *validus* для рода *Triaenoactinosphaera* и рассматриваем его в составе нового подсемейства *Uralitinae*, subfam. nov.

Под *Uralitina Afanasieva et Gainullina*, gen. nov.

Название вида от названия р. Урал; ж.р.

Типовой вид – *Uralitina megalospina Afanasieva et Gainullina*, sp. nov.; Россия, р. Урал, разрез Донское-Шоссе; нижняя пермь, артинский ярус.

Диагноз. Раковина субсферической формы, состоящая из внешней пористой оболочки, на которой формируются дополнительные 1-2 сетчатых слоя. Четырехлучевая спикула заключена в микросферу (рис. 4, з, и). Лучи спикулы соединены с четырьмя основными трехлопастными иглами.

Видовой состав. Типовой вид из типового местонахождения.

***Uralitina megalospina Afanasieva et Gainullina*, sp. nov.**

Название вида от *μεγάλος* греч. – большой, крупный, мощный и *spina* лат. – игла.

Голотип – ПИН, № 1108; Россия, р. Урал, разрез Донское-Шоссе; нижняя пермь, артинский ярус.

Диагноз (рис. 4, з, и; рис. 7, в). Раковина субсферическая, большая, состоит из двух оболочек. Основная оболочка пористая. Внешняя оболочка сетчатая. На поверхности основной сферы развиты многочисленные высокие шипики, соединяющие основную и внешнюю оболочки. Основные иглы трехлопастные, длинные.

Размеры в мкм: диаметр внешней сферы 165–183, диаметр пор основной пористой оболочки 6–10, длина основных игл 138–198, высота шипиков 8–14.

Материал. Семь экз. из типового местонахождения.

* * *

Авторы выражают свою глубокую признательность и благодарность Г.П. Нестелл (Техасский ун-т, Арлингтон, США) за ценные советы и критические замечания; А.С. Алексею (Московский государственный ун-т имени М.В. Ломоносова) за конструктивные рекомендации; А.Ф. Банникову, М.А. Кнорре и Л.А. Булдашовой (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН) за помощь при подготовке рукописи к печати.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического

института им. А.А. Борисяка Российской академии наук (М.С. Афанасьева и Э.А. Гайнуллина) и Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (Э.А. Гайнуллина).

Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них отсутствует конфликт интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева М.С.* Ультраструктура и вторичные изменения раковин радиолярий // Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 28–38.
- Афанасьева М.С.* Новый вариант систематики радиолярий палеозоя // Геология и минеральные ресурсы европейского северо-востока России: новые результаты и новые перспективы. Матер. XIII Геологического съезда Республики Коми. Сыктывкар: ИГ КНЦ УрО РАН, 1999. Т. II. С. 253–256.
- Афанасьева М.С.* Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный Мир, 2000. 480 с.
- Афанасьева М.С.* Новая классификация радиолярий палеозоя // Палеонтол. журн. 2002. № 2. С. 14–29.
- Афанасьева М.С.* Скелет радиолярий: формирование и морфология оболочек скелета // Палеонтол. журн. 2006. № 5. С. 13–24.
- Афанасьева М.С.* Скелет радиолярий: морфология игл, внутреннего каркаса и первичной внутренней сферы // Палеонтол. журн. 2007. № 1. С. 3–14.
- Афанасьева М.С.* Атлас радиолярий девона Северной Евразии. М.: РАН, 2020. 284 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 297).
- Афанасьева М.С.* Новый род *Alexialeks* gen. nov. и новые виды радиолярий ранней перми Южного Урала России // Палеонтол. журн. 2023а. № 1. С. 13–31.
- Афанасьева М.С.* Новые виды радиолярий из нижнего карбона Волго-Уральского бассейна и верхнего карбона Южного Урала, Россия // Палеонтол. журн. 2023б. № 4. С. 3–13.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Новая классификация радиолярий // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 72–86.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Радиолярии. М.: ПИН РАН, 2006. 320 с.
- Афанасьева М.С., Вишневская В.С.* Возможные причины появления кремневого скелета радиолярий // Докл. Акад. наук. 1992. Т. 325. № 3. С. 590–596.
- Афанасьева М.С., Гайнуллина Э.А.* Ревизия семейства *Tetrentactiniidae* Kozur et Mostler, 1979 (радиолярии позднего палеозоя). Часть 2. Новые роды и виды // Палеонтол. журн. 2025 (в печати).

- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. четвертое. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 223 с.
- Назаров Б.Б. Первые находки радиолярий Entactiniidae и Ceratoikiscidae в верхнем девоне Южного Урала // Докл. АН СССР. 1973. Т. 210. № 3. С. 696–699.
- Назаров Б.Б. К систематике палеозойских сфероидей // Систематика и стратиграфическое значение радиолярий. 1974. С. 35–40 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 226).
- Назаров Б.Б. Радиолярии нижнего-среднего палеозоя Казахстана (методы исследований, систематика, стратиграфическое значение). М.: Наука, 1975. 202 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 275).
- Назаров Б.Б. Радиолярии палеозоя. Л.: Недра, 1988. 232 с. (Практическое руководство по микрофауне СССР. Справочник для палеонтологов и геологов. Т. 2).
- Назаров Б.Б., Ткаченко В.И., Шульгина В.С. Радиолярии и возраст кремнисто-терригенных толщ Приколывского поднятия // Изв. АН СССР. 1981. Сер. геол. № 10. С. 79–89.
- Петрушевская М.Г. Значение роста скелетов радиолярий для их систематики // Зоол. журн. 1962. Т. 41. Вып. 3. С. 331–341.
- Петрушевская М.Г. Радиолярии отряда Nassellaria Мирового океана. Л.: Наука, 1981. 406 с.
- Петрушевская М.Г. Радиоляриевый анализ. Л.: Наука, 1986. 200 с.
- Точилина С.В. Проблемы систематики Nassellaria. Биохимические особенности эволюции. Владивосток: ДВО РАН, 1997. 71 с.
- Afanasieva M.S. Experimental evidence for changes during fossilization of radiolarian tests and implications for a model of biomineralizations // Mar. Micropaleontol. 1990. № 15. P. 233–248.
- Afanasieva M.S. Devonian radiolarian eco-zones in the Northern Eurasia // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 9. P. 947–1093.
- Afanasieva M.S. Asselian and Sakmarian (Lower Permian) radiolarian ecozones in the South Urals, Russia // Paleontol. J. 2021. V. 55. № 8. P. 825–862.
- Afanasieva M.S., Amon E.O. Devonian radiolarians of Russia // Paleontol. J. 2011. V. 45. № 11. P. 1313–1532.
- Afanasieva M.S., Amon E.O. Biomineralization of radiolarian skeletons // Paleontol. J. 2014. V. 48. № 14. P. 1481–1494.
- Afanasieva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S. Radiolarians in the geological record // Paleontol. J. 2005. V. 39. Suppl. 3. P. S135–S392.
- Afanasieva M.S., Kononova L.I., Zaitseva E.L., Baranova A.V. Lower Tournaisian (Lower Carboniferous) microfauna of the Volga-Ural Region, Russia // Paleontol. J. 2023. V. 57. Suppl. 1. P. S1–S30.
- Anderson O.R. Radiolaria // Biochemistry and Physiology of Protozoa. 1980. V. 10. № 3. P. 1–42.
- Anderson O.R. Radiolarian fine structure and silica deposition // Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems. N.Y.-Heidelberg-Berlin: Springer-Verlag, 1981. P. 347–379.
- Anderson O.R. Radiolaria. N.Y.-Berlin-Heidelberg-Tokyo: Springer-Verlag, 1983. 450 p.
- Anderson O.R. Silicification in Radiolaria – deposition and ontogenetic origin of forms // Biomineralization in Lower Plants and Animals / Eds. Leadbeater B.S.C., Riding R. Oxford: Clarendon Press, 1986. P. 375–391.
- Braun A. Neue unterkarbonische Radiolarien-taxa aus Kieselschiefer–Gerollen des unteren Maintales bei Frankfurt a. M. // Geol. et Palaeontol. 1989. V. 23. S. 83–99.
- Cachon J., Cachon M. Les modalités du depot de la silice chez Radiolaires // Arch. Protistenkd. 1972. Bd 114. S. 1–13.
- Darwin Ch. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life (1st ed.), London: John Murray, 1989. 502 p.
- De Wever P. Radiolaires du Trias et du Lias de la Tethys (Systématique, Stratigraphie) // Sci. Géol. du Nord. 1982. V. 7. P. 1–599.
- De Wever P., Azema J., Fourcade E. Radiolarians and radiolarite: Primary production, diagenesis and paleogeography // Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine. 1994. V. 18. № 1. P. 315–379.
- De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P. et al. Radiolarians in the Sedimentary Record. Amsterdam: Gordon and Breach Sci. Publ., 2001. 533 p.
- Deflandre G. Radiolaires fossils // Traite de Zoologie V. 1. Pt. 2 / Ed. Grasse P. Paris: Masson et Cie, 1953. P. 389–436.
- Deflandre G. Sur le sens du developpement, centrifuge ou centripete, des elements de la coque des Radiolaires Sphaerellaires // C. r. Acad. sci. 1964. V. 259. № 13. P. 2117–2119.
- Deflandre G. Observations et remarques sur les Radiolaires Sphaerellaires du Paléozoïque, à propos d'une nouvelle espece, viséenne, du genre Foremaniella Defl., parfait intermediaire entre les Périaxoplastidiés et les Pylentonémidés // C.r. Acad. sci. Sér. D, Sci. natur. 1973. T. 276. № 1. P. 1147–1151.
- Dumitrica P. On the status of the Permian radiolarian genus Multisphaera Nazarov and Afanasieva, 2000 // Rev. micropaléontol. 2011. V. 54. P. 207–213.
- Ehrenberg Ch.G. Über die Bildung der Kreidefelsen und des Kreidemergels durch unsichtbare Organismen // Abh. Preuss. Berliner Akad. Wiss. Berlin, 1838. S. 59–147.
- Enriques P. Saggio di una classificazione dei Radiolari // Arch. zool. Torino. 1932. V. 6. P. 69–78.
- Feng Q., Gu S., He W., Jin Y. Latest Permian Entactinaria (Radiolaria) from southern Guangxi, China // J. Micropalaeontol. 2007. V. 26. № 1. P. 19–37.

- Foreman H.P.* Upper Devonian Radiolaria from the Huron Member of the Ohio Shale // *Micropaleontol.* 1963. V. 9. № 3. P. 267–304.
- Francois F.* Deep sea biogenic silica: new structural and analytical data from infra-red analysis geological implications // *Terra Nova.* 1989. V. 1. № 3. P. 267–273.
- Gainullina E.A., Alekseev A.S.* New records of Lower Artinskian radiolarians and conodonts from the Village of Donskoe (Orenburg Region, South Urals) // *Paleontol. J.* 2024. V. 58. № 9. P. 1025–1036.
- Gourmelon F.* Étude des radiolaires d'un nodule phosphaté du Carbonifère inférieur de Bareilles, Hautes-Pyrenees, France // *Geobios.* 1986. № 19. Fasc.2. P. 179–205.
- Gourmelon F.* Les Radiolaires tournaisiens des nodules phosphatés de la Montagne Noire et des Pyrénées centrales // *Biostratigraphie du Paléozoïque.* 1987. V. 6. P. 1–172.
- Häcker V.* Tiefsee-Radiolarien // *Wiss. Ergeb. Deutsch. Tiefsee-Exped. Dampfer "Valdivia" 1898-1899.* Bd 14. Jena, 1908. 706 s.
- Haeckel E.* Entwurf eines Radiolariaen-System auf Grund von Studien der Challengen-Radiolarien // *Jenaische Z. Naturwiss.* 1881. Bd 15. S. 418–472.
- Haeckel E.* Die Geometrie der Radiolarien // *Sitz.-ber. Med.-Natur. Ges. Jena.* 1884. Bd 17. S. 104–108.
- Haeckel E.* Report on the Radiolaria collected by H.M.S. "Challenger" during the years 1873–1876 // *Rept. Sci. Results Voy. "Challenger". Zool. Edinburg,* 1887. V. 18. Pt. 1–2. 1803 p.
- Hinde G.J.* On the Radiolaria in the Devonian Rocks of New South Wales // *Quart. J. Geol. Soc. London.* 1899. V. 55. P. 38–64.
- Holdsworth B.K.* Paleozoic Radiolaria: stratigraphic distribution in Atlantic Borderlands // *Stratigraphic Micropaleontology of Atlantic Basin and Borderlands.* Amsterdam: Elsevier Pub. Co., 1977. P. 167–184.
- Hollande A., Enjume M.* Cytologie, evolution et systematique des Sphaeroides (Radiolaires) // *Arch. Muséum Natur. Hist. Paris. Ser. 7.* 1960. V. 7. P. 1–134.
- Hori N.* Paleozoic and Mesozoic radiolarians from the Chichibu Belt in the Iragomisaki district, Atsumi Peninsula, Aichi Prefecture, Southwest Japan // *Bull. Geol. Surv. Japan.* 2005. V. 56. № 1/2. P. 37–83.
- Kiessling W., Tragelehn H.* Devonian radiolarian faunas of conodont-dated localities in the Frankenwald (northern Bavaria, Germany) // *Abh. Geol. B.-A.* 1994. Bd 50. P. 219–255.
- Kozur H., Mostler H.* Beiträge zur Erforschung der mesozoischen Radiolarien. Teil III: Die Oberfamilien Actinommacea Haeckel, 1862 emend., Artiscacea Haeckel, 1882, Multiarcusellacea nov. der Spumellaria und triasische Nassellaria // *Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck.* 1979. Bd 9. S. 1–132.
- Kozur H., Mostler H.* Radiolarien und Schwammskleren aus dem Unterperm des Vorurals // *Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck.* 1989. SonderBd 2. S. 147–275.
- Kuwahara K., Yao A.* Diversity of Late Permian radiolarian assemblages // *Proceedings of the Sixth Radiolarian Symposium / Ed. Matsuoka A. News of Osaka Micropaleontologists.* 1998. Spec. vol. 11. P. 33–46.
- Kuwahara K., Yao A.* Late Permian radiolarian faunal change in bedded chert of the Mino Belt, Japan // *News of Osaka Micropaleontologists.* 2001. Spec. vol. 12. P. 33–49.
- Maggenti A.R.* Genus and family: concepts and natural groupings // *Revue Nématol.* 1989. V. 12. № 1. P. 3–6.
- Maldonado A.L., Noble P.J.* Radiolarians from the upper Guadalupian (Middle Permian) Reef Trail Member of the Bell Canyon Formation, West Texas and their biostratigraphic implications // *Micropaleontology.* 2010. V. 56. № 1–2. P. 69–115.
- Maletz J.* Tetrentactinia barysphaera Foreman, 1963: skeletal structure and age of a biostratigraphically important Famennian (Upper Devonian) radiolarian from the Ohio Shale, USA // *Paläontol. Z.* 2011. V. 85. № 4. P. 383–392.
- Maletz J., Bruton D.L.* Lower Ordovician (Chewtonian to Castlemainian) radiolarians of Spitsbergen // *J. Syst. Palaeontol.* 2007. V. 5. № 3. P. 245–288.
- Müller J.* Über die Thalassicollen, Polycystinen und Acanthometren des Mittelmeeres // *Abh. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin,* 1858. S. 1–62.
- Nazarov B.B., Ormiston A.R.* Radiolarians from Late Paleozoic of the Southern Urals, USSR, and West Texas, USA // *Micropaleontology.* 1985. V. 30. № 1. P. 1–54.
- Nestell G.P., Nestell M.K.* Late Capitanian (latest Guadalupian, Middle Permian) radiolarians from the Apache Mountains, West Texas // *Micropaleontology,* 2010. V. 56. № 1–2. P. 7–68.
- Nestell G.P., Nestell M.K.* Roadian (earliest Guadalupian, Middle Permian) Radiolarians from the Guadalupe Mountains, West Texas, USA. Part I: Albaillellaria and Entactinaria // *Micropaleontology.* 2020. V. 66. № 1. P. 1–50.
- Nestell G.P., Nestell M.K.* Roadian (Earliest Guadalupian, Middle Permian) radiolarians from the Guadalupe Mountains, West Texas, USA. Part II: spongy radiolarians (Entactinaria? and Spumellaria) // *Micropaleontology.* 2021. V. 67. № 6. P. 527–555.
- Noble P., Aitchison J.C., Danelian T. et al.* Taxonomy of Paleozoic radiolarian genera // *Catalogue of Paleozoic radiolarian genera / Eds. Danelian T., Caridroit M., Noble P., Aitchison J.C. Geodiversitas.* 2017. V. 39. № 3. P. 419–502.
- Ormiston A.R., Lane H.R.* A unique radiolarian fauna from the Sycamore Limestone (Mississippian) and its biostratigraphic significance // *Palaeontogr. Abt. A.* 1976. Bd 154. Lfg. 4–6. P. 158–180.
- Park I.-Y., Won M.-Z.* Tropical radiolarian assemblages from the Lower Carboniferous Delle Phosphatic Member of the Woodman Formation of Utah, USA // *J. Paleontol. Soc. Korea.* 2012. V. 28. № 1–2. P. 29–101.
- Popofsky A.* Die Nassellarien des Warmwassergebietes // *Dtsch. Südpolar-Expedition 1901–1903. Berlin,* 1913. Bd 14. Zoologie, Bd 6. H. 2. S. 217–416.

- Riedel W.R. Some new families of Radiolaria // Proc. Geol. Soc. London. 1967. № 1640. P. 148–149.
- Sano H., Kuwahar K., Ya A., Agematsu S. Panthalassan seamount-associated Permian–Triassic boundary siliceous rocks, Mino terrane, central Japan // Paleontol. Res. 2010. V. 14. № 4. P. 293–314.
- Sashida K., Salyapongse S., Nakornsri N. Latest Permian radiolarian fauna from Klaeng, eastern Thailand // Micropaleontology. 2000. V. 46. № 3. P. 245–263.
- Sashida K., Tonishi K. Permian radiolarians from the Kanto Mountains, central Japan; some Upper Permian Spumellaria from Itsukaichi, western part of Tokyo Prefecture // Sci. Reports of the Inst. of Geosci., Univ. Tsukuba. Sect. B: Geol. Sci. 1985. V. 6. P. 1–19.
- Sashida K., Tonishi K. Additional note on Upper Permian radiolarian fauna from Itsukaichi, western part of Tokyo Prefecture, central Japan // Trans. and Proc. of the Palaeontol. Soc. Japan. New Ser. 1988. V. 151. P. 523–542.
- Schwartzapfel J.A., Holdsworth B.K. Upper Devonian and Mississippian Radiolarian Zonation and Biostratigraphy of the Woodford, Sycamore, Caney and Goddard formations, Oklahoma // Cushman Foundation for Foraminiferal Research. 1996. Spec. Publ. № 33. P. 1–275.
- Tumanda F.P. Radiolarian biostratigraphy in central Busuanga Island, Palawan, Philippines // J. Geol. Soc. Philippines. 1991. V. 46. № 1–2. P. 49–104.
- Tumanda F.P. Permian Radiolaria from Busuanga Island, Palawan, Philippines // J. Geol. Soc. Philippines. 1994. V. 49. № 3. P. 119–193.
- Tumanda F.P., Sato T., Sashida K. Preliminary Late Permian radiolarian biostratigraphy of Busuanga Island, Palawan, Philippines // Ann. Rep. Inst. of Geosci., Univ. Tsukuba. 1990. V. 16. P. 39–45.
- Wang Y.-J. An Upper Devonian (Famennian) radiolarian fauna from carbonate rocks, northern Xinjiang // Acta Micropalaeontol. Sin. 1997. V. 14. № 2. P. 149–160.
- Won M.-Z. Review of family Entactiniidae (Radiolaria), taxonomy and morphology of Entactiniidae in the late Devonian (Frasnian) Gogo formation, Australia // Micropaleontology. 1997a. V. 43. № 4. P. 333–369.
- Won M.-Z. The proposed new radiolarian subfamily Retentactiinae (Entactiniidae) from the Late Devonian (Frasnian) Gogo formation, Australia // Micropaleontology. 1997b. V. 43. № 4. P. 371–418.
- Won M.-Z. Radiolarien aus dem Unterkarbon des Rheinischen Schiefergebirges (Deutschland) // Palaeontogr. Abt. A. 1983. Bd 182. Lfg. 4–6. S. 116–175.
- Won M.-Z. A Tournaisian (Lower Carboniferous) radiolarian zonation and radiolarians of the A. pseudoparadoxa Zone from Oese (Rheinische Schiefergebirge), Germany // J. Korean Earth Sci. Soc. 1998. V. 19. № 2. P. 216–259.
- Won M.-Z., Seo E.-H. Lower Carboniferous radiolarian biozones and faunas from Bergisches land, Germany // J. Palaeontol. Soc. Korea. 2010. V. 26. № 2. P. 193–269.

Revision of the Family Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979 (Radiolarians of the Late Paleozoic). Part 1. Family, Subfamilies

M. S. Afanasieva¹, E. A. Gainullina²

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

²*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

The family Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979, is revised and its diagnosis and generic composition are emended. The subfamily Tetrentactiniinae Kozur et Mostler, 1979, stat. nov., is revised, and its rank is emended. The new subfamily Uralitininae Afanasieva et Gainullina, subfam. nov. is established. A diagnosis of a new genus and new species Uralitina megalospina gen. et sp. nov. is given. The *validus* status is restored for the genus *Triaenoentactinosphaera* Wang, 1997.

Keywords: Radiolaria, Tetrentactiniidae, revision, new taxa, Devonian, Carboniferous, Permian