СОДЕРЖАНИЕ

_

Номер 2, 2020

Фораминиферы рода Janischewskina Mikhailov из верхневизейско-серпуховских отложений (нижний карбон) Евразии	
Н. Б. Гибшман, Я. А. Вевель, Е. Л. Зайцева, Т. И. Степанова	3
Новый вид рода Verchojania Abramov (Brachiopoda, Productida) из верхнего карбона Северного Верхоянья	
В. И. Макошин	22
Новый материал по ордовикским остракодам Сибирской платформы	
Л. М. Мельникова	27
Новые диктионевридовые (Insecta: Dictyoneurida Handlirsch = Palaeodictyoptera Goldenberg) из пермских отложений Воркутского бассейна	
Н. Д. Синиченкова	35
Новые гриллоновые насекомые (Insecta: Gryllones) из местонахождения Бабий Камень (верхняя пермь России). 2. Отряд Reculida и Gryllones incertae ordinis	
Д. С. Аристов	40
Olibrolitus, новый род семейства Phalacridae (Coleoptera, Cucujoidea) из саксонского и балтийского янтаря	
Г. Ю. Любарский, Е. Э. Перковский	50
Позднедевонские конодонты Зеравшано-Гиссарской горной области (Узбекистан)	
Н. Г. Изох, М. В. Ерина, О. Т. Обут, Н. Х. Абдиев, А. И. Ким, У. Д. Рахмонов	56
Позднедевонские ботриолепидиды (Placodermi, Antiarchi) Тверской области	
С. В. Молошников, В. В. Линкевич	65
Первая находка зубной пластины рода Myliobatis Cuvier (Elasmobranchii: Batomorphii) в верхнем палеоцене Крыма	
Ф. А. Триколиди, И. В. Новиков	73
Новый морфотип зубов рыб отряда Eurynotoidiformes (Actinopterygii) из верхнепермских отложений европейской России	
А. С. Бакаев	78
Ископаемая меламфаевая рыба рода Scopelogadus (Teleostei: Melamphaidae) из неогеновых отложений острова Сахалин, Россия	
М. В. Назаркин, А. Н. Котляр	87
Ископаемый вид Eremophila и другие жаворонки (Aves, Alaudidae) из верхнего плиоцена долины реки Селенга (Центральная Азия)	
Е. С. Паластрова, Н. В. Зеленков	94
Ультрамикроструктура стенок Tubiphytes	
В. Г. Кузнецов, Е. А. Жегалло, Л. М. Журавлева, Л. В. Зайцева	111

Contents

_

=

No. 2, 2020

-

Foraminifers of the Genus <i>Janischewskina</i> Mikhailov from the Upper Visean-Serpukhovian (Lower Carboniferous) of Eurasia	
N. B. Gibshman, Ya. A. Vevel, E. L. Zaytseva, T. I. Stepanova	3
New Species of the Genus <i>Verchojania</i> Abramov (Brachiopoda, Productida) from the Upper Carboniferous of the Northern Verkhoyansk Region <i>V. I. Makoshin</i>	22
New Material on the Ordovician Ostracods of the Siberian Platform L. M. Melnikova	27
The New Dictyoneuridans (Insecta: Dictyoneurida Handlirsch = Palaeodictyoptera Goldenberg) from the Permian Deposits of the Vorkuta Basin <i>N. D. Sinitshenkova</i>	35
New Gryllones Insects (Insecta: Gryllones) from the Babii Kamen' Locality (Upper Permian of Russia). Part 2. Order Reculida and Gryllones Ordinis Incertis D. S. Aristov	40
Olibrolitus, New Genus of Shining Flower Beetles (Coleoptera, Cucujoidea, Phalacridae) from Baltic and Bitterfeld Amber G. Yu. Lyubarsky, E. E. Perkovsky	50
Late Devonian Conodonts from the Zeravshan-Gissar Mountainous Area, Uzbekistan N. G. Izokh, M. V. Erina, O. T. Obut, N. Kh. Abdiev, A. I. Kim, U. D. Rakhmonov	56
Late Devonian Bothriolepidids (Placodermi, Antiarchi) from Tver Region, European Russia S. V. Moloshnikov, V. V. Linkevich	65
The First Find of Tooth Plate of the Genus <i>Myliobatis</i> Cuvier (Elasmobranchii: Batomorphii) in the Upper Paleocene of the Crimea <i>P. A. Trikolidi, I. V. Novikov</i>	73
New Morphotype of Fish Teeth of Order Eurynotoidiformes (Actinopterygii) from the Upper Permian Deposits of European Russia	
A. S. Bakaev	78
A Fosiil Bigscale <i>Scopelogadus</i> (Teleostei: Melamphaidae) from the Neogene of the Sakhalin Island, Russia <i>M. V. Nazarkin, A. N. Kotlyar</i>	87
A Fossil Species of <i>Eremophila</i> and Other Larks (Aves, Alaudidae) from the Upper Pliocene of Selenga River Valley (Central Asia) <i>E. S. Palastrova, N. V. Zelenkov</i>	94
Ultramicrostructure of Tubinhytes Walls	74
V. G. Kuznetsov, E. A. Zhegallo, L. M. Zhuravleva, L. V. Zaytseva	111

УДК 563.12:551.735.1(4/5)

ФОРАМИНИФЕРЫ РОДА JANISCHEWSKINA MIKHAILOV ИЗ ВЕРХНЕВИЗЕЙСКО-СЕРПУХОВСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ (НИЖНИЙ КАРБОН) ЕВРАЗИИ

© 2020 г. Н. Б. Гибшман^{а,} *, Я. А. Вевель^{b,} **, Е. Л. Зайцева^{c,} ***, Т. И. Степанова^{d,} ****

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия ^bИнститут геологии им. Н.П. Юшкина ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия ^cМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия ^dИнститут геологии и геохимии им. А.Н. Заварицкого УрО РАН, Екатеринбург, Россия *e-mail: nilyufer@bk.ru **e-mail: yadviga_vevel@mail.ru ***e-mail: ezaitseva@mail.ru ****e-mail: stepanova@igg.uran.ru Поступила в редакцию 21.03.2018 г. После доработки 09.10.2018 г. Принята к публикации 24.09.2019 г.

Проведена ревизия фораминифер рода Janischewskina семейства Janischewskinidae Reitlinger, 1996, широко распространенного в Евразии и играющего важную роль в стратиграфии верхневизейскосерпуховского интервала нижнего карбона. Уточнены и дополнены морфологические признаки рода и видов, уточнены детали строения интерсептального пространства и шовных устий, рассмотрено стратиграфическое и географическое распространение видов. Описан новый вид фораминифер J. adtarusia Gibshman, Zaytseva et Stepanova, sp. nov.

Ключевые слова: Foraminifera, Janischewskinidae, верхнее визе, Серпухов, нижний карбон **DOI:** 10.31857/S0031031X2002004X

введение

Род Janischewskina установлен А.В. Михайловым (1935, с. 40-41) в нижнекаменноугольных отложениях Новгородской области в качестве "производной формы от рода Cribrospira". Типовым видом рода был выбран J. typica. Однако в данной работе приведено только медианное сечение раковины нового вида (там же, табл. І, фиг. 8) и указано на своеобразие апертур нового рода на разных стадиях роста. Краткое описание рода с уточнением строения апертур приведено этим же автором позже (Михайлов, 1939, с. 52). Почти одновременно Д.М. Раузер-Черноусовой и Е.А. Рейтлингер из визейских отложений Самарской Луки был описан как nomen manuscript новый род Samarina с генеротипом (генероголотипом) S. operculata (Paузер-Черноусова, Фурсенко, 1937, с. 297), а позднее ими же дано описание указанного рода и вида (Раузер-Черноусова и др., 1940, с. 53-55). Важно отметить, что голотипом S. operculata выбрана выделенная из породы раковина (там же, табл. 9, фиг. 12), но приведены также медианное и аксиальное сечения других экземпляров (там же, с. 54, рис. 17, а, б). Следует подчеркнуть, что в составе этого рода Р.А. Ганелиной (1956) и Н.П. Малаховой (1956) были описаны пять новых видов. Вви-

3

ду сходства морфологии родов Janischewskina и Samarina, а также их типовых видов, род Samarina принят младшим синонимом рода Janischewskina, а S. operculata — младшим синонимом J. typica (Loeblich, Tappan, 1987; Раузер-Черноусова и др., 1996).

Известно, что шесть из ранее выделенных видов янишевскин, и типовой вид в том числе, описаны без указания точного местоположения, количества экземпляров, и документированы фотографиями только голотипов. Исключение составили J. minuscularia (Ганелина, 1956) и J. delicata (Малахова, 1956). Проблема осложняется еще и тем, что часть голотипов выбраны по разным сечениям (медианному или аксиальному), а иногда и нецентрированному сечению, и не отражают в полной мере морфологию вида.

На основе переизучения разрезов Северной Британии и Ирландии П. Козар и Д. Сомервилль (Cozar, Somerville, 2006) выделили новый род Parajanischewskina, включив его в состав семейства Bradyinidae. Отличием его от рода Janischewskina указана кериотекальная стенка септы последней или нескольких последних камер, похожая на брэдииновую. В состав этого рода авторы включили часть форм, описанных ранее в составе рода Janischewskina. Л. Пилль и др. (Pille et al., 2010) род Parajanischewskina под вопросом поместили в сем. Janischewskinidae и предположили. что данный род, возможно, является переходным между Bradyina и Janischewskina. Они указали, что Parajanischewskina может быть специфической Janischewskina, у которой в последних трех камерах сохраняется или возникает не полностью ситовидная септальная поверхность. Фрагменты ситовидной устьевой поверхности иногда ошибочно принимают за остатки кериотекальной стенки, свойственной брэдиинидам, что, вероятно, имеет место в публикации Козара и Сомервилля (Cozar, Somerville, 2006). Таким образом, вопросы самостоятельности рода Parajanischewskina и отнесения его к тому или иному семейству дискуссионны и требуют дополнительных исследований.

Неоднозначное понимание объема рода Janischewskina и дискуссионное таксономическое положение некоторых видов обусловило необходимость ревизии этой стратиграфически важной группы фораминифер.

МАТЕРИАЛ

Материалом для исследований послужили шлифы из верхневизейских и серпуховских отложений Восточно-Европейской платформы и Урала: Тимано-Печорская провинция, м. Чайка, Пайхой (колл. № 42Ф, ВНИГРИ), р. Кожим, руч. Нижний Нортнича (колл. № 679, ИГ РАН Коми НШ): Московская синеклиза. северо-западное крыло, р. Мста, Боровичский р-н (колл. № 84, ПМ СПбГУ), южное крыло, долина р. Оки, Серпуховский и Тарусский р-ны, карьеры Заборье, Новогуровский, обнажение Полотняный Завод, скв. 39, 41, 42 (колл. № 5595, ПИН РАН), Рязанская обл., скв. 06 и 109 (колл. № 363, МГУ); Волго-Уральская Южно-Татарский область, свод, скв. 1001 Трудолюбовская (колл. № ВУ-ТР1001, ВНИГНИ) и Бузулукская впадина, скв. 1 Бузулукская (колл. № ВУ-БЗ1, ВНИГНИ); Прикаспийская впадина, сев. борт, скв. 2 Бурлинская (колл. № ПР-Б2, ВНИГНИ), юго-западный борт, скв. 200 Николаевская (колл. № ПР-Н200, ВНИГНИ); Средний Урал, р. Чусовая (разрез Бражка) и р. Исеть (разрез Брод-Ключики); Южный Урал, разрез Худолаз (колл. №№ 7139, 7004, ИГГ УрО РАН).

Кроме этого, авторами были переизучены и перефотографированы голотипы описанных видов. Изучены коллекции Д.М. Раузер-Черноусовой по скв. 141 Самарской Луки (ГИН РАН), коллекции и неопубликованные данные из архивов Р.А. Ганелиной, Н.С. Лебедевой, Л.П. Гроздиловой, А.А. Султанаева, М.В. Постоялко, шлифы с фораминиферами из разрезов типовой местности (р. Мста, Боровичский, Верхнеоятский и Дорогобужско-Вяземский р-ны северо-запада Подмосковной котловины) голотипов типового вида — J. typica, и видов, описанных Ганелиной (1956). Уточнена привязка к конкретным разрезам и глубинам всех голотипов видов янишевскин из скважин, пробуренных на северо-западе Подмосковной котловины. Обобщены материалы о видовом составе, географическом и стратиграфическом распространении представителей рода Janischewskina.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАКОВИН РОДА JANISCHEWSKINA

Род Janischewskina Mikhailov, 1935 emend. Mikhailov, 1939 входит в состав семейства Ја-(Раузер-Черноусова nischewskinidae Reitlinger и др., 1996) надсемейства Bradvinacea Reitlinger. 1950. Семейство Janischewskinidae отличает от семейства Bradvinidae способ формирования ситовидного устья и микроструктура стенки. У Bradyinidae ситовидное устье является продолжением терминальной септы раковины, а стенка имеет альвеолярно-кериотекальную микроструктуру. У Janischewskinidae устье присоединено к средней части терминальной септы (Михайлов, 1939, с. 53, рис. 1; Рейтлингер в: Раузер-Черноусова и др., 1996, с. 62, рис. 10, г), а стенка однороднотонкозернистая, волокнистая и тонкопористая, иногда с тектумом. От всех родов семейства Јаnischewskinidae Janischewskina отличается двойными септами в последнем обороте, образующими интерсептальные пространства.

Раковины рода Janischewskina характеризуются средними и крупными размерами, спиральноплоскостным или с некоторым отклонением оси навиванием. Спираль состоит из 2-3 оборотов. Возрастание равномерное на первых оборотах, с резким превышением в два-три раза на последнем. Септы простые одинарные на начальных оборотах и двойные – на конечном. Двойные септы образуют интерсептальное пространство, закрытое с внешней стороны раковины септальной пластинкой, соединяющей две соседние септы (закрытое интерсептальное пространство) (рис. 1, а). По обеим ее сторонам у некоторых форм наблюдаются щели – дополнительные шовные устья (открытое интерсептальное пространство) (рис. 1, δ). Устье базальное в основании септ на начальных оборотах и сложное ситовидное в последней или нескольких камерах последнего оборота. Реже ситовидное устье наблюдается в камерах внутреннего оборота (рис. 1, в). Стенка раковины однородная тонкозернистая или волокнистая тонкопористая, иногда с тонким наружным тектумом различной толщины.

ВИДОВОЙ СОСТАВ РОДА JANISCHEWSKINA

К настоящему времени в составе рода Janischewskina указываются следующие виды: J. typica Mikhailov, 1935, J. minuscularia (Ganelina,



Рис. 1. Особенности строения интерсептального пространства и устья представителей рода Janischewskina Mikhailov, 1935: *а* – интерсептальное пространство закрытого типа. J. delicata (Malakhova, 1956): паратип ИГГ УрО РАН, №12/53, р. Шартымка, обнажение 157, серпуховский ярус; δ – интерсептальное пространство открытого типа. J. typica Mikhailov, 1935: лектотип ГИН РАН, № 2794/8008, скв. 401, гл. 851-852, визейский ярус; δ – ситовидное устье внутреннего оборота (су₁) и внешнего оборота (су₂) J. typica Mikhailov, 1935: экз. ПИН РАН, № 5547/0140, Новогуровский карьер, слой 25, обр. 140-40, шл. 2, тарусский горизонт, серпуховский ярус. Обозначения: зс – задняя септа, пс – передняя септа, сп – септальная пластина, су – множественное ситовидное устье, бу – базальное устье, шу – шовное устье.

1956), J. rovnensis (Ganelina, 1956), J. calceus (Ganelina, 1956), J. orbiculata (Ganelina, 1956), J. delicata (Malakhova, 1956), J. isotovae Lebedeva, 1975, J. compressa Sosnina, 1976, J. compressa Grozdilova et Lebedeva, 1978, J. inflata Wang, 1982, J. gibsh-manae Cozar in Cozar et al., 2016, J. adtarusia Gibsh-man, Zaytseva et Stepanova, sp. nov.

Вид J. compressa Sosnina, 1976 по описанию и изображению голотипа (Соснина, Никитина, 1976, с. 23–24, табл. 6, фиг. 6) морфологически близок к J. delicata, и по нашим представлениям является его младшим синонимом. Для вида J. compressa Grozdilova et Lebedeva, 1978 вместо преокуппированного названия предложено новое – J. ladeinaensis Stepanova et Gibshman, 2017 (Степанова, Гибшман, 2017). Вид J. inflata Wang (Wang, 1982) имеет явное морфологическое сходство с J. delicata и является младшим синонимом последнего.

Пилль с соавт. (Pille et al., 2010), ревизовав визейских и серпуховских фораминифер Северо-Западной Турции (Балиа-Маден), включили в состав рода Cribrospira вид Janischewskina compressa Grozdilova et Lebedeva, 1978 (преоккупированный J. compressa Sosnina в: Соснина и Никитина, 1976) и виды, описанные Ганелиной (1956) в составе рода Samarina (S. orbiculata, S. minuscularia, S. rovnensis, S. calceus), что противоречит характерным для этих форм признакам, указывающим на принадлежность их к роду Janischewskina, а именно – наличие интерсептальных пространств и причленение ситовидной апертуры к средней части септы предыдущей камеры.

Таким образом, род Janischewskina по нашим представлениям включает 10 видов: J. typica Mikhailov, 1935, J. minuscularia (Ganelina, 1956), J. rovnensis (Ganelina, 1956), J. calceus (Ganelina, 1956), J. orbiculata (Ganelina, 1956), J. delicata (Malakhova, 1956), J. isotovae Lebedeva, 1975, J. ladeinaensis Stepanova et Gibshman, 2017, J. gibshmanae Cozar et Somerville, 2016, J. adtarusia sp. nov. Изображения голотипов показаны на рис. 2.

Отличительными признаками видов рода Janischewskina являются форма раковины, симметрия навивания спирали, число оборотов, морфология интерсептального пространства и толщина стенки раковины. Видовые признаки показаны в табл. 1.

По толщине стенки раковины, одному из важных признаков в систематике фораминифер (Раузер-Черноусова, Герке, 1971; Loeblich, Таррап, 1987), в составе рода Janischewskina с некоторой долей условности можно выделить две группы видов: с преимущественно толстой (более 0.035 мм, до 0.065 мм) стенкой и тонкой (менее 0.035 мм) стенкой. К первой группе относятся J. typica, J. orbiculata, J. gibshmanae, J. adtarusia sp. nov. Вторая группа объединяет J. minuscularia, J. delicata, J. ladeinaensis, J. isotovae, J. calceus, J. rovnensis. (табл. 1).

Виды с преимущественно толстой стенкой раковины

Janischewskina typica Mikhailov, 1935 (рис. 2, *a*, *b*; табл. I, фиг. 10-12) отличается крупными размерами, почти плоскоспиральным навиванием с возрастанием высоты последнего оборота и толстой стенкой раковины. Интерсептальное пространство открытое, образовано толстой передней и более тонкой и длинной задней септой и прикрыто крышечкой, имеющей в сечении вид треугольной пластины с отчетливо выраженными дополнительными шовными устьями по обеим ее сторонам (рис. 1, *б*). Множественное ситовидное устье наблюдается на септальной поверхности ка-

ГИБШМАН и др.



Рис. 2. Видовой состав рода Janischewskina. Обозначения горизонтов: C₁al – алексинский, C₁mh – михайловский, C₁vn – веневский, C₁tr – тарусский, C₁pr – протвинский. Масштаб линейки 0.5 мм.

мер последнего оборота. Структура стенки тонкозернистая и волокнистая, с нечетким наружным тектумом, толщина ее в последнем обороте достигает 0.055 мм.

Материал. 15 ориентированных и случайных сечений: из обнажений путлинской и егольской свиты пор. Мсте, из михайловского и веневского горизонтов южного крыла Московской синеклизы, из богдановичского, сунтурского и худолазовского горизонтов восточного склона Южного Урала (разрез Худолаз).

Распространение. Идентичные по морфологии формы известны в верхневизейских и серпуховских отложениях на территории Восточно-Европейской платформы – в Тимано-Печорской провинции (ТПП): р. Печора (Гроздилова, Лебедева, 1960), Вычегодский р-н (Дуркина, 1959), гряда Чернышева и Варандей-Адзьвинская зона (Дуркина, 2002); в Московской синеклизе: северо-западное крыло (Михайлов, 1935, 1939; Савицкий и др., 2012), южное крыло (Махлина и др., 1993; Kabanov et al., 2014), южный склон Воронежской антеклизы (Айзенверг и др., 1968; Махлина и др., 1993); Волго-Уральская область (Раузер-Черноусова и др., 1940); Прикаспийская впадина (Brenckle, Milkina, 2003; Ахметшина и др., 2007): Южный Урал, восточный склон, Магнитогорская зона (Иванова, 1973; Степанова, Кучева, 2009), Большой Кизил (Kulagina et al., 2009) и западный склон, разрез Мурадымово (Киlagina et al., 2014). За пределами России находки J. typica известны на территории Украины в Львовско-Волынском (Бражникова, 1956) и Донецком бассейнах, зона $C_1 v f_2$ (Vdovenko, 2000), в верхнем визе западной Венгрии (Sido, 1978), во Франко-Бельгийском бассейне, V₃с, подзона Сf6δ (Laloux, 1987; Conil et al., 1991), на юге Франции, верхневизейский и нижнесерпуховский подъярусы, биозоны с, d, g (Perret, 1973; Vachard et al., 2016), северо-западе Испании, Гуадато, Pendleian (нижнесерпуховский подъярус), зона 17 (Cozar, 2000, 2003), в Северной Британии и Ирландии, верхний Бригантий, зона Сf6б (Conil et al., 1979; Cozar, Somerville, 2005, 2006; Cozar et al., 2005; Somerville, 2008), в Южной Турции, восточные Тавриды, верхний Бригантий, зона Сf6ү (Okuyucu, Vachard, 2006), в Южном Марокко, серпуховский ярус, слои M, N, S (Cozar et al., 2014), на северо-западе США, Каскадные горы, красный известняк, верхнее визе (Liszak, Ross, 1997). Морфологические аналоги голотипа из-

Таблица 1. Сра	внительная	характеристика мо	прфологических п	ризнаков видов ро	ца Janischewski	ina Mikhailov, 193	emend Mikha	ilov, 1939	
Вид	Форма раковины	Периферичекий контур/пупоч- ные впадины	Характер спирали/число оборотов	Септы/интерсеп- тальное пространство	Устье последнего оборота	Характер стенки и толщина в последнем обороте, мм	Диаметр (D), мм	Ширина (L), мм	L : D
		Bı	ады Janischewskin	а с толстой стенкой	і (более 0.030 д	to 0.065 mm)			
Janischews- kina typica Mikhailov, 1935	Овальная, слегка сжатая с боков	От ровного до слабо лопаст- ного/плоские, слабо вогнутые	Свободная, с резким возрас- танием послед- него оборота/2-3	Толстые, задняя длиннее перед- ней/широкое открытое	Ситовидное с дополни- тельными шовными устьями	Тонкозерни- стая, тонкопо- ристая, 0,030— 0,050	1.03—2.44 единично 0.57	1.11–1.68	0.59-0.7
Janischews- kina orbiculata (Ganelina, 1956)	Шарооб- разная	Лопаст- ной/плоские, слабо вогнутые	Свободная, с резким возрас- танием послед- него оборота/1.5–2.5	Короткие тол- стые/узкое, закрытое	Ситовидное	Волокнистая, 0.035—0.065	1.01–2.12, единично 0,61	1.1—1.94, единично 0.59	0.92-1.0
Janischews- kina gibsh- manae Cozar et Somerville, 2016	Наутило- идная	Слабо лопаст- ной/слабо вогнутые мелкие	Свободная, быстро возрас- тающая/1.5-2.5	Тонкие длин- ные/узкое, обычно закры- тое, реже откры- тое	Ситовид- ное, иногда с дополни- тельными шовными устьями	С внешним тек- тумом и внут- ренним пористым, 0.030-0.050	0.60-1.70	0.40-0.95	0.55- 0.66
Janischews- kina adtarusia sp.nov.	Шарооб- разная, слегка сжата с боков	Слабо лопаст- ной/плоские, слабо выпуклые	Свободная, быстро возрас- тающая/2–2.5	Тонкие корот- кие/узкое закры- тое, реже открытое	Ситовид- ное, иногда с дополни- тельными шовными устьями	Тонкозерни- стая, тонкопо- ристая, 0.030– 0.055	1.42–1.98	1.59–1.89	0.80-0.99
			Виды Janischew	skina с тонкой стен	нкой (менее 0.	035 мм)			
Janischews- kina minuscu- laria (Ganelina, 1956)	Удли- ненно- овальная, сжатая с боков	Лопаст- ной/широкие слабо вогнутые	Свободная, с резким возрас- танием послед- него оборота или полуобо- рота/1.5-2, редко 3	Тонкие длин- ные/узкое закрытое	Ситовиднос	Тонкозерни- стая, тонкопо- ристая, 0.015– 0.026	0.40—0.67, единично 0.32 до 0.87	0.29—0.57, единично 0.17 до 0.66	0.57-0.83

ФОРАМИНИФЕРЫ РОДА JANISCHEWSKINA MIKHAILOV

7

Таблица 1. Окс	нчание								
Вид	Форма раковины	Периферичекий контур/пупоч- ные впадины	Характер спирали/число оборотов	Септы/интерсеп- тальное пространство	Устье последнего оборота	Характер стенки и толщина в последнем обороте, мм	Циаметр (D), мм	Ширина (L), мм	L: D
Janischews- kina calceus (Ganelina, 1956)	Овальная, слегка сжатая с боков	Лопаст- ной/широкие, глубокие	Свободная, со смещением плоскости навивания/2–3	Тонкие длин- ные/узкое, закрытое	Ситовидное	Тонкозерни- стая, тонкопо- ристая, 0.020– 0.030	0,69–1,18	0.52-1.11	0.65—0.81 еди- нично 0.94
Janischews- kina rovnensis (Ganelina, 1956)	Овальная, слегка сжатая с боков	Ровный/широ- кие плоские, иногда слабо выпуклые	Свободная, раз- ворачивается посте- пенно/1.5-3, чаще 2	Тонкие длин- ные/узкое закрытое	Ситовидное	Тонкозерни- стая, тонкопо- ристая 0.015– 0.035	0.47—1.02	0.36-0.87	0.74—0.85
Janischews- kina isotovae Lebedeva, 1975	Овальная, сжатая с боков	Слабо лопаст- ной/плоские, слегка вогнутые	Свободная, в одной плоско- сти, резко воз- растает в последнем обо- роте/2–3	Тонкие длин- ные/широкое, открытое, реже закрытое	Ситовид- ное, обычно с дополни- тельными шовными устьями	Тонкозерни- стая, тонкопо- ристая, 0.020– 0.025, единично до 0.040	1.06—1.38 с единично 0.72 до 1.55	0.62–1.17	0.62-0.75
Janischews- kina delicata (Malakhova, 1956)	Удли- ненно- овальная	Лопаст- ной/широкие, слабо вогнутые	Низкая в начальных обо- рогах, резко возрастает в последнем/2–3	В нач. оборотах – прямые, длин- ные, в послед- нем – короткие изогну- тые/неширокое закрытое	Ситовидное	Тонкозерни- стая, тонкопо- ристая, 0.020– 0.025	0.83—1.14 с единично 0.49 до 1.42	0.60-0.70	0.57
Janischews- kina ladei- naensis Stepanova et Gibshman, 2017	Овальная, сильно сжатая с боков	Лопаст- ной/плоские, слабо вогнугые	Свободная, с резко возраста- ющим послед- ним полуоборо- том/1.5–2.5	Тонкие корот- кие/? узкое закрытое	Ситовидное	Тонкозерни- стая, тонкопо- ристая, 0.012– 0.020	0.44—0.65	0.26-0.49	0.43-0.75

8

ГИБШМАН и др.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020

вестны в Южном Китае, верхнее визе, зона Janischewskina (Shen, Wang, 2015).

Janischewskina orbiculata (Ganelina, 1956) (рис. 2, *u*; табл. I, фиг. 7–9) отличается шарообразной формой раковины со слабовогнутыми пупками и толстой стенкой раковины. Интерсептальное пространство закрытое, образовано двумя короткими толстыми септами. Устье множественное ситовидное, наблюдается на септальной поверхности нескольких камер последнего оборота (табл. I, фиг. 7). Стенка раковины микрозернистая, волокнистая, толщина ее в последнем обороте достигает 0.065 мм.

Материал. 11 аксиальных, субаксиальных, субмедианных и косых сечений. Формы, близкие голотипу, обнаружены в веневских отложениях южного крыла Московской синеклизы (скв. 39), в михайловском и веневском горизонтах в разрезе по р. Мсте, в верхневизейских отложениях северного борта Прикаспийской впадины (скв. 2 Бурлинская, зона Endothyranopsis crassa—Archaediscus gigas). Обнаружен в аверинском горизонте разреза Брод-Ключики (восточный склон Среднего Урала, р. Исеть) и в серпуховских отложениях в разрезе Худолаз.

Распространение. Встречен в нижнесерпуховском подъярусе Тимано-Печорской провинции (Дуркина, 2002). В регионах Европы Јаnischewskina ex gr. orbiculata известны в подзоне $C_1^V f_2$ Донбасса (Vdovenko, 2000), в верхнем визе Западной Венгрии (Sido, 1978). Ј. сf. orbiculata установлен в верхневизейском подъярусе (зона V₃b) Бельгийского бассейна (Conil, Lys, 1964). Единичные J. aff. orbiculata отмечаются в Срединном Тянь-Шане, в зоне Bradyina rotula–Howchinia gibba верхневизейского подъяруса (Дженчураева и др., 2013).

Janischewskina gibshmanae Cozar et Somerville, 2016 (рис. 2, κ) отличается наутилоидной формой раковины со слабовогнутыми мелкими пупками (Cozar et al., 2016, с. 182–183, фиг. 8, 1–10). Интерсептальное пространство образовано двумя длинными тонкими, слабоизогнутыми септами, закрытое или открытое с дополнительными шовными устьями. Стенка тонкопористая с отчетливым тектумом, толщиной 0.030–0.050 мм. От морфологически близкого вида J. delicata отличается более толстой, грубозернистой стенкой и более крупными размерами.

М а т е р и а л. Обнаружен один экземпляр (медианное сечение) в веневских отложениях южного крыла Московской синеклизы (табл. II, фиг. 13), определенный в открытой номенклатуре. Отличается от голотипа более крупными размерами и большим числом камер в последнем обороте.

Распространение. Вид J. gibshmanae установлен в басейне Тиндоуф (Tindouf Basin), Марокко, Северная Африка, в интервале от верхов визе (Late Brigantian) до, предположительно, нижней части башкирского яруса. Встречается в Испании, Кантабрийские горы, разрез Вегас де Сотре (Vegas de Sotres), формация Альба, верхнесерпуховский подъярус, аналоги протвинского горизонта. На севере Англии распространен в интервале от позднего визе до верхов серпухова (Cozar et al., 2016).

Виды с тонкой стенкой раковины

Janischewskina minuscularia (Ganelina, 1956) (рис. 2, е; табл. II, фиг. 4, 5) отличается удлиненно-овальной, сжатой с боков раковиной небольшого размера с широкими, слабовогнутыми пупочными впадинами. Периферический контур лопастной. Интерсептальное пространство закрытое, образовано двумя тонкими длинными септами. Устье множественное ситовидное. Стенка раковины тонкая тонкопористая, толщина ее в последнем обороте составляет 0.015–0.026 мм.

М а т е р и а л. 10 аксиальных и субаксиальных и 1 субмедианное сечение. Большая их часть происходит из верхневизейских и серпуховских отложений восточного склона Южного Урала (разрез Худолаз), а также из северо-западного (р. Мста) и южного (Новогуровский карьер, Полотняный завод, скв. 109) крыльев Московской синеклизы.

Распространение. Морфологически сходные с J. minuscularia формы известны в серпуховских отложениях Тимано-Печорской провинции (Дуркина, 2002), в михайловском и веневском горизонтах северо-запада (Ганелина, 1956) и юга Московской синеклизы (от алексинского до тарусского горизонта) (Kabanov et al., 2014), в серпуховском ярусе (зоны Janischewskina delicata и Eostaffellina paraprotvae) Прикаспийской впадины (Ахметшина и др., 2007). Многочисленные J. minuscularia описаны из нижнегубахинского горизонта нижней части серпуховского яруса разреза Шартым восточного склона Южного Урала (Попова, Рейтлингер, 1973), в аверинском, богдановичском, худолазовском и чернышевском горизонтах разреза Худолаз (Степанова, Кучева, 2009), в аналогах запалтюбинского горизонта разреза Таштуй, Южный Урал (Иванова, 1988). Отдельные находки J. minuscularia известны из визейских отложений (зона Endothyranopsis crassa) в разрезе Приморья, Сихотэ-Алинь (Соснина, Никитина, 1976). Обнаружен в Бригантии в разрезе Рок де Мурвиль, Монтань Нуар, Франция (Vachard et al., 2016). В северной Англии этот вид фиксируется в верхней части серпуховского яруса (Cozar, Somerville, 2004).

Janischewskina delicata (Malakhova, 1956) (рис. 2, г; табл. II, фиг. 6, 7) характеризуется овальной плоскоспиральной раковиной среднего и крупного размеров с широкими вогнутыми умбиликальными впадинами. Периферический контур лопастной. Интерсептальное пространство закрытое, образовано двумя короткими изогнуты-



ми септами. Устье множественное ситовидное. Стенка раковины тонкая микрозернистая, тонкопористая, толщина ее в последнем обороте составляет 0.02–0.025 мм.

М а т е р и а л. 9 медианных и субмедианных, 3 аксиальных и 2 косых сечения. Большая их часть происходит из серпухова (сунтурский и худолазовский горизонты восточного склона Южного Урала, разрез Худолаз). Близкие по морфологии раковины содержатся в серпуховских отложениях южного крыла Московской синеклизы, карьеры Заборье (Гибшман, 2003), Новогуровский (Gibshman et al., 2009), скв. Малоярославец 8 (Гибшман и др., 2012). Формы, встреченные в серпуховских отложениях (запалтюбинский горизонт) юго-западной части Прикаспийской впадины (Астраханский свод, скв. 200 Николаевская), отличаются немного меньшими размерами (D = 0.66 мм).

Распространение. J. delicata распространен в нижнесерпуховском подъярусе Тимано-Печорской провинции (Дуркина, 2002), в верхней части веневского горизонта и серпуховском ярусе южного крыла Московской синеклизы (Gibshman et al., 2009; Kabanov et al., 2014), B cepпуховском ярусе Прикаспийской впадины (Brenckle, Milkina, 2003; Ахметшина и др., 2007). На западном склоне Урала встречается в бражкинском горизонте (разрез Бражка, р. Чусовая) и в юлдыбаевском горизонте в разрезе Мурадымово (Kulagina et al., 2014). На восточном склоне Южного Урала (Магнитогорская мегазона) распространен в нижнегубахинском (=сунтурском) горизонте серпуховского яруса (Малахова, 1956; Попова, Рейтлингер, 1973), в серпуховском ярусе разрезов Худолаз и Чернышевка (Иванова, 1973; Степанова, Кучева, 2009), Большой Кизил (Kulagina et al., 2009). В Донецком бассейне J. aff. delicata наблюдаются в верхней части серпуховского яруса (Айзенверг и др., 1983). Присутствие J. deliсаtа отмечено в верхнем Бригантии разреза Монтань Нуар, Франция (Vachard et al., 2016), в верхнем Бригантии (трог Стейнмор, Four Fathom Limestone Member) и нижнем Арнсбергии (блок Алстон, Lower Fell Top) севера Великобритании (Cozar, Somerville, 2016), в аналогах тарусского, стешевского и протвинского горизонтов формации Альба разреза Вегас де Сотре, Кантабрийские горы, север Испании (Cozar et al., 2016), в верхнем Бригантии и серпуховских отложениях Южного Марокко, слои M, S, C (Somerville et al., 2013; Cozar et al., 2014) и в верхнем серпухове Центрального Марокко (Bensaid et al., 1979; Cozar et al., 2011). Известен из серпуховских отложений Южного Китая (Sheng et al., 2018). Возможно его присутствие в Северной Америке (Pinard, Mamet, 1998): несколько экз. из формации Каньон Фиорд (Арктическая часть Канады), определенные как J. typica, скорее всего, являются J. delicata. Присутствуют в комплексе фораминифер в формации Ператрович на Аляске, также с определением J. typica (Mamet et al., 1993).

Јапізсhewskina isotovae Lebedeva in Grozdilova et al., 1975 (рис. 2, в; табл. II, фиг. 10–12) (Гроздилова и др., 1975) отличается относительно крупными размерами, вытянутой формой раковины, свободным навиванием спирали в одной плоскости и равномерно быстрым ростом высоты оборотов, тонкой стенкой раковины. Интерсептальное пространство образовано длинными тонкими септами, закрытое и открытое. Информацию о его строении дополняют материалы из верхневизейско-серпуховских отложений Центральной Японии (Ueno, Nakazawa, 1993, с. 31–32, табл. 12,

Объяснение к таблице І

Длина масштабного отрезка 0.5 мм.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020

Фиг. 1–6. Janischewskina adtarusia Gibshman, Zaytseva et Stepanova, sp. nov.: 1 – голотип ПИН, № 5595/1490a, субаксиальное сечение; Московская синеклиза, южное крыло, карьер Заборье, сл. 49, шл. 24; верхнесерпуховский подъярус, протвинский горизонт; 2, 3 – Московская синеклиза, южное крыло, Рязанская обл., скв. 06; верхневизейский подъярус, веневский горизонт; 2 – экз. МГУ, № 363/06-28Б-2, косое сечение, шл. 28Б-2; гл. 150.8 м; 3 – экз. МГУ, № 363/06-104А-1, косое сечение, шл. 104А-1, инт. 141.9–151.9 м; 4 – экз. ПИН, № 5595/1936б, субмедианное сечение; местонахождение и возраст те же, что у фиг. 1; 5 –экз. ИГГ УрО РАН, № 795/7139, обр. 68/2, субаксиальное, слегка скошенное сечение; восточный склон Южного Урала, Магнитогорская мегазона, разрез Худола; серпуховский ярус, худолазовский горизонт [=Janischewskina orbiculata (Ganelina, 1956) в: Степанова, Кучева, 2009, табл. 8, фиг. 12]; 6 – экз. ИГГ УрО РАН, № 519а/7139, обр. 03-61а, косое сечение; восточный склон Южного Урала, Магнитогорская мегазона, разрез Худолаз; серпуховский ярус, сунтурский горизонт.

Фиг. 7–9. Janischewskina orbiculata (Ganelina, 1956): 7 – экз. ПМ СПбГУ, № 84/В7-9:3, обр. В7-9, субаксиальное, слабо скошенное сечение; Московская синеклиза, северо-западное крыло, р. Мста, дер. Ёгла; верхневизейский подъярус, веневский горизонт; 8 – экз. ВНИГНИ, № ПР-Б2/89499-1, аксиальное сечение; северный борт Прикаспийской впадины, скв. 2 Бурлинская, инт. 4415–4422 м, шл. 89499-1; верхневизейский подъярус; 9 – экз. ИГГ УрО РАН, № 2400/7004, обр. 69–89, аксиальное сечение; разрез Брод-Ключики, восточный склон Среднего Урала; визейский ярус, аверинский горизонт.

Фиг. 10–12. Janischewskina typica Mikhailov, 1935: 10, 11 – Московская синеклиза, северо-западное крыло, р. Мста; верхневизейский подъярус: 10 – экз. ПМ СПбГУ, № 84/В1-3β:2, обр. В1-3β, медианное сечение; устье р. Варушенка; михайловский горизонт; 11 –экз. ПМ СПбГУ, № 84/В7-11:1, обр. В7-11, аксиальное сечение; дер. Ёгла; веневский горизонт; 12 –экз. ИГГ УрО РАН, № 751а/7139, обр. 66/46, аксиальное сечение; восточный склон Южного Урала, Магнитогорская мегазона, разрез Худолаз; серпуховский ярус, худолазовский горизонт.

фиг. 18; Mizuno, Ueno, 1997, табл. IV, фиг. 5), где также отчетливо видны открытые интерсептальные пространства с дополнительными шовными устьями. Структура стенки тонкозернистая, толщина ее в последнем обороте 0.020–0.025 мм.

Материал. 10 экз. косых сечений из серпуховского яруса разреза Худолаз (восточный склон Южного Урала) и веневского горизонта верхнего визе скважин 06 и 109 южного крыла Московской синеклизы (Рязанская обл.).

Распространение. Описан из ладейнинского (михайловского) горизонта разреза Гора Ладейная (р. Косьва) западного склона Среднего Урала (Гроздилова и др., 1975). Наблюдается на восточном склоне Среднего Урала в аверинском горизонте разреза Брод-Ключики (р. Исеть) и в серпуховском ярусе разреза Худолаз Южного Урала. Морфологическое сходство с голотипом J. isotovae имеют раковины из разрезов михайловского и веневского горизонтов по р. Чусовая и Пышма на Среднем Урале, отнесенные к J. typica (Малахова, 1972, с. 38, табл. II, фиг. 6–8). Однако на изображениях видны интерсептальные пространства закрытого типа. В усть-сарбайском горизонте серпуховского яруса на м. Чайка, юго-западный Пай-Хой (Степанов и др., 1977), наблюдаются формы, аналогичные голотипу. J. cf. isotovae известен из отложений зоны Сббб. верхний Бригантий, верхнее визе Южной Турции (Окиуиси, Vachard, 2006) и определен в верхней части визейского яруса Центральной Японии (низы Omi Limestone Group, Zone 16 of Mamet) (Ueno, Nakazawa, 1993). Этот вид довольно часто присутствует в Hina Limestone Group (верхний Миссисипий) юго-западной части Японии (Mizuno, Ueno, 1997). J. aff. isotovae встречены в верхнем визе– нижней части серпуховского яруса Южного Китая (Hance et al., 2011; Groves et al., 2012). Вероятно, к J. isotovae относится форма, определенная как Janischewskina sp., из визейско-серпуховских отложений разреза Лижау, Гуанси, Южный Китай (Shen, Wang, 2015).

Janischewskina calceus (Ganelina, 1956) (рис. 2, ж; табл. II, фиг. 8, 9) отличается овальной, слегка сжатой формой раковины, широкими и глубокими пупками и смещением оси навивания в начальных оборотах. Периферический контур лопастной. Интерсептальное пространство образовано двумя тонкими длинными септами, узкое, закрытое. Стенка тонкозернистая, тонкопористая, толщина ее в последнем обороте 0.020–0.030 мм.

М а т е р и а л. 7 аксиальных и субаксиальных и 1 медианное сечение из егольской свиты по р. Мсте, из михайловского горизонта Волго-Уральской области и восточного склона Южного Урала (Разрез Худолаз).

Объяснение к таблице II

Длина масштабного отрезка 0.5 мм.

Фиг. 1–3. Janischewskina ladeinaensis Stepanova et Gibshman, 2017: 1 – экз. ВНИГНИ, № ПР-Н200/99-2, субаксиальное сечение; юго-западный борт Прикаспийской впадины, скв. 200 Николаевская, шл. 99, инт. 4388–4401 м; верхнесерпуховский подъярус, запалтюбинский горизонт; 2 – экз. ГМ УрО РАН Коми НЦ, № 679/21-5-1, косое сечение; руч. Нижний Нортнича, (левый приток р. Кожим, зап. склон Приполярного Урала), обн. 21, слой 5, обр. 21-5/01, шлиф 1; нижнесерпуховский подъярус, зона ziegleri; 3 – экз. ИГГ УрО РАН, № 810/7139, обр. 68/6, аксиальное сечение; восточный склон Южного Урала, Магнитогорская мегазона, разрез Худолаз; серпуховский ярус, худолазовский горизонт.

Фиг. 4, 5. Janischewskina minuscularia (Ganelina, 1956): 4 – экз. ПМ СПбГУ, № 84/В1-3β:1, обр. В1-3β, аксиальное сечение; Московская синеклиза, северо-западное крыло, р. Мста, устье р. Варушенка, разрез В1; поздневизейский подъярус, михайловский горизонт; 5 – экз. ИГГ УрО РАН, № 751b/7139, обр. 66/46, медианное сечение; восточный склон Южного Урала, Магнитогорская мегазона, разрез Худолаз; серпуховский ярус, худолазовский горизонт.

Фиг. 6, 7. Janischewskina delicata (Malakhova, 1956): 6 – экз. ИГГ УрО РАН, № А-9, обр. Б-8/1990, медианное сечение; западный склон Среднего Урала, разрез Бражка; серпуховский ярус, бражкинский горизонт; 7 – экз. ВНИГНИ, № ПР-Н200/99-1, медианное сечение; юго-западный борт Прикаспийской впадины, скв. 200 Николаевская, шл. 99, инт. 4388–4401 м; верхнесерпуховский подъярус, запалтюбинский горизонт.

Фиг. 8, 9. Janischewskina calceus (Ganelina, 1956): 8 – экз. ПМ СПбГУ, № 84/В7-9:2, обр. В7-9, аксиальное сечение; Московская синеклиза, северо-западное крыло, р. Мста, дер. Ёгла, разрез В7; верхневизейский подъярус, веневский горизонт; 9 – экз. ИГГ УрО РАН, № 789/7139, обр. 68/1, аксиальное сечение; восточный склон Южного Урала, Магнитогорская мегазона, разрез Худолаз; серпуховский ярус, худолазовский горизонт.

Фиг. 10–12. Janischewskina isotovae Lebedeva, 1975: 10 – экз. ИГГ УрО РАН, № 773а/7139, обр. 03-66/51, субмедианное скошенное сечение; восточный склон Южного Урала, разрез Худолаз; серпуховский ярус, худолазовский горизонт; 11 – экз. ИГГ УрО РАН, № 1760/7004, обр. 16-43-1, медианное сечение; восточный склон Среднего Урала, разрез Брод-Ключики; верхневизейский подъярус, аверинский горизонт; 12 –экз. ПИН, № 5595/1781a, обр. Р26, слой 33-1, шл. 1, субмедианное скошенное сечение; Московская синеклиза, южное крыло, Полотняный завод; веневский горизонт. Фиг. 13. Janischewskina aff. gibshmanae Cozar et Somerville, 2016, экз. МГУ, № 363/06.104А-2, медианное сечение: Мос-

ковская синеклиза, южное крыло, Рязанская обл., скв. 06, инт. 141.9–151.9 м, шл. 06-104А; верхневизейский подъярус, веневский горизонт.

Фиг. 14, 15. Janischewskina rovnensis (Ganelina, 1956): 14 – экз. МГУ, № 363/06-29А-2, аксиальное сечение; Московская синеклиза, южное крыло, Рязанская обл., скв. 06, шл. 29А-2, гл. 160 м; верхневизейский подъярус, веневский горизонт; 15 – экз. ИГГ УрО РАН, № 665/7139, обр. 66/27, медианное сечение; восточный склон Южного Урала, Магнитогорская мегазона, разрез Худолаз, серпуховский ярус, сунтурский горизонт.



Распространен и е. Вид J. calceus распространен ограниченно. Близкие голотипу аксиальные сечения с хорошо выраженными глубокими пупками встречены в разрезе егольской свиты (веневский горизонт) р. Мста, северо-западное крыло Московской синеклизы (табл. II, фиг. 8), но отличаются более округлой формой (L : D = 0.94). Экземпляр из Волго-Уральской области (скв. 1 Бузулукская, инт. 2482-2476 м, шл. 580) также характеризуется немного большим значением L:D. Формы, встреченные в верхней части серпуховского яруса восточного склона Южного Урала, разрез Худолаз (табл. II, фиг. 9) отличаются более крупными размерами и слабым смещением оси навивания начальных оборотов.

Janischewskina rovnensis (Ganelina, 1956) (рис. 2, 3; табл. II, фиг. 14, 15) характеризуется овальной, слегка сжатой с боков формой раковины средних размеров и плоскими пупочными впадинами. Периферический контур слабо лопастной, почти ровный. Интерсептальное пространство закрытое, образовано двумя тонкими, длинными, почти параллельными септами. Множественное ситовидное устье наблюдается на септальной поверхности последней камеры (табл. II, фиг. 15). Стенка тонкозернистая, тонкопористая, толщиной 0.015–0.035 мм.

Материал. 13 субаксиальных и субмедианных сечений: из обнажений путлинской и егольской свит (михайловский и веневский горизонты) по р. Мсте, из веневского и тарусского горизонтов южного крыла Московской синеклизы, из сунтурского, худолазовского и чернышевского горизонтов восточного склона Южного Урала.

Распространение. Встречается в верхневизейских (михайловский, веневский горизонты) и нижнесерпуховских (тарусский горизонт) отложениях на северо-западном (Ганелина, 1956; Савицкий и др., 2012) и южном (Махлина и др., 1993) крыльях Московской синеклизы, в тарусском горизонте Тимано-Печорской провинции (Дуркина, 2002). Известен из серпуховского яруса восточного склона Южного Урала (Степанова, Кучева, 2009). В Донецком бассейне J. ex gr. rovnensis обнаружена в подзоне $C_1 v f_2$ и в нижней части серпуховского яруса, зона C_1^{s} а (Vdovenko, 2000); отмечается в порицкой свите (верхнее визе) и иваничской свите (нижнесерпуховский подъярус) Львовско-Волынского бассейна (Вдовенко, 2013).

Janischewskina ladeinaensis Stepanova et Gibshman, 2017 (=J. compressa Grozdilova et Lebedeva, 1978 – nomen praeocc.) (рис. 2, ∂; табл. II, фиг. 1, 2) отличается удлиненно-овальной сильно сжатой с боков раковиной небольших размеров со слабо развитыми пупочными впадинами. Вид выделен по единственному экземпляру (Гроздилова, Лебедева, 1978, с. 50, табл. 6, фиг. 8, аксиальное сечение). М а т е р и а л. Два аксиальных и одно косое сечения, морфологически сходные с голотипом: из верхнесерпуховского подъяруса Астраханского свода, юго-западный борт Прикаспийской впадины (табл. II, фиг. 1), нижнесерпуховских отложений западного склона Приполярного Урала (табл. II, фиг. 2), худолазовского горизонта Южного Урала, разрез Худолаз (табл. II, фиг. 3). Однако на них, как и на голотипе, не очень четко отражено строение интерсептального пространства и устья.

Распространение. Вид J. ladeinaensis происходит из губашкинского (алексинского) горизонта разреза горы Ладейная (р. Косьва) западного склона Среднего Урала (Гроздилова, Лебедева, 1978). Единичные, близкие по морфологии экземпляры обнаружены в нижнесерпуховском подъярусе Косью-Роговской впадины Тимано-Печорской провинции (Дуркина, 2002).

ОТРЯД ENDOTHYRIDA

СЕМЕЙСТВО JANISCHEWSKINIDAE REITLINGER, 1996

Род Janischewskina Mikhailov, 1935, emend. Mikhailov, 1939

Janischewskina adtarusia Gibshman, Zaytseva et Stepanova, sp. nov.

Табл. І, фиг. 4-6

Janischewskina adtarusia: Гибшман, 2003, табл. III, фиг. 18, 20 (nom. nud.).

Janischewskina orbiculata: Степанова, Кучева, 2009, табл. 8, фиг. 12.

Название вида от г. Таруса, и ad *лат.* – у, при.

Голотип – ПИН РАН, № 5595/1490a, субаксиальное сечение; Подмосковный бассейн, карьер Заборье; нижний карбон, верхнесерпуховский подъярус, верхняя часть протвинского горизонта, сл. 49, шл. 24.

Описание (рис. 2, л). Раковина крупная, субсферической формы, инволютная, с широко округленным периферическим краем и слаболопастным контуром. Пупочные впадины не выражены. Число оборотов 2–2.5; обороты возрастают быстро и относительно равномерно. Камеры, в том числе начальная, крупные, широкие, количество их в последнем обороте не более 5. D н. к. 0.15 мм. Септы короткие, тонкие, интерсептальные пространства закрытые и открытые. Устье в начальных оборотах базальное, в двух–трех камерах последнего оборота – ситовидное, иногда с шовными устьями. Стенка тонкозернистая, толщина ее 0.030–0.040 с отклонениями до 0.055 мм.

Размеры и соотношения:

Экз.№	D (мм)	L (мм)	L : D	N.w.	H 1.w.	h (мм)
ПИН №	1.04	1.07	1.03	2	0.39	0.030
5595/1490a,						
голотип						
МГУ №	1.98	1.59	0.80	2	0.58	0.040
363/06.28Б-2						
МГУ №	1.91	1.89	0.99	2	0.74	0.055
363/06.104A-1						
ИГГ УрО	1.17	1.16	0.99	2	0.46	0.035
№03-61a						
ИГГ УрО	2.04	1.87	0.92	2	0.65	0.040
795/7139						

D – диаметр раковины, D н. к. – диаметр начальной камеры, L – ширина, N. w. – число оборотов, H l. w. – высота последнего оборота, h – толщина стенки.

И з м е н ч и в о с т ь. Проявляется в колебании размеров раковины и толщине стенки.

С р а в н е н и е. От J. orbiculata (Ganelina, 1956), с которым наблюдается сходство в форме раковины, отличается симметричным навиванием оборотов, их равномерным возрастанием и более тонкой стенкой раковины.

Распространение. Нижний карбон, верхневизейский подъярус, веневский горизонт – серпуховский ярус, Подмосковный бассейн; серпуховский ярус, сунтурский и худолазовский горизонты, восточный склон Южного Урала.

Материал. 8 экз. хорошей и удовлетворительной сохранности: 3 экз. — Подмосковный бассейн (карьер Заборье); 3 экз. — Рязанская обл., скважины 06 и 109, верхневизейский подъярус (веневский горизонт) — серпуховский ярус; 2 экз. восточный склон Южного Урала, серпуховский ярус, сунтурский и худолазовский горизонты.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Род Janischewskina возникает в поздневизейское время раннего карбона в период высокого таксономического разнообразия фораминифер отряда Endothyrida (Рейтлингер, 1958, 1964, 1978, 1981; Conil, Lys, 1964; Conil et al., 1979; Гибшман, Алексеев, 2015).

Анализ обширного литературного материала и собственные исследования авторов показывают, что фораминиферы рода Janischewskina широко распространены в карбонатных мелководноморских осадках верхнего визе и серпуховского яруса нижнего карбона многих регионов мира (рис. 3). Наибольшее число местонахождений янишевскин известно в разрезах Восточно-Европейской платформы и Урала, что, возможно, объясняется общей хорошей биостратиграфической изученностью этих территорий.

Проведенные исследования нижнекаменноугольных отложений по р. Мсте – типовой местности распространения голотипов некоторых видов янишевскин – показали широкое развитие этих форм в верхневизейских отложениях (рис. 4). В разрезе по р. Мсте первые Janischewskina sp. встречены в нижней части путлинской свиты михайловского горизонта (рис. 4, разрез В-1, прав. берег р. Мсты, устье р. Варушенки; известняк а₄ по: Михайлов, 1935). В средней части свиты появляются J. isotovae. В ее верхней части янишевскины становятся многочисленными и разнообразными, как и в нижней части ёгольской свиты веневского горизонта, где присутствуют J. minuscularia, J. typica, J. orbiculata, J. rovnensis, J. calceus, а также ряд форм, определенных в открытой номенклатуре (разрез В-1 и разрез В-7, р. Мста у д. Ёгла, известняк а₈). Отдельные экземпляры Janischewskina sp. отмечаются в ровненской свите тарусского горизонта серпуховского яруса (Савицкий и др., 2012) и в верхней части протвинского горизонта в Угловском карьере (Махлина и др., 1993).

Первые Janischewskina отмечаются в алексинском горизонте верхневизейского полъяруса (рис. 5). К верхней части горизонта на южном крыле Московской синеклизы приурочены J. minuscularia (Kabanov et al., 2014). На северо-западном ее крыле на этом уровне фиксируются редкие J. minuscularia и J. orbiculata (Ганелина, 1956). В губашкинском (алексинском) горизонте западного склона Среднего Урала встречены J. ladeinaensis (=J. compressa) (Гроздилова, Лебедева, 1978). В михайловское время разнообразие янишевскин увеличивается. Этот уровень характеризуется появлением J. typica, J. calceus, J. rovnensis и J. isotovae. Отметим, что наибольшее распространение свойственно видам J. typica и J. isotovae. Первый фиксируется в разрезах северо-запада США, Северной Англии и Ирландии, северозапада Испании, юга Франции, Франко-Бельгийского бассейна, Южной Турции, Южного Марокко, Донбасса, Восточно-Европейской платформы, Урала и Южного Китая. Вид J. isotovae встречен на Восточно-Европейской платформе, Урале, в Южной Турции, в Центральной Японии и Южном Китае. Распространение J. calceus и J. rovnensis ограничено Восточно-Европейской платформой, Уралом и Донбассом.

Вид J. gibshmanae описан из Северной Англии и Марокко, а его стратиграфический диапазон охватывает верхнюю часть Бригантия, Арнсбергий и низы башкирского яруса (Cozar et al., 2016). Вид J. adtarusia sp. nov. распространен в южной части Московского бассейна и на восточном склоне Южного Урала, а его стратиграфический диапазон включает верхи визейского и серпуховский ярусы.

Следующий заметный уровень в развитии янишевскин выражен появлением J. delicata. В



Рис. 3. Распространение представителей рода Janischewskina на территории Евразии, Северной Америки и Северной Африки: 1 – Северная Африка, Марокко, бассейн Тиндоуф; 2 – юго-запад Испании, разрез Урракилла Баха, де Сан-Антонио-Ла-Юлиана; За – север Испании, разрез Вегас де Сотрес, 3b – Франция, Центральные Пиренеи; 4 – север Великобритании; 5 – Бельгия, бассейн Кампине и массив де-ла-Весдре; 6 – Венгрия, Сабадбаттиан (Szabadbattyan); 7, 8 – Украина: 7 – Львовско-Волынский бассейн, 8*a*–*c* – Донецкий бассейн: *a* – Новомосковск, *b* – Курахово, *c* – р. Кальмиус; 9–15, 16g – Россия: 9–13 – Восточно-Европейская платформа: 9 – южный склон Воронежской антеклизы, 10а-д – южное крыло Московской синеклизы: а – скв. Малоярославец 8, b – Полотняный завод, с – Новогуровский карьер, d – Гурьевский карьер, e – карьер Заборье, f – скв. 39, 41, 42 на р. Ока, g – скв. 06 и 109 (Рязанская обл.); 11a–c – северо-западное крыло Московской синеклизы: a – Верхнеоятский и Тихвинский районы, b – р. Мста, Боровичский район, (разрезы В1, В7, Р8), с – Дорогобужско-Вяземский район; 12*a*, *b* – Волго-Уральская область: *a* – скв. 1001 Трудолюбовская, западный борт Южно-Татарского свода (Татария), b – скв. 1 Бузулук, Бузулукская впадина, (Самарская обл.); 13a - f - Тимано-Печорская провинция: <math>a - Верхне-Печорская впадина, b - Печоро-Кожвинскиймегавал, *с* – гряда Чернышева, *d* – Косью-Роговская впадина, *e* – Варандей-Адзьвинская зона, *f* – Коротаихинская впадина (мыс Чайка); 14 – Урал: 14*a*–*d* – западный склон: *a* – р. Косьва, разрез Гора Ладейная, р. Чусовая: *b* – разрез Бражка, *c* – разрез Георгиевский, *d* – разрез Мурадымово; 14*e*–*k* – восточный склон: *e* – р. Пышма, *f* – р. Исеть, разрез Брод-Ключики, g – разрез Шартым, h – р. Янгелька, разрез Таштуй, i – разрез Большой Кизил, j – р. Худолаз, разрез Чернышевка, k - разрез Худолаз; 15 - Сихотэ-Алинь; <math>16a - g - Прикаспийская впадина: <math>16a - f - 3ападный Казахстан; 16a, b - северный борт: a - скв. П-3 Павловская, b - скв. 2 Бурлинская; <math>16c, d - восточный борт: c -скв. Г-001, П-3 Кожасай, *d* – скв. Г-40 Жанажол; 16*e*, *f* – юго-восточный борт: *e* – скв. Г-7, Г-22 Тенгиз, *f* – скв. Г-1 Каратон; 16*g* – юго-западный борт, Россия, скв. 200 Николаевская, Астраханский свод; 17 – Турция, гора Аладаг; 18 – Кыргызстан, Срединный Тянь-Шань; 19 – Китай, Тибет; 20*a*, *b* – Южный Китай: *a* – разрез Яшуи, Гуйчжоу, *b* – разрез Бейян, Гуанси; 21*а, б* – Япония: *а* – серия Оми; *b* – серия Хайн (Hina Limestone Group); 22 – Арктическая Канада; 23 – США, Юго-Восточная Аляска; 24 – США, Красные горы.

Московской синеклизе данный вид фиксируется вблизи нижней границы серпуховского яруса, в верхней части веневского горизонта, совместно с конодонтами Lochriea ziegleri (Gibshman et al., 2009; Kabanov et al., 2014). На Южном Урале известен с основания серпуховского яруса (Kulagina et al., 2009; Степанова, Кучева, 2009). В разрезах Южного Китая J. delicata встречена в основании серпуховского яруса, немного выше первого появления конодонтов Lochrea ziegleri (Sheng et al., 2018). В Западной Европе, в Северной Британии, Испании и на юге Франции первые J. delicata фиксируются в верхнем Бригантии (Cozar, Somerville, 2016; Vachard et al., 2016; Cozar et al., 2016).

Таким образом, диапазон стратиграфического распространения рода Janischewskina определяется от верхней части визейского яруса (алексинский горизонт и его аналоги) до верхов серпуховского яруса (рис. 5). Отдельные указания на при-



Рис. 4. Стратиграфическое распространение фораминифер рода Janischewskina в районе г. Боровичи: *a* – разрез В-1, правый берег р. Мсты, устье р. Варушенки; *б* – разрез В-7, р. Мста, у главного порога деревни Ёгла; *в* – схема расположения разрезов. Обозначения: 1 – песок, песчаник; 2 – глина; 3 – переслаивание песчаника и глины; 4 – глина углистая; 5 – глина сапропелевая; 6 – уголь; 7 – известняк; 8 – известняк глинистый; 9 – палеокарст; 10 – следы размыва в кровле пласта; 11 – биотурбация в подошве пласта; 12 – мелкие железистые конкреции; 13 – известковая галька; 14 – Stigmaria горизонтальные (Савицкий и др., 2012, с. 12, рис. 5).

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020



Рис. 5. Стратиграфическое распространение видов рода Janischewskina. Горизонты: $C_1tl - тульский, C_1al - алексин$ $ский, <math>C_1mh -$ михайловский, $C_1vn -$ веневский, $C_1tr -$ тарусский, $C_1st -$ стешевский, $C_1pr -$ протвинский, $C_1zp -$ запалтюбинский; $C_1ksg -$ косогорский, $C_1su -$ староуткинский; $C_1ž -$ жуковский, $C_1ku -$ каменскуральский, $C_1a -$ аверинский, $C_1bg -$ богдановичский, $C_1sn -$ сунтурский, $C_1h -$ худолазовский, $C_1čh -$ чернышевский; $C_2vz -$ вознесенский, $C_2bgd -$ богдановский.

сутствие его представителей в более молодых отложениях (Cozar et al., 2014) требуют уточнения. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в верхнем визе и нижней части серпуховского яруса, где янишевскины представлены большим количеством экземпляров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенная ревизия позволила уточнить видовой состав рода, в который включены следующие виды: J. typica Mikhailov, 1975, J. minuscularia (Ganelina, 1956), J. rovnensis (Ganelina, 1956), J. calceus (Ganelina, 1956), J. orbiculata (Ganelina, 1956), J. delicata (Malakhova, 1956), J. isotovae Lebedeva, 1975, J. ladeinaensis Stepanova et Gibshman, 2017, J. gibshmanae Cozar et Somerville, 2016, J. adtarusia sp. nov.

Представители рода Janischewskina появляются в алексинское время и существуют до конца серпуховского века. Вопрос об их распространении в нижней части башкирского яруса в Марокко (Cozar et al., 2016) и на Аляске (Mamet et al., 1993) представляется дискуссионным.

Для стратиграфии подтверждено значение J. delicata как маркера нижней границы серпуховского яруса. Большой потенциал для корреляции имеет также J. typica, первое появление которого фиксируется в михайловское время. В Западной Европе этот вид является маркером фораминиферовой зоны MFZ 15 (Poty et al., 2006).

Широкие ареалы видов рода Janischewskina являются надежной основой для межрегиональной корреляции.

* * *

Авторы благодарны Т.В. Филимоновой за помощь в изучении голотипов фораминифер из коллекции ГИН РАН, И.С. Барскову за ценные советы по организации структуры статьи. Рецензентам В.С. Вишневской и А.С. Алексееву авторы искренне признательны за внимательное прочтение рукописи и ценные замечания, которые помогли значительно улучшить статью.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ №№ 15-05-00214 и 15-05-06393А, а также в рамках тем № 8-2, № ЦИТИС: АААА-А16-116033010097-5, ГР № АААА-А-17-117121270033-6, № АААА-А18-118052590025-8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айзенвере Д.Е., Астахова Т.В., Берченко О.И. и др. Верхнесерпуховский подъярус Донецкого бассейна (палеонтологическая характеристика). Киев: Наук. думка, 1983. 164 с.

Айзенверг Д.Е., Бражникова П.Е., Потиевская П.Д. Биостратиграфическое расчленение каменноугольных отложений южного склона Воронежского массива (Старобельско-Миллеровская моноклиналь). Киев: Наук. думка, 1968. 151 с.

Ахметшина Л.З., Гибиман Н.Б., Куандыков Б.М. и др. Атлас палеонтологических остатков и микрофаций фаменско-каменноугольных отложений Прикаспийской впадины (Казахстанская часть). Алматы, 2007. 476 с.

Бражникова Н.Е. Фораминиферы // Фауна и флора каменноугольных отложений Галицко-Волынской впадины. Киев: Изд-во АН УССР, 1956. С. 17–71.

Вдовенко М.В. Атлас раннекаменноугольных фораминифер Львовско-Волынского бассейна и Придобруджинского прогиба. Киев: ИГН НАН Украины, 2013. 126 с.

Ганелина Р.А. Фораминиферы визейских отложений северо-западных районов Подмосковной котловины // Микрофауна СССР. Сб. 8. Л., 1956. С. 61–159 (Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. Вып. 98).

Гибиман Н.Б. Характеристика фораминифер стратотипа серпуховского яруса в карьере Заборье (Подмосковье) // Стратигр. Геол. корреляция. 2003. Т. 11. № 3. С. 39–63.

Гибиман Н.Б., Алексеев А.С. Филогения и систематика раннекаменноугольных фораминифер рода Janischewskina Mikhailov, 1935 // Современные проблемы палеонтологии. Матер. LXI сессии Палеонтол. обва при РАН. СПб., 2015. С. 29–31.

Гибиман Н.Б., Алексеев А.С., Шарапов СВ. Стратиграфия серпуховского яруса в разрезе скважины 8 Малоярославец (Калужская область) // Бюлл. РМСК. 2012. Вып. 5. С. 30–40.

Гроздилова Л.П., Лебедева Н.С. Фораминиферы каменноугольных отложений западного склона Урала и Тимана. Атлас наиболее характерных видов. Л., 1960. 264 с. (Тр. ВНИГРИ. Вып. 150).

Гроздилова Л.П., Лебедева Н.С. Палеонтологические описания. Фораминиферы // Опорные разрезы и фауна визейского и намюрского ярусов Среднего и Южного Урала. Л.: Недра, 1978. С. 45–57.

Гроздилова Л.П., Лебедева Н.С., Липина О.А. и др. Foraminifera (Фораминиферы) // Палеонтологический атлас каменноугольных отложений Урала. Л., 1975. С. 27–64 (Тр. ВНИГРИ. Вып. 383).

Дженчураева А.В., Неевин А.В., Максумова Р.А. и др. Атлас фаций и ископаемых остатков палеозоя Срединного Тянь-Шаня. Бишкек: КРСУ, 2013. 404 с.

Дуркина А.В. Фораминиферы нижнекаменноугольных отложений Тимано-Печорской провинции // Микрофауна СССР. Сб. 10. Л., 1959. С. 132–389 (Тр. ВНИГРИ. Вып. 136).

Дуркина А.В. Фораминиферы серпуховского яруса Тимано-Печорской провинции СПб.: ВСЕГЕИ, 2002. 198 с.

Иванова Р.М. К стратиграфии средне- и верхневизейских отложений восточного склона Южного Урала // Сб. по вопр. стратигр. № 15. Свердловск, 1973. С. 18– 86 (Тр. ИГГ УНЦ АН СССР. № 82).

Иванова Р.М. Позднесерпуховские фораминиферы восточного склона Среднего и Южного Урала // Ежегодн. ВПО. Т. 31. Л.: Наука, 1988. С. 5–19.

Малахова Н.П. Фораминиферы известняков р. Шартымки на Южном Урале // Сб. по вопр. стратигр. № 3. Свердловск, 1956. С. 26–71 (Тр. Горно-геол. ин-та УНЦ АН СССР. Вып. 24).

Малахова Н.П. Фораминиферы визейских отложений Среднего Урала // Стратиграфия и фораминиферы нижнего карбона Урала. Свердловск, 1972. С. 36–47 (Тр. ИГГ УНЦ АН СССР. Вып. 101).

Махлина М.Х., Вдовенко М.В., Алексеев А.С. и др. Нижний карбон Московской синеклизы и Воронежской антеклизы. М.: Наука, 1993. 217 с.

Михайлов А.В. Фораминиферы окской свиты Боровичского района // Изв. Ленингр. Геол.-гидро-геодез. треста. 1935. № 2–3(7–8). С. 33–35.

Михайлов А.В. К характеристике родов нижнекаменноугольных фораминифер территории СССР // Нижнекаменноугольные отложения северо-западного крыла Подмосковного бассейна. Л., 1939. С. 47–63 (Сб. Лен. геол. упр. № 3).

Попова З.Г., Рейтлингер Е.А. Foraminifera // Стратиграфия и фауна каменноугольных отложений реки Шартым (Южный Урал) / Ред. Эйнор О.Л. Львов: Вища школа, 1973. С. 48–76.

Раузер-Черноусова Д.М., Беляев Г.М., Рейтлингер Е.А. О фораминиферах каменноугольных отложений Самарской Луки. Л.–М., 1940. 86 с. (Тр. Нефт. геол.-развед. ин-та. Нов. сер. Вып. 7). Раузер-Черноусова Д.М., Бенш Ф.Р., Вдовенко М.В. и др. Справочник по систематике фораминифер палеозоя (эндотироиды, фузулиниды). М.: Наука, 1996. 207 с.

Раузер-Черноусова Д.М., Герке А.А. Терминологический справочник по стенкам раковин фораминифер. М.: Наука, 1971. 192 с.

Раузер-Черноусова Д.М., Фурсенко А.В. Определитель фораминифер нефтеносных районов СССР. Л.–М., 1937. 320 с.

Рейтлингер Е.А. К вопросу систематики и филогении надсемейства Endothyridae // Вопр. микропалеонтол. 1958. Вып 2. С. 53–73.

Рейтлингер Е.А. О состоянии изученности отряда Endothyrida // Вопр. микропалеонтол. 1964. Вып. 8. С. 30–52.

Рейтлингер Е.А. К вопросу о систематике позднепалеозойских фораминифер // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1978. Вып. 5. С. 158.

Рейтлингер Е.А. К систематике эндотироидей // Вопр. микропалеонтол. 1981. Вып. 24. С. 43–59.

Савицкий Ю.В., Коссовая О.Л., Евдокимова И.О., Вевель Я.А. Опорный разрез нижнего карбона р. Мсты. Путеводитель экскурсии III Всеросс. совещ.: "Верхний палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео и биособытия". СПб., 2012. 55 с.

Соснина М.И., Никитина А.П. Каменноугольные фораминиферы Приморья // Стратиграфия и палеонтология карбона. Л.: Недра, 1976. С. 16–69 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 249).

Степанов Д.Л., Султанаев А.А., Гроздилова Л.П. и др. Новое о среднем карбоне юго-западного Пай-Хоя // Вестн. ЛГУ. 1977. № 4. С. 25–32.

Степанова Т.И., Гибиман Н.Б. Новое название для вида Janischewskina compressa Grozdilova et Lebedeva, 1978 (Foraminifera) // Палеонтол. журн. 2017. № 5. С. 114.

Степанова Т.И., Кучева Н.А. Палеонтологическое обоснование горизонтов серпуховского яруса Восточно-Уральского субрегиона в стратотипе по реке Худолаз // Типовые разрезы карбона России и потенциальные глобальные стратотипы. Матер. Междунар. полевого совещания. Уфа, 2009. С. 97–128.

Bensaid M., Termier H., Termier G., Vachard D. Le Carbonifere (Visean supèrieur-Bachkirien) entre Bou Chber et Ich ou Mellal (Maroc central) // Ann. Soc. Géol. Nord. 1979. V. 98. P. 189–204.

Brenckle P.L., Milkina N.V. Foraminiferal timing of carbonate deposition on the late Devonian (Famennian) – middle Pennsylvanian (Bashkirian) Tengiz platform, Kazakhstan // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 2003. V. 108. № 2. P. 131–158. *Conil R., Groessens E., Laloux M. et al.* Carboniferous guide Foraminifera, Corals and Conodonts in the Franco-Belgian and Camping Basins: their potential for widespread correlation // Intercontinental correlation and division of the Carboniferous System / Eds. Brenckle P.L., Manger W.L. Frankfurt a. M., 1991. P. 15–30 (Cour. Forschungsinst. Senckenb. V. 130).

Conil R., Longerstaey P.J., Ramsbottom W.H.C. Materiaux pour l'Etude Micropaléontologique on Dinantien de Grande-Bretagne // Mem. Inst. Géol. Louvain. 1979. T. 30. 186 p.

Conil R., Lys M. Materiaux pour l'Etude Micropaléontologique du Dinantien de la Belgique et de la France (Avesnois), Algues et Foraminifers // Mem. Inst. Géol. Louvain. 1964. T. 23. 279 p. *Cozar P.* Endothyracea y Tournayellacea (foraminiferos) del Mississippien del area del Guadiato (Córdoba, España) // Rev. Esp. Micropaleontol. 2000. V. 32. № 3. P. 319–339. *Cozar P.* Foraminiferal fauna and zonation from the Lower Carboniferous of the Guadiato area (SW Spain): comparison with European and North African foraminiferal zonal schemes and their paleobiogeographical implications // Permo-Carboniferous platforms and reefs / Eds. Ahr W.M.,

Harris P.M., Morgan W.A., Somerville I.D. Tulsa, 2003. P. 155–169 (SEMP Spec. Publ. 78 and AAPG Mem. 83).

Cozar P., Medina-Varea P., Somerville I. D. et al. Foraminifers and Conodonts from the late Visean to early Bashkirian succession in the Saharan Tindouf Basin (southern Morocco): biostratigraphic refinements and implications for correlations in the western Palaeotethys // Geol. J. 2014. V. 49. N° 3. P. 271–302.

https://doi.org/10.1002/gi.2519

Cozar P., Said I., Somerville I.D. et al. Potential foraminiferal markers for the Visean–Serpukhovian–Bashkirian boundaries – a case-study from Central Morocco // J. Paleontol. 2011. V. 85. № 6. P. 1105–1127.

Cozar P., Somerville H.E.A., Somerville I.D. Foraminifera, calcareous algae and rugose corals in Brigantian (late Visean) limestones in NE Ireland // Proc. Yorksh. Geol. Soc. 2005. V. 55. P. 287–300.

Cozar P., Somerville I.D. New algal and foraminiferal assemblages and evidence for recognition of the Asbian–Brigantian boundary in northern England // Proc. Yorksh. Geol. Soc. 2004. V. 55. P. 43–65.

Cozar P., Somerville I.D. Stratigraphy of upper Visean carbonate platform rocks in the Carlow area, southeast Ireland // Geol. J. 2005. V. 40. P. 35–64.

Cozar P., Somerville I.D. Significance of the Bradyinidae and Parajanischewskina n. gen. for biostratigraphic correlations of the late Visean (Mississippian) in Western Paleotethyan basins // J. Foramin. Res. 2006. V. 36. № 3. P. 262–272.

Cozar P., Somerville I.D. Problems correlating the late Brigantian–Arnsbergian Western European substages within northern England // Geol. J. 2016. V. 51. P. 817–840. https://doi.org/10.1002/gj.2700

Cozar P., Somerville I.D., Sanz-Lopez J., Blanco-Ferrera S. Foraminiferal Biostratigraphy across Visean-Serpukhovian boundary in the Vegas de Sotres section (Cantabrian Mountains, Spain) // J. Foramin. Res. 2016. V. 46. № 2. P. 171–192.

Gibshman N.B., Kabanov P.B., Alekseev A.S. et al. Novogurovsky Quarry. Upper Visean and Serpukhovian // Type and reference Carboniferous sections in the south part of the Moscow Basin. M.: PIN RAS, 2009. P. 13–44.

Groves J.R., Wang Y., Qi Y. et al. Foraminiferal Biostratigraphy of the Visean–Serpukhovian (Mississippian) Boundary interval at slope and platform sections in Southern Guizhou (South China) // J. Paleontol. 2012. V. 86. № 5. P. 753–774.

Hance L., Hour H., Vachard D. Upper Famennian to Visean foraminifers and same carbonate Microproblematica from South China: Hunan, Guangxi and Huizhou. Beijing: Geol. Publ. House, 2011. 359 p.

Kabanov P.A., Alekseev A.S., Gibshman N.B. et al. The upper Viséan–Serpukhovian in the type area for the Serpukhovian Stage (Moscow Basin, Russia). Part 1. Sequences, disconformities, and biostratigraphic summary // Geol. J. 2016. V. 51. P. 163–194.

https://doi.org/10.1002/gj.2612

Kulagina E., Nikolaeva S., Pazukhin V., Kochetova N. Biostratigraphy and lithostratigraphy of the Mid-Carboniferous boundary beds in the Muradymovo section (South Urals, Russia) // Geol. Mag. 2014. V. 151. № 2. P. 269–298.

Kulagina E.I., Pazukhin V.N., Nikolaeva S.V. et al. Serpukhovian and Bashkirian bioherm facies of the Kizil Formation in the Southern Urals // Carboniferous Type Sections in Russia and Potential Global Stratotypes. Proc. of the Int. Field Meeting "The historical type sections, proposed and potentional GSSP of the Carboniferous in Russia". Southern Urals Session (Ufa-Sibai, 13–18 August, 2009). Ufa: DesignPolygraphService Ltd., 2009. P. 78–96.

Laloux M. Foraminiferes du Viseen supèrieur et du Namurien du Basin Franco-Belge // Bull. Soc. Belge Géol. 1987. V. 95. № 3. P. 205–220.

Liszak J.L., Ross C.A. Foraminifera and associated faunas, Lower Carboniferous – Lower Permian Chilliwack Group, Black Mountain, Northwest Washington // Late Paleozoic Foraminifera: Their Biostratigraphy, Evolution and Paleoecology and the Mid-Carboniferous Boundary / Eds. Ross C.A., Ross J.R.P., Brenckle, P.L. Washington, 1997. P. 89–93 (Cushman Foundation for Foraminiferal Res. Spec. Publ. № 36).

Loeblich A.R.J., Tappan H. Foraminiferal Genera and Their Classification. N.Y.: Van Nostrand Reinhold Co, 1987. V. 1. 970 p. V. 2. 212 p.

Mamet B.L., Pinard S., Armstrong A.K. Micropaleontological Zonation (Foraminiferas, Algae) and Stratigraphy Carboniferous Peratrovich Formation, Southeastern Alaska // U.S. Geol. Surv. Bull. Washington, 1993. № 2031. 32 p.

Mizuno Y., Ueno K. Conodont and foraminiferal faunal changes across the Mid-Carboniferous boundary in the Hina Limestone Group, Southwest Japan // Proc. XIII Intern. Congr. on the Carboniferous and Permian. Warszawa, 1997. T. 157. Pt 3. P. 189–200 (Prace Panstw. Inst. Geol. V. 47).

Okuyucu C., Vachard D. Late Visean foraminifers and algae from the Cataloturan Nappe, Aladag Mountains, eastern Taurides, Southern Turkey // Geobios. 2006. V. 39. P. 535– 554.

Perret M.F. Foraminiferes du Viseen et du Namurien des Pyrenees Centrales // Bull. Soc. Hist. Natur. Toulouse. 1973. T. 109. Fasc. 3–4. P. 291–333.

Pille L., Vachard D., Argyriadis I., Aretz M. Revision of the late Visean-Serpukhovian (Mississippian) calcareous algae, foraminifers and microproblematica from Balia-Maden (NW Turkey) // Geobios. 2010. V. 43. P. 532–546.

Pinard S., Mamet B. Taxonomie des petits Foraminiferes du Carbonifere supèrieur-Permien inferieur du bassin de Sverdrup, Arctique canadien // Palaeontogr. Canadiana. 1998. N° 15. 166 p.

Poty E., Devuyst F.X., Hance L. Upper Devonian and Mississippian foraminiferal and rugose coral zonations of Belgium and Northern France: a tool for Eurasian correlations // Geol. Mag. 2006. V. 143. P. 829–857.

Shen Y., Wang X.-L. Foraminiferal biostratigraphy of the Bei'an Formation (Visean–Serpukhovian) in the Pengchong area of Liuzhou, Guangxi, South China // Alcheringa. 2015. V. 39. P. 559–572.

Sheng Q., Wang X., Brenckle P., Huber B.T. Serpukhovian (Mississippian) foraminiferal zones from the Fenghuangshan section, Anhui Province, South China: implications for biostratigraphic correlations // Geol. J. 2018. V. 53. P. 45–57.

https://doi.org/10.1002/gj.2519

Sido M. Lower Carboniferous foraminifera from bituminous limestones recovered by an ore exploratory pit near Szabadbattyan, Western Hungary // Bull. Hung. Geol. Soc. 1978. T. 108. № 2. P. 172–198.

Somerville I.D. Biostratigraphic zonation and correlation of Mississippian rocks in Western Europe: some case studies in the late Visean/Serpokhovian // Geol. J. 2008. V. 43. P. 209–240.

https://doi.org/10.1002/gj.1097

Somerville I.D., Cozar P., Said I. et al. Paleobiogeographical constraints on the distribution of foraminifers and rugose corals in the Carboniferous Tindouf Basin, South Morocco // J. Paleogeogr. 2013. V. 2. N_{2} 1. P. 1–18.

https://doi.org/10.3724/SP.J.1261.2013.00014

Ueno K., Nakazawa T. Carboniferous foraminifers from the lowermost part of the Omi Limestone Group, Niigata Prefecture, Central Japan // Sci. Rep. Inst. Geosci. Univ. Tsukuba. Sect. B. 1993. V. 14. P. 1–51.

Vachard D., Cozar P., Aretz M., Izart A. Late Visean-Serpukhovian foraminifers in the Montagne Noire (France): Biostratigraphic revision and correlation with Russian substages // Geobios. 2016. V. 49. P. 469–498.

Vdovenko M.V. Atlas of Foraminifera from the Upper Visean and Lower Serpukhovian (Lower Carboniferous) of the Donets Basin (Ukraine) // Abh. Ber. Naturk. 2000. V. 23. P. 93–178.

Wang K. Carboniferous and Permian foraminifera of Xizang // Palaeontology of Xizang. The series of the Scientific Expedition to the Qinghsi-Xizang Plateau. Book IV. Beijing: Sci. press, 1982. P. 1–33.

Foraminifers of the Genus *Janischewskina* Mikhailov from the Upper Visean-Serpukhovian (Lower Carboniferous) of Eurasia

N. B. Gibshman, Ya. A. Vevel, E. L. Zaytseva, T. I. Stepanova

A revision of the foraminifera of the genus *Janischewskina* of the family Janischewskinidae Reitlinger, 1996, widespread in Eurasia and playing an important role in the stratigraphy of the Upper Visean-Serpukhovian interval of the Lower Carboniferous is carried out. Morphological characteristics of the genus and species have been specified and supplemented, the details of the structure of the interseptal space and suture apertures have been specified, the stratigraphic and geographic distribution of species has been considered. A new species of foraminifera *J. adtarusia* Gibshman, Zaytseva et Stepanova, sp. nov. is described.

Keywords: Foraminifera, Janischewskinidae, Upper Visean, Serpukhovian, Lower Carboniferous

УДК 564.82(551.736.1)

НОВЫЙ ВИД РОДА VERCHOJANIA ABRAMOV (BRACHIOPODA, PRODUCTIDA) ИЗ ВЕРХНЕГО КАРБОНА СЕВЕРНОГО ВЕРХОЯНЬЯ

© 2020 г. В. И. Макошин*

Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, Россия *e-mail: makoshin_89@mail.ru Поступила в редакцию 15.04.2019 г. После доработки 29.04.2019 г. Принята к публикации 29.04.2019 г.

Проведена ревизия и уточнен диагноз рода Verchojania Abramov, 1970. Обоснованы основные отличия верхояний от морфологически близкого рода Jakutoproductus Kaschirzew, 1959. Описан новый вид Verchojania abramovi sp. nov. из зоны Jakutoproductus protoverkhoyanicus кыгылтасского горизонта верхнего карбона низовьев р. Лены.

Ключевые слова: Verchojania, брахиоподы, каменноугольная система, кыгылтасский горизонт, кубалахская свита, Верхоянье

DOI: 10.31857/S0031031X20020087

Род продуктид Verchojania является хорошо узнаваемым и широко распространенным в верхнепалеозойских отложениях Северо-Востока Азии. Его представители индексируют зоны (лоны) верхнего палеозоя Северо-Востока России: Verchojania cheraskovi в Верхоянье (Клец, 2005; Решения..., 2009); Verchojania centispinus–Verkhotomia lata, V. taimyrensis, V. magiveemsis, V. immemoratus–V. tumidus, V. monstrosus, V. mirandus, V. expositus в Колымо-Омолонском регионе (Ганелин, 1984, 1991; Ganelin, Tschernjak, 1996; Ганелин и др., 2001).

Первоначально Б.С. Абрамов (1970) в составе рода Verchojania рассматривал виды V. cheraskovi (Kaschirzew, 1959) (типовой) и V. taimyrensis (Ustritsky, 1963), ранее относившиеся к роду Jakutoproductus. По мнению Абрамова, основными отличительными признаками нового рода являлись тонкоструйчатая скульптура и ясно выраженная коленчатость створок.

В 1983 г. Б.С. Абрамов и А.Д. Григорьева описали два новых вида рода Verchojania и уточнили его диагноз. В родовую характеристику были введены следующие признаки: ряды игл на округлых основаниях по переднему и боковым краям брюшной створки и в области ушек, резкие концентрические морщины (пережимы) в передней части. Внутри брюшной створки крупные вееровидные, грубо радиально исчерченные отпечатки дидукторов примыкают с боков к узким ланцетовидным отпечаткам аддукторов. Ушки ограничивают хорошо выраженные кардинальные валики. Внутри спинной створки развит маленький сидячий двулопастной кардинальный отросток, опирающийся на утолщенное основание септы. Септа тонкая, протягивается от 1/2 до 2/3 длины дорсального диска. Имеются брахиальные петли, кардинальный и маргинальный валики. Отпечатки аддукторов каплевидные (Абрамов, Григорьева, 1983, с. 68). Позднее В.Г. Ганелин (Ганелин и др., 2001; Ganelin, Biakov, 2006) выявил очень важный отличительный признак рода Verchojania, заключающийся в наличии хорошо выраженных дорсальных игл.

Ранее к роду Verchojania относили 22 вида из среднего и верхнего карбона Верхоянья, Забайкалья и Таймыра (Каширцев, 1959а, б; Устрицкий, Черняк, 1963; Котляр, Попеко, 1967; Абрамов, Григорьева, 1983; Ганелин, 1991; Клец, 2005), среднего карбона – нижней перми Колымо-Омолонского региона (Заводовский, 1970; Ганелин, 1991; Ganelin, Tschernjak, 1996) и нижней перми Аргентины (Taboada, 2008; Taboada, Pagani, 2010).

Вид V. cheraskovi (табл. III, фиг. 1–7; см. вклейку) характеризуется небольшими размерами, выпуклой брюшной створкой, тонкими правильными концентрическими морщинами, многочисленными пустулами, широким и неглубоким синусом, начинающимся в средней части брюшной створки, наличием в передней части брюшной створки, наличием в передней части брюшной створки 3–4 рядов прямых игл с кольцевыми валиками в основании, слабовыпуклой макушкой, слегка заходящей за замочный край, и маленькими ушками. Вид V. taimyrensis отличается более крупными размерами, слабым синусом и концентрическими морщинами, а также наличи-

ем коленчатого перегиба брюшной створки. V. maslennikovi (Kotliar, 1967) характеризуется наличием пустул, переходящих в передней части раковины в грубые прерывистые ребра. V. mednikovi (Zavodowsky, 1970) отличается умеренно выпуклой. сильно коленчато-изогнутой брюшной створкой, наличием в передней части брюшной створки 5-6 рядов прямых игл с кольцевыми валиками в основании. V. morosovi (Zavodowsky, 1970) характеризуется небольшими по размеру и вытянутыми в ширину раковинами, длинным шлейфом, наличием в передней части брюшной створки трех рядов прямых игл с кольцевыми валиками в основании. V. omolonensis (Zavodowsky, 1970) отличается сильновыпуклой брюшной створкой со слабо выраженной макушкой, необособленными маленькими ушками, широким неглубоким синусом, скульптурой, состоящей из многочисленных пустул, и слабо извилистыми концентрическими морщинами. V. parenensis (Zavodowsky, 1970) характеризуется грубой скульптурой и крупными размерами. V. ursovi Abramov et Grigorjeva, 1983 отличается округло-квадратным очертанием раковины, наличием пучка игл на окончании ушек и нескольких рядов игл вдоль замочного края. Основными отличительными признаками вида V. kaschirzevi Abramov et Grigorjeva, 1983 являются относительно небольшие размеры и резкоколенчатая форма раковины с уплощенным висцеральным диском. V. afanasjevi (Ganelin, 1991) характеризуется вытянутостью раковины в длину и реликтами радиальной скульптуры. Отличительными особенностями V. centispinus (Ganelin, 1991) являются наличие в передней части брюшной створки густо расположенных прямых игл с кольцевыми валиками, образующих пояс, слабо заметные концентрические морщины и хорошо развитый синус. V. expositus (Ganelin, 1991) характеризуется умеренно выпуклой брюшной створкой, развитым синусом и наличием в передней части брюшной створки нескольких рядов прямых игл с кольцевыми валиками в основании. V. immemoratus (Ganelin, 1991) отличается выпуклой брюшной створкой и отсутствием синуса. V. irreprensis (Ganelin, 1991) характеризуется прямыми иглами без кольцевых валиков в передней части брюшной створки. Для V. magiveemsis (Ganelin, 1991) отличительными признаками являются равномерно изогнутая брюшная створка и расположенные в шахматном порядке прямые иглы с кольцевыми валиками в основании. Для V. mirandus (Ganelin, 1991) характерны слаборазвитые тонкие концентрические морщины и наличие в передней части брюшной створки нескольких не всегда выдержанных рядов прямых игл с кольцевыми валиками в основании. V. monstrosus (Ganelin, 1991) отличается крупными размерами, сильновыпуклой брюшной створкой, наличием крупных прямых игл с кольцевыми валиками в

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020

основании. V. parvulus (Ganelin, 1991) характеризуется небольшими размерами, слабо развитым или отсутствующим синусом, тонкими пустулами. V. tumidus (Ganelin, 1991) отличается сильновыпуклой брюшной створкой, редкими мелкими пустулами, наличием в передней части брюшной створки одного ряда крупных прямых игл с кольцевыми валиками в основании. Для V. archboldi Taboada, 2008 характерны сильновыпуклая брюшная створка, широкий неглубокий синус, тонкие концентрические морщины и пустулы. V. inacayali Taboada, 2008 отличается большим количеством пустул, выпуклой брюшной створкой, широким неглубоким синусом, коротким шлейфом. V. sabattiniae (Taboada et Pagani, 2010) характеризуется вытянутой в ширину раковиной, прерывистыми концентрическими морщинами, слаборазвитым синусом.

Из приведенных выше видовых характеристик можно заключить, что род Verchojania отличается от близкого рода Jakutoproductus наличием более правильных тонких концентрических морщин, коленчатой изогнутостью створок, большим количеством игл на брюшной створке, присутствием дорсальных игл, большей выпуклостью брюшной створки, более длинным шлейфом, наличием в передней части брюшной створки нескольких рядов прямых игл с кольцевыми валиками в основании.

В 2010 г. автор совместно с Р.В. Кутыгиным и Л.Г. Перегоедовым проводил послойное изучение Кубалахского разреза (низовье р. Лены). В результате этих работ были найдены интересные формы рода Verchojania с синусом, оканчивающимся язычком на переднем крае. Присутствие язычка в области синуса позволяет расширить диагностические признаки рода Verchojania. На данный момент наличие язычка у родственного для Verchojania рода Jakutoproductus было известно только у вида J. terechovi Zavodowsky, 1970, являющегося видом-индексом одноименной зоны и лоны в нижней части нижнепермских отложений Верхоянья и Колымо-Омолонского региона (Ганелин, 1984; Ганелин и др., 2001; Макошин, Кутыгин, в печати).

Новый вид V. abramovi sp. nov. (табл. III, фиг. 8–20) был обнаружен в нижнекубалахской подсвите, вскрывающейся на правом берегу р. Лены ниже устья р. Кубалах (рис. 1). Разрез рассмотрен в отдельной статье (Макошин, Кутыгин, в печати, рис. 8). Совместно с V. abramovi sp. nov. определены брахиоподы V. cf. monstrosus, J. protoverkhoyanicus Kaschirzew, 1959, Cancrinella? alazeica Zavodowsky, 1968, Rhynoleichus sp. Данный интервал относится к зоне J. protoverkhoyanicus верхнего карбона (Решения..., 2009; Makoshin et al., 2015; Кутыгин и др., 2018). Выше по разрезу, в верхнекубалахской подсвите, уста-



Рис. 1. Местонахождения изученных брахиопод видов Verchojania abramovi sp. nov. и V. cheraskovi (Kaschirzew) в Северном и Западном Верхоянье. Обозначения: 1 – низовье р. Лены (Кубалахский разрез), 2 – верховья р. Барайы, р. Сетландя.

новлен комплекс брахиопод зоны J. verkhoyanicus (Макошин, Кутыгин, 2014), являющейся нижним биостратоном пермской системы (Klets et al., 2006; Макошин, Кутыгин, в печати).

Все описанные экземпляры хранятся в ИГАБМ СО РАН в колл. № 202.

Выражаю искреннюю благодарность Г.А. Афанасьевой, В.Г. Ганелину, А.А. Мадисон, И.Н. Мананкову за ценные замечания и Р.В. Кутыгину и Л.Г. Перегоедову за участие в полевых исследованиях. Работа выполнена по госзаданию ИГАБМ СО РАН, проект № 0381-2016-0002 и при поддержке РФФИ, грант № 18-05-00191.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД PRODUCTIDA

ПОДОТРЯД PRODUCTIDINA

НАДСЕМЕЙСТВО PRODUCTOIDEA GRAY, 1840

СЕМЕЙСТВО PRODUTELLIDAE SCHUCHERT, 1929

ПОДСЕМЕЙСТВО PLICATIFERINAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Триба Levipustulini Lazarev, 1985

Род Verchojania Abramov, 1970

Verchojania abramovi Makoshin, sp. nov.

Табл. III, фиг. 8–20

Название вида в честь геолога и палеонтолога Б.С. Абрамова.

Голотип — ИГАБМ СО РАН, № 202/155-5, ядро брюшной створки; Северное Верхоянье, низовья р. Лены (Кубалахский разрез); верхний карбон, зона J. protoverkhoyanicus, кубалахская свита, нижняя подсвита.

Описание. Раковины мелких размеров, прямоугольно-овального очертания. Размеры раковин ($L \times W$, где L – длина раковины, W – ширина раковины) от 11 × 18 до 15 × 24 мм, наибольшая ширина приурочена к средней части створки. Брюшная створка слабовыпуклая (CL/L от 1.07 до 1.09, среднее 1.08, где CL – длина раковины по изгибу), наибольшая выпуклость приурочена к средней части створки. Длина брюшной створки по изгибу от 12 до 16 мм. Синус очень слабо развит, неглубокий, средней ширины, реже узкий и наиболее заметен в средней и передней части брюшной створки. У самого переднего края синус выполаживается. У экз. №№ 202/155-5 и 202/155-3 (ядро брюшной створки и отпечаток брюшной створки) синус оканчивается широким и коротким язычком. Скульптура брюшной створки представлена правильными концентрическими морщинами и немногочисленными пустулами, расположенными в шахматном порядке. Вдоль замочного края 2-4 основания лежачих игл, в основании ушка наблюдается только одно. Макушка слабовыпуклая, слегка заходящая за замочный край, слабообособленная, по величине макушечного угла широкая. Ушки маленькие, треугольные, с тупым кардинальным углом.

Внутри спинной створки наблюдаются брахиальные петли (рис. 2). Имеются ланцетовидные отпечатки аддукторов, длиной 1/2 длины спинного диска. Септа очень тонкая, протягивается от замочного края на 3/4 длины спинного диска. Вся поверхность покрыта округлыми, мелкими сосочками, слабо продолговатыми у переднего края.



Рис. 2. Брахиальные петли (указаны стрелками) внутри спинных створок Verchojania abramovi sp. nov.: *а* – экз. ИГАБМ, № 202/153-7; δ – экз. ИГАБМ, № 202/153-13; низовье р. Лены; верхний карбон, зона J. protoverkhoyanicus. Размерная шкала 1 мм.

С р а в н е н и е. От близкого вида V. cheraskovi отличается слабее развитым синусом, оканчивающимся широким и коротким язычком, и менее выпуклой брюшной створкой.

Распространение. Верхний карбон Северного Верхоянья.

Материал. 22 экз.: 13 брюшных створок, 3 ядра брюшной створки, 4 отпечатка брюшной створки и 2 спинные створки с внутренним строением из низовьев р. Лены (Кубалахский разрез), верхний карбон, нижнекубалахская подсвита, сл. 7 (обр. 10p/3-7(240), 10p/3-7(235), 10p/3-7(230)).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Б.С. Биостратиграфия каменноугольных отложений Сетте-Дабана. М.: Наука, 1970. 178 с.

Абрамов Б.С., Григорьева А.Д. Биостратиграфия и брахиоподы среднего и верхнего карбона Верхоянья. М.: Наука, 1983. 168 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 200).

Ганелин В.Г. Таймыро-Колымская подобласть // Основные черты стратиграфии пермской системы СССР. Л.: Недра, 1984. С. 111–123 (Тр. ВСЕГЕИ. Т. 286).

Ганелин В.Г. Род Jakutoproductus Kaschirzev (брахиоподы) на Северо-Востоке СССР // Ежегодн. Всесоюзн. палеонтол. об-ва. 1991. Т. 34. С. 41–62.

Ганелин В.Г., Бяков А.С., Караваева Н.И. Некоторые вопросы теории стратиграфии и стратиграфическая шкала перми Северо-Востока Азии // Пути детализации стратиграфических схем и палеогеографических реконструкций. М.: ГЕОС, 2001. С. 194–209.

Заводовский В.М. Краткий очерк стратиграфии пермских отложений Северо-Востока СССР // Полевой атлас пермской фауны и флоры Северо-Востока СССР. Магадан: Магаданск. Книжн. изд-во, 1970. С. 5–21.

Каширцев А.С. Новый род брахиопод Jakutoproductus из нижнепермских отложений Восточной Сибири // Матер. к "Основам палеонтологии". Вып. 3. М.: Изд-во АН СССР, 1959а. С. 28–31.

Каширцев А.С. Полевой атлас фауны пермских отложений Северо-Востока СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1959б. 174 с.

Клец А.Г. Верхний палеозой окраинных морей Ангариды. Новосибирск: Акад. изд-во "ГЕО", 2005. 241 с.

Котляр Г.В., Попеко Л.И. Биостратиграфия, мшанки и брахиоподы верхнего палеозоя Забайкалья // Зап. Забайк. филиала Геогр. об-ва СССР. 1967. Вып. 28. С. 1–324.

Кутыгин Р.В., Макошин В.И., Будников И.В., Перегоедов Л.Г. Биостратиграфия ассельско-сакмарских отложений верховьев р. Соболох-Маян Орулганского хребта // Отечеств. геол. 2018. № 5. С. 74–80.

Макошин В.И., Кутыеин Р.В. Биостратиграфия и брахиоподы ассельско-сакмарских отложений Кубалахского разреза (низовье р. Лена) // Отечеств. геол. 2014. № 4. С. 17–21.

Макошин В.И., Кутыгин Р.В. Зональная шкала ассельско-сакмарских отложений Верхоянья по брахиоподам // Стратигр. Геол. корреляция. 2020. В печати.

Решения Третьего межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и мезозою Северо-Востока России (Санкт-Петербург, 2002). СПб.: ВСЕГЕИ, 2009. 268 с.

Устрицкий В.И., Черняк Г.Е. Биостратиграфия и брахиоподы верхнего палеозоя Таймыра. Л.: Гостоптехиздат, 1963. 235 с.

Ganelin V.G., Biakov A.S. The Permian biostratigraphy of the Kolyma–Omolon region, Northeast Asia // J. Asian Earth Sci. 2006. V. 26. № 3–4. P. 225–234.

Ganelin V.G., Tschernjak G.E. Marine basins of Northeast Asia // The Carboniferous of the World. V. 3. Inst. Tecnol. GeoMin. España, 1996. P. 207–234.

Klets A.G., Budnikov I.V., Kutygin R.V. et al. The Permian of the Verkhoyansk-Okhotsk region, NE Russia // J. Asian Earth Sci. 2006. V. 26. № 3–4. P. 258–268.

Makoshin V.I., Kutygin R.V., Peregoedov L.G. Biostratigraphy and brachiopods of the Carboniferous-Permian boundary deposits of the Kubalakh section (lower reaches of the Lena River) // 18th Intern. Congr. on the Carboniferous and Permian. Kazan, Russia. Kazan: Kazan Univ. Press, 2015. P. 115.

Taboada A.C. First record of the Late Paleozoic brachiopod Verchojania in Patagonia, Argentina // Proc. Roy. Soc. Victoria. 2008. V. 120. № 1. P. 305–319.

Taboada A.C., Pagani M.A. The coupled occurrence of Cimmeriella–Jakutoproductus (Brachiopoda: Productidina) in Patagonia: implications for Early Permian high

to middle paleolatitudinal correlations and paleoclimatic reconstruction // Geol. Acta. 2010. V. 8. \mathbb{N} 4. P. 513–534.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1–7. Verchojania cheraskovi (Kaschirzew, 1959): 1–5 – брюшные створки снаружи: 1 – экз. ИГАБМ, № 202/148-12; 2 – экз. ИГАБМ, № 202/148-13; 3 – экз. ИГАБМ, № 202/148-19; 4 – экз. ИГАБМ, № 202/148-36; Северное Верхоянье, низовье р. Лены (Кубалахский разрез); средний–верхний карбон, слои с V. cheraskovi, тугасирская свита, сл. 18, обр. 10р/3-18(880 A); 5 – экз. ИГАБМ, № 202/149-10; там же, обр. 10р/3-18(880); 6 – экз. ИГАБМ, № 202/286-4, ядро брюшной створки; 7 – экз. ИГАБМ, № 202/286-6, отпечаток спинной створки; Западное Верхоянье, верховья р. Барайы, р. Сетландя; верхний карбон, кыгылтасская свита, сл. 46, обр. 1и/98(13)-46(1356). Фиг. 8–20. Verchojania abramovi sp. nov.: 8, 9, 12, 15 – брюшные створки снаружи: 8 – экз. ИГАБМ, № 202/153-3; 9 – экз. ИГАБМ, № 202/153-4; 12 – экз. ИГАБМ, № 202/153-8; 15 – экз. ИГАБМ, № 202/153-15; 10 – экз. ИГАБМ, № 202/153-5, ядро брюшной створки; 11 – экз. ИГАБМ, № 202/153-7, внутреннее строение спинной створки; 13 – экз. ИГАБМ, № 202/153-11, отпечаток брюшной створки; 14 – экз. ИГАБМ, № 202/153-13, внутреннее строение спинной створки; Северное Верхоянье, низовье р. Лены (Кубалахский разрез); верхний карбон, зона J. protoverkhoyanicus, нижнекубалахская подсвита, сл. 7, обр. 10р/3-7(240); 16–18 – брюшные створки снаружи: 16 – экз. ИГАБМ, № 202/154-1; 17 – экз. ИГАБМ, № 202/154-2; там же, обр. 10р/3-7(235); 18 – экз. ИГАБМ, № 202/155-1; 19 – экз. ИГАБМ, № 202/155-3, отпечаток брюшной створки; 20 – голотип ИГАБМ, № 202/155-5, ядро брюшной створки; там же, обр. 10р/3-7(230).

New Species of the Genus *Verchojania* Abramov (Brachiopoda, Productida) from the Upper Carboniferous of the Northern Verkhoyansk Region

V. I. Makoshin

A revision was conducted and the diagnosis of the genus *Verchojania* Abramov, 1970 was clarified. The main differences between the *Verchojania* and morphologically close genus *Jakutoproductus* Kaschirzew, 1959 are substantiated. A new species of *Verchojania abramovi* sp. nov. is described from the *Jakutoproductus protoverk-hoyanicus* zone of the Kygyltasian Horizon of the Upper Carboniferous of the lower reaches of the Lena River.

Keywords: Verchojania, Brachiopoda, Carboniferous, Kygyltasian Horizon, Kubalakh Formation, Verkhoyansk Region

УДК 565.33:551.733(571.5)

НОВЫЙ МАТЕРИАЛ ПО ОРДОВИКСКИМ ОСТРАКОДАМ СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

© 2020 г. Л. М. Мельникова*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия *e-mail: lmelnik@paleo.ru Поступила в редакцию 13.06.2019 г. После доработки 21.06.2019 г. Принята к публикации 21.06.2019 г.

В статье описано 12 новых видов ордовикских остракод из разрезов на р.р. Мойеро, Ангара и Н. Чунку. Они принадлежат шести известным родам – Laccochilina, Kiesowia, Disulcina, Foramenella, Hallatina, Pseudulrichia – и четырем новым родам – Direigina, Korolyukina, Angarallina, Tesakovites. Пересмотрена таксономическая принадлежность видов Novoglandites varius Melnikova, 2003 и Dudinkites cavatus Abushik, 2003.

Ключевые слова: остракоды, ордовик, Сибирская платформа **DOI:** 10.31857/S0031031X20020099

введение

В Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН хранится богатая коллекция ордовикских остракод, собранная в разные годы В.А. Ивановой из различных местонахождений Сибирской платформы. Значительная часть остракод из этих коллекций опубликована (Иванова, 1955а, б, 1959а, б, 1968, 1971, 1972, 1979; Мельникова, 1973, 1975, 1976, 1979, 1981; Иванова, Мельникова, 1977). Тем не менее, еще множество остракод остаются неизученными. В данной статье представлены результаты обработки остракод в основном из разреза ордовикских отложений на р. Мойеро, который рассматривается в качестве опорного для севера этого региона (Мягкова и др., 1963, 1977; Каныгин и др., 1980, 2007; Москаленко, Ядренкина, 1990; Маслова и др., 2014). Кроме того, небольшое количество материала происходит из коллекции на рр. Ангара и Нижняя Чунку.

Описываемые в статье 12 видов принадлежат десяти родам, четыре из которых новые. Они представлены в основном небольшим количеством створок, реже целыми раковинами. В ряде случаев выделение новых видов и их описание проводилось даже по единичным экземплярам. Однако они обладают четкими признаками, позволяющими не сомневаться в установлении новых таксонов.

Следует также отметить, что к установленному здесь роду Korolyukina необходимо отнести в качестве нового вида некоторые формы таймырских остракод, которые ошибочно были отнесены к виду Novoglandites varius (Мельникова, 2003, с. 82, табл.XIX, фиг. 13).

Очень важным является нахождение в исследуемом материале остракод, которые по основным морфологическим признакам относятся к роду Disulcina Sarv, 1959, до сих пор известному только из горизонтов кейла – пиргу Балтоскандии. На наш взгляд, к роду Disulcina также можно отнести вид Dudinkites cavatus Abushik, 2003, для которого основными признаками являются: "раковина усеченно-овальная, слабо удлиненная, с почти равными по высоте концами, с крупной субквадратной ямкой на месте S₂ и узким велярным ребром на правой створке. На заднеспинном участке обеих створок развита более или менее обширная впадина или депрессия. Самки более высокие, с довольно широким и длинным долоном" (по: Абушик, 2003, с. 102, табл. 27, фиг. 2-5). Н. Сидаравичене (1992) в диагнозе рода отмечала, что диморфизм достоверно не установлен. Однако на сибирском материале отчетливо видно, что на раковинах самок нового вида, как и на раковинах D. cavata (Abushik, 2003), развита долональная полость. Следовательно, этот признак необходимо добавить в диагноз рода.

При указании стратиграфического распространения остракод из разрезов на р. Мойеро использована нумерация обнажений, приведенная в работе Е.И. Мягковой и др. (1977).

При описании фауны использована систематика надродовых таксонов, принятая в "Практическом руководстве..." (1990). В работе использованы следующие сокращения: 1 - длина раковины, h - ее высота и w - толщина, L₁-L₃ лопасти, S₁-S₃ - борозды с соответствующиминомерами, LV - левая створка, RV - праваястворка. Размеры раковин остракод: маленькие до 1.0 мм, средние до 1.5 мм, крупные – свыше1.5 мм.

Коллекция остракод хранится в ПИН РАН под №№ 2982 (р. Мойеро), 4443 (р. Ангара), 3469 (р. Нижняя Чунку).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 19-04-01027, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН "Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов" и Министерства высшего образования и науки РФ.

ОПИСАНИЕ НОВЫХ ТАКСОНОВ ПОДОТРЯД HOLLINOCOPINA

СЕМЕЙСТВО EURYCHILINIDAE ULRICH ET BASSLER, 1923

Род Laccochilina Hessland, 1949

Laccochilina (?) jugata Melnikova, sp. nov. Табл. IV, фиг. 14–17 (см. вклейку)

Название вида jugata *лат.* – ребристая.

Голотип – ПИН, № 2982/75, правая створка; Сибирская платформа, лев. берег р. Мойеро, 3.5 км выше устья руч. Бугарикты (обн. 70, сл. 40, 41 разреза Мягковой и др., 1977); верхний ордовик, баксанский горизонт.

Описание. Раковина от мелкого до среднего размера, умеренно выпуклая, амплетная, удлиненного очертания. Спинной край длинный, прямой; брюшной – плавно полого изогнут. Задний конец больше выдается за линию спинного края, чем передний. Наибольшие размеры раковины посередине. S₂ умеренно широкая, открытая к спинному краю, ее нижняя часть более глубокая и слегка изгибается в сторону переднего конца. Перед S_2 расположен крупный округлый бугорок (L_2), который наиболее четко выделяется со спинной стороны. Вдоль спинного края протягивается отчетливое спинное ребро, которое возле дорсальных углов своими концами отгибается вниз. На боковой поверхности створки, примерно на середине расстояния от S₂ до брюшного края, развито очень тонкое ребрышко, косо поднимающееся в сторону заднего конца. На раковинах самцов на перегибе к брюшному краю вдоль всего свободного края развито тонкое ребро, соединяющееся со спинным ребром. На раковинах самок развито неширокое пластинчатое ребро. Поверхность раковины тонкоячеистая (гладкая на ядрах).

Размеры голотипавмм: 1 – 1.1; h – 0.7.

И з м е н ч и в о с т ь. Меняется длина и высота косо расположенного ребра, а также в редких случаях оно может располагаться близко к брюшному краю. Особо следует отметить, что на ядрах косое ребро не сохраняется.

С р а в н е н и е. По основным морфологическим признакам — наличие серединной борозды и четкого обособленного бугорка перед S_2 , развитие спинного ребра — новый вид обнаруживает несомненное сходство с Laccochilina Hessland, 1949. Однако для лаккохилин характерно развитие велярной структуры на раковинах самцов в виде лучистого, реже компактного ребра вдоль свободного края, а у самок велярное ребро образует выпуклый долон. У нового вида на раковинах самцов развито низкое рубцевидное ребро, а у самок неширокое пластинчатое ребро.

З а м е ч а н и е. Общим очертанием раковины и наличием на боковой поверхности косо расположенного ребра новый вид очень напоминает представителей рода Nicolina Kolosnitsyna, 1984, который, по мнению Г.Р. Колосницыной (1984), относится к семейству Tvaerenellidae Jaanusson, 1957. Для николин характерна нерасчлененная, равностворчатая раковина, у которой в переднеспинной части боковой поверхности развит нечеткий округлый бугорок, ограниченный маленькой открытой бороздкой; в среднебрюшной части створки расположен гребешковидный выступ. Однако спинное ребро отсутствует, и при первоописании рода Nicolina не указывался половой диморфизм.

Материал. Более 50 экз. из типового местонахождения.

СЕМЕЙСТВО СТЕNONOTELLIDAE E. SCHMIDT, 1941

Род Kiesowia Ulrich et Bassler, 1908

Kiesowia (?) incerta Melnikova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 18

Название вида incerta *лат.* – сомнительная.

Голотип – ПИН, № 2982/81, левая створка; Сибирская платформа, пр. берег р. Мойеро, в 1.5 км выше р. Бугарикты (обн. 71 слой 9 по Мягковой и др., 1977); средний ордовик, волгинский горизонт.

О п и с а н и е. Раковина крупная, амплетного очертания, высокая, с длинным прямым спинным краем. Передний и задний края раковины равномерно округлены, примерно равновысокие, незначительно выступают за линию спинного края. Максимальная высота и длина посередине. В передней половине боковой поверхности створок развиты две вертикальные лопасти, каждая из которых состоит из двух продолговатых бугров, разделенных широким понижением. Бугры передней лопасти примерно равной величины. Верхний бугор задней лопасти крупнее нижнего, слегка заходит за спинной край. Поверхность раковины гладкая.

Размеры голотипавмм: 1 – 1.6; h – 0.96.

С р а в н е н и е. Характерным признаком для рода Kiesowia является развитие на боковой поверхности бугров различного размера, которые группируются в четыре лопасти. На новом материале бугры образуют только две лопасти, поэтому их отнесение к данному роду является условным.

Материал. 3 створки.

СЕМЕЙСТВО ТЕТRADELLIDAE SWARTZ, 1936

Род Disulcina Sarv, 1959

Синонимия до 1996 см.: Meidla, 1996, с. 69-71.

Dudinkites (part.): Абушик, 2003. с. 102.

Типовой вид – Ctenobolbina perita Sarv, 1956.

Диагноз. См. Сидаравичиене, 1992, с. 22.

Распространение. Горизонты оанду, раквере (наиболее часто), набала, редкие находки в верхах кейлаского и в низах вормсиского горизонтов: Эстония, Литва, С.-З. Беларуси; оанду – вормси С.-З. Польши; валуны о-ва Зильт (Schallreuter, 1985); верхний ордовик, баксанский горизонт Сибирской платформы; силур, лландовери, андреевская свита Центрального и Восточного Таймыра.

Disulcina proxima Melnikova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1, 2

Название вида proxima лат. – ближайшая.

Голотип – ПИН, № 2982/86, правая створка самца; Сибирская платформа, лев. берег р. Мойеро, в 3.5 км выше устья руч. Бугарикты (обн. 70 слой 28 по Мягковой и др., 1977); верхний ордовик, чертовской горизонт.

О п и с а н и е. Раковина средних размеров, амплетная, прямоугольно удлиненного очертания, с длинным прямым спинным. Переднеспинной угол больше заднего. Срединная борозда умеренно широкая, открытая к спинному краю, нижним концом слегка изгибается в сторону переднего конца. S_3 в виде полумесяца, довольно широкая, длинная, занимает почти всю заднюю часть раковины. С задней стороны S_3 оконтурена высоким валикообразным ребром, повторяющим контуры заднего края раковины. На раковинах самцов прикраевая часть уплощена. На раковинах самок развит слегка вогнутый долон, ограниченный на заднем конце перегородкой. Поверхность раковины гладкая. Размеры в мм:

Экз.	N⁰	1 h
2982/86, голотип, д	1.47	0.85
2982/87, 9	1.45	0.83

И з м е н ч и в о с т ь. Незначительно меняется глубина и ширина S3.

Сравнение. Рассматриваемый вид отличается от других известных дисульцин отсутствием бокового выступа и более крупными размерами раковины. От наиболее близкого вида Disulcina perita (Sarv, 1956), известного из отложений верхнего ордовика Балтоскандии: оандуского и ракверского горизонтов Эстонии, оандуского набалаского горизонтов Латвии, в верхах кейлаского и в низах вормсиского горизонтов Литвы, С.-З. Беларуси, С.-З. Польши, валуны о-ва Зильт (Schallreuter, 1985) отличается равновысокими передним и задним концами и другой конфигурацией S₃. От D. minata Sidaravičiene, 1971 (Сидаравичене, 1992, с. 24, табл. 4, фиг. 6-8), известного из горизонтов вормси и пиргу Литвы и С.-З. Беларуси, отличается иным очертанием переднего и заднего концов, более короткой S₂, гладкой поверхностью. От D. cavata (Abushik, 2003), известного из отложений средней части андреевской свиты, лландовери, верхний аэрон – телич Центрального и Восточного Таймыра (Абушик, 2003, с. 102, табл. 27, фиг. 2-5), отличается более узкой и изогнутой S2, менее выраженным валикообразным возвышением на заднем конце S₃.

Материал. 5 экз. из типового местонахождения.

Род Direigina Melnikova, gen. nov.

Название рода образовано произвольным сочетанием букв.

Типовой вид. D. nana sp. nov.

Д и а г н о з. Раковина амплетная, высокая, выпуклая. Почти посередине боковой поверхности развита широкая срединная борозда (S_2), которая спереди и сзади оконтурена ребровидными лопастями. В задней половине створки позади ребровидной лопасти наблюдается обширная субовальная ложбинка, ограниченная сзади валикообразным бортиком. Вдоль брюшного края развито узкое уплощение.

Видовой состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. По типу расчлененности боковой поверхности новый род напоминает Signakiella Schallreuter, 1988, отличается от него крупной S_2 и отсутствием кристы под нижним окончанием борозды. Развитием обширной субовальной ложбинки напоминает представителей рода Disulcina Sarv, 1959, от которых отличается наличием ребровидных лопастей спереди и сзади S₂.

Direigina nana Melnikova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 4

Название вида папа лат. – маленькая.

Голотип – ПИН, № 2982/91, раковина; Сибирская платформа, пр. берег р. Мойеро, в 1.5 км выше р. Бугарикты (обн. 71 слой 9 по Мягковой и др., 1977); средний ордовик, волгинский горизонт.

Описание. Раковина маленькая, амплетная, высокая, выпуклая. Передний конец немного ниже заднего и больше выдается за линию спинного края. Почти посередине боковой поверхности ближе к спинному краю развита широкая, длинная, открытая к спинному краю срединная борозда (S_2). S_2 спереди оконтурена умеренно высокой, короткой продолговатой ребровидной лопастью, а сзади – прямой, высокой ребровидной лопастью. Позади задней ребровидной лопасти в задней половине створки наблюдается обширная субовальная ложбинка, которая сзади ограничена валикообразным бортиком, повторяющим контуры заднего конца. Концы задней ребровидной лопасти и валикообразного бортика соединяются. Максимальная выпуклость посередине. Вдоль большей части брюшного края развито узкое уплощение. Поверхность гладкая.

Размеры голотипавмм: 1-0.82; h-0.51.

И з м е н ч и в о с т ь. Изменяется форма задней ложбинки от почти квадратной до удлиненной.

Материал. 2 экз. из типового местонахождения.

Род Foramenella Stumbur, 1956

Foramenella sibirica Melnikova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 11

Название видаот Сибири.

Голотип – ПИН, № 2982/96, левая створка самки; Сибирская платформа, лев. берег р. Мойеро, в 3.5 км выше устья руч. Бугарикты (обн. 70 слой 28 по Мягковой и др., 1977); верхний ордовик, чертовской горизонт.

Описание. Раковина маленькая, амплетная, умеренно выпуклая, равностворчатая. Передний и задний концы равновысокие. Срединная борозда узкая, короткая, открытая к спинному краю. На переднебрюшном до середины брюшного края расположены три крупные локули. Поверхность гладкая.

Размеры голотипавмм: 1-0.64; h-0.30.

Сравнение. От типового вида F. parkis (Neckaja, 1952), известного из отложений верхнего ордовика (пиргуский горизонт), отличается меньшими размерами, менее широкой бороздой и развитием только трех локулей. От F. porkuniensis Sarv, 1962, также известного из верхнего ордовика, отличается наличием трех локулей.

Материал. 3 экз. из типового местонахождения.

ОТРЯД LEPERDITELLOCOPIDA ПОДОТРЯД LEPERDITELLOCOPINA семейство primitiidae ulrich et bassler, 1923

Род Hallatina V. Ivanova, 1964

Hallatina oblonga Melnikova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 9, 10

Название вида oblonga *лат.* – продолговатая.

Голотип — ПИН, № 2982/101, левая створка; пр. берег р. Мойеро, 1.5 км выше устья руч. Бугарикты (обн. 70, сл. 20 разреза Мягковой и др., 1977); средний ордовик, волгинский горизонт.

О п и с а н и е. Раковина средних размеров, амплетная, высокая, укороченная, с длинным прямым спинным краем, равностворчатая. Передний конец немного ниже заднего. На боковой поверхности, ближе к переднему краю развита длинная, почти прямая срединная борозда, открывающаяся к спинному краю. Перед S_2 расположен крупный продолговатый срединный бугорок. Вдоль свободного края развито узкое краевое уплощение. Поверхность раковины гладкая

Размеры голотипавмм: 1 – 1.1; h – 0.74.

И з м е н ч и в о с т ь. Несущественно изменяется форма срединной борозды от прямой до слегка изогнутой.

С р а в н е н и е. От близкого вида Н. yakovlevi (V. Ivanova, 1973) отличается крупным продолговатым срединным бугорком, более высоким задним концом.

Материал. 12 экз. из типового местонахождения.

ПОДОТРЯД LEIOCOPINA

СЕМЕЙСТВО BOLLIIDAE BOUČEK, 1936

Род Korolyukina Melnikova, gen. nov.

Novoglandites (part.): Мельникова, 2003, с. 82, табл. XIX, фиг. 13.

Название рода в честь палеонтолога Е.В. Королюк.

Типовой вид – Korolyukina conspicua sp. nov.

Д и а г н о з. Раковина амплетного очертания, однобороздчатая, равномерно выпуклая, равностворчатая. Спинной край прямой, длинный. Срединная борозда (S_2) умеренно глубокая, открыта к спинному краю. Перед S_2 развиты два бугра разных размеров, позади S_2 находится буг-

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020

ровидная лопасть. В середине переднебрюшного края может располагаться шипик. Вдоль свободного края развивается тонкое ребро. Поверхность раковины гладкая.

Видовой состав. Типовой види К. taimyrica sp. nov. [=Novoglandites varius (part.): Мельникова, 2003, с. 82, табл. XIX, фиг. 13]; п-ов Таймыр, толмачевская свита.

С р а в н е н и е. Наличием двух бугров перед S_2 новый род напоминает представителей рода Garciana Schallreuter, 1994, отличается от него развитием бугровидной лопасти позади S_2 . От Warthinia Spivey, 1939 отличается количеством бугров на боковой поверхности.

Korolyukina conspicua Melnikova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 19, 20

Название вида conspicua *лат.* – заметная.

Голотип – ПИН, № 2982/106, правая створка; пр. берег р. Мойеро, 1.5 км выше устья руч. Бугарикты (обн.71, сл. 13 разреза Мягковой и др., 1977); средний ордовик, волгинский горизонт.

Описание. Раковина крупная, амплетная, длинная (соотношение высоты к длине -1:2), равностворчатая. Спинной край прямой, его длина почти равна длине раковины. Передний конец выше заднего и больше выдается за линию спиного края. Переднеспинной угол больше заднего. Заднеспинной угол близок к прямому, немного заострен, причем примыкающий к нему участок створки уплощен, S₂ длинная, открытая к спинному краю. Перед S₂ два бугра: верхний приближен к спинному краю, продолговатый, в своей верхней части слегка конусообразно приподнят; нижний – с широким основанием, косо направлен к нижнему окончанию борозды. Позади борозды крупная бугровидная лопасть с круглым основанием. Максимальная выпуклость посередине, ближе к заднему концу выпуклость меньше, причем наибольшее уплощение наблюдается на участке возле заднеспинного угла. Параллельно свободному краю протягивается тонкое велярное ребро. Поверхность раковины гладкая или тонкоячеистая, особенно у основания переднего нижнего бугра, где ячейки располагаются сближенными концентрическими рядами.

Размеры голотипав мм: 1 — 1.82; h — 0.94.

С р а в н е н и е. От К. taimyrica sp. nov., известного из отложений толмачевской свиты Таймыра, отличается удлиненным очертанием раковины, более глубокой срединной бороздой, другой формой бугров перед S_2 , отсутствием шипика на боковой поверхности ближе к заднему концу.

Материал. 3 створки и несколько фрагментов из типового местонахождения.

Korolyukina taimyrica Melnikova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 21, 22

Novoglandites varius (part.): Мельникова, 2003, с. 82, табл. XIX, фиг. 13.

Название видаот п-ова Таймыр.

Голотип – ПИН, 4812/314, правая створка; Восточный Таймыр, р. Клюевка; верхний ордовик, карадок, толмачевская свита.

О п и с а н и е. Раковина крупная, амплетная, умеренно выпуклая, равностворчатая. Передний и задний концы примерно равной высоты; передний больше выдается за линию спинного края, чем задний. Дорсальные углы тупые. S_2 короткая, мелкая, открытая к спинному краю. Перед S_2 два округлых низких бугра. Сзади S_2 слегка удлиненная бугровидная лопасть. На боковой поверхности ближе к заднему концу раковины развит умеренно толстый шип, направленный назад. Поверхность раковины гладкая.

Размеры голотипавмм: 1 – 1.75; h – 1.05.

Сравнение. Отличия указаны при описании типового вида.

М а т е р и а л. 2 створки и несколько фрагментов из типового местонахождения.

ПОДОТРЯД BINODOCOPINA Семейство Richinidae sohn, 1961 Род Pseudulrichia Schmidt, 1941

Pseudulrichia replicata Melnikova, sp. nov. Табл. IV, фиг. 3

Название вида от replicatus *лат.* – отогнутый.

Голотип — ПИН, № 3469/200, левая створка; лев. берег р. Нижняя Чунку, в 7.5 км выше устья (сл. 8: по Розман и др., 1979, с. 24); верхний ордовик, долборский горизонт.

Описание. Раковина средних размеров, высокая, амплетная, с длинным спинным краем, умеренно выпуклая. Спинные углы четкие, тупые, примерно равные. Передний и задний концы почти равны по высоте, иногда задний чуть выше. Максимальные размеры посередине. Бугры крупные, с широким округлым основанием, передний низкий, задний высокий, незначительно конусовидный, со слегка отогнутой назад верхушкой, иногда выступающей за линию спинного края. Между буграми развита умеренно широкая пологая борозда. Ближе к смычному краю, вдоль большей части заднебрюшного края, поверхность раковины слегка приподнимается, образуя нечеткое валиковидное утолщение. Поверхность неясно струйчатая.

Размеры голотипавмм: 1 – 1.15; h – 0.73.

Сравнение. От Р. ullehmanni Schallreuter, 1981, известного из ойлемырских валунов (верхний

ордовик) севера Центральной Европы (Schallreuter, 1981), отличается более высокими буграми и развитием валиковидного утолщения ближе к смычному краю.

Материал. 3 экз. из типового местонахождения.

Род Angarallina Melnikova, gen. nov.

Название родаотр. Ангара.

Типовой вид – Angarallina aenigma sp. nov.

Д и а г н о з. Раковина амплетного очертания, укороченная или удлиненная, высокая, равностворчатая. Спинной край прямой, длинный. Срединная борозда от длинной до короткой. Перед бороздой в ее спинной части расположен невысокий срединный бугорок (L_2) или образуется выпуклость неясных очертаний. Позади S_2 находится бугорковидная или конусообразная лопасть. Вдоль брюшного края может развиваться узкое уплощение. Поверхность раковины крупноямчатая.

Видовой состав. Типовой вид и A. demissa sp. nov.

С р а в н е н и е. От Pseudulrichia Schmidt, 1941 отличается четкой длинной бороздой и развитием бугорковидной лопасти позади S_2 . От Retinoda Schallreuter, 1986 отличается также более четкой бороздой и существенно меньшими буграми.

Angarallina aenigma Melnikova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 12, 13

Название вида aenigma *лат.* – загадка.

Голотип – ПИН, № 4443/156, правая створка; р. Ангара; верхний ордовик, баксанский горизонт.

О п и с а н и е. Раковина средних размеров, амплетного очертания, удлиненная, высокая, равностворчатая. Спинной край прямой, длинный. Передний и задний концы равновысокие, передний больше выдается за линию спинного края. В передней трети раковины ближе к спинному краю развита длинная, почти прямая срединная борозда (S_2), открытая к спинному краю. Перед бороздой в ее спинной части расположен невысокий срединный бугорок (L_2) нечетких очертаний. Позади S_2 находится бугорковидная лопасть, более высокая и расширенная в своей средней части. Вдоль свободного края может развиваться узкое уплощение. Поверхность раковины часто- и крупноямчатая.

Размеры голотипавмм: 1 – 1.23; h – 0.70.

И з м е н ч и в о с т ь. Меняются размеры срединного бугорка и бугорковидной лопасти, а также форма борозды от прямой до слегка изогнутой в сторону переднего конца. С р а в н е н и е. От А. demissa sp. nov. отличается длинной S_2 , отсутствием замочной ложбинки на спинном крае и бугорковидной, а не конуснообразной формой лопасти позади борозды.

Материал. 35 экз. из типового местонахождения.

Angarallina demissa Melnikova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 7, 8

Название вида demissa *лат.* – скромная.

Голотип — ПИН, № 4443/150, раковина; р. Ангара; верхний ордовик, баксанский горизонт.

О п и с а н и е. Раковина маленькая, амплетного очертания, укороченная, высокая, выпуклая, равностворчатая. Спинной край прямой, длинный, находится в узкой ложбинке, образованной слегка приподнятыми участками створок. Передний конец немного выше заднего. Срединная борозда (S_2) мелкая, короткая, открытая к спинному краю. Перед бороздой в ее нижней части расположен нечеткий срединный бугорок (L_2). Позади S_2 ближе к спинному краю находится низкий конусообразный бугор, который своей верхней частью немного оттянут назад. Вдоль переднего и переднебрюшного краев развито узкое уплощение. Поверхность раковины редко-крупноямчатая, за исключением уплощенного участка.

Размеры голотипа в мм: 1 — 0.69; h — 0.45.

Сравнение. Указано при описании типового вида.

Материал. 7 экз. из типового местонахождения.

СЕМЕЙСТВО CIRCULINIDAE NECKAJA, 1966 Род Tesakovites Melnikova, gen. nov.

Название родав честь геолога и палеонтолога Ю.И. Тесакова.

Типовой вид – Tesakovites rotundatus sp. nov.

Д и а г н о з. Раковина амплетного очертания, равностворчатая. Срединная борозда широкая, мелкая, спереди и сзади ограничена косо расположенными ребрышками. По всему периметру раковины развито валиковидное толстое ребро. В среднебрюшной части валиковидное ребро раздваивается, верхняя его ветвь изгибается в сторону спинного края. Между этими ребрами расположена удлиненная, зауженная к концам впадина-депрессия. Поверхность раковины гладкая.

Видовой состав. Род монотипический.

С р а в н е н и е. От всех известных циркулинид, для которых важным диагностическим признаком является развитие валиковидного прикраевого кругового возвышения вдоль свободного и спинного краев, новый род отличается тем, что у него краевое ребро в среднебрюшной части раздваивается, и в этом месте расположена впадина-депрессия. Следует также отметить, что очертанием раковины и развитием возле борозды косо расположенных ребрышек, новый род напоминает остракод из семейства Bolliidae Bouček, 1936, например, некоторых Jonesites Coryell, 1930 и Sobolitella Gonta et Kanygin, 2018, от которых отличается развитием кругового валиковидного ребра.

Tesakovites rotundatus Melnikova, sp. nov. Табл. IV, фиг. 5, 6

Название вида rotundatus *лат.* – округлый.

Голотип – ПИН, № 2982/111, левая створка; Сибирская платформа, лев. берег р. Мойеро, 3.5 км выше устья р. Бугарикты (обн.70, сл. 20 разреза Мягковой и др., 1977); верхний ордовик, чертовской горизонт.

Описание. Раковина средних размеров, амплетная, спинной край прямой, брюшной – умеренно изогнутый, с равновысокими передним и задним концами, от слабо выпуклой до плоской. равностворчатая. Наибольшая длина и ширина посередине. В среднеспинной части, чуть ближе к переднему концу, расположена широкая, мелкая, нечетких очертаний срединная борозда (S₂). Спереди и сзади S₂ оконтурена косо расположенными относительно друг друга короткими ребрышками, не соединяющимися в нижней части. По всему периметру створки развито толстое валиковидное краевое ребро, имеющее одинаковую ширину на всем протяжении. За счет этого ребра раковины кажутся округлыми. В среднебрюшной части краевое ребро раздваивается, верхняя его ветвь изгибается в сторону спинного края. Между этими ребрами расположена удлиненная, зауженная к концам впадина-депрессия. Поверхность раковины гладкая.

Размеры голотипавмм:1-0.98; h-0.77.

Изменчивость. Меняются размеры околобрюшной впадины-депрессии.

Материал. Более 50 экз. из типового местонахождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абушик А.Ф. Остракоды силура // Атлас палеозойской фауны Таймыра. Ч. І. Брахиоподы, остракоды, конодонты. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2003. 240 с.

Иванова В.А. Класс Crustacea — ракообразные. Отряд Ostracoda — остракоды // Полевой атлас ордовикской и силурийской фауны Сибирской платформы. Л.: Госгеолтехиздат, 1955а. С. 105–116.

Иванова В.А. Остракоды // Иванова Е.А., Сошкина Е.Д., Астрова Г.Г., Иванова В.А. Фауна ордовика и готландия нижнего течения р. Подкаменной Тунгуски, ее экология и стратиграфическое значение. М.:

Изд-во АН СССР, 1955б. С. 165–180 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 56).

Иванова В.А. Новые и неизвестные ранее в СССР роды остракод из ордовикских отложений Сибирской платформы // Матер. к "Основам палеонтологии". 1959а. Вып. 3. С. 71–83.

Иванова В.А. Некоторые ордовикские остракоды Сибирской платформы // Палеонтол. журн. 1959б. № 4. С. 130–142.

Иванова В.А. Эволюция среднеордовикских остракод рода Egorovella // Палеонтол. журн. 1968. № 2. С. 42–51.

Иванова В.А. Новый среднеордовикский род остракод // Палеонтол. журн. 1971. № 1. С. 62–66.

Иванова В.А. О семействе Cherskiellidae (Ostracoda) // Палеонтол. журн. 1972. № 3. С. 106–111.

Иванова В.А. Остракоды раннего и среднего ордовика. Подотряд Hollinomorpha. М.: Наука, 1979. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 172).

Иванова В.А., Мельникова Л.М. Новые находки Tetradellidae и Hollinidae (Ostracoda) в среднем и верхнем ордовике Средней Сибири // Палеонтол. журн. 1977. № 2. С. 83–90.

Каныгин А.В., Москаленко Т.А., Ядренкина А.Г. и др. О пограничных отложениях нижнего и среднего ордовика на Сибирской платформе // Геол. и геофизика. 1980. № 6. С. 13–18.

Каныгин А.В., Ядренкина А.Г., Тимохин А.В. и др. Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Ордовик Сибирской платформы. Новосибирск: ГЕО, 2007. 269 с.

Колосницына Г.Р. Остракоды из ордовика Айхальского района // Палеонтология и биостратиграфия палеозоя Сибири. Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1984. С. 25–32.

Маслова О.А., Ядренкина А.Г., Каныгин А.В. Муктэйский горизонт ордовика Сибирской платформы: палеонтологическое обоснование, распространение, корреляция разрезов // Геол. и геофизика. 2014. Т. 55. № 8. С. 1247–1262.

Мельникова Л.М. (Завертан Л.М.). Новый род остракод Masloviella из среднего ордовика Сибирской платформы // Палеонтол. журн. 1973. № 4. С. 129–132.

Мельникова Л.М. Некоторые ордовикские остракоды семейства Drepanellidae Сибирской платформы // Палеонтол. журн. 1975. № 3. С. 89–93.

Мельникова Л.М. Остракоды позднего ордовика реки Большая Нирунда // Палеонтол. журн. 1976. № 4. С. 87–102.

Мельникова Л.М. Вопросы филогении надсемейства Primitiopsaecea (Ostracoda) и некоторые ордовикские их представители из Средней Сибири // Палеонтол. журн. 1979. № 4. С. 47–59.

Мельникова Л.М. Среднеордовикские остракоды р. Мойеро (Средняя Сибирь) // Палеонтол. журн. 1981. № 2. С. 82–98.

Мельникова Л.М. Остракоды ордовика // Атлас палеозойской фауны Таймыра. Ч. 1. Брахиоподы, остракоды, конодонты. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2003. С. 61–96.

Москаленко Т.А., Ядренкина А.Г. Муктэйский горизонт и его стратотип // Новое в палеонтологии и биостратиграфии палеозоя азиатской части СССР. Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1990. С. 5–21. *Мягкова Е.И., Нестор Х.Э., Эйнасо Р.Э.* Разрез ордовика и силура реки Мойеро (Сибирская платформа). Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1977. 176 с.

Мягкова Е.И., Никифорова О.И., Высоцкий А.А., Ивановский А.Б. Стратиграфия ордовикских и силурийских отложений долины реки Мойеро, Сибирская платформа. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 65 с.

Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 4. Остракоды палеозоя. Л.: Недра, 1990. 356 с.

Розман Х.С., Стукалина Г.А., Красилова И.Н. и др. Фауна ордовика Средней Сибири. М.: Наука, 1979. 240 с. Сидаравичене Н. Остракоды ордовика Литвы. Вильнюс: Литовский н.-и. геол.-развед. ин-т, 1992. 252 с.

Meidla T. Late Ordovician Ostracodes of Estonia. Tartu: Univ. Press, 1996. 222 p.

Schallreuter R.E. Ordovician ostracodes from Baltoscandia // Geol. Fören. Stockholm Förhandl. 1981. V. 103. Pt 1. P. 61–71.

Schallreuter R.E. Aurel Krause's "Geschiebe mit Beyrichia rostrata" (Ostracoda; Ordoviz) // Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 1985. V. 59. № 1. P. 99–136.

Объяснение к таблице IV

Фиг.1, 2. Disulcina proxima sp. nov.: 1 – голотип ПИН, № 2982/86, RV самца сбоку, 1 = 1.47, h = 0.85; 2 – экз. ПИН, № 2982/87, RV самки с брюшной стороны, 1 = 1.45, h = 0.83; лев. берег р. Мойеро, в 3.5 км выше устья руч. Бугарикты; верхний ордовик, чертовской горизонт.

Фиг. 3. Pseudulrichia replicata sp. nov., голотип ПИН, № 3469/200, LV: 3а – сбоку, 3б – с брюшной стороны, l = 1.15, h = = 0.73; лев. берег р. Н. Чунку, в 7.5 км выше устья; верхний ордовик, долборский горизонт.

Фиг. 4. Direigina nana sp. nov., голотип ПИН, № 2982/91, раковина со стороны LV: 4а – сбоку, 4б – с брюшной стороны, 1 = 0.82, h = 0.51; пр. берег р. Мойеро, в 1.5 км выше руч. Бугарикты; средний ордовик, волгинский горизонт.

Фиг. 5, 6. Тезакоvites rotundatus sp. nov.: 5 – экз. ПИН, № 2982/112, раковина со стороны LV: 5а – сбоку, 56 – с брюшной стороны, 1 = 1.26, h = 0.86; 6 – голотип ПИН, № 2982/111, раковина со стороны LV: 6а – сбоку, 6б – с брюшной стороны, 1 = 0.98, h = 0.77; лев. берег р. Мойеро, 3.5 км выше устья р. Бугарикты; верхний ордовик, чертовской горизонт.

Фиг. 7, 8. Angarallina demissa sp. nov.: 7 – экз. ПИН, № 4443/151, раковина со спинной стороны, l = 0.66, h = 0.42; 8 – голотип ПИН, № 4443/150, раковина со стороны LV: 8а сбоку. 8б – со стороны брюшного края, l = 0.69, h = 0.45; р. Ангара; верхний ордовик, баксанский горизонт.

Фиг. 9, 10. Hallatina oblonga sp. nov.: 9 – голотип ПИН, № 2982/101, LV сбоку, 1 = 1.1; h = 0,74; 10 – экз. ПИН, № 2982/102, фрагмент правой створки; пр. берег р. Мойеро, 1.5 км выше устья руч. Бугарикты; средний ордовик, волгинский горизонт.

Фиг. 11. Foramenella sibirica sp. nov., голотип ПИН, № 2982/96, LV сбоку, 1 = 0.64; h = 0.30; лев. берег р. Мойеро, в 3.5 км выше устья руч. Бугарикты; верхний ордовик, чертовской горизонт.

Фиг. 12, 13. Angarallina aenigma sp. nov. : 12 -экз. ПИН, № 4443/157, LV сбоку, 1 = 0.91, h = 0.61; 13 -голотип ПИН, № 4443/156, RV: 13a -сбоку. 136 -с брюшной стороны, 1 = 1.23, h = 0.70; р. Ангара; верхний ордовик, баксанский горизонт.

Фиг. 14—17. Laccochilina (?) jugata sp. nov.: 14 — эк3. ПИН, № 2982/76, LV сбоку, 1 = 1.1, h = 0.67; 15 — голотип ПИН, № 2982/75, LV сбоку, 1 = 1.11, h = 0.7; 16 — эк3. ПИН, № 2982/77, LV самки сбоку, 1 = 1.43, h = 0.86, 17 — эк3. ПИН, № 2982/78, раковина со стороны LV, 1 = 0.92, h = 0.56; лев. берег р. Мойеро, 3.5 км выше устья руч. Бугарикты; верхний ордовик, баксанский горизонт.

Фиг. 18. Kiesowia (?) incerta sp. nov., голотип ПИН, № 2982/81, LV сбоку, l = 1.6; h = 0.96; пр. берег р. Мойеро, в 1.5 км выше р. Бугарикты; средний ордовик, волгинский горизонт.

Фиг. 19, 20. Korolyukina conspicua sp. nov.: 19 – экз. ПИН, № 2982/107, RV сбоку, h = 0.68; 20 – голотип ПИН, № 2982/106, RV сбоку, l = 1.82; h = 0.94; пр. берег р. Мойеро, 1.5 км выше устья руч. Бугарикты; средний ордовик, волгинский горизонт.

Фиг. 21. Korolyukina taimyrica sp. nov., голотип ПИН, № 4812/314, RV сбоку, l = 1.75, h = 1.05; Восточный Таймыр, р. Клюевка, верхний ордовик, карадок, толмачевская свита.

New Material on the Ordovician Ostracods of the Siberian Platform

L. M. Melnikova

12 new species of Ordovician ostracods from the sections on the Moyero, Angara and N. Chunku rivers are described. They belong to six the previously described genera—*Laccochilina*, *Kiesowia*, *Disulcina*, *Foramenella*, *Hallatina*, *Pseudulrichia* and four new genera—*Direigina*, *Korolyukites*, *Angarallina*, *Tesakovites*. The taxonomic affiliation of the species *Novoglandites varius* Melnikova, 2003 and *Dudinkites cavatus* Abushik, 2003 has been revised.

Keywords: Ostracods, Ordovician, Siberian platform

УДК 565.736(470.13)

HOBЫЕ ДИКТИОНЕВРИДОВЫЕ (INSECTA: DICTYONEURIDA HANDLIRSCH = PALAEODICTYOPTERA GOLDENBERG) ИЗ ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОРКУТСКОГО БАССЕЙНА

© 2020 г. Н. Д. Синиченкова*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия *e-mail: nina_sin@mail.ru Поступила в редакцию 05.03.2019 г. После доработки 11.03.2019 г. Принята к публикации 11.03.2019 г.

Из пермских насекомоносных отложений Воркутского угольного бассейна описано два новых вида Homaloneura brauckmanni sp. nov. и Baeoneura desperata sp. nov., принадлежащих семейству Spilapteridae. Для Vorkutoneura variabilis Sinitshenkova, 1977 из того же семейства впервые описаны переднее имагинальное и заднее нимфальное крылья. Комплекс диктионевридовых противоречит определению позднепермского возраста отложений, по насекомым возраст изученных отложений скорее соответствует ранней перми.

Ключевые слова: Spilapteridae, новые таксоны, Воркутский угольный бассейн, нижняя пермь

DOI: 10.31857/S0031031X20020142

В новых материалах из насекомоносных отложений перми Воркутского бассейна обнаружены, помимо других насекомых, представители отряда Dictyoneurida Handlirsch, 1906 (=Palaeodictyoptera Goldenberg, 1854). Это один из самых древних и разнообразных отрядов крылатых насекомых, включающий в себя около 200 видов, более 40 родов из 21 семейства. Диктионевридовые широко распространены в карбоне и перми (Carpenter. 1992; Sinitshenkova, 2002). Эти насекомые, размером от средних до очень крупных, имели две пары почти гомономных крыльев с широким основанием, которые никогда не складывались, а держались распростертыми в стороны. Помимо многочисленных продольных жилок, некоторые представители отряда имели густую сеть поперечных жилок, или архедиктий. Для диктионевридовых характерен длинный сосущий хоботок. Развивались они на суше по типу археметаболии, а их преимагинальные стадии обитали, как и взрослые, в кронах деревьев (Синиченкова, 1980).

Представители отряда известны с конца раннего карбона, но достигли процветания в среднем и особенно верхнем карбоне. Распространены они в основном в Северном полушарии, но наибольшее их разнообразие известно в Еврамерии. Единичные находки диктионевридовых отмечены в Аргентине, Австралии на Тасмании, Восточной Сибири и Монголии (Carpenter, 1992; Sinitshenkova, 2002). В перми диктионевридовые становятся редкими и концу этого периода исчезают. Ни одно семейство отряда не пересекает пермо-триасовую границу.

Отряд Dictyoneurida делится на два подотряда – Dictyoneurina Handlirsch, 1906 и Frankenholziina Guthörl, 1962. Первый включает шесть надсемейств с 27 семействами, а второй менее разнообразный – входящие в его состав два надсемейства включают 10 семейств (Sinitshenkova, 2002; Prokop et al., 2017). Описанные ниже диктионевридовые из Воркутского бассейна отнесены к семейству Spilapteridae Brongniart, 1893, которое входит в надсемейство Spilapteroidea Brogniart, 1893 подотряда Dictyoneurina.

Из Воркутского бассейна диктионевридовые были ранее известны по трем видам из семейства Spilapteridae: Dunbaria borealis Sharov et Sinitshenkova, 1977, D. quinquefasciata Sharov et Sinitshenkova, 1977 и Vorkutoneura variabilis Sinitshenkova, 1977 (Шаров, Синиченкова, 1977).

Новые виды из этого же семейства принадлежат родам Homaloneura Brongniart, 1885 и Baeoneura Sinitshenkova, 1977. Для Vorkutoneura variabilis, описанного первоначально по строению заднего крыла имаго, найдены и впервые описываются переднее имагинальное и заднее нимфальное крылья.

Представители Homaloneura и Baeoneura до сих пор были известны из более древних отложе-



Рис. 1. Homaloneura brauckmanni sp. nov., голотип ПИН, № 1631/397, переднее имагинальное крыло; Воркутский бассейн, нижняя пермь. Длина масштабной линейки 10 мм.

ний, датируемых поздним карбоном: первый — из Европы (Kukalova, 1969; Carpenter, Richardson, 1971; Prokop et al., 2016, 2017), второй — из Сибири (Шаров, Синиченкова, 1977). Новый вид Нотaloneura brauckmanni sp. nov. найден в аячьягинской подсвите лекворкутской свиты, а Baeoneura desperata sp. nov. в интинской свите. Описанные в статье новые виды являются наиболее северными и наиболее поздними из известных представителей Homaloneura и Baeoneura.

Сравнительно разнообразная фауна диктионевридовых в Воркутском бассейне, а также находка мисхоптеридовых, близких к карбоновым видам (Синиченкова, 2019), противоречит определению возраста насекомоносных толш как позднепермского. Выводы по изученным группам насекомых (Расницын и др., 2005; Лозовский и др., 2009) лучше согласуются с прежними возрастными оценками насекомоносных слоев, когда вся лекворкутская и нижняя часть интинской свиты относились к низам уфимского яруса (Македонов, Погоревич, 1966). Такой вывод противоречит схеме Н.С. Муравьева (1988), по которой воркутский ярус, включающий интинскую и большую часть лекворкутской свиты, относится к верхней перми, лишь низы лекворкутской свиты остаются в нижнепермском кунгурском ярусе. К кунгуру всю воркутскую серию относили и другие авторы (Пухонто, 1998).

Работа частично поддержана Программой Президиума РАН № 30 "Эволюция органического мира и планетарных процессов" и грантом РФ-ФИ № 18-04-00322.

ОТРЯД DICTYONEURIDA (=PALAEODICTYOPTERA) Подотряд Dictyoneurina Надсемейство Spilapteroidea Brogniart, 1893

СЕМЕЙСТВО SPILAPTERIDAE BRONGNIART, 1893

Род Homaloneura Brongniart, 1885

Homaloneura brauckmanni Sinitshenkova sp. nov.

Табл. V, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида в честь палеоэнтомолога К. Браукманна.

Голотип – ПИН, № 1631/397, прямой и обратный отпечатки почти целого переднего имагинального крыла; Республика Коми, Хальмеръюское месторождение, скв. ХК-966, гл. 355.4 м (пакет N); нижняя пермь, лекворкутская свита, рудницкая подсвита.

О п и с а н и е (рис. 1). Переднее имагинальное крыло. Передний край крыла немного прогнут посередине; костальное и субкостальное поля почти равны по ширине, в основании крыла костальное поле значительно расширяется. RS отходит от R в базальной четверти крыла, гребенчатый назад, десятиветвистый, его первое ветвление на уровне середины крыла. М ветвится в базальной трети крыла, МА и МР трехветвистые, МА гребенчатая назад, начинает ветвиться дистальнее первого развилка RS, МР гребенчатая вперед, ветвится немного базальнее первого развилка МА. Передняя ветвь СиА гребенчатая назад, четырехветвистая, ее задняя ветвь дихотомирует близ своего основания; СиР простая. Анальные


Рис. 2. Ваеопецга desperata sp. nov., голотип ПИН, № 1631/402, фрагмент переднего крыла; Воркутский бассейн, нижняя пермь. Длина масштабной линейки 5 мм.

жилки простые, не менее шести. Поперечные жилки на отпечатке немногочисленные, плохо заметны из-за особенностей сохранности.

Размеры в мм: длина фрагмента переднего имагинального крыла (голотип) 40, его полная длина около 42, его наибольшая ширина 15.

Сравнение. По размерам Н. brauckmanni sp. nov. сравним лишь с Н. bonnieri из Верхнего карбона Франции, длина переднего крыла которого составляет 43 мм. Остальные известные виды почти вдвое мельче. От Н. bonnieri новый вид отличается меньшим числом поперечных жилок, меньшим числом ветвей МР, СиА, простой СиА и простыми анальными жилками. У Н. bonnieri четыре ветви МР и восемь ветвей СиА, анальные ветвятся.

Замечание. Описываемый вид отнесен к роду Homaloneura на основании типичной формы крыла с суженной вершиной и расширенной анальной частью, многоветвистыми RS, M и CuA, наличия многочисленных анальных жилок.

Материал. Кроме голотипа, паратип ПИН, № 1631/398 — фрагмент имагинального крыла; Воркутское месторождение, скв. К-1348, гл. 1140.20 м; нижняя пермь, лекворкутская свита, аячьягинская подсвита.

Род Baeoneura Sinitshenkova, 1977

Baeoneura desperata Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 2, 3

Название вида от desperatus *лат.* – безнадежный. Голотип – ПИН, № 1631/402, прямой и обратный отпечатки фрагмента переднего имагинального крыла; Республика Коми, Воркутское месторождение, скв. К-1304, гл. 626.0 м; нижняя пермь, воркутская серия, интинская свита.

О п и с а н и е (рис. 2). Переднее имагинальное крыло. С, SC и R сближены, но не сливаются. Радиальное поле очень широкое; передняя ветвь RS гребенчатая назад, несет не менее трех ветвей, задняя ветвь гребенчатая вперед, трехветвистая. Передняя ветвь RS начинает ветвиться немного базальнее первого развилка задней ветви. МА и MP трехветвистые, первый развилок MA значительно дистальнее первого развилка MP, задняя ветвь MA простая, передняя делится один раз. Передняя ветвь MP простая, задняя ветвится заметно базальнее деления передней ветви MA. CuA пятиветвистая, ее задняя ветвь простая, передняя ветвится почти дихотомически трижды. CuP и анальные простые.

Размеры в мм: длина фрагмента переднего крыла 26, полная длина крыла около 36.

С р а в н е н и е. От единственного ранее известного вида В. obscura Sinitsh., 1977 из верхнего карбона Тунгусского бассейна новый вид отличается более крупными размерами, более широким радиальным полем, большим числом ветвей МА и CuA.

Замечание. Описываемый вид отнесен к роду Ваеопеига на основании широкого радиального поля, гребенчатых ветвей RS, многоветвистой CuA и простой CuP.

Материал. Голотип.



Рис. 3. Vorkutoneura variabilis Sinitshenkova, 1977, экз. ПИН, № 1631/391, переднее имагинальное крыло; Воркутский бассейн, нижняя пермь. Длина масштабной линейки 10 мм.

Род Vorkutoneura Sinitshenkova, 1977

Vorkutoneura variabilis Sinitshenkova, 1977

Табл. V, фиг. 4-6

Vorkutoneura variabilis: Шаров, Синиченкова, 1977, с. 60, табл. VI, фиг. 7, рис. 5.

Голотип – ПИН, № 1631/2; Нижне-Сырьягинское месторождение (скв. НСК-83, гл. 162.8 м); нижняя пермь.

Описание (рис. 3). Переднее имагинальное крыло. Передний край крыла прогнут. костальное поле в базальной части крыла вдвое шире субкостального, в середине крыла ширина этих полей одинакова. С, SC и R сильно сближены лишь на вершине крыла. Радиальное поле в дистальной половине крыла вдвое шире костального и субкостального. RS отходит от R в базальной четверти крыла. Первый развилок RS располагается дистальнее середины крыла, его передняя ветвь гребенчатая назад четырехветвистая, задняя – гребенчатая вперед двуветвистая. М ветвится немного базальнее основания RS; МА гребенчатая назад с шестью ветвями, МР четырехветвистая, ее ветви отходят вперед. первый развилок МР значительно базальнее первого развилка МА, задняя ветвь MP ветвится дихотомически. СиА семиветвистая, все ее ветви отходят назад, CuP трехветвистая, ее ветви отходят вперед, причем первая ветвь отходит значительно базальнее первого развилка CuA. Анальные жилки ветвятся дихотомически. Две задние ветви А₁ с развилками; А2 впадает в край крыла пятью ветвями, А3 – тремя, А4 и Аб с короткими вилками, А5 простая. Поперечные жилки почти не заметны на отпечатках.

Заднее нимфальное крыло. Анальная часть крыла расширена. С, SC и R образуют единое

утолщение на переднем крае крыла. Основание М и Си, а также их передние ветви сильно утолщены. Характер ветвления продольных жилок сходен с таковым заднего имагинального крыла.

Размеры в мм: длина фрагмента переднего имагинального крыла 42, его полная длина около 44, его наибольшая ширина 16.7; длина заднего нимфального крыла 8, его наибольшая ширина 3.8.

Замечания. Первоначально V. variabilis был описан по задним имагинальным крыльям также из Воркутского бассейна – голотип ПИН, № 1631/2 и паратип ПИН, № 1631/33 из Нижне-Сырьягинского месторождения (скв. НСК-83, гл. 162.8 м) и другой паратип ПИН, № 1631/ 18 из Верхне-Сырьягинского месторождения (скв. ВСК-133, гл. 285.19-286.0 м) (Шаров, Синиченкова, 1977). По длине заднее и переднее крылья сходны, длина заднего крыла в оригинальном описании указывается как 43 мм. Значительные различия заметны в ширине крыльев, если заднее крыло с расширенной анальной областью составляет 22 мм, то наибольшая ширина переднего достигает лишь 16.7 мм. На заднем и переднем крыльях сходный характер жилкования в системах RS и М. В отличие от простой CuP на переднем крыле, на заднем крыле эта жилка трехветвистая, что не удивительно при более широкой анальной части крыла.

Материал. Помимо типовых экземпляров, из Республики Коми: ПИН, № 1631/391 – прямой и обратный отпечатки переднего имагинального крыла; Воркутское месторождение, р. Хей-Яга, обн. 3, сл. 9; нижняя пермь, лекворкутская свита, аячьягинская подсвита; экз. ПИН, №№ 1631/392, 393, 394 — фрагменты заднего имагинального крыла, там же, обн. 3, сл. 14 (392); экз. ПИН, № 1631/395 — прямой отпечаток заднего нимфального крыла, там же; экз. ПИН, № 1631/396 — основание переднего имагинального крыла, Хальмеръюское месторождение, скв. ХК-780, гл. 298.0 м; нижняя пермь, интинская свита.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Лозовский В.Р., Миних М.Г., Грунт Т.А. и др. Уфимский ярус Восточно-Европейской шкалы: статус, валидность, корреляционный потенциал // Стратигр. Геол. корреляция. 2009. Т. 17. № 6. С. 46–58.

Македонов А.В., Погоревич В.В. Северная часть Предуральского прогиба и хребет Пай-Хой // Стратиграфия СССР. Пермская система. М.: Недра, 1966. С. 244– 259.

Муравьев Н.С. Воркутский ярус пермской системы // Пермская система: вопросы стратиграфии и развития органического мира. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1988. С. 88–107.

Пухонто С.К. Стратиграфия и флористическая характеристика пермских отложений угольных месторождений Печорского бассейна. М.: Научн. мир, 1998. 312 с.

Расницын А. П., Сукачева И. Д., Аристов Д. С. Пермские насекомые воркутской серии Печорского бассейна и их стратиграфическое значение // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 63–75.

Синиченкова Н.Д. Отряд Dictyoneurida // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 44–47 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 175).

Синиченкова Н.Д. Новые виды мисхоптеридовых из пермских отложений Воркутского бассейна (Insecta: Mischopterida = Megasecoptera) // Палеонтол. журн. 2019. № 1. С. 53–55.

Шаров А.Г., Синиченкова Н.Д. Новые Palaeodictyoptera с территории СССР // Палеонтол. журн. 1977. № 1. С. 48–63.

Carpenter F.M. Treatise on Invertebrate Palaeontology. Pt R. Arthropoda 4. Vol. 3. Superclass Hexapoda. Lawrence, Boulder: Geol. Soc. America, Univ. Kansas Press, 1992. 655 p.

Carpenter F.M., Richardson E. Jr. Additional insects in Pennsylvanian concretions from Illinois // Psyche. 1971. V. 78. P. 267–295.

Kukalova J. Revisional study of the order Palaeodictyoptera in the Upper Carboniferous shales of Commentry, France. Pt 1 // Psyche. 1969. V. 76. P. 163–215.

Prokop J., Nel A., Engel M. S. et al. New Carboniferous fossils of Spilapteridae enlighten postembryonic wing development in Palaeodictyoptera // Syst. Entomol. 2016. V. 41. P. 178–190.

Prokop J., Pecharová M., Jarzembowski E. A., Ross A. J. New palaeodictyopterans from the Late Carboniferous of the UK (Insecta: Palaeodictyoptera) // Earth and Environ. Sci. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 2017. V. 107. P. 99–107.

Sinitshenkova N.D. Superorder Dictyoneuridea Handlirsch, 1906 // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht, Boston, L.: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 115–124.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1. Homaloneura brauckmanni sp. nov., голотип ПИН, № 1631/397, переднее имагинальное крыло; Воркутский бассейн, нижняя пермь.

Фиг. 2, 3. Ваеопецга desperata sp. nov., голотип, ПИН, № 1631/402: 2 – прямой и 3 – обратный отпечатки фрагмента переднего крыла; Воркутский бассейн, нижняя пермь.

Фиг. 4–6. Vorkutoneura variabilis Sinitshenkova, 1977: 4 – экз. ПИН, № 1631/391, переднее имагинальное крыло; 5 – экз. ПИН, № 1631/396, основание переднего имагинального крыла; 6 – экз. ПИН, № 1631/395, нимфальное заднее крыло; Воркутский бассейн, нижняя пермь.

Длина масштабной линейки на фиг. 1, 4, 5 – 10 мм; на фиг. 2, 3, 6 – 5 мм.

The New Dictyoneuridans (Insecta: Dictyoneurida Handlirsch = Palaeodictyoptera Goldenberg) from the Permian Deposits of the Vorkuta Basin

N. D. Sinitshenkova

From the Lower Permian insect bearing deposits of the Vorkuta coal basin two new species *Homaloneura* brauckmanni sp. nov. and Baeoneura desperata sp. nov. from the family Spilapteridae are described. For Vorkutoneura variabilis Sinitshenkova, 1977 (Spilapteridae) fore imaginal and hind nymphal wings are described for the first time. The complex of dictyoneuridans contradicts the definition of the Late Permian sediments age: the insect assemblage suggests the Early Permian age.

Keywords: new taxa, Homaloneura, Baeoneura, new data for Vorkutoneura variabilis, Spilapteridae, Vorkuta coal basin, Lower Permian

УДК 595.73:551.736(470)

НОВЫЕ ГРИЛЛОНОВЫЕ НАСЕКОМЫЕ (INSECTA: GRYLLONES) ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ БАБИЙ КАМЕНЬ (ВЕРХНЯЯ ПЕРМЬ РОССИИ). 2. ОТРЯЛ RECULIDA И GRYLLONES INCERTAE ORDINIS

© 2020 г. Д. С. Аристов^{а, b, *}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия ^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия *e-mail: danil_aristov@mail.ru Поступила в редакцию 07.03.2019 г. После доработки 05.04.2019 г.

Принята к публикации 05.04.2019 г.

Из верхнепермского местонахождения Бабий Камень (вятский ярус России) описаны новые таксоны отряда Reculida (Insecta: Gryllones): имаго Chauliodites babiy sp. nov. (семейство Chaulioditidae), Stegopterum kabalum sp. nov., S. pashka sp. nov., Permoshurabia tshasha sp. nov., Permuliercula chimaera gen. et sp. nov. (семейство Geinitziidae), Khosara ultima sp. nov. (семейство Liomopteridae), Permotoma aba gen. et sp. nov. (семейство Skaliciidae) и нимфа Tarakanikha satura gen. et sp. nov. (Gryllones incertae ordinis). Shurabia annosa Aristov, 2004 переописан и отнесен к роду Geinitzia.

Ключевые слова: Россия, верхняя пермь, Insecta, Eoblattida, Reculida, Gryllones incertae ordinis, new taxa

DOI: 10.31857/S0031031X20020026

Данная статья является продолжением работы по описанию гриллоновых насекомых из местонахождения Бабий Камень (тараканихинские и кедровские слои мальцевской свиты). Это местонахождение расположено в Кемеровской обл. России и относится к вятскому ярусу верхней перми (Садовников, 2016). По мнению других авторов (Щербаков, 2008), Бабий Камень имеет нижнетриасовый возраст. В первой части данной работы (Аристов, 2020) были рассмотрены эоблаттидовые насекомые. Ниже рассматриваются представители отряда Reculida, принадлежащего к надотряду Blattidea инфракласса Gryllones, и нимфа неясного положения, относящаяся к этому же инфраклассу. Кроме того, рассмотрена фауна всех гриллоновых насекомых местонахождения Бабий Камень и проведено ее сравнение с другими позднепермскими, ранне- и среднетриасовыми фаунами.

Инфракласс Gryllones представлен в Бабьем Камне прямокрылообразными и тараканообразными гриллоновыми насекомыми. К первым относятся прямокрылые Mesoedischiidae (Горохов, 2005). Тараканообразные (состав надотряда дан по: Aristov, 2015а) представлены эоблаттидовыми (Аристов, 2020) и их потомками: тараканами (Blattida: Subioblattidae: Rasnitsyn et al., 2013), peкулидовыми (см. ниже) и эмбиями (Embiida: Alexarasniidae: Shcherbakov, 2015).

Фауна рекулидовых насекомых (Insecta: Reculida) кедровских слоев Бабьего Камня до настоящего момента включала два рода и четыре вида семейства Chaulioditidae (Аристов, 2003) и один род с одним видом семейства Geinitziidae (Аристов, 2004). Ниже описаны еще один вид Chaulioditidae, четыре вида, относящихся к трем родам семейства Geinitziidae и по одному представителю Liomopteridae и Skaliciidae. Из перечисленных семейств Chaulioditidae и Geinitziidae известны как из перми, так и из триаса, a Skaliciidae и Liomopteridae – только из перми (Rasnitsyn et al., 2013). Кроме того, описана нимфа неясного положения, отнесенная нами к гриллоновым насекомым, - Tarakanikha satura gen. et sp. nov., которая была найдена в тараканихинских слоях мальцевской свиты. Эти слои древнее кедровских. но также относятся к местонахождению Бабий Камень. Кроме этой нимфы, в тараканихинских слоях найдено переднее крыло хаулиодитилы Chauliodites, не отличающееся от Ch. cancellatus (Aristov, 2003), описанного из кедровских слоев (Аристов, 2003). По количеству экземпляров доминируют Chaulioditidae – 68% (два рода, пять видов), меньше Geinitziidae – 27% (четыре рода, шесть видов), Skaliciidae и Liomopteridae единичны -3 и 2%, соответственно (по одному роду и виду).

По составу с Бабьим Камнем сходны одновозрастные фауны рекулидовых Тунгусского бассейна (вятский ярус Кемеровской обл. России: Садовников, 2016). В местонахождениях Нирунгдакан-1, Нижняя Люлюикта-1, Анакит-1 и Анакит-3 найдены Chaulioditidae и Geinitziidae, представленные одним родом с двумя видами каждое (Аристов, 2011). Отсутствие Skaliciidae и Liomopteridae может объясняться меньшим объемом сборов – 62 экз. в Бабьем Камне и 11 экз. в местонахождениях Тунгуски. В Тунгуске доминируют хаулиодитиды, составляющие 82%.

Также Бабий Камень сходен по составу рекулидовых с верхнепермским (северодвинским) местонахождением Исады в Вологодской обл. России (Aristov, 2013b). В этом местонахождении найдены доминирующие Chaulioditidae, составляющие 52% остатков рекулидовых (четыре рода, семь видов), Geinitziidae — 36% (три рода, три вида) и Liomopteridae — 12% (четыре рода, четыре вида). Следует отметить, что доля эоблаттидовых и рекулидовых от всех насекомых в Бабьем Камне заметно выше, чем в Исадах.

Фауна рекулидовых вятских местонахождений Соковка и Балымотиха во Владимирской обл. и Недуброво в Вологодской обл. представлена только Chaulioditidae (Aristov, 2013а). Тот же состав характерен и для нижнетриасовой (оленекской) фауны Петропавловки в Оренбургской обл. России (неопубликованные данные автора) и среднетриасовых (анизийских) местонахождений Германии (Bashkuev et al., 2012) и Франции (Аристов и др., 2011). Бабий Камень выделяется на фоне вятско-анизийских фаун рекулидовых своим относительно высоким разнообразием (наличием Skaliciidae и Liomopteridae). За этим исключением, фауны рекулидовых конца перми и начала триаса существенных различий не имеют.

Из найденных в Бабьем Камне эоблаттидовых Babalidae являются эндемиком (Аристов, 2020), Megakhosaridae и Blattogryllidae достаточно широко распространены как в верхней перми, так и в среднем триасе (Storozhenko, Aristov, 2014). Раннетриасовые эоблаттидовые на сегодняшний день не известны. Комплекс эоблаттидовых Бабьего Камня существенно отличается от Исад по отсутствию палеозойских элементов. В Исадах зарегистрированы последние находки Permotermopsidae, Atactophlebiidae и Cacurgidae (Aristov et al., 2013). Состав эоблаттид из Бабьего Камня, за исключением эндемичных Babalidae, характерен как для вятских Недуброво и местонахождений Тунгусского бассейна, так и для анизийских Вогез. В Недуброво найдены Megakhosaridae (Storozhenko, Aristov, 2014), в местонахождении

Анакит-3 (Тунгусский Бассейн: Аристов, 2011) и Вогезы найдены и Megakhosaridae и Blattogryllidae, в Вогезах, кроме того, обнаружены Mesorthopteridae (Аристов и др., 2011).

Таким образом, за счет последних находок пермских Liomopteridae и Skaliciidae фауна Reculida Бабьего Камня выглядит скорее пермской. Фауна Eoblattida является характерной как для вятского века верхней перми, так и для среднего триаса, и отличается от остальных фаун этого времени наличием эндемичных Babalidae и отсутствием Mesorthopteridae. Остальные гриллоновые насекомые Бабьего Камня — прямокрылые Mesoedischiidae, тараканы Subioblattidae и эмбии Alexarasniidae — известны из мезозоя (Rasnitsyn et al., 2013).

Состав описанных в данной работе и ранее (Аристов, 2019) гриллоновых не противоречит отнесению мальцевской свиты Кузбасса к терминальной перми (Yan et al., 2019 и др.). Ранее эти отложения рассматривались как нижнетриасовые (Щербаков, 2008). Сообщество считалось кризисным во многом благодаря доминированию Chaulioditidae, рассматриваемых ранее как "таксон катастроф" ("disaster taxon"), т.е., таксон, характерный для резких смен биоты. Впоследствии было показано широкое распространение этого семейства во временных окрестностях границы перми и триаса, и Chaulioditidae перестали рассматриваться в таком качестве (Пономаренко, 2016).

Фауна гриллоновых насекомых Бабьего Камня содержит как палеозойские, так и постпалеозойские (появившиеся в палеозое и перешедшие в мезозой) элементы с преобладанием последних, представленных семью семействами. Палеозойских семейств только три, включая эндемичных Babalidae (см. выше). Учитывая, что четыре семейства Gryllones являются первыми находками мезозойских групп, по составу фауна представляется скорее мезозойской. Более или менее палеозойской группой выглядят только Reculida. Однако это не свидетельствует о триасовом возрасте местонахождения, поскольку высокая доля постпалеозойских семейств характерна и для вятских местонахождений (Rasnitsyn et al., 2013).

Несмотря на то, что отложения Бабьего Камня формировались во время вулканической активности в Сибири (аргиллиты этого местонахождения имеют туфогенную природу: Shcherbakov, 2015), фауна эоблаттидовых и рекулидовых не выглядит кризисной. В крупнейшем верхнепермском местонахождении Исады на 47 экз. эоблаттидовых приходится шесть семейств, на 50 экз. рекулидовых – три семейства. В Бабьем Камне на 14 экз. Eoblattida приходится три семейства, на 62 экз. Reculida – четыре семейства. То есть разнообразие этих двух местонахождений вполне со-

поставимо. Еще один отряд тараканообразных, эмбии, впервые появляются в Бабьем Камне (семейство Alexarasniidae Shcherbakov, 2015). Для оставшихся тараканообразных, собственно Blattida, по сравнению с более древними и более молодыми местонахождениями, характерно резкое падение их доли в фауне (в Бабьем Камне доля тараканов составляет 3%). При этом в большинстве вятских и оленекских местонахождениях Европейской России тараканы составляют около половины остатков насекомых. Падает и наблюдаемое разнообразие - найденные немногочисленные тараканы относятся к семейству Subioblattidae и являются первой находкой этого семейства (Rasnitsyn et al., 2013). Тараканы Blattulidae из Бабьего Камня указаны в упомянутой работе ошибочно (П. Вшанский, личн. сообщ.). Палеозойско-мезозойские семейства Phylloblattidae, Argentinoblattidae и Caloblattinidae в Бабьем Камне не найдены (Rasnitsvn et al., 2013), что может быть связано с временным резким (на порядок) сокращением количества тараканов. Такая же низкая доля тараканов наблюдается в примерно одновозрастных с Бабьим Камнем местонахождениях Анакит, Недуброво и Залазна (Кемеровская, Вологодская и Кировская обл. России, соответственно).

На сегодняшний день единственная крупная раннетриасовая фауна насекомых — это оленекская Петропавловка в Оренбургской обл. России. Посткризисная фауна большинства гриллоновых этого местонахождения бедна и представлена только неопределенными прямокрылыми, тараканами и рекулидовыми Chaulioditidae (Щербаков и др., 2019).

По всей видимости, излияние сибирских траппов как таковое не имело катастрофических последствий для гриллоновых насекомых. Напротив, из девяти семейств Gryllones, найденных в Бабьем Камне, три представляют собой первые находки – Babalidae, Alexarasniidae и Mesoedischiidae. Для двух семейств (Liomopteridae и Skaliciidae) находки в Бабьем Камне являются последними, четыре семейства проходят из палеозоя в мезозой (Subioblattidae, Megakhosaridae, Blattogryllidae и Chaulioditidae).

Таким образом, изменения фауны гриллоновых насекомых на рубеже палеозоя и мезозоя имели место, но выразились они в росте разнообразия, а не в его сокращении. Причиной этому, как ни парадоксально, могла быть именно вулканическая активность. Перечисленные выше гриллоновые, кроме Mesoedischiidae, были более или менее тесно связаны с подстилкой и, соответственно, с растениями. Биологическая активность вулканических почв по сравнению с невулканическими зональными почвами повышена. Это создает благоприятные условия для растений и, опосредованно, для стратобионтов. Наша работа дополнительно подтверждает достаточно высокое, некризисное, разнообразие фауны Бабьего Камня, что не противоречит пермскому возрасту этого местонахождения. Это же касается и одновозрастных с Бабьим Камнем фаун Тунгуски и местонахождения Недуброво (в некоторых работах относимых к триасу: Щербаков, 2008). Фауны гриллоновых этих местонахождений выглядят обедненным вариантом фауны Бабьего Камня.

Известно, что нормированное количество семейств (количество семейств из местонахождения, деленное на натуральный логарифм количества экземпляров из этого местонахождения) возрастает в конце перми (Бабий Камень и Тунгуска: Расницын и др., 2013). Наши новые данные этот рост подтверждают.

В перечисленных выше местонахождениях «кризис» выражен, прежде всего, в низкой доле тараканов (как следствие экологической депрессии), но не в сколько-нибудь заметном падении разнообразия. Учитывая долю новых семейств, это не конец пермского вымирания, а начало мезозойской диверсификации, что было продемонстрировано ранее (Расницын и др., 2013) и подтверждается нашими новыми данными.

Автор признателен А.П. Расницыну, А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) и С.Ю. Стороженко (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за замечания по рукописи. Работа поддержана Программой № 15 Президиума Российской Академии Наук "Проблемы происхождения жизни и становления биосферы" и грантом РФФИ № 18-04-00322.

НАДОТРЯД BLATTIDEA ОТРЯД RECULIDA

СЕМЕЙСТВО CHAULIODITIDAE HANDLIRSCH, 1906

Род Chauliodites Heer, 1864

Chauliodites babiy Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида от местонахождения Бабий Камень.

Голотип – ПИН, № 4887/212, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, правый берег р. Томь в 10 км ниже п. Усть-Нарык, местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус, мальцевская свита, кедровские слои.

О п и с а н и е (рис. 1, *a*). Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в 3.5 раза шире субкостального. SC с простыми и Y-образными передними ветвями, заканчивается в дистальной трети крыла. R с редкими передними ветвями, изогнут к переднему краю крыла до и после основания RS. Интер-



Рис. 1. Представители отряда Reculida из Бабьего Камня (Кемеровская обл.; верхняя пермь, вятский ярус), передние крылья: *a* – Chauliodites babiy sp. nov., голотип ПИН, № 4887/212 (семейство Chaulioditidae); *б* – Geinitzia annosa (Aristov, 2004) comb. nov., голотип ПИН, № 4887/28; *e* – Stegopterum kabalum sp. nov., голотип ПИН, № 4887/520; *e* – S. pash-ka sp. nov., голотип ПИН, № 4887/533; *д*–*ж* – Permoshurabia tshasha sp. nov.: *д* – голотип ПИН, № 4887/529, *e* – паратип ПИН, № 4887/555, *ж* – паратип ПИН, № 4887/519; *з* – Permuliercula chimaera gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 4887/223 (семейство Geinitziidae). Длина масштабной линейки на рис. 1 и 2 соответствует 1 мм.

радиальное поле резко расширяется в своем основании. Основание RS расположено в конце базальной четверти крыла, RS начинает ветвиться до дистальной трети крыла с двумя или более ветвями. М начинает ветвиться на некотором расстоянии от основания RS. МА начинает ветвиться вблизи основания, с двумя ветвями, MP простая. СиА разделяется на простые CuA_1 и CuA_2 непосредственно перед основанием RS. Вершины CuA_1 и CuA_2 не слиты, вершина CuA_1 заканчивается в дистальной трети крыла. Интеркубитальное поле не расширено в основании. A_1 простая, A₂ с двумя ветвями, не образующими анастомозов. Поперечные жилки простые и образующие двойной ряд ячеек в интеррадиальном поле. Мембрана крыла темная, с небольшими светлыми пятнами.

Размеры в мм: длина переднего крыла 10.

Сравнение. По строению М новый вид наиболее сходен с Ch. issadensis Aristov, 2009 из верхнепермского местонахождения Исады в России, от которого отличается не слитыми вершинами ветвей CuA. У Ch. issadensis вершины CuA₁ и CuA₂ слиты (Aristov, 2013b).

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО GEINITZIIDAE HANDLIRSCH, 1906

Определительная таблица родов пермских Geinitziidae

2(1) CuA с тремя ветвями.

- 3(4) Вершина CuA₂ изогнута параллельно заднему краю крыла.....Shurabia Martynov, 1937
- 4(3) Вершина CuA₂ не изогнута параллельно заднему краю крыла.
- 5(6) RS гребенчатый назад.....Stegopterum Sharov, 1961
- 6(5) RS дихотомический или ветвящийся беспорядочно..... Permoshurabia Aristov, 2009

Род Geinitzia Handlirsch, 1906

Geinitzia annosa (Aristov, 2004) comb. nov.

Табл. VI, фиг. 2

Shurabia annosa: Аристов, 2004, с. 51, рис. 2, б, 3, б.

Голотип — ПИН, № 4887/28, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 1, б). Передний край переднего крыла слабовыпуклый. Костальное поле у основания RS в 1.6 раза шире субкостального. SC с частыми простыми передними ветвями, заканчивается у середины крыла. Передние ветви R простые и частые. Четырехветвистый RS начинает ветвиться в базальной трети крыла, интеррадиальное поле расширено в середине. МА с коротким развилком у вершины крыла, МР начинает ветвиться в дистальной трети крыла, с двумя окончаниями. CuA₁ начинает ветвиться в своей базальной трети, задняя ветвь CuA₁ с коротким развилком. Вершина CuA₂ изогнута параллельно заднему краю крыла. CuP дуговидно изогнута к переднему краю крыла. Окраска в виде пятен и полос вдоль поперечных жилок в задней половине крыла.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 11.

С р а в н е н и е. От остальных представителей рода G. annosa отличается коротким развилком на задней ветви CuA_1 . У остальных гейниций задняя ветвь CuA_1 ветвится у основания (Стороженко, 1998).

Замечание. При описании вид был ошибочно отнесен к роду Shurabia (Аристов, 2004). Для обсуждаемого вида характерна четырехветвистая CuA, типичная для рода Geinitzia, тогда как у Shurabia CuA имеет три ветви (см. определительную таблицу).

Материал. Голотип.

Род Stegopterum Sharov, 1961

Stegopterum kabalum Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 3

Название вида от қабал шорск. – пепел.

Голотип – ПИН, № 4887/520, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 1, в). Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в 2 раза шире субкостального. SC с частыми простыми передними ветвями, заканчивается у границы дистальной трети крыла. R с тремя передними ветвями. Основание RS расположено в базальной трети крыла, интеррадиальное поле расширено в середине. RS с пятью или более ветвями, гребенчатый назад, с дополнительным развилком на задней ветви. М с выраженной М₅, разделяется на МА и МР примерно посередине между основанием RS и первым развилком CuA. МА и МР начинают ветвиться у середины крыла, с тремя и двумя ветвями соответственно. CuA₁ разделяется на две простые ветви перед своей серединой, передняя ветвь заканчивается до дистальной трети крыла, СиА2 слабоизогнута у вершины. Поперечные жилки в основном простые, но в интеррадиальном поле образуют несколько ячеек.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 16.

С р а в н е н и е. S. kabalum наиболее сходен с S. hirtum Sharov, 1961 из казанского местонахождения Калтан в Кемеровской обл. России. Новый вид отличается рано ветвящейся МА и короткой CuA. У S. hirtum МА простая, передняя ветвь CuA заканчивается в дистальной трети крыла (Аристов, 2004).

Материал. Голотип.

Stegopterum pashka Aristov, sp. nov.

Табл.VI, фиг. 4

Название вида от пашка *шорск*. – иной (другой).

Голотип – ПИН, № 4887/533, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 1, г). Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в 1.7 раза шире субкостального. В основании костального поля проходит тонкая выпуклая жилка, параллельная переднему краю крыла. SC с частыми простыми передними ветвями, заканчивается перед дистальной четвертью крыла. R с четырьмя или более передними ветвями. Основание RS расположено у границы базальной трети крыла, интеррадиальное поле расширено в середине. RS гребенчатый назад, с четырьмя или более ветвями. М₅ редуцирована до тонкой поперечной жилки. Первые развилки М и СиА сближены, М разделяется на МА и МР на заметном расстоянии перед основанием RS. МА и МР начинают ветвиться за серединой крыла, МА, вероятно, с четырьмя ветвями, МР двуветвистая. СиА1 разделяется на две простые ветви у своей середины, передняя ветвь заканчивается до дистальной трети крыла, CuA₂, вероятно, изогнута у вершины параллельно заднему краю крыла. Поперечные жилки в основном простые, Н-образные в интеррадиальном и Ү-образные в интермедиальном полях.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 13.

С р а в н е н и е. Новый вид наиболее сходен с S. kabalum, от которого отличается более длинной SC, редукцией M_5 и смещением первого развилка M к первому развилку CuA. У S. kabalum SC заканчивается перед дистальной третью крыла, M_5 четко выражена, первые развилки M и CuA не сближены (см. выше).

З а м е ч а н и е. Жилка в основании костального поля у S. pashka, вероятно, является "ложной костой", характерной для прямокрылообразных насекомых. У рекулид этот признак крайне редок, но не уникален. Такое же строение основания костального поля известно для Parachauliodites orthopteroides Aristov, 2013 из северодвинского местонахождения Исады в Вологодской обл. России (семейство Chaulioditidae: Аристов, 2013).

Материал. Голотип.

Род Permoshurabia Aristov, 2009

Permoshurabia tshasha Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 5, 6

Название вида от чаш шорск. – молодой.

Голотип – ПИН, № 4887/529, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

О п и с а н и е (рис. 1, $\partial - \omega$). Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS примерно в 2 раза шире субкостального. SC с частыми простыми, реже дихотомирующими передними ветвями, заканчивается у середины крыла или перед его дистальной третью. В с тремя-шестью передними ветвями. Основание RS расположено на границе базальной трети крыла, интеррадиальное поле не расширено. RS с пятью-семью основными ветвями, у середины крыла или на границе его дистальной трети разделяется на две ветви – гребенчатую вперед переднюю и простую или дихотомирующую заднюю. М₅ не выражена, М разделяется на МА и MP примерно посередине между основанием RS и первым развилком CuA. МА с тремя-четырьмя, MP с двумя-тремя ветвями. СиА₁ делится на две простые ветви у своей середины или дистальнее, вершина CuA₂ слабо S-образно изогнута. Поперечные жилки простые. Окраска (сохранилась только на паратипе № 4887/519) в виде темной полосы вдоль переднего края крыла и полосок вдоль поперечных жилок.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 16.

С р а в н е н и е. От остальных представителей рода отличается гребенчатой вперед передней ветвью RS. У Р. mesenensis Aristov, 2009 из Сояны (казанский ярус Архангельской обл. России) и Р. komi Aristov, 2015 из Воркуты (кунгурский ярус Республики Коми, Россия) RS дихотомический, четырехветвистый (Аристов, 2009; Aristov, 2015b).

Материал. Голотип и паратипы ПИН, №№ 4887/519 и 555 из того же местонахождения.

Род Permuliercula Aristov, gen. nov.

Название рода от пермского периода и muliercula *лат.* – самка; ж. р.

Типовой вид – P. chimaera sp. nov.

Диагноз. Мелкие насекомые. В переднем крыле костальное поле у основания RS немного шире субкостального. SC заканчивается у середины крыла. RS дихотомический, начинается в конце базальной трети крыла, с первым развилком перед серединой крыла, задняя ветвь RS слита с МА. Интеррадиальное поле расширенное, пересечено длинной, мощной, S-образно изогнутой поперечной жилкой. М₅ впадает в CuA после ее разделения на ветви, М разделяется на ветви на равном расстоянии как от первого развилка CuA, так и от основания RS. CuA₁ двуветвистая, вершина CuA₂ изогнута S-образно.

Видовой состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Новый род наиболее сходен с родом Shurabia Martynov, 1937, от которого, как и от остальных родов гейнициид Permuliercula gen. nov. отличается M_5 , впадающей в CuA₁. У остальных Geinitziidae, как и у всех Reculida, M_5 впадает в CuA до ее разделения на ветви (Стороженко, 1998; Аристов и др., 2009; Aristov, 2015a, b).

З а м е ч а н и е. Впадение M_5 в CuA после ее разделения на ветви является одной из важнейших синапоморфий надотряда Orthopteroidea (Горохов, 2004). Вне этого надотряда такой анастомоз у гриллоновых характерен только для описываемого рода и некоторых семейств кнемидолестидовых подотряда Parmapterina (Aristov, 2016).

Permuliercula chimaera Aristov, sp. nov. Табл. VI, фиг. 7

Название вида от Chimaera *греч.* – Химера. В палеонтологии – никогда не существовавший организм, ошибочно реконструированный на основе остатков организмов различных видов.

Голотип – ПИН, № 4887/222, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

О п и с а н и е (рис. 1, 3). Передний край переднего крыла выпуклый. SC с простыми, слабо S-образно изогнутыми передними ветвями. RS с четырьмя—пятью ветвями. MA с четырьмя ветвями, MP двуветвистая. Задняя ветвь CuA₁ изогнута S-образно. Интеркубитальное поле плавно сужается к заднему краю крыла, CuP прямая.

Размеры в мм: длина переднего крыла 10. Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО LIOMOPTERIDAE SELLARDS, 1909 Род Khosara Martynov, 1937

тод Kilosafa Martyilov, 195

Khosara ultima Aristov, sp. nov. Табл. VI, фиг. 8

Название вида ultima лат. – последняя.

Голотип – ПИН, № 4887/568, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

О п и с а н и е (рис. 2, *a*). Передний край переднего крыла слабовыпуклый. Костальное поле у основания RS в 2 раза шире субкостального. SC с простыми передними ветвями, заканчивается в дистальной четверти крыла. RS начинается сразу

за границей базальной трети крыла. RS, MA и MP до дистальной трети крыла простые. CuA₁ прямая, начинает ветвиться у своей вершины, образуя задний гребень из трех или более ветвей. CuA₂ простая, S-образно изогнутая. Ствол MA с изломами в местах впадения поперечных жилок. Окраска в виде пятна в области птеростигмы.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 12.

С р а в н е н и е. Новый вид наиболее сходен с К. permiakovae Martynov, 1937 из уржумского местонахождения Каргала в Оренбургской обл. России. Новый вид отличается простой МА в середине крыла и гребенчатой CuA₁. У К. permiakovae МА ветвится у середины крыла, CuA₁ с двумя ветвями (Стороженко, 1998).

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО SKALICIIDAE KUKALOVÁ, 1964 Род Permotoma Aristov, gen. nov.

Название рода от пермского периода и р. Томь; ж. р.

Типовой вид – Т. aba sp. nov.

Диагноз. Мелкие насекомые. В переднем крыле костальное поле у основания RS в 2 раза шире субкостального. SC заканчивается у начала дистальной трети крыла. RS отделяется в базальной четверти крыла и начинает ветвиться за его серединой. М разделяется на MA и MP за основанием RS. MA и MP начинают ветвиться у середины крыла. CuA₁ простая, изогнута S-образно, CuA₂ ветвится у своего основания.

Видовой состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Новый род наиболее сходен с Аfrogrylloblattus Aristov et Mostovsky, 2013 из верхнепермского местонахождения Лиджеттон в ЮАР наличием M, разделяющейся на MA и MP за основанием RS. Род Регтотота отличается узким костальным полем, простой CuA₁ и рано ветвящейся CuA₂. У Afrogrylloblattus костальное поле у основания RS примерно равно по ширине субкостальному, CuA₁ ветвится, CuA₂ начинает ветвиться у своей середины (Аристов, Мостовский, 2013).

Регтотота aba Aristov, sp. nov. Табл. VI, фиг. 9

Название вида от абинской серии.

Голотип – ПИН, № 4887/193, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

О п и с а н и е (рис. 2, б). Передний край переднего крыла слабовыпуклый. SC с простыми передними ветвями, соединенными поперечными





Рис. 2. Представители отряда Reculida и Gryllones incertae ordinis из Бабьего Камня (Кемеровская обл.; верхняя пермь, вятский ярус): a – Khosara ultima sp. nov., голотип ПИН, № 4887/568 (семейство Liomopteridae), переднее крыло; δ – Permotoma aba gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 4887/193 (семейство Skaliciidae), переднее крыло; a – Tarakanikha satura gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 4887/351 (Gryllones incertae ordinis), общий вид.

жилками. Интеррадиальное поле широкое, но уже субкостального. RS и MA с двумя или более ветвями, MP двуветвистая. CuA₂ с двумя или более ветвями. Основание интеркубитального поля не расширено. Поперечные жилки простые и образующие двойной ряд ячеек в интеррадиальном поле и посередине медиального поля. Окраска вдоль поперечных жилок и в виде небольших пятен у основания крыла, первого развилка M и крупного пятна в дистальной половине крыла.

a

Размеры в мм: длина переднего крыла около 12.

Материал. Кроме голотипа — экз. ПИН, № 4887/236 из того же местонахождения.

GRYLLONES INCERTAE ORDINIS GRYLLONES INCERTAE FAMILIAE Род Tarakanikha Aristov, gen. nov.

Название рода от тараканихинских сло-ев; ж. р.

Типовой вид – Т. satura sp. nov.

Д и а г н о з. Голова крупная, с крупными глазами. Пронотум вытянутый, сужающийся к своему переднему краю. Паранотальное кольцо квадратное, не закрывающее голову. Боковые лопасти параноталий сужаются к заднему краю пронотума. Мезонотум квадратный, короче пронотума, метанотум короче мезонотума. Передние ноги длинные, с широкими невооруженными голенями. Средние и задние голени длинные, направлены назад. Передние и задние крыловые зачатки с закругленными вершинами, расположены параллельно оси тела. Тергиты брюшка узкие, церки короткие, с короткими члениками, резко сужающиеся к вершине.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Новый род наиболее сходен с Tshekardites Aristov, 2004 из нижнепермского местонахождения Чекарда (кунгурский ярус Пермского края, Россия). Описываемый род отличается крупными глазами, сужающимся к переднему краю пронотумом и толстыми голенями. У Tshekardites глаза небольшие, пронотум квадратный, голени стройные (Aristov, 2004; Аристов и др., 2006). От еше одного сходного рода Kaltanympha из местонахождения Калтан (казанский ярус Кемеровской обл., Россия) Tarakanikha отличается узким пронотумом и короткими церками со сравнительно длинными члениками. У Kaltanympha пронотум квадратный, церки длинные с очень короткими члениками (Стороженко, 1998).

Замечания. Общий план строения (наличие не закрывающих голову параноталий, параллельные передние и задние крыловые зачатки, не увеличенные задние ноги с направленными назад голенями и членистые церки) описываемой нимфы характерен для двух отрядов гриллоновых – Eoblattida и Reculida (состав этих отрядов см.: Aristov, 2015а). Такие признаки, как крупные голова и глаза, расширяющиеся к голове боковые лопасти параноталий и короткие церки характерны для эоблаттидовых семейства Megakhosaridae. Наиболее сходно с описываемой нимфой имаго мегахозарилы Tshekhosara из нижней перми России (Novokshonov, 1998). Однако это сходство не представляется нам достаточно належным для отнесения новой нимфы к эоблаттиловым, тем более к какому-либо их семейству.

На фоне брюшка сохранилось неструктурированное органическое содержимое кишечника, вероятно, растительного происхождения. Судя по крупным глазам, направленным назад голеням, характерным для стратобионтов (водным нимфам, наоборот, свойственны голени, направленные вперед: Аристов и др., 2006; Vršanský et al., 2019), длинным ногам и содержимому кишечника обсуждаемый вид был сапрофагом, ведущим более или менее открытый образ жизни.

Tarakanikha satura Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 10

Название вида satura лат. – сытая.

Голотип – ПИН, № 4887/351, прямой и обратный отпечатки нимфы; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, тараканихинские слои.

Описание (рис. 2, *в*). Длина пронотума в 1.3 раза больше его максимальной ширины. Передний и задний края паранотального кольца узкие. Задние крыловые зачатки заметно шире передних. Церки короткие, пяти- или шестичлениковые.

Размеры в мм: длина тела 10. Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов Д.С. Ревизия семейства Tomiidae // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 32–39.

Аристов Д.С. Фауна гриллоблаттидовых насекомых (Grylloblattida) конца поздней перми и первой половины триаса // Палеонтол. журн. 2004. № 5. С. 45–52.

Аристов Д.С. Обзор стратиграфического распространения пермских Grylloblattida (Insecta) с описанием новых таксонов // Палеонтол. журн. 2009. № 6. С. 37–45.

Аристов Д.С. Новые и малоизвестные Grylloblattida (Insecta) из межтрапповых отложений Тунгусского бассейна Сибири // Палеонтол. журн. 2011. № 5. С. 61–68. Аристов Д.С. Новые Grylloblattida (Insecta) из верхней перми и нижнего триаса Европейской России и верхней перми Казахстана // Палеонтол. журн. 2013. № 1. С. 48–56.

Аристов Д.С. Новые гриллоновые насекомые (Insecta: Gryllones) из местонахождения Бабий Камень (верхняя пермь России). Часть 1. Отряд Eoblattida // Палеонтол. журн. 2020. № 1. С. 44–49.

Аристов Д.С., Вапплер Т., Расницын А.П. Новые и малоизвестные Geinitziidae (Insecta; Grylloblattida) из триаса и юры Европы, Средней Азии, Монголии и Южной Африки // Палеонтол. журн. 2009. № 4. С. 59–65.

Аристов Д.С., Гравожель-Стамм Л., Маршал-Папье Ф. Новые гриллоблаттиды (Insecta; Grylloblattida) из вольциевого песчаника Вогез (средний триас Франции) // Палеонтол. журн. 2011. № 2. С. 39–45.

Аристов Д.С., Мостовский М.Б. Гриллоблаттиды (Insecta; Grylloblattida) из верхней перми Южной Африки // Палеонтол. журн. 2013. № 5. С. 37–43.

Аристов Д.С., Новокшонов В.Г., Паньков Н.Н. Систематика нимф гриллоблаттидовых насекомых (Insecta; Grylloblattida) // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 75–85.

Горохов А.В. Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 57. № 1. СПб.: ЗИН РАН, 2004. С. 1–54.

Горохов А.В. Обзор триасовых прямокрылых (Orthoptera) с описанием новых и малоизвестных таксонов. Сообщение 2 // Палеонтол. журн. 2005. № 3. С. 46–54.

Пономаренко А.Г. Насекомые во временных окрестностях пермо-триасового кризиса // Палеонтол. журн. 2016. № 2. С. 68–81.

Расницын А.П., Аристов Д.С., Расницын Д.А. Насекомые у рубежа перми и раннего триаса (уржумский– оленекский века) и проблема пермотриасового кризиса биоразнообразия // Журн. общ. биол. 2013. Т. 74. № 1. С. 30–52.

Садовников Г.Н. Трапповый вулканизм Сибири и «пермо-триасовое вымирание» // Геол. и разведка. 2016. № 2. С. 8–14.

Стороженко С.Ю. Систематика, филогения и эволюция гриллоблаттидовых насекомых (Insecta: Grylloblattida). Владивосток: Дальнаука, 1998. 207 с.

Шербаков Д.Е. О пермских и триасовых энтомофаунах в связи с биогеографией и пермо-триасовым кризисом // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 15–33.

Шербаков Д.Е., Башкуев А.С., Василенко Д.В. и др. Новое местонахождение раннетриасовых насекомых – Петропавловка // Палеострат-2019. Годичн. собрание (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отделения Палеонтол. об-ва при РАН. Москва, 28–30 января 2019 г. М.: ПИН РАН, 2019. С. 68–69.

Aristov D.S. The fauna of grylloblattid insects (Grylloblattida) of the Lower Permian locality of Tshekarda // Paleontol. J. 2004. V. 38. Suppl. 2. P. 80–145.

Aristov D.S. 1.3. Vyatkian–Olenekian localities // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia / Ed. Aristov D.S. N.Y., 2013a. P. 669–675 (Paleontol. J. V. 47. \mathbb{N}_{2} 7).

Aristov D.S. 2.6. New grylloblattids (Insecta: Grylloblattida) from the Upper Permian of the Vologda region // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia /

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020

Ed. Aristov D.S. N.Y., 2013b. P. 751–766 (Paleontol. J. V. 47. No \mathbb{N} 7).

Aristov D.S. Classification of order Eoblattida (Insecta; Blattidea) with description of new taxa // Far Eastern Entomol. 2015a. \mathbb{N} 301. P. 1–56.

Aristov D.S. A new gryllones insects (Insecta: Gryllones) from the Permian of the Russia // Paleontol. J. 2015b. V. 49. \mathbb{N} 12. P. 1310–1333.

Aristov D.S. Classification of the Parmapterina subord. n. (Insecta: Cnemidolestida) // Far Eastern Entomol. 2016. \mathbb{N} 311. P. 13–22.

Aristov D.S., Bashkuev A.S., Vassilenko D.V. Review of the entomofauna // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia / Ed. Aristov D.S. N.Y., 2013. P. 658–667 (Paleontol. J. V. 47. № 7).

Bashkuev A., Sell J., Aristov D. et al. Insects from the Buntsandstein of Lower Franconia and Thuringia // Paläontol. Z. 2012. Bd 86. P. 175–185.

Novokshonov V.G. Tshekhosara improvida n. gen., n. sp. (Insecta; Grylloblattida: Megakhosaridae) aus dem unteren Perm des Urals // Paläontol. Z. 1998. Bd 72. S. 65–66.

Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Rasnitsyn D.A. Insects of the Permian and Early Triassic (Urzhumian–Olenekian ages) and the problem of the Permian–Triassic biodiversity crisis // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia / Ed. Aristov D.S. N.Y., 2013. P. 793–823 (Paleontol. J. V. 47. N $^{\circ}$ 7).

Shcherbakov D.E. Permian and Triassic ancestors of webspinners (Embiodea) // Russ. Entomol. J. 2015. V. 24. № 3. P. 187–200.

Storozhenko S.Yu., Aristov D.S. Review of the Paleozoic and Mesozoic families Megakhosaridae and Blattogryllidae (Insecta: Grylloblattida) // Far Eastern Entomol. 2014. № 271. P. 1–28.

Vršanský P., Sendi H., Aristov D. et al. Ancient roaches further exemplify 'no land return' in aquatic insects // Gondwana Res. 2019. V. 68. P. 22–33.

https://doi.org/10.1016/j.gr.2018.10.020

Yan E.V., Beutel R.G., Lawrence J.F. et al. Archaeomalthus – (Coleoptera, Archostemata) a 'ghost adult' of Micromalthidae from Upper Permian deposits of Siberia? // Histor. Biol. 2019.

https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1561672

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. Chauliodites babiy sp. nov., голотип ПИН, № 4887/212, переднее крыло (Chaulioditidae).

Фиг. 2. Geinitzia annosa (Aristov, 2004) comb. nov., голотип ПИН, № 4887/28, переднее крыло (Geinitziidae).

Фиг. 3. Stegopterum kabalum sp. nov. голотип ПИН, № 4887/520, переднее крыло (Geinitziidae).

Фиг. 4. Stegopterum pashka sp. nov. голотип ПИН, № 4887/533, переднее крыло (Geinitziidae).

Фиг. 5, 6. Permoshurabia tshasha sp. nov. (Geinitziidae), передние крылья: 5 – голотип ПИН, № 4887/529; 6 – паратип ПИН, № 4887/519.

Фиг. 7. Permuliercula chimaera sp. nov. голотип ПИН, № 4887/222, переднее крыло (Geinitziidae).

Фиг. 8. Khosara ultima sp. nov. голотип ПИН, № 4887/568, переднее крыло (Liomopteridae).

Фиг. 9. Permotoma aba sp. nov., голотип ПИН, № 4887/193, переднее крыло (Skaliciidae).

Фиг. 10. Tarakanikha satura sp. nov., голотип ПИН, № 4887/351, общий вид (Gryllones incertae ordinis).

New Gryllones Insects (Insecta: Gryllones) from the Babii Kamen' Locality (Upper Permian of Russia). Part 2. Order Reculida and Gryllones Ordinis Incertis

D. S. Aristov

New insects from the Upper Permian Babii Kamen' locality (Vyatkian Stage of Russia) are described in the order Reculida (Insecta: Gryllones): imagines of *Chauliodites babiy* sp. nov. (family Chaulioditidae), *Ste-gopterum kabalum* sp. nov. *S. pashka* sp. nov. *Permoshurabia tshasha* sp. nov., *Permuliercula chimaera* gen. et sp. nov. (family Geinitziidae), *Khosara ultima* sp. nov. (family Liomopteridae), and *Permotoma aba* gen. et sp. nov. (family Skaliciidae). A new gryllones nymph of uncertain position *Tarakanikha satura* gen. et sp. nov. is described from same locality. *Shurabia annosa* Aristov, 2004 is redescribed and transferred to genus *Geinitzia*.

Keywords: Russia, Upper Permian, Insecta, Eoblattida, Reculida, Gryllones ordinis incertis, new taxa

УДК 565.76

OLIBROLITUS, НОВЫЙ РОД СЕМЕЙСТВА PHALACRIDAE (COLEOPTERA, CUCUJOIDEA) ИЗ САКСОНСКОГО И БАЛТИЙСКОГО ЯНТАРЯ

© 2020 г. Г. Ю. Любарский^{а, *}, Е. Э. Перковский^{b, c, **}

^аЗоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия ^bИнститут зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, Украина ^cПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия *e-mail: lgeorgy@rambler.ru **e-mail: perkovsk@gmail.com Поступила в редакцию 26.03.2019 г. После доработки 08.04.2019 г. Принята к публикации 08.04.2019 г.

Описывается Olibrolitus katyae gen. et sp. nov. из позднеэоценового янтаря. Новый род не входит в современные группы родов Phalacridae. Из эоценового янтаря указаны находки нескольких современных родов, а также недавно описан род Neolitochropus, однако новый род Olibrolitus не близок к этому роду, и пока трудно указать его связь с какими-либо современными родами. Новый род отличается от других родов семейства по отсутствию пришовных линий на надкрыльях и строению лапок (первый членик задних лапок длиннее второго, сочленены свободно).

Ключевые слова: Coleoptera, Phalacridae, Olibrolitus, палеонтология, балтийский и саксонский янтарь, систематика

DOI: 10.31857/S0031031X20020075

введение

Небольшое семейство гладышей (Coleoptera: Cucujoidea: Phalacridae) содержит более 600 видов в мировой фауне (Gimmel, 2013: 52 рода, 635 видов), представлено во всех зоогеографических регионах. В Палеарктике насчитывается 146 видов (Švec, 2007). У жуков этого семейства тело гладкое, часто блестящее, не покрыто волосками, размер маленький, усики 11-члениковые с 3-члениковой булавой (изредка булава из 4 или 5 члеников), формула лапок 5-5-5 (изредка 5-5-4, 4-4-4, 4-5-4).

Наиболее древние ископаемые находки гладышей известны из верхнеальбского испанского янтаря (Peris et al., 2016). Помимо этого, Phalacridae известны из верхнеэоценовых балтийского и ровенского янтарей (Phalacrus Paykull, Olibrus Erichson и Stilbus Seidlitz: Klebs, 1910; Hieke, Pietrzeniuk, 1984; Lyubarsky, Perkovsky, 2011, 2016) и среднемиоценовых доминиканского и мексиканского янтарей (этот материал не определен до родового уровня; Spahr, 1981). А.Г. Кирейчук и А. Нель (Kirejtshuk, Nel, 2008) отметили находки Phalacridae в нижнеэоценовом янтаре Уазы. В основном из эоцена указывались современные роды, до того как Г.Ю. Любарский и Е.Э. Перковский (Lyubarsky, Perkovsky, 2016) описали из эоценового янтаря новый род Neolitochropus Lyubarsky et Perkovsky. Ископаемый род Neolitochropus связан с современными родами, распространенными в тропиках. Таким образом, из эоценового янтаря известны роды Phalacrus, Olibrus, Stilbus, Neolitochropus, а также новый род, описываемый в данной работе.

Новый род не близок ни к одному современному роду; он найден в коллекции янтаря К. и X. Хоффейнсов (Christel and Hans Werner Hoffeins, Hamburg, Germany, ССНН). Материалы, описываемые в статье, будут храниться в коллекции янтаря Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut, Müncheberg, Germany (SDEI).

Фотографии сделаны при помощи стереомикроскопа Leica M165С в центре коллективного использования научного оборудования "Animalia", в Ин-те зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

ОТРЯД COLEOPTERA

НАДСЕМЕЙСТВО CUCUJOIDEA LATREILLE, 1802

СЕМЕЙСТВО PHALACRIDAE LEACH, 1815

Род Olibrolitus Lyubarsky et Perkovsky, gen. nov.

Название рода составлено из комбинации названий родов Olibrus и Ochrolitus Sharp, поскольку новый род похож на оба эти рода; м. р.

Типовой вид – Olibrolitus katyae sp. nov.



Рис. 1. Olibrolitus katyae gen. et sp. nov., голотип ССНН 1206-2, общий вид: a – вентрально; δ – дорсально.

Д и а г н о з. Тело голое, усики 11-члениковые, с 3-члениковой булавой, членики булавы поперечные. Формула лапок 5-5-5, членики лапок с лопастинками, 4-й членик с сильно расширенными лопастинками. Продольные линии на надкрыльях отсутствуют. Щиток небольшой, поперечный. Ктенидий на передних голенях отсутствует, передние голени без длинных шпор на наружных углах вершины. Средние голени с двумя шпорами на вершине. Вырост заднегруди широкий, шире, чем диаметр средних тазиков, т. е. средние тазики отчетливо разделены. Метавентральные линии не отделены от тазиковых впадин. 1-й членик задних лапок длиннее 2-го.

Сравнение. См. "Обсуждение" ниже.

Olibrolitus katyae Lyubarsky et Perkovsky, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1-3

Голотип — ССНН 1206-2, хранится в коллекции янтаря SDEI; саксонский янтарь, верхний эоцен.

Вид назван в честь Екатерины (Кати) Сидорчук (1981–2019).

Описание (рис. 1). Тело короткое, овальное, не покрыто волосками, слабо блестящее, размер маленький; черный верх без светлых отметин, нижняя сторона блестящая (табл. VII, фиг. 1a, 1б). Длина тела в 1.5 раза больше ширины.

Голова. Сильно поперечная, несколько уплощенная. Пунктировка головы слабая, редкая, расстояние между точками составляет 1-2 диаметра точки. Глаза небольшого размера, не окантованы, тонко фасетированы, фасетки выпуклые. Фронтоклипеальная область выступает над местами прикрепления усиков, вершина клипеуса обрезана. Фронтоклипеальный шов отсутствует, усиковые бороздки отсутствуют. Последний членик нижнечелюстных щупиков длиннее предыдущего. Усики заходят за задний край переднеспинки. 3-члениковая булава усика слегка асимметрична, членик 9-й конический, членик 10-й поперечный, членик 11-й овальный, не суженный. Членики усиков 4-8 примерно равной длины, каждый членик в 1.5 раза длиннее ширины (рис. 1). Членик усика 2 самый длинный, членик 7 немного длиннее членика 5.

Грудь. Переднеспинка сильно поперечная, слабо и редко пунктирована, с умеренно развитой прищитковой лопастью. Основание переднеспинки не окантовано. Щиток треугольный, со слегка округленными углами, очень слабо пунктированный. Задние углы переднеспинки налегают на основание надкрылий. Вырост переднегруди широкий, округленный при виде сбоку, обрезанный апикально, по бокам не окантованный, без крупных хет на вершине. Передние тазики широко разделены. Щиток маленький, треуголь-



Объяснения к таблице VII

Фиг. 1–3. Olibrolitus katyae gen. et sp. nov.: 1 – голотип ССНН 1206-2, общий вид: 1а – дорсально; 1б – вентрально; 2 – паратип ССНН 1206-3, усики, передние и задние ноги; 3 – паратип ССНН 1223-3, задние лапки и голени с одной шпорой.

ный. Средние тазики широко разделены, расстояние между ними больше одного диаметра средней тазиковой впадины. Вырост заднегруди не выдается за передний край средних тазиков, имеет равномерно выпуклый передний край. Заднегрудь сильно и редко пунктирована, расстояние между точками составляет 2-3 диаметра точки. Задние тазики соприкасаются. Вырост заднегруди заходит за передний край средних тазиков, на вершине образует равномерно выпуклую лопасть. Передний край задних тазиков без окантовки. Продольная заднегрудная линия отсутствует. Эпиплевры полностью развиты, сужены начиная с уровня заднегруди. Надкрылья без пришовных линий, пунктировка надкрыльев спутанная, точки слегка удлиненные, без поперечных складочек. Длина надкрыльев в 1.2 раза больше ширины.

Ноги довольно стройные, бедра и голени не расширены (табл. VII, фиг. 1б). Передние голени стройные, без шпор (табл. VII, 1б). Ктенидий на передних голенях отсутствует, однако на них име-

ются длинные жесткие щетинки по всей длине голени. Средние голени с двумя шпорами, достигающими в длину приблизительно половины длины 1-го членика лапок, длина шпор примерно равна ширине голени на вершине. Задние голени без апикального ктенидия, с одной шпорой (табл. VII, фиг. 2. 3). Членики лапок с длинными хетами в апикальной части, слегка лопастевидные, 4 членик задних лапок с сильно развитыми лопастинками, между которыми расположен 5-й членик. Формула лапок 5-5-5 (пол экземпляра неизвестен). Задние лапки по длине примерно равны другим лапкам. Соединение 1-го и 2-го члеников лапок свободное. 2-й членик задних лапок в 1.5 раза длиннее 3-го членика. 3-й членик задних лапок в 2 раза длиннее 4-го членика, последний с большими лопастинками. Формула шпор на голенях 0-2-1.

Брюшко. Состоит из 5 свободно сочлененных сегментов. Сегмент 1 в 1.5 раза длиннее сегмента 2 (рис. 1, *б*). Сегменты 2, 3 и 4 приблизительно рав-

ной длины. Бедренные линии на 1-м сегменте брюшка отсутствуют. Сегменты слабо и редко пунктированы; сегмент 5 без бороздок или гребней. 1—4 брюшные сегменты слегка пунктированы. Сегмент 5 выпуклый, с хеттами на заднем крае, сильно пунктированный.

Размеры в мм. Длина тела голотипа 1.4; длина надкрыльев голотипа 1.1, ширина — 0.9, длина переднеспинки 0.3, ширина 0.7. Паратипы: ССНН 1206-3 — длина тела 1.2, ширина 0.7; ССНН 1223-3 — длина тела 1.4, ширина 0.7.

Материал. Голотип и паратипы: ССНН 1206-3 и ССНН 1223-3, оба паратипа из балтийского янтаря, верхний эоцен (SDEI), из Янтарного (Palmnicken). Голотип и паратипы в хорошем состоянии.

ОБСУЖДЕНИЕ

Последняя ревизия семейства на уровне родов была выполнена М. Гиммелем (Gimmel, 2013). Он выделил 9 групп родов: Phaenocephalus, Stilbus, Pseudolibrus, Phalacrus, Olibroporus, Ochrolitus, Olibrus и Litochropus; в каждую группу входят 2– 4 рода. Кроме этих групп родов, Гиммель оставил 9 родов вне групп, как группы incertae sedis, без соотнесения с какой-либо группой.

В разделе работы, посвященной филогении семейства, Гиммель пишет (Gimmel, 2013, с. 131): "The attempt at formulation of a higher classification in the family Phalacridae is beset with difficulties. Surveying the genera in a pre-phylogenetic context, one finds no overt structural syndromes upon which to divide up the family into mutually exclusive units. Instead, one is presented with an exasperating number of permutations of mostly binary characters. Even the would-be constructor of a purely phenetic classification would be stymied by the amount of convergent evolution that has apparently occurred within the group, since no one character system or systems in combination seem to emerge above the rest to aid in creation of stable subdivisions."

С помощью кладистического анализа роды incertae sedis не могут быть помещены в группы: "The level of resolution from this phylogenetic analysis was inadequate to place the remaining genera convincingly into groups" (Gimmel, 2013, c. 141).

В такой ситуации, когда признаки родов довольно свободно комбинируются, многие родовые признаки конвергентны, нет возможности решить, к какой группе родов относится новый род. Поэтому нет возможности сделать заключение, в каком зоогеографическом регионе обитают гладыши, близкородственные новому роду.

При сравнении признаков современных родов можно заключить, что многие признаки комбинативны, свободно сочетаются, и новый род обладает новой комбинацией признаков, в ином сочетании свойственных современным родам. Совре-

менные роды показывают свободное сочетание нескольких групп признаков, важных при опрелелении родового ранга в этом семействе. Эти свободно сочетающиеся признаки родового ранга можно объединить в несколько групп: 1) отношение длины 1 и 2 члеников задних лапок; 2) положение границы между средне- и заднегрудью и расположение средних тазиков; 3) отношение расстояния между средними тазиками и диаметра средних тазиков; 4) формула лапок, т.е. число члеников на передних, средних и задних лапках; 5) наличие или отсутствие ктенидия на передних голенях; 6) формула шпор, т.е. число и относительная длина шпор на передних, средних и задних голенях: 7) наличие метавентральных линий: эти линии либо отставлены от границы средних тазиков. либо сближены с этой границей; и другие признаки. Новый род представляет новый вариант комбинации родовых признаков. Новый род характеризуется отсутствием пришовных линий на надкрыльях, 1-й и 2-й членики задних лапок приблизительно равны по длине, 1-й членик немного длиннее, членики соединены свободно, не слиты.

Таким образом, новый род отличается от современных родов в основном отсутствием пришовных линий на надкрыльях и строением члеников задних лапок. Например, у нового рода нет пришовных линий на надкрыльях, как у Phaenocephalus Wollaston, Eulitrus Sharp или Phalacropsis Casey, однако по другим признакам новый род явно не схож с этими родами, особенно по строению лапок. У Phaenocephalus формула лапок 4-4-4; у Eulitrus 2-й членик залних лапок длиннее 1-го членика. По строению заднегруди новый род несколько похож на род Olibrus, но отличается уже по отсутствию пришовных линий на надкрыльях. По строению задних лапок новый род несколько напоминает Ochrolitus. 2-й членик задних лапок примерно равен длине 1-го членика, подобно Entomocnemus Guillebeau, но от этого рода имеются сильные отличия в строении выроста заднегруди.

Отличия от недавно описанного рода Neolitochropus следующие. У Neolitochropus лапки без лопастинок, а у нового рода все членики лапок, и особенно 4-й членик, несут хорошо развитые лопасти; у Neolitochropus на каждом надкрылье имеется пришовная линия, а у нового рода линий на надкрыльях нет.

Новый род не может быть размещен в какойлибо группе родов, выделенной в ревизии (Gimmel, 2013), так что этот род относится, подобно многим другим родам, к Phalacridae incertae sedis.

Это второй род Phalacridae, известный только из эоценового янтаря. Среди близких семейств Сисијоіdea мы можем наблюдать две типичные ситуации. Одна характерна для семейства Cryptophagidae. Почти вся меловая фауна Cryptophagidae состоит из недавно описанных родов из Китая, с Таймыра и из Испании, вымерших, как и первый меловой род Nganasania Zherikhin, 1977 (Lyubarsky, Perkovsky, 2017с), на границе мелового периода. Эоценовая фауна этого семейства до недавнего описания нового рода из балтийского янтаря (Lyubarsky, Perkovsky, 2019b) содержал только современные роды (несколько вымерших родов были перенесены в другие семейства: Lyubarsky, Perkovsky, 2018b), было описано несколько новых современных родов (Lyubarsky, видов ИЗ Perkovsky, 2019а и ссылки в этой работе). В результате выяснилось, что меловая фауна имела совсем иной состав родов, нежели эоценовая и современная, т.е. меловая фауна полностью вымерла (вероятно, на границе мела), и уже в эоцене стала появляться современная фауна. Современная фауна на родовом уровне не отличается от эоценовой.

Для семейства Erotylidae меловая фауна неизвестна. В то же время, ранее мы описали пять вымерших эоценовых родов (Lyubarsky, Perkovsky, 2012, 2017a, b, 2018a; Lyubarsky et al., 2016). Таким образом, вымирание многих родов Erotylidae произошло между эоценом и современностью, а не между мелом и эоценом, как у Cryptophagidae.

В семействе гладышей (Phalacridae) ситуация похожа на то, что можно видеть у Erotylidae. Для этого семейства известно лишь несколько находок, и они в основном относятся к эоцену. Описано два вымерших монотипических рода (Neolitochropus и теперь Olibrolitus. Первый из родов после подачи этой статьи перемещен в мезозойское семейство Сусlахугidae, современное распространение которого ограничено Новой Зеландией; Gimmel et al., 2019). Очевидно, изменения, которые лежат в основе формирования современной фауны этого семейства, произошли позже эоценового времени.

Два из трех родов Phalacridae из янтарей с южного побережья Субпаратетиса (саксонский и ровенский янтарь) не известны из балтийского янтаря. Это отличается от распространения Erotylidae в янтарных лесах (три из четырех родов с южного берега Субпаратетиса неизвестны из балтийского янтаря: Lyubarsky, Perkovsky, 2018а и ссылки в этой работе), и распространения Нутеnoptera (по крайней мере 16 родов из 74 неизвестны из балтийского янтаря: Perkovsky, 2018 и неопубликованные данные второго автора). Все это свидетельствует о существенных климатических отличиях между балтийским янтарным лесом и янтарными лесами южного побережья Субпаратетиса (Wolfe et al., 2016; Mänd et al., 2018). В то же время, лишь 15 и 65 описанных видов саксонских (биттерфельдских) муравьев (и 26 из 71 ровенских) неизвестны из балтийского янтаря (Dubovikoff et al., 2019, 2020; Radchenko, Perkovsky, 2020). Даже с учетом того, что многие ровенские и саксонские виды муравьев еще не описаны (Perkovsky, 2016), это говорит об одновозрастности балтийской, саксонской и ровенской фаун (Dlussky, Rasnitsyn, 2009), поэтому обнаружение нового вида фалакриды с широким ареалом не вызывает удивления.

* * *

Мы благодарны К. и Х. Хоффайнсам (Гамбург, ФРГ) за предоставление материала для изучения. Мы благодарим В.Ю. Назаренко (Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев) за сделанные фотографии типовых экземпляров.

Работа частично поддержана исследовательским грантом НИ Зоологического музея МГУ (АААА-А16-116021660077-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Dlussky G.M., Rasnitsyn A.P. Ants (Insecta: Vespida: Formicidae) in the Upper Eocene amber of Central and Eastern Europe // Paleontol. J. 2009. V. 43. № 9. P. 1024–1042. *Dubovikoff D.A., Dlussky G.M., Perkovsky E.E., Abakumov E.V.* A new species of the genus Eldermyrmex Shattuck, 2011 (Hymenoptera, Formicidae) from Bitterfeld amber (Late Eocene) with species key of the genus // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 10. P. 994–997.

Dubovikoff D.A., Dlussky G.M., Perkovsky E.E., Abakumov E.V. A new species of the genus Protaneuretus Wheeler, 1915 (Hymenoptera, Formicidae) from Bitterfeld amber (Late Eocene) with species key of the genus // Paleontol. J. 2020. В печати.

Gimmel M.L. Genus-level revision of the family Phalacridae (Coleoptera: Cucujoidea) // Zootaxa. 2013. V. 3605. № 1. P. 1–147.

Gimmel M.L., Szawaryn K., Cai C., Leschen R.A.B. Mesozoic sooty mould beetles as living relicts in New Zealand // Proc. Roy. S. B. 2019. V. 286. Issue 1917. in press. https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2176

Hieke F., Pietrzeniuk E. Die Bernstein-Käfer des Museums für Naturkunde, Berlin (Insecta, Coleoptera) // Mitt. Zool. Museum Berlin. 1984. V. 60. № 2. S. 297–326.

Kirejtshuk A.G., Nel A. New beetles of the suborder Polyphaga from the Lowermost Eocene French amber (Insecta: Coleoptera) // Ann. Soc. Entomol. France (n.s.). 2008. V. 44. № 4. P. 419–442.

Klebs R. Über Bernsteineinschlüsse im allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung // Schr. Phys.-Ökon. Ges. Königsberg. 1910. V. 51. S. 217–242.

Lyubarsky G.Yu., Perkovsky E.E. New species of Stilbus (Coleoptera, Clavicornia, Phalacridae) from the Late Eocene Rovno amber // Vestnik zool. 2011. V. 45. № 2. P. 187–190.

Lyubarsky G.Yu., Perkovsky E.E. A new genus of Erotylidae from Eocene amber (Coleoptera: Clavicornia) // Russ. Entomol. J. 2012. V. 21. № 1. P. 35–38.

Lyubarsky G.Yu., Perkovsky E.E. A new genus, Neolitochropus (Coleoptera: Cucujoidea: Phalacridae), from the Upper Eocene Bitterfeld amber // Russ. Entomol. J. 2016. V. 25. № 3. P. 249–253.

Lyubarsky G.Yu., Perkovsky E.E. Serramorphus, a new genus of Erotylidae from Eocene amber (Coleoptera: Clavicornia) from Late Eocene Bitterfeldian amber // Russ. Entomol. J. 2017a. V. 26. № 1. P. 37–40.

Lyubarsky G.Yu., Perkovsky E.E. Xenophagus, a new genus of pleasing fungus beetles (Coleoptera: Erotylidae) from Baltic amber // Russ. Entomol. J. 2017b. V. 26. No 2. P. 147–150.

Lyubarsky G.Yu., Perkovsky E.E. Re-description of the genus Nganasania Zherikhin, 1977 from Upper Cretaceous of Taimyr (Coleoptera: Cryptophagidae) // Russ. Entomol. J. 2017c. V. 26. № 3. P. 251–255. Lyubarsky G.Yu., Perkovsky E.E. Microzavaljus, a second extinct genus of pleasing fungus beetles (Coleoptera: Erotylidae) from Bitterfeld amber // Russ. Entomol. J. 2018a. V. 20. № 3. P. 271–276.

Lyubarsky G.Yu., Perkovsky E.E. First species of Atomaria (Coleoptera: Clavicornia: Cryptophagidae) from Bitterfeld amber and several notes on Miocene and Cretaceous Cryptophagidae // Russ. Entomol. J. 2018b. V. 20. № 4. P. 381–385. *Lyubarsky G.Yu., Perkovsky E.E.* First species of Ephistemus (Coleoptera: Clavicornia: Cryptophagidae) from Baltic amber // Russ. Entomol. J. 2019a. V. 28. № 1. P. 54–57.

Lyubarsky G.Yu., Perkovsky E.E. Spaniophagus, first new Eocene genus of silken fungus beetle from Baltic amber (Coleoptera: Clavicornia: Cryptophagidae) // Russ. Entomol. J. 2019b. V. 28. № 3. P. 263–268.

Lyubarsky G.Yu., Perkovsky E.E., Alekseev V.I. The first record of the subfamily Xenoscelinae (Coleoptera, Erotylidae) from the Baltic amber // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 9. P. 963–969.

Mänd K., Muehlenbachs K., McKellar R.C. et al. Distinct origins for Rovno and Baltic ambers: Evidence from carbon and hydrogen stable isotopes // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2018. V. 505. P. 265–273.

Peris D., Ruzzier E., Perrichot V., Delclòs X. Evolutionary and paleobiological implications of Coleoptera (Insecta) from Tethyan-influenced Cretaceous ambers // Geosci. Frontiers. 2016. V. 7. № 4. P. 695–706.

Perkovsky E.E. Tropical and Holarctic ants in Late Eocene ambers // Vestnik zool. 2016. V. 50. № 2. P. 111–122.

Perkovsky E.E. Only half of Rovno Amber hymenopteran fauna is common with Baltic amber // Vestnik zool. 2018. V. 52. № 5. P. 353–360.

Radchenko A.G., Perkovsky E.E. New records of the fossil ant genus Prionomyrmex Mayr (Hymenoptera, Formicidae, Myrmeciinae) from Late Eocene European ambers // Paleontol. J. 2020. V. 54. В печати.

Spahr U. Systematischer Katalog der Bernstein und Kopal– Käfer (Coleoptera) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. Geol. Paläontol. 1981. V. 80. S. 1–107.

Švec Z. Phalacridae // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 4. Elateroidea–Derodontoidea–Bostrichoidea–Lymexyloidea–Cleroidea–Cucujoidea / Eds Löbl I., Smetana A. Stenstrup: Apollo Books, 2007. P. 64–65, 506–513.

Wolfe A.P., McKellar R.C., Tappert R. et al. Bitterfeld amber is not Baltic amber: Three geochemical tests and further constraints on the botanical affinities of succinite // Rev. Palaeobot. Palynol. 2016. V. 225. P. 21–32.

Olibrolitus, New Genus of Shining Flower Beetles (Coleoptera, Cucujoidea, Phalacridae) from Baltic and Bitterfeld Amber G. Yu. Lyubarsky, E. E. Perkovsky

A new monotypic genus, *Olibrolitus* (type species *Olibrolitus katyae* sp. n.), is described from the Upper Eocene amber. The new genus *Olibrolitus* does not show any likeness to recent groups of genera. The finds of several modern genera are indicated from Eocene amber, and the genus *Neolitochropus* was recently described, however, the new genus *Olibrolitus* is not close to this genus, and it is difficult to indicate a connection with any modern genera. The new genus differs from other genera of the family due to the absence of elytral stria and the structure of the legs (the first segment of the hind legs is longer than the second, articulated freely).

Keywords: Coleoptera, Phalacridae, Olibrolitus, paleontology, Baltic, Bitterfeld amber, systematics

УДК 551.734.5+56.016.3(575.1)

ПОЗДНЕДЕВОНСКИЕ КОНОДОНТЫ ЗЕРАВШАНО-ГИССАРСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ (УЗБЕКИСТАН)

© 2020 г. Н. Г. Изох^{*a*, *}, М. В. Ерина^{*b*}, О. Т. Обут^{*a*, *c*, **}, Н. Х. Абдиев^{*d*, ***}, А. И. Ким^{*b*, ****}, У. Д. Рахмонов^{*d*}

^аИнститут нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, Россия ^bГУП "Региональная ГСЭ" Госкомгеологии Республики Узбекистан, Ташкент, Узбекистан ^cНовосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия

^dКитабский государственный геологический заповедник Госкомгеологии Республики Узбекистан,

Шахрисабз, Узбекистан

*e-mail: izokhng@ipgg.sbras.ru **e-mail: obutot@ipgg.sbras.ru

***e-mail: nuriddinabdiev.1986@gmail.com

****e-mail: alekskim@ars-inform.uz Поступила в редакцию 01.10.2018 г. После доработки 10.11.2018 г. Принята к публикации 01.12.2018 г.

Изучены позднедевонские конодонты из кремнистых и карбонатных пород верхней части акбасайской свиты по левому борту сая Куле Зеравшано-Гиссарской горной области (Узбекистан). Установлено семь конодонтовых зональных ассоциаций франского и фаменского ярусов верхнего девона.

Ключевые слова: конодонты, поздний девон, Зеравшано-Гиссарская горная область

DOI: 10.31857/S0031031X20020051

ВВЕДЕНИЕ

Конодонты играют важную роль при изучении разнофациальных морских отложений. На основе выявленных филогенетических связей разработана дробная зональная шкала по конодонтам для палеозоя и триаса, которая позволяет достаточно детально определять возраст вмещающих отложений и проводить корреляции с международной геохронологической шкалой (Gradstein et al., 2012 и др.). Особенно они важны при изучении так называемых "немых" кремнисто-терригенных толщ, в которых конодонты часто встречаются.

Зеравшано-Гиссарская горная область является одной из структур Южного Тянь-Шаня, расположенного в восточной части Центрально-Азиатского складчатого пояса. Карбонатнокремнисто-терригенные отложения Зеравшано-Гиссарской горной области выделены в акбасайскую свиту девонского—раннекаменноугольного возраста (Лаврусевич и др. 1973; Стратиграфический словарь, 1975; Ким и др., 1984; Атлас..., 2007; Devonian sequences..., 2008 и др.). Эта свита имеет широкое распространение на территории Узбекистана и Центрального Таджикистана. Она подразделена на 3 части – нижняя (ранний девон), средняя (ранний-средний девон) и верхняя подсвита (поздний девон-ранний карбон) (Ким идр., 1984; Бардашев, 1987, 2008; Атлас..., 2007 и др.). В разрезах Центрального Таджикистана эта свита достаточно хорошо охарактеризована конодонтами на основании их находок как на поверхностях напластования кремнисто-терригенных пород, так и после химической препарировки проб (Бардашев, 1987, 2008; Bardashev et al., 2005; Бардашев, Бардашева, 2012а, б и др.). В.А. Аристов (1994) показал большое таксономическое разнообразие конодонтов в кремнистотерригенных породах девона и карбона Южного Тянь-Шаня (акбасайская свита и др.), которые позволили ему установить региональные стратиграфические перерывы на границе девона и карбона, а также скрытые локальные перерывы в осадконакоплении.

На территории Узбекистана выходы акбасайской свиты установлены по левому борту сая Куле, в левобережье р. Джинды-Дарьи на восточной окраине Китабского государственного геологического заповедника Республики Узбекистан (рис. 1). Изученный район находится в Зеравшано-Алайской структурно-формационной зоне Зеравшано-Гиссарской горной области. Впервые этот разрез был обнаружен Е.Г. Федоровым в 1987 г., во время проведения государственной геологической съемки. Нижняя часть разреза представлена карбонатной ятавлукской свитой среднего девона, средняя часть – кремнисто-терригенной толщей с прослоями карбонатов акбасайской свиты и верхняя часть – карбонатной новчомокской свитой позднедевонско-раннекаменноугольного возраста. Породы смяты в изоклинальные складки. Нижняя и верхняя границы акбасайской свиты в разрезе – тектонические (Devonian sequences..., 2008). Акбасайская свита представлена в нижней части кремнистыми, карбонатными и терригенными разностями пород, с преобладанием разноцветных кремней (черкрасные, лиловые, зеленовато-серые, ные. охристые) и карбонатных брекчий, а в верхней части разреза — кремнисто-глинистыми сланцами и плитчатыми известняками (рис. 2). Этот интервал разреза следует отнести к верхней подсвите акбасайской свиты позднедевонского возраста. В новчомокской свите, перекрывающей акбасайскую свиту в этом разрезе, конодонты не обнаружены. Однако, в разрезе по правому борту сая Куле в ней установлена конодонтовая последовательность, характеризующая позднефаменские и турнейские отложения (Devonian sequences..., 2008).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили коллекции конодонтов, полученные в разные годы из карбонатных и кремнистых пород верхней подсвиты акбасайской свиты по левому борту сая Куле. Первые определения позднедевонских конодонтов из карбонатных пород разреза Куле были выполнены М.В. Ериной по сборам Е.Г. Федорова. В последующие годы коллекция была пополнена новыми материалами, собранными Н.Х. Абдиевым из карбонатных пород. Эти результаты были опубликованы в "Атласе ..." (2007) и Путеводителе к Международной геологической экскурсии (Devonian sequences..., 2008). В 2008 г. во время Международной геологической конференции О.Т. Обут и Н.Г. Изох совместно с А.И. Кимом собрали пробы кремнистых пород для поиска в них радиолярий (пробы 08083101-08083107). После химического препарирования в слабом растворе плавиковой кислоты в этих пробах вместе с радиоляриями были обнаружены многочисленные конодонты

хорошей и удовлетворительной сохранности (Obut, Izokh, 2010, 2019; Obut, Cejchan, 2011). При применении щадящей химической методики обработки кремнистых пород микрофоссилии повреждаются незначительно, и это облегчает их идентификацию. Конодонты представлены в основном платформенными элементами родов Zieglerina Bardashev et N. Bardasheva, 2012, Palmatolepis Ulrich et Bassler, 1926 и Polygnathus Hinde, 1878.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изученная коллекция позднедевонских конодонтов верхней части акбасайской свиты представлена космополитными таксонами родов Zieglerina, Palmatolepis и Polygnathus, среди которых преобладают представители рода Palmatolepis, свидетельствующие о глубоководных условиях осадконакопления (Druce, 1973 и др.). Проведенный биостратиграфический анализ конодонтов позволил выделить семь ассоциаций, характеризующих франские и фаменские отложения. Эти ассоциации включают таксоны, являющиеся видами-индексами или входящими в зональные комплексы конодонтовой зональной шкалы верхнего девона, которые позволили установить последовательность конодонтовых зон в разрезе (рис. 2-4). Наибольшее таксономическое разнообразие, которое отвечает общему эволюционному развитию конодонтов в раннефаменское время (Ziegler, 1962, 1971; Ziegler, Lane, 1987), выявлено в конодонтовых зонах crepida, rhomboidea и marginifera.

Первая ассоциация включает в себя таксон Zieglerina ovalis, распространение которого охватывает интервал от самых верхов живетского яруса по средний фран (Ziegler, Sandberg, 1990) (рис. 3, a, δ).

Вторая ассоциация Palmatolepis proversa характеризует среднефранские зоны **punctata-jamieae** (рис. 3, *e*).

Третья ассоциация характеризует верхнефранский подъярус, зоны **rhenana-linguiformis** – Palmatolepis foliacea, Pa. rhenana brevis, Pa. cf. Pa. semichatovae, Pa. juntianensis и Polygnathus lodinensis (рис. 3, e, m-u, ϕ).

Фаменский интервал включает в себя ассоциации конодонтов, отвечающие четырем конодонтовым зонам. Однако, следует отметить, что пока не выявлены конодонты, характеризующие основание фаменского яруса, зону triangularis, и нижнюю часть зоны crepida.

Зона crepida: Palmatolepis triangularis, Pa. minuta minuta, Pa. minuta wolskae, Pa. subgracilis, Pa. glabra



Рис. 1. Геологическая схема района сая Куле, левобережье р. Джинды-Дарьи, Китабский государственный геологический заповедник (КГГЗ), Узбекистан (из: Devonian sequences..., 2008).





ргіта, Ра. quadrantinodosalobata, Ра. protorhomboidea, и Ра. subperlobata subperlobata (рис. 3, e, ∂ , n-o, p, c; рис. 4, a-e, e, 3, u). Установленная ассоциация характеризует верхнюю часть зоны сгеріda по находкам конодонтов Ра. minuta wolskae и Ра. subgracilis.

Зона rhomboidea: Palmatolepis triangularis, Pa. minuta minuta, Pa. minuta wolskae, Pa. quadrantinodosalobata, Pa. rhomboidea, Pa. subperlobata helmsi и Pa. subperlobata subperlobata (рис. 3, e, d, n-n, c-y, u; рис. 4, 3, u).

Зона marginifera: Pa. minuta minuta, Pa. minuta wolskae, Pa. glabra prima, Pa. glabra pectinata, Palmatolepis quadrantinodosalobata, Pa. rhomboidea, Pa. subperlobata helmsi, Pa. inflexoidea, Pa. poolei, Pa. glabra glabra, Pa. granulosa, Pa. cf. Pa. inflexa, Pa. stoppeli, Polygnathus glaber glaber, Po. aff. Po. alvenus и Po. glaber medius (рис. 3, c, d, n-n, m, y, x-w; рис. 4, a-c, x).

Зона expansa: Palmatolepis rugosa rugosa, Polygnathus extralobatus и Po. vagus (рис.4, $m-\phi$, $\mu-\mu$).

Изученные ассоциации конодонтов верхней акбасайской подсвиты в разрезе по левому борту сая Куле показали большое разнообразие таксонов как в карбонатных, так и в кремнистых породах. Присутствие космополитных таксонов свидетельствует об открытости позднедевонского Зеравшано-Гиссарского бассейна. Выявленные ассоциации позволили уточнить возраст вмещающих отложений и провести их детальное расчленение на зональном уровне. На основе биостратиграфических данных по конодонтам, выделенных из карбонатных и кремнистых пород, определена последовательность семи конодонтовых зон франского и фаменского ярусов верхнего девона. При этом следует отметить, что положение нижней границы фаменского яруса в

изученном разрезе по конодонтам точно не зафиксировано. При планировании дальнейшего изучения этого разреза необходимо провести более детальное (попластное) опробование на микрофоссилии не охарактеризованных конодонтами интервалов разреза. Анализ выделенных ассоциаций показал на отсутствие в разрезе переотложенных конодонтов. О присутствии смешанных (переотложенных) комплексов конодонтов в кремнистых породах Южного Тянь-Шаня, находки которых часто были приурочены к поверхностям напластования пород, отмечал Аристов (Аристов, Чернышук, 1984; Аристов, 1994).

Совместно с конодонтами в кремнистых породах изученного разреза был найден богатый комплекс радиолярий, представленный космополитными таксонами восьми родов, принадлежащих четырем семействам (Obut, Izokh, 2010, 2019; Obut, Cejchan, 2011). Среди таксонов установлены Entactiniidae Riedel, 1967: Trilonche Hinde, 1899, Stigmosphaerostylus Rust, 1892, Moskovistella Afanasieva, 2000 и Radiobisphaera Won, 1997; Palaoelithocycliidae Kozur et Mostler, 1989: Palaeoscenidium Deflandre, 1953 и Palaeothalomnus Deflandre, 1973: Haplentactiniidae Nazarov, 1980: Haplentactinia Foreman, 1963; и Ceratoikiscidae Holdsworth, 1969: Nazarovites Afanasieva, 2000. Совместные находки конодонтов и радиолярий существенно дополнили фаунистическую характеристику кремнистых пород верхней части акбасайской свиты.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ (проект № 14. Y26.31.0018) и в рамках проекта IGCP 652.

Рис. 3. Конодонты акбасайской свиты, франский и фаменский ярусы, левый борт сая Куле; франский ярус (а-в, е-и, ϕ), фаменский ярус (*e*, *d*, *k*-*y*, *x*-*ю*). Экземпляры, поименованные *a*-*d*, *k*, *o*-*ю*, хранятся в ГУП "Региональная ГСЭ" Госкомгеологии Республики Узбекистан, Ташкент; экземпляры, поименованные е-и, л-н, хранятся в ИНГГ СО РАН (Новосибирск, Россия); увеличение ×60 (a-u, n, $o-\omega$), ×90 (κ , m, h): a, δ – Zieglerina ovalis (Ziegler et Klapper, 1964), экз. Куле 1-1/1: a -сверху, $\delta -$ снизу, обр. IX-3/90; e -Palmatolepis rhenana brevis Ziegler et Sandberg, 1990, экз. Куле 1-1/2, сверху, обр. IX-4/121; *е*, *д* – Ра. triangularis Sannemann, 1955: *е* – экз. Куле 1-1/3, сверху, обр. 78/1, *д* – экз. Куле 1-1/4, сверху, обр. 79/2; e – Pa. proversa Ziegler, 1958, экз. Куле 1-1/5, сверху, обр. 08083101/2; ж – Pa. foliacea Youngquist, 1945, экз. Куле 1-1/6, сверху, обр. 08083102/2; з – Polygnathus lodinensis Polster, 1960, экз. Куле 1-1/7, сверху, обр. 08083102/2; u – Palmatolepis cf. Pa. semichatovae Ovnatanova, 1976, экз. Куле 1-1/8, сверху, обр. 08083102/2; κ – Pa. subgracilis Bischoff, 1956, экз. Куле 1-1/9, сверху, обр. 08083103/1; л. м. n – Pa. minuta wolskae Szulczewski, 1971: л – экз. Куле 1-1/10, сверху, обр. 79/2, *м* – экз. Куле 1-1/11, сверху, обр. 08083103/1, *n* – экз. Куле 1-1/12, сверху, обр. 08083103/2; *н*, *o* – Ра. minuta minuta Branson et Mehl, 1934: н – экз. Куле 1-1/13, сверху, обр. 08083102/2, о – экз. Куле 1-1/14, сверху, обр. IX-6/275; – Pa. protorhomboidea Sandberg et Ziegler, 1973, экз. Куле 1-1/15, сверху, обр. 78/1; с – Pa. subperlobata subperlobata Branson et Mehl, 1934, экз. Куле 1-1/16, сверху, обр. 79/1; m, y – Pa. rhomboidea Sannemann, 1955: m – экз. Куле 1-1/17, вид сверху, обр. 78/5, у – экз. Куле 1-1/18, сверху, обр. 78/5; ϕ – Ра. juntianensis Han, 1987, экз. Куле 1-1/19, сверху, обр. IX-4/121; x, э, ю – Ра. stoppeli Sandberg et Ziegler, 1973: x – экз. Куле 1-1/20, сверху, обр. IX-7/515, э, ю – экз. Куле 1-1/21: э – сверху, ю – снизу, обр. IX-7/515; ц – Ра. subperlobata helmsi Ovnatanova, 1976, экз. Куле 1-1/22, сверху, обр. IX-360; ч – Ра. inflexoidea Ziegler, 1962, экз. Куле 1-1/23, сверху, обр. 79/7; ш, щ – Ра. granulosa Dreesen, 1977, экз. Куле 1-1/24: *ш* – сверху, *щ* – снизу, обр. IX-6/405; *ы* – Ра. poolei Sandberg et Ziegler, 1973, экз. Куле 1-1/25, сверху, обр. 79/7.





Рис. 4. Конодонты акбасайской свиты, фаменский ярус, левый борт сая Куле; экземпляры, поименованные *в*, *е*, *ж*, *х*, хранятся в ИНГГ СО РАН (Новосибирск, Россия); экземпляры, поименованные *a*, *б*, *∂*, *e*, *3*–*ф*, *ų*–*ы*, хранятся в ГУП "Региональная ГСЭ" Госкомгеологии Республики Узбекистан (Ташкент); увеличение для всех экземпляров × 60: a-e, *e* – Palmatolepis glabra prima Ziegler et Huddle, 1969: a – экз. Куле 1-1/26, сверху, обр. 79/7, *б* – экз. Куле 1-1/27, сверху, обр. IX-6/275, *e* – экз. Куле 1-1/28, сверху, обр. 08083107, *e* – экз. Куле 1-1/29, сверху, обр. 79/7; *c*, *∂* – Ра. glabra glabra Ulrich et Bassler, 1926: *z* – экз. Куле 1-1/30, сверху, обр. 08083107, *d* – экз. Куле 1-1/31, обр. IX-6/360; *ж* – Ра. glabra pectinata Ziegler, 1962, экз. Куле 1-1/32, сверху, обр. 08083107; *з*, *u* – Pa. quadrantinodosalobata Sannemann, 1955, экз. Куле 1-1/33: *з* – сверху, *u* – снизу, oбр. 1X-7/515; *н*–*n* – Po. glaber medius Helms et Wolska, 1967, экз. Куле 1-1/35: *н* – сбоку, *a* – сверху, *n* – снизу, oбр. IX-7/515; *н*–*n* – Po. glaber glaber Ulrich et Bassler, 1926: *p* – сверху, *c* – Po. glaber glaber Ulrich et Bassler, 1926; *b* – экз. Куле 1-1/32, сверху, обр. 08083107; *s*, *u* – Pa. quadrantinodosalobata Sannemann, 1955, экз. Куле 1-1/34: κ – сбоку, *n* – сверху, *m* – снизу, oбр. IX-7/515; *н*–*n* – Po. glaber medius Helms et Wolska, 1967, экз. Куле 1-1/35: *н* – сбоку, *o* – сверху, *n* – снизу, oбр. IX-7/515; *н*–*n* – Po. glaber Ulrich et Bassler, 1926, экз. Куле 1-1/36: *p* – сверху, *c* – снизу, oбр. 1X-6/360; *p*, *c* – Po. glaber glaber Ulrich et Bassler, 1926; *p* – сверху, *d* – боку, *d* – сверху, *d* – 175; *н*–*d* – 9кз. Куле 1-1/37: *m* – сверху, *d* – сбоку, обр. IX-7/600; *x* – Pa. glaber glaber Ulrich et Bassler, 1926, экз. Куле 1-1/36: *p* – сверху, обр. IX-7/600; *x* – Palmatolepis cf. Pa. inflexa Müller, 1956, экз. Куле 1-1/39, сверху, обр. 08083107; *w*, *w* – Polygnathus

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов В.А. Конодонты девона — нижнего карбона в глубоководных и мелководных палеобассейнах Евразии: сообщества, зональное расчленение, корреляция разнофациальных отложений. М.: Наука, 1994. 194 с. (Тр. ГИН РАН. Т. 484).

Аристов В.А., Чернышук В.П. Новые данные по стратиграфии кремнистых отложений Южного Тянь-Шаня // Докл. АН СССР. 1984. Т. 275. № 2. С. 417–421.

Атлас ископаемой фауны и флоры фанерозоя Узбекистана. Т. I / Ред. Ким А.И., Ким И.А., Попов Л.Е. и др. Ташкент: Гос. комитет Респ. Узбекистан по геол. и минер. ресурсам, 2007. 142 с.

Бардашев И.А. Находки конодонтов в палеозойских бескарбонатных породах в Центральном Таджикистане и их значение // Тез. докл. 33 сессии ВПО. Л.: ВСЕГЕИ, 1987. С. 12–13.

Бардашев И.А. Стратиграфия девона Туркестано-Зеравшанской структурно-фациальной зоны Южного Тянь-Шаня // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2008. Т. 83. Вып. 6. С. 27–52.

Бардашев И.А., Бардашева Н.П. Платформенные конодонты из пограничных живет—франских отложений (средний—верхний девон). Душанбе: Изд-во Дониш, 2012а. 90 с.

Бардашев И.А., Бардашева Н.П. Конодонты и детальная стратиграфия нижнего девона Памиро–Тянь-Шаня // Современные вопросы геодинамики и минерагении Памиро–Тянь-Шаня (Мат-лы респ. научн. конф., посвященной 90-летию со дня рождения акад. АН РТ, докт. геол.-мин. наук, проф. Баратова Рауфа Баратовича). Душанбе: Изд-во Дониш, 20126. С. 10–26.

Ким А.И., Ерина М.В., Апекина Л.С., Лессовая А.И. Биостратиграфия девона Зеравшано-Гиссарской горной области. Ташкент: Изд-во ФАН, 1984. 95 с.

Лаврусевич А.И., Лаврусевич В.И., Салтовская В.Д. Даунтон и нижний девон Зеравшано-Гиссарской горной области // Сов. геол. 1973. № 12. С. 10–25.

Стратиграфический словарь СССР. Кембрий, ордовик, силур, девон. Л.: Недра, 1975. 622 с.

Bardashev I.A., Bardasheva N.P., Weddige K., Ziegler W. Stratigraphy and facies of the Middle Paleozoic of parts of southern Tien Shan in Tajikistan and Uzbekistan // Senck-enb. lethaea. 2005. V. 85. № 2. P. 319–364.

Devonian sequences of the Kitab Reserve area. Field Excursion Guidebook. Intern. Conf. "Global Alignments of Lower Devonian Carbonate and Clastic Sequences" (SDS/IGCP 499 project joint field meeting). August 25–September 3, 2008, Kitab State Geological Reserve, Uzbekistan / Eds E.A. Yolkin, A.I. Kim, J.A. Talent. Novosibirsk: Publ. House of SB RAS, 2008. 100 p.

Druce E.C. Upper Paleozoic and Triassic conodont distribution and the recognition of biofacies // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1973. V. 141. P. 191–237.

Gradstein F.M., Ogg J.G., Schmitz M.D., Ogg G.M. (Eds). The Geologic Time Scale 2012. 2-volume set. Elsevier Science Ltd., 2012. 1176 p.

Obut O.T., Cejchan P. Frasnian and Famennian (Upper Devonian) radiolarians from the Kule Gorge (Kitab State Geological Reserve, Uzbekistan) // Biostratigraphy, paleogeography and events in Devonian and Lower Carboniferous (SDS/IGCP 596 joint field meeting): Contributions of International Conference in memory of Evgeny A. Yolkin. Ufa, Novosibirsk, July 20–August 10, 2011. Novosibirsk: Publ. House of SB RAS, 2011. P. 122–123.

Obut O.T., Izokh N.G. Upper Devonian radiolarians from the Zeravshan-Gissar mountainous area (Uzbekistan Republic) // Progr. and Abstr. of Third Intern. Palaeontol. Congr., London, 2010, June 28–July 3. L., 2010. P. 298.

Obut O.T., Izokh N.G. Upper Devonian radiolarians from the Zeravshan-Gissar Mountainous area, Uzbekistan // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 9. P. 966–971.

Ziegler W. Taxionomie und Phylogenie Oberdevonischer Conodonten und ihre Stratigraphische Bedeutung // Abh. Hess. Landes. Bodenforsch. 1962. H. 38. P. 1–166.

Ziegler W. Conodont stratigraphy of the European Devonian // Sympozium on Conodont biostratigraphy / Eds Sweet, S.M. Bergstrom. Boulder, 1971. P. 227–284 (Geol. Soc. America. Mem. 127).

Ziegler W., Lane H.R. Cycles in conodont evolution from Devonian to mid-Carboniferous // Palaeobiology of conodonts / Ed. R.J. Aldridge. Chichester: Brit. Micropalaeontol. Soc. Ellis Horwood Ltd., 1987. P. 147–165.

Ziegler W., Sandberg C.A. The Late Devonian Standard Conodont Zonation // Cour. Forschungsinst. Senckenb. 1990. V. 121. P. 1–115.

Late Devonian Conodonts from the Zeravshan-Gissar Mountainous Area, Uzbekistan

N. G. Izokh, M. V. Erina, O. T. Obut, N. Kh. Abdiev, A. I. Kim, U. D. Rakhmonov

Late Devonian conodonts were recovered from the siliceous and carbonate rocks of the upper part of the Akbasay Formation on the left side of the Kule Gorge, Zeravshan-Gissar mountainous area (Uzbekistan). Seven conodont associations were defined for the Frasnian-Famennian interval.

Keywords: conodonts, Late Devonian, Zeravshan-Gissar mountainous area

УДК 567.43:551.734.5(470)

ПОЗДНЕДЕВОНСКИЕ БОТРИОЛЕПИДИДЫ (PLACODERMI, ANTIARCHI) ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2020 г. С. В. Молошников^{а, *}, В. В. Линкевич^b

^аМузей землеведения МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия ^bАндреапольский районный краеведческий музей им. Э.Э. Шимкевича, Андреаполь, Россия

> *e-mail: molsergey@rambler.ru Поступила в редакцию 20.02.2019 г. После доработки 21.03.2019 г. Принята к публикации 09.04.2019 г.

Из фаменских отложений (верхний девон) Тверской области описан вид Livnolepis heckeri (Lukševičs, 2001), отнесенный при первоописании к роду Bothriolepis. Новые материалы, собранные из типового местонахождения в окрестностях д. Билово, позволяют существенно дополнить морфологическое описание вида. У L. heckeri известны кости всей черепной крыши и почти всего туловищного панциря, а также пластинки проксимального сегмента грудного плавника. Некоторые кости представлены разными возрастными стадиями. В состав рода Livnolepis в настоящее время включены два вида: L. zadonica (H.Obrucheva, 1983) из нижнего фамена Центрального девонского поля и L. heckeri (Lukševičs, 2001) из среднего фамена юго-западной окраины Главного девонского поля. Наиболее характерными чертами строения экзоскелета ливнолеписов являются крупное преорбитальное углубление черепной крыши и слабо выраженные отпечатки переднебоковых отростков эндокрания на внутренней стороне черепной крыши.

Ключевые слова: Placodermi, Antiarchi, Bothriolepididae, верхний девон, фамен, Тверская область, Европейская Россия **DOI:** 10.31857/S0031031X20020105

В фаменских отложениях западной части Тверской области часто встречаются остатки антиарх из широко распространенного в девоне семейства Bothriolepididae (Молошников, Линкевич, 2017а, б; 2019). Предположительно в биловской свите обнаружены высокотелый гребенчатый Livnolepis heckeri (Lukševičs), а также Bothriolepis sp. с уплощенным панцирем без спинного гребня, в льнянской свите – В. cf. В. ciecere Lyarskaja. Среди ботриолепидид Тверской обл. преобладает Livnolepis heckeri, многочисленные остатки которого встречены около д. Билово на р. Малый Тудер. Это местонахождение было детально изучено Р.Ф. Геккером (Геккер и др., 1935). Здесь он выделил биловскую серию карбонатных пород, сложенную пестроцветными мергелями и зеленовато-серыми песчанистыми известняками и глинами, и соответствующую лебедянскому горизонту среднего фамена (Решение..., 1990).

Из биловского местонахождения Д.В. Обручев (Геккер и др., 1935, с. 74) определил остатки остеои поролепиформных кистеперых и панцирных рыб, среди которых он установил новый вид ботриолеписа — Bothriolepis n. sp. Однако формально новый вид антиарх из Билово был описан только в 2001 г. Э.В. Лукшевичем (Lukševičs, 2001) и назван в честь Геккера как В. heckeri. Вид основан на трех экземплярах из сборов Геккера: одной почти целой и одной неполной передней среднеспинной кости, а также части боковой, краевой затылочной и заднекраевой в сочленении. При описании вида Лукшевич указал, что материал происходит предположительно из биловских слоев – Bilovo Beds (?) (Lukševičs, 2001, с. 577). Новые материалы, собранные, начиная с 2011 г., сотрудниками Андреапольского районного краеведческого музея им. Э.Э. Шимкевича (КМА) из типового местонахождения, позволили существенно дополнить описание этого вида и уточнить его систематическое положение. По ряду морфологических особенностей костей черепной крыши и туловищного панциря этот вид был отнесен к роду Livnolepis Moloshnikov (Молошников, 2016; Молошников, Линкевич, 2017а, б). В нижнефаменских отложениях Тверской обл. (Нелидовская и Редкинская скважины) ранее уже были встречены остатки ливнолеписов (Moloshnikov, 2008). Преимущественно остатки L. heckeri собирались из осыпи, что не позволяет уточнить их стратиграфическое положение. В настоящее время у L. heckeri известны кости всей черепной крыши и почти всего туловищного панциря, а также пластинки проксимального сегмента грудного плавника. Некоторые кости представлены разными возрастными стадиями. Голотип и два паратипа L. heckeri хранятся в Палеонтологическом инте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) (колл. № 835), остальные изученные материалы в КМА и Музее землеведения МГУ им. М.В. Ломоносова.

Ниже L. heckeri описан по новым материалам, собранным в 2000-е гг. из типового местонахождения. При описании использовалась терминология, принятая в отечественной литературе. Измерения выполнялись по схемам, предложенным Э. Стенше (Stensiö, 1948).

Авторы глубоко благодарны проф. Л.И. Новицкой и О.Б. Афанасьевой (ПИН) за замечания и рекомендации по рукописи статьи.

ОТРЯД BOTHRIOLEPIFORMES

СЕМЕЙСТВО ВОТНКІОLЕРІДІДАЕ СОРЕ, 1886

ПОДСЕМЕЙСТВО LIVNOLEPIDINAE MOLOSHNIKOV, 2012

Род Livnolepis Moloshnikov, 2008

Livnolepis heckeri (Lukševičs, 2001)

Табл. VIII, фиг. 1-8; табл. IX, фиг. 1-9 (см. вклейку)

Воthriolepis heckeri: Lukševičs, 2001, с. 577, рис. 60 H–J, 62. Livnolepis heckeri: Молошников, Линкевич, 2017а, рис. 3–8; 2017б, рис. 1, фиг. 2, 4–7, рис. 2, фиг. 1, 2, рис. 3, фиг. 1, 3–5; 2019а, рис. 1–5; 2019б, рис. 1, 2а, 3.

Голотип – ПИН, № 835/42, передняя среднеспинная кость (anterior medio-dorsale); Тверская обл., р. Малый Тудер, окрестности д. Билово; верхний девон, фамен, биловская (?) свита.

О п и с а н и е. Ботриолепидиды со сравнительно крупным и высоким панцирем, черепная крыша которого достигала в длину 12–13 см. Спинная стенка туловищного панциря могла вырастать в длину до 25 см, несет относительно высокий срединный спинной гребень (cr.d). Его максимальная высота, наблюдаемая на уровне шва между передней и задней среднеспинными костями, достигала 1 см и более.

Краниальный скелет. Боковая кость (laterale, L; рис. 1, *a*-*в*; табл. VIII, фиг. 1, 2) черепной крыши широкая, с широким и почти прямым ростральный краем. Отношение длины кости к ее ширине около 1.24. Боковые и задне-боковые углы кости выражены отчетливо. Как у взрослых (экз. № КМА/НВ/5184), так и у молодых особей (экз. № КМА/HB/5182) верхняя инфраорбитальная борозда (ifc1) на наружной поверхности проходит посередине длины от бокового до орбитального и на расстоянии трети-половины длины от рострального до орбитального краев, т.е., боковой отдел laterale широкий. Вертикальная сенсорная борозда (vcp) длинная, хорошо выражена на костях как молодых, так и взрослых особей. Задняя косая головная ямочная линия (ifc.b) на боковых

костях взрослых особей выражена слабо или отсутствует (рис. 1, б; табл. VIII, фиг. 1б); у молодых особей она отчетливая, заходит за среднюю линию орбитальной вырезки, но не достигает ее переднего края (табл. VIII, фиг. 2). На костях молодых особей также хорошо выражена полукруглая ямочная борозда (табл. VIII, фиг. 2: cir). На внутренней поверхности правой боковой кости (экз. № КМА/НВ/5184) переднебоковой угол отикоокципитального углубления (pr.po) неглубокий, выражен слабо; несколько шире в своем основании, чем соответствующий угол у L. zadonica. Преорбитальное углубление (prh) на боковой кости L. heckeri, по-видимому, такой же формы, что и у L. zadonica (Moloshnikov, 2004, 2008): развиты один боковой угол, а также боковой и передний края. Орбитальная (орбито-носовая: orb) вырезка неглубокая.

Передняя непарная кость (praemediale; puc. 1, *г*; табл. VIII, фиг. 3) удлиненная, с отношением длины к наибольшей ширине (вдоль переднего края) около 1.4. Передний край в 1.2 раза длиннее заднего. Передний край прямой, задний – слабовыпуклый. Боковые края слабовыпуклые. На экз. № КМА/НВ/5178 назальная пластина не сохранилась, но по участку ее прикрепления к фациальной пластине можно предположить, что преорбитальное углубление черепной крыши (prh) было крупным, как у L. zadonica. Судя по его форме на передней непарной и боковой кости (см. выше), L. heckeri, как и L. zadonica, обладал преорбитальным углублением трапециевидного типа.

Заднепинеальная кость (postpineale, PP; puc. 1, *e*; табл. VIII, фиг. 7) широкая, с выпуклым передним краем, отношение длины к ширине равно 0.6.

Затылочная кость (nuchale, Nu; рис. 1, ∂ , e; табл. VIII, фиг. 4–7) широкая и сводчатая. Отношение длины кости к ширине около 0.7; угол сводчатости у заднего края равен 95°-100°. Кость достигает наибольшей ширины на уровне боковых и заднебоковых углов. Спереди nuchale несет неглубокую и широкую заднепинеальную вырезку (прр). Переднебоковые края, граничащие с laterale, прямые, короткие, в 2-3 раза короче заднебоковых. Заднебоковые края прямые или слабовогнутые. Вдоль заднего края на наружной поверхности проходит довольно широкая гладкая затылочная полоса (nm), переходящая на paranuchalia. На затылочных костях молодых особей хорошо развита задняя косая головная ямочная линия (if.b). Отверстия эндолимфатических протоков на наружной поверхности (d.end2) маленькие, расположены близко друг к другу (экз. № КМА/3666). На внутренней поверхности пиchale поперечное затылочное ребро высокое, развито по ширине всей кости, переходит на paranuchalia. Участок позади поперечного затылочно-



го ребра длинный, с хорошо выраженным, невысоким медиальным окципитальным гребнем, сбоку от него могут косо проходить два невысоких симметричных дополнительных гребня.

Краевая затылочная кость (paranuchale, PNu; puc. 1, *a*) широкая. Верхняя инфраорбитальная борозда проходит на расстоянии трети—половины ширины кости от бокового края, т.е., как и на laterale, боковой отдел широкий.

Заднекраевая (postmarginale, PMg; puc. 1, *a*). При первоописании вида Лукшевич (Lukševičs, 2001, с. 578, puc. 62А) указал, что эта кость удлиненная, с медиальными краями более длинными, чем боковые. Однако единственный экземпляр этой кости (ПИН, № 835/40) имеет обломанную заднебоковую часть, поэтому определить форму postmarginale довольно трудно. Возможно, что эта кость была все-таки широкой как у L. zadonica (см., напр., Moloshnikov, 2008, puc. 36, j-m; табл. 8, фиг. 5).

Посткраниальный скелет. Передняя среднеспинная кость (anterior medio-dorsale; рис. 2, a-e; табл. VIII, фиг. 8; табл. IX, фиг. 1) удлиненная и сводчатая на всем протяжении. Угол сводчатости у переднего края кости около 90°, у заднего – около 80°. У молодых особей anterior medio-dorsale с передним отделом относительно более широким. чем задний, имеет отношение длины к ширине около 1.3 (экз. № КМА/4049). Кости крупных особей могли иметь более широкий передний отдел и край (Lukševičs, 2001, рис. 62Е). Подобные возрастные изменения в пропорциях anterior medio-dorsale могут встречаться и у других ботриолепидид, например, у Bothriolepis sibirica Obruchev из франа Южной Сибири (Молошников, 2009, с. 81). Длина переднего отдела передней среднеспинной кости L. heckeri вдвое больше длины заднего отдела. Передний край кости слабо выпуклый, его длина в 1.4 раза меньше ширины кости на уровне боковых углов. Тергальный угол расположен на расстоянии трети длины кости от переднего края. Начиная от тергального угла, развит высокий дорсальный гребень (cr.d), достигающий максимальной высоты на месте шва между



Рис. 2. Кости туловищного панциря Livnolepis heckeri (Lukševičs): a-e – передняя среднеспинная, экз. № КМА/4049, наружная сторона: a – дорсально, b – латерально, e – спереди; e, d – задняя среднеспинная, экз. № КМА/HB/5172, наружная сторона: a – дорсально, d – латерально; e, ∞ – неполная задняя среднеспинная, экз. № КМА/4770-8: e – снаружи, ∞ – изнутри; 3 – правая передняя спинно-боковая, экз. № КМА/HB/5183, снаружи. Обозначения: cf.MxL – площадка, налегающая на mixilaterale, cr.d – срединный спинной гребень, cr.tp – заднее поперечное туловищное ребро, dlg2 – задняя косая туловищная борозда, dlm – спинная пластина, dlr – дорсолатеральное ребро, lcg – борозда главной боковой линии, llm – боковая пластина, оа.РМD – площадка, перекрывающаяся роsterior medio-dorsale, pa – задний угол, рпоа – заднезатылочный угол, pr.ob – ргосезѕиз obstans, pt2 – задняя вентральная воронка на posterior medio-dorsale. Масштабная линейка – 1 см.

anterior и posterior medio-dorsalia. Задняя косая туловищная борозда (dlg2) на всех присутствующих в коллекции передних среднеспинных костях L. heckeri пересекает ее заднебоковой край, то есть она переходит на смешанно-боковую кость. В отличие от этого, для части экземпляров L. zadonica характерен переход задней косой туловищной борозды на заднюю среднеспинную кость (Moloshnikov, 2004, 2008). Швы передней среднеспинной кости с передней спинно-боковой и смешанно-боковой обычные для ботриолепидид: anterior medio-dorsale налегает на anterior dorso-laterale и покрывается mixilaterale на всем протяжении их контакта. Для некоторых экземпляров L. zadonica характерен нетипичный для ботриолепидид тип этих швов (Обручева, 1983; Moloshnikov, 2008).

Задняя среднеспинная кость (posterior mediodorsale; рис. 2, *г*-ж; табл. IX, фиг. 2, 3) удлиненная, сводчатая на всем протяжении: с узким, длинным передним отделом; отношение длины кости к ее ширине около 1.4. Угол сводчатости у переднего края кости равен 120°. Переднебоковые углы сглажены, выражены слабо. Задний угол кости (ра) может быть оттянут назад, образуя задний отросток (экз. № КМА/НВ/5172; рис. 2, г; табл. IX, фиг. 26) или выражен слабо (экз. № КМА/4770-8; рис. 2, е; табл. ІХ, фиг. 3). На внутренней поверхности posterior medio-dorsale задняя вентральная воронка (pt2) удлиненная, глубокая. Спереди от нее развито крупное губчатое поле (tb). Заднее поперечное ребро (cr.tp) невысокое, сглаженное; участок, расположенный позади от него, короткий (экз. № КМА/4770-8).

Передняя спинно-боковая кость (anterior dorso-laterale; рис. 2, *з*; табл. IX, фиг. 4) широкая, имеет несколько более узкую боковую пластину. Отношение ширины спинной пластины к ширине боковой около 1.08. Угол схождения этих пластин равен 145°. Дорсолатеральное ребро (dlr) сглажено, выражено слабо (экз. № КМА/НВ/5183). Кость несет узкий и удлиненный заднезатылочный угол (pnoa). Борозда главной боковой линии (lcg) выражена отчетливо. Передний выступ боковой пластины (processus obstans, pr.ob) слабо выдается вперед.

Смешанно-боковая кость (mixilaterale; табл. IX, фиг. 5) короткая и широкая. Так же как и у anteriог dorso-laterale, ширина спинной пластины незначительно превышает ширину боковой. У молодых особей L. heckeri эти пластины сходятся под углом 120°–130°. Дорсолатеральное ребро (dlr) сглажено. Задний край mixilaterale слабо скошен, почти вертикальный. Задняя косая туловищная борозда (dlg2) и борозда главной боковой линии (lcg) выражены отчетливо.

Передняя вентро-латеральная кость (anterior ventro-laterale; табл. IX, фиг. 6, 7) с относительно узкой брюшной пластиной (vlm), отношение длины этой пластины к ее ширине около 1.5. Угол схождения боковой и брюшной пластин равен 125°. Вентро-латеральное ребро не выражено, сглажено. Субцефальный отдел anterior ventro-laterale широкий и короткий, занимает чуть меньше трети общей длины кости (экз. № КМА/НВ/5177). На наружной поверхности брюшной пластины anterior ventro-laterale развита брюшная поперечная сенсорная борозда (vg). На внутренней стороне кости постбранхиальное ребро (cr.ptbr) узкое, хорошо выражено только в боковой части кости, косо проходит от бокового края, до середины ширины брюшной пластины не доходит. Переднее внутреннее поперечное ребро (cit1) выражено слабо, имеет вид сглаженного валика.

Задняя вентро-латеральная кость (posterior ventro-laterale; табл. IX, фиг. 9) имеет сравнительно широкую боковую пластину с широким передним краем, и относительно узкую вентральную пластину. Длина боковой пластины почти в 2.3 раза превышает ее ширину. Угол схождения боковой и брюшной пластин равен 120°–130°. Вентро-латеральное ребро (vlr) выражено отчетливо только в задней части кости, в передней оно сглажено.

Проксимальный сегмент грудного плавника удлиненный (табл. IX, фиг. 6, 8), его длина превышает его ширину в 3.5 раза. Латеральный край сегмента выпуклый. Медиально-дорсальный и латеральный канты могут нести небольшие заостренные зубчики (экз. № КМА/4770-3). Медиально-вентральный кант сглаженный. Первая кость центрально-дорсального ряда (centrale-dorsale 1) широкая, отношение длины к ширине около 1.8.

Орнамент наружной поверхности костей взрослых особей L. heckeri бугорчатый. Бугорки крупные с округлой вершиной, на некоторых костях могут быть уплощенными. Обычно бугорки хорошо обособленны друг от друга, но могут и плотно примыкать друг к другу, например, на некоторых туловищных костях. Наружная поверхность костей молодых особей (напр., laterale, экз. № КМА/HB/5182; anterior medio-dorsale, экз. № КМА/4049; mixilaterale, экз. № КМА/HB/5175) несет ячеистый орнамент, который местами переходит в бугорчато-ребристый и бугорчатый. Вентральная стенка туловищного панциря и кости грудного плавника покрыты преимущественно ячеистым орнаментом; в узлах ячеек развиты бугорки и валики, образованные слившимися бугорками.

мм. Praemediale, Размеры в экз. КМА/НВ/5178: длина — 30, длина переднего края — 21.1, длина заднего края – 17.5; laterale, экз. КМА/НВ/5184: длина — 87.1, ширина — 70.5; postpineale, экз. КМА/4770-1: длина – 11, ширина – 18.5; nuchalia, экз. КМА/4770-1: длина – 24, ширина (восстановленная на уровне боковых углов) ок. 31; экз. КМА/НВ/5173: длина - ок. 25.5, ширина (восстановленная на уровне боковых углов) ок. 34; anterior medio-dorsale, экз. KMA/4049: длина – 28, ширина (на уровне боковых углов) – 22; posterior medio-dorsale, экз. КМА/HB/5172: длина — 57.5. ширина (на vровне боковых углов) — 40.5; anterior dorso-laterale, экз. КМА/HB/5183: длина — 56.5, ширина (с восстановленным pnoa) ок. 44.5, ширина спинной пластины (с восстановленным pnoa) – 26, ширина боковой пластины – 24; mixilaterale, экз. KMA/HB/5175: длина – ок. 21, ширина спинной пластины – ок. 15, ширина боковой пластины – ок. 13; anterior ventro-laterale,



Рис. 3. Наиболее характерные черты строения экзоскелета ливнолеписов, отличающие их от ботриолеписов: a, δ – передние непарные кости, внутренняя сторона: *a* – Bothriolepis canadensis (Whiteaves), узкое щелевидное преорбитальное углубление (по Stensiö, 1948); δ – Livnolepis zadonica (H.Obrucheva), крупное преорбитальное углубление (экз. ПИН, № 3725/1132); e, c – боковые кости, внутренняя сторона: e – Bothriolepis maxima Gross, хорошо выраженные глубокие передне-боковые углы отико-окципитального углубления (экз. ПИН б/н); г – Livnolepis zadonica (H.Obrucheva), слабо выраженные неглубокие передне-боковые углы отико-окципитального углубления (экз. ПИН, № 3525/1005). Обозначения: prh – преорбитальное углубление, pr.po – передне-боковые углы отико-окципитального углубления. Показано без масштаба.

экз. КМА/HB/5177: длина кости – ок. 100, ширина – ок. 65; posterior ventro-lateralia, экз. КМА/HB/5181: длина боковой пластины – ок. 90, ширина боковой пластины – ок. 38; экз. КМА/HB/5180: ширина вентральной пластины – 42.5; проксимальный сегмент грудного плавника, экз. КМА/HB/5177: длина – 110, ширина – 30; centrale-dorsale 1, экз. КМА/HB/5177: длина – 57, ширина – 31.5.

С р а в н е н и е. Судя по сводчатым затылочным, передним и задним среднеспинным костям, L. heckeri, как и L. zadonica, обладал сравнительно высоким для ботриолепидид панцирем, однако от последнего он отличается менее высоким спинным гребнем (cr.d) и пропорциями туловищного панциря. У L. heckeri, в отличие от L. zadonica, по-видимому, были более широкие боковые и более узкие спинно-боковые стенки туловищного панциря. Молодые особи L. heckeri имеют ячеистый орнамент наружной поверхности костей, на костях молодых L. zadonica развит гребенчатый и бугорчато-гребенчатый орнамент.

М а т е р и а л. Из типового местонахождения: lateralia – 3; paranuchale – 1; фрагмент черепной крыши – 2; nuchalia – 5; anterior medio-dorsalia – 6; posterior medio-dorsalia – 4; фрагмент отдельного спинного гребня – 1; anterior dorso-lateralia – 2; mixilaterale – 1; anterior ventro-lateralia – 6; posterior ventro-lateralia – 5; проксимальный сегмент панциря грудного плавника – 8; отдельные кости из проксимального сегмента грудного плавника – 8; многочисленные фрагменты неопределимых посткраниальных костей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В состав рода Livnolepis в настоящее время включают два вида: L. zadonica (H. Obrucheva) из задонского горизонта (нижний фамен) Центрального девонского поля (ЦДП) и L. heckeri (Lukševičs) из среднего фамена юго-западной окраины Главного девонского поля. Наиболее характерными чертами строения экзоскелета ливнолеписов являются крупное преорбитальное углубление черепной крыши, а также слабо выраженные отпечатки переднебоковых отростков эндокрания на внутренней стороне черепной крыши (рис. 3). Ливнолеписы – довольно крупные ботриолепидиды, общая длина крыши черепа и туловищного панциря которых могла достигать 40 см. Туловищный панцирь обоих видов несет высокий срединный спинной гребень, который выполнял функцию стабилизатора тела антиарха при плавании, а, скорее всего, еще и киля (Молошников, 2010). В семействе Bothriolepididae подобные спинные гребни появились у франских представителей. Они известны, например, у австралийских видов Bothriolepis gippslandiensis u B. cullodonensis (Stensiö, 1948; Long, 1983; Long, Werdelin, 1986), а также у В. markovskii с западного склона Южного Урала (Молошников, 2010). Среди фаменских ботриолепидид высокий спинной гребень развит у ливнолеписов и В. cristata из Шотландии (Stensiö, 1948; Miles, 1968).

Низкие и широкие срединные спинные гребни туловищного панциря отмечены у шотландских видов В. wilsoni и В. obesa (Miles, 1968). Их спинные гребни, как отмечает Р. Майлс (Miles, 1968, с. 83), имеют тип строения, отличный от такового у В. cristata. По наличию низкого и широкого спинного гребня при построении кладограммы видов рода Bothriolepis Лукшевич (Lukševičs, 2001, рис. 83) сближает В. wilsoni с L. zadonica (ранее В. zadonica). Действительно, у голотипа L. zadonica (AMD, ПИН, № 1660/3) сохранился низкий и широкий спинной гребень. Однако при рассмотрении этого экземпляра видно, что гребень на нем обломан, а место его крепления стерто. Как можно судить по многим экземплярам среднеспинных костей из других местонахождений, у L. zadonica был развит высокий и узкий спинной гребень (см., напр., Moloshnikov, 2004, рис. 8 С, D; 2008, табл. 9, фиг. 3, 5), напоминающий гребень В. cristata, а также В. gippslandiensis и В. markovskii. Гребень подобного типа, но менее высокий, имеет и описанный L. heckeri. Поэтому филогенетическое сближение В. wilsoni с задонским видом по указанному признаку является сомнительным, тем более что появление срединного спинного гребня в туловищном панцире могло происходить независимо и параллельно в разных группах и видах ботриолепидид (Miles, 1968, с. 63; Молошников, 2010, с. 82).

Изученные новые материалы из фаменских отложений Тверской обл. дополняют данные о морфологии ботриолепидид, их систеиатическом составе и распространении представителей рода Livnolepis, что позволяет использовать их остатки для уточнения корреляции верхнедевонских отложений Восточно-Европейской платформы. Остатки крупных и высокотелых ботриолепидид, схожих с ливнолеписами, известны из франа ЦДП (Moloshnikov, 2008; неопубл. данные одного из авторов – М.С.В.) и нижнего фамена Центральной Польши (Szrek, 2004), а также из верхнедевонских отложений Южной Сибири (Молошников, 2010; Moloshnikov, 2012).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Геккер Р.Ф., Обручев Д.В., Филиппова М.Ф. Отложения Главного девонского поля. V–VII // Тр. Ленингр. геол.-гидро-геодезич. треста. 1935. Вып. 9. 82 с.

Молошников С.В. Новые данные о позднедевонских ботриолепидидах (Pisces, Antiarchi) Республики Тыва // Палеонтол. журн. 2009. № 5. С. 77–86.

Молошников С.В. О находках высокотелых ботриолепидид (Pisces, Placodermi, Bothriolepididae) в верхнем девоне Южного Урала и Кузбасса // Палеонтол. журн. 2010. № 5. С. 79–83.

Молошников С.В. К систематике эуантиарх (Vertebrata, Placodermi) // Наука в вузовском музее: Матер. Всеросс. научн. конф. (15–17 ноября 2016 г., Москва). Часть 2. М.: Музей землеведения МГУ, 2016. С. 26–29. Молошников С.В., Линкевич В.В. Новые данные по позднедевонской ихтиофауне Тверской области (Билово, р. Малый Тудер) // Интегративная палеонтология: перспективы развития для геологических целей. Матер. 63 сессии Палеонтол. об-ва при РАН (3–7 апреля 2017 г., Санкт-Петербург). СПб., 2017а. С. 196– 198.

Молошников С.В., Линкевич В.В. Систематическое положение фаменских антиарх (Vertebrata, Placodermi) Тверской области // Изв. высш. учебн. завед. Геол. и разведка. 20176. № 2. С. 8–14.

Молошников С.В., Линкевич В.В. Морфология и систематическое положение некоторых фаменских ботриолепидид (Placodermi, Antiarchi) Тверской области // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Матер. 65 сессии Палеонтол. об-ва при РАН (1-5 апреля 2019 г., Санкт-Петербург). СПб.: ВСЕГЕИ, 2019а. С. 249–251.

Молошников С.В., Линкевич В.В. К изменчивости ботриолепидид (Placodermi, Antiarchi): необычный экземпляр Livnolepis heckeri (Luksevics) из фамена Тверской области // Изв. высш. учебн. завед. Геол. и разведка. 2019б. № 4. С. 5–10.

Обручева Е.Д. Новый вид ботриолепид из отложений задонского горизонта Центрального девонского поля // Проблемы современной палеоихтиологии (Матер. конф., посвященной Д.В. Обручеву) / Ред. Новицкая Л.И. М.: Наука, 1983. С. 36–42.

Решение межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы, с региональными стратиграфическими схемами. Л. 1988. Девонская система. Л., 1990. 58 с.

Long J.A. New bothriolepid fish from the late Devonian of Victoria, Australia // Palaeontology. 1983. V. 26. Pt 2. P. 295–320.

Long J.A., Werdelin L. A new Late Devonian bothriolepid (Placodermi, Antiarcha) from Victoria, with descriptions of other species from the state // Alcheringa. 1986. V. 10. \mathbb{N} 4. P. 355–399.

Lukševičs E. Bothriolepid antiarchs (Vertebrata, Placodermi) from the Devonian of the north-western part of the East European platform // Geodiversitas. 2001. V. 23. № 4. P. 489–609.

Miles R.S. The Old Red Sandstone antiarchs of Scotland: family Bothriolepididae // Palaeontogr. Soc. Monogr. 1968. № 130. P. 1–130.

Moloshnikov S. Crested antiarch Bothriolepis zadonica H.D. Obrucheva from the Lower Famennian of Central European Russia // Acta Palaeontol. Pol. 2004. V. 49. № 1. P. 135–146.

Moloshnikov S.V. Devonian antiarchs (Pisces, Antiarchi) from Central and Southern European Russia // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 7. P. 691–773.

Moloshnikov S.V. Middle–Late Devonian Placoderms (Pisces: Antiarchi) from Central and Northern Asia // Paleontol. J. 2012. V. 46. № 10. P. 1097–1196.

Stensiö E. On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland II. Antiarchi: subfamily Bothriolepinae // Palaeozool. Groenl. 1948. Bd 2. 622 p.

Szrek P. The first articulated antiarch (Vertebrata, Placodermi) from the Upper Devonian of the Holy Cross Mountains (central Poland) // Acta Geol. Pol. 2004. V. 54. № 3. P. 401–406.

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–8. Livnolepis heckeri (Lukševičs), краниальные и посткраниальные кости: 1 – экз. № КМА/НВ/5184, правое laterale: 1а – внутренняя, 1б – наружная сторона; 2 – экз. № КМА/НВ/5182, левое laterale, наружная сторона; 3 – экз. № КМА/НВ/5178, praemediale, внутренняя сторона; 4–6 – nuchalia, наружная сторона: 4 – экз. № КМА/НВ/5174, 5 – экз. № КМА/НВ/5173, 6 – экз. № КМА/3666, фрагмент; 7 – экз. № КМА/4770-1, nuchale и postpineale в сочленении,

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020

МОЛОШНИКОВ, ЛИНКЕВИЧ

наружняя сторона; 8 – экз. № КМА/4049, anterior medio-dorsale, наружная сторона: 8а – латерально, 8б – дорсально, 8в – сбоку; Тверская обл., окрестности д. Билово, р. Малый Тудер; верхний девон, фамен, биловская (?) свита. Масштабная линейка – 1 см.

Обозначения: cir — полукруглая ямочная борозда, cr.d — срединный спинной гребень, dlg2 — задняя косая туловищная борозда, ifc1 — верхняя инфраорбитальная борозда, ifc.b — задняя косая головная ямочная борозда, nm — гладкая затылочная борозда, Nu — nuchale, npp — заднепинеальная вырезка, orb — орбитальная (орбито-носовая) вырезка, PP — postpineale, prh — преорбитальное углубление, pr.po — переднебоковые углы отико-окципитального углубления, vcp — вертикальная сенсорная борозда.

Объяснение к таблице ІХ

Фиг. 1–9. Livnolepis heckeri (Lukševičs), посткраниальные кости: 1 – экз. № КМА/4770-2, anterior medio-dorsale, наружная сторона; 2 – экз. № КМА/HB/5172, posterior medio-dorsale, наружная сторона: 2a – латерально, 2б – дорсально; 3 – экз. № КМА/4770-8, неполное posterior medio-dorsale, наружная сторона; 4 – экз. № КМА/HB/5183, правое anterior dorso-laterale, наружная сторона; 5 – экз. № КМА/HB/5175, левое mixilaterale, наружная сторона; 6 – экз. № КМА/HB/5177, правое anterior ventro-laterale и проксимальный сегмент панциря грудного плавника, наружная сторона, вентрально; 7 – экз. № КМА/HB/5179, субцефальный отдел левого anterior ventro-laterale, внутренняя сторона; 8 – экз. № КМА/HB/5179, правое posterior ventro-laterale, наружная сторона; 9 – экз. № КМА/HB/5179, субцефальный отдел левого плавника, наружная сторона; 9 – экз. № КМА/HB/5181, левое posterior ventro-laterale, наружная сторона; 9 – экз. № КМА/HB/5181, левое posterior ventro-laterale, наружная сторона; 6 – экз. № КМА/HB/5179, субцефальный отдел левого плавника, наружная сторона; 8 – экз. № КМА/HB/5179, субцефальный сегмент панциря грудного плавника, наружная сторона; 9 – экз. № КМА/HB/5179, субцефальный отдел левого пальника, наружная сторона; 9 – экз. № КМА/HB/5181, левое posterior ventro-laterale, наружная сторона, латерально; 7 – экз. № КМА/HB/5181, левое ровеног челито-laterale, наружная сторона, латерально; Тверская обл., окрестности д. Билово, р. Малый Тудер; верхний девон, фамен, биловская (?) свита. Масштабная линейка – 1 см.

Обозначения: cit 1 — переднее внутреннее поперечное ребро, cr.d — срединный спинной гребень, cr.ptbr — постбранхиальное ребро, Cv1 — centrale-ventrale 1, dlg2 — задняя косая туловищная борозда, dlm — спинная пластина, dlr — дорсолатеральное ребро, lcg — борозда главной боковой линии, llm — боковая пластина, Ml2 — marginale-laterale 2, pa — задний угол posterior medio-dorsale, pnoa — заднезатылочный угол, pr.br — processus brachialis, pr.ob — processus obstans, vg брюшная поперечная сенсорная борозда, vlm — вентральная пластина.

Late Devonian Bothriolepidids (Placodermi, Antiarchi) from Tver Region, European Russia

S. V. Moloshnikov, V. V. Linkevich

The bothriolepidid placoderm *Livnolepis heckeri* (Lukševičs, 2001) from the Famennian (Upper Devonian) of Tver Region is described. This species was originally erected based on three specimens in the composition of genus *Bothriolepis*. The new materials from the type locality at the vicinity of Bilovo village allow adding the description of the species. All plates of the head shield, almost all plates of the trunk shield and plates of the proximal segment of the pectoral fin of *L. heckeri* are known. Some plates are represented by different ontogenetic stages. Genus *Livnolepis* includes two species: *L. zadonica* (H. Obrucheva) from the Lower Famennian of Central Devonian Field and *L. heckeri* (Lukševičs) from the Middle Famennian of the south-western part of Main Devonian Field. The most peculiarities of the *Livnolepis*-species exoskeleton are the large preorbital recess of the head shield and slightly expressed anterolateral corners of the otico-occipital depression on the internal surface of the head shield.

Keywords: Placoderms, Antiarchs, Bothriolepidids, Upper Devonian, Famennian, Tver Region, European Russia
УДК 567.4:551.781.33(477.75)

ПЕРВАЯ НАХОДКА ЗУБНОЙ ПЛАСТИНЫ РОДА MYLIOBATIS CUVIER (ELASMOBRANCHII: BATOMORPHII) В ВЕРХНЕМ ПАЛЕОЦЕНЕ КРЫМА

© 2020 г. Ф. А. Триколиди^{а,} *, И. В. Новиков^{b, c,} **

^а Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского, Санкт-Петербург, Россия ^bПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

> ^сКазанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия *e-mail: mtetradi@mail.ru **e-mail: inovik@paleo.ru Поступила в редакцию 04.02.2019 г. После доработки 11.03.2019 г. Принята к публикации 11.03.2019 г.

Впервые с территории России и сопредельных стран из танетского яруса (верхний палеоцен) Крыма описана почти полная верхнечелюстная зубная пластина ската из рода Myliobatis (M. dixoni).

Ключевые слова: Myliobatis, танетский ярус, Крым **DOI:** 10.31857/S0031031X20020154

Начиная с палеоцена и до плиоцена скаты семейства Myliobatidae были распространены всесветно (Сарреtta, 1987, 2012). На территории России и сопредельных государств находки милиобатид известны из палеогена Крыма, палеоцена олигоцена Восточно-Европейской платформы, эоцена—миоцена Средней Азии и Казахстана (Обручев, 1928; Меннер, Рябинин, 1949; Гликман, 19646; Несов, Удовиченко, 1984; Аверьянов, Удовиченко, 1993; Удовиченко, 2008).

Первое упоминание о находках зубов рода Myliobatis в палеоцене Крыма принадлежит Р. Пренделю (1867), который описал зуб медианной серии "из отложений, расположенных между мшанковыми и нуммулитовыми известняками". В современном понимании, вероятнее всего, эти отложения отвечают танетскому ярусу. Вместе с описанием находки Прендель (1867, рис. 10, 11) приводит достаточно качественное изображение зуба. Латеральные края этого зуба, сходящиеся практически под прямым углом, указывают на наличие латеральных серий зубов, у которых длина латеральных зубов незначительно превышала ширину. Значительно позже Д.В. Обручев (1928) описывает верхнечелюстную зубную пластину ската Myliobatis dixoni из коллекции С.А. Зернова¹. Эта зубная пластина происходит из мшанко-

¹ В настоящее время этот образец хранится в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР), С.-Петербург (экз. ЦНИГР, № 2472).

вых известняков Инкермана (датский ярус) окрестностей Севастополя и представляет собой ненормальный экземпляр с асимметрично развитыми зубами медианной серии. Обручев (1928) также отметил, что ему известно, как минимум, два вида Myliobatis из датских отложений Крыма.

Новая находка зубной пластины милиобатид на территории Крыма была сделана в 1979 г. студентами Московского государственного геологоразведочного ин-та (ныне – Российский государственный геологоразведочный ун-т) в верхнем палеоцене Бахчисарайского р-на в 2.5 км северовосточнее с. Глубокий Яр (рис. 1). Вмещающие отложения (танетский ярус) здесь представлены карбонатными породами, преимущественно мергелями и известняками, содержащими богатый комплекс органических остатков (морские ежи, криноидеи, двустворки, гастроподы, брахиоподы, губки, мшанки, костистые рыбы) и обогащенными алевритистым и глинистым материалом (Воронина, 1989). В нижней части разреза мергели известковистые органогенно-обломочные, тогда как в верхней его части глинистость пород увеличивается. Именно из верхней части разреза, сложенной глинистыми мергелями, вероятно, происходит зубная пластина ската, описываемая ниже. На основании пропорций зубов медианной серии, сечения пластины и особенностей морфологии латеральных зубов этот образец был отнесен к Myliobatis dixoni (Agassiz). Впервые об этой находке упоминается в статье И.В. Нови-



Рис. 1. Географическое положение местонахождения Глубокий Яр.

кова и др. (1987), где она также была отнесена к роду Myliobatis.

Терминология, принятая в данной статье, заимствована из работ А. Вудварда (Woodward, 1888, 1889) и А. Капетты (Cappetta, 1987, 2012). Зубная пластина была сфотографирована фотоаппаратом Canon EOS 1100 D с макрообъективом методом послойной съемки. Обработка фотографий проводилась с использованием программы Helicon Focus 6. Промеры осуществлялись с помощью штангенциркуля.

Авторы признательны О.А. Лебедеву, А.Ф. Банникову (оба – ПИН РАН) и А.О. Аверьянову (ЗИН РАН) за многочисленные советы и замечания во время подготовки этой статьи. Работа выполнена в рамках программы фундаментальных научных исследований Президиума РАН № 22 "Эволюция органического мира и планетарных процессов", а также государственной программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального университета среди ведущих мировых научно-образовательных центров.

СЕМЕЙСТВО МУLIOBATIDAE BONAPARTE, 1838

Род Myliobatis Cuvier, 1817

Myliobatis dixoni (Agassiz, 1843)

Myliobates dixoni: Agassiz, 1843, с. 319; Dixon, 1850, с. 198, табл. Х, фиг. 1, 2, табл. ХІ, фиг. 14, табл. ХІІ, фиг. 3.

Myliobates heteropleurus: Agassiz, 1943, с. 323, табл. 47, фиг. 6-8.

Myliobates striatus: Dixon, 1850, с. 199, табл. XII, рис. 2.

Муliobates contractus: Dixon, 1850, с. 200, табл. XI, рис. 17. Мyliobatis dixoni: Dixon, 1878, с. 245, табл. X, фиг. 1,2, табл. XI, фиг. 14, табл. XII, фиг. 3; Geinitz, 1883a, с. 6, табл. I, фиг. 7; Woodward, 1888, с. 41, табл. I, фиг. 1–4; 1889, с. 109, рис. 4; 1899, с. 4, рис. 1; Priem, 1903, с. 396, табл. XIII, фиг. 1; Stromer, 1910, с. 489, рис. 3; White, 1926, с. 41, табл. 10, фиг. 1; 1934, с. 32, табл. 4, фиг. 1; Arambourg, 1935, с. 420, табл. XX, фиг. 1; Dartevelle, Casier, 1943, рис. 59, табл. XV, фиг. 10, табл. XVI, фиг. 1, 2, 4; Casier, 1947, с. 19, рис. 7е, 8, табл. I, фиг. 4; Arambourg, 1952, с. 219, табл. XXII, фиг. 46; Гликман, 1964a, с.161, табл. XXII, фиг. 17, табл. XXII, фиг. 17; 19646, с. 221, табл. II, фиг. 8; Bauza, Gomez Pallerola, 1982, табл. II, фиг. 5; Kent, 1999, с. 44, табл. 3.1, фиг. M; Ward, 2016, табл. 12, фиг. 5. Myliobatis striatus: Dixon, 1878, с. 246, табл. XII, фиг. 2.

Myliobatis striatus: Dixon, 18/8, с. 246, таол. XII, фиг. 2. Myliobatis contractus: Dixon, 1878, с. 247, табл. XI, фиг. 17. Myliobates toliapicus: Geinitz, 1883b, с. 38, табл. II, фиг. 2. Myliobates thomasi: Sauvage, 1889, с. 561, рис. А, В.

Myliobatis aff. dixoni: Priem, 1908, с. 93, рис. 48, 49, табл. II, фиг. 6.

Синтипы – NHML 25614, 25621, 25623 (Woodward, 1889, с. 109–110) (голотип не выделен).

Описание (рис. 2). Зубная пластина относительно малых размеров (4 см в ширину и 5.7 см в длину), дугообразно выпуклая лабио-лингвально, с пятью сохранившимися сериями зубов. Медианная серия относительно широкая; четыре латеральные состоят из относительно узких зубов. Медианная серия включает восемь сохранившихся зубов приблизительно одинаковой длины с выпуклой поперечно поверхностью коронок; среднее отношение длины зуба в серии к его ширине составляет 1 : 3.9. Поперечное сечение медианных зубов имеет линзообразную форму. Через всю серию по центру проходит ярко выраженная, неглубокая борозда (рис. 2, б). Поверхность пяти зубов медианной серии в лабиальной части пластины затронута истиранием, тогда как на остальных зубах энамелоид не несет следов истирания и имеет хорошо выраженную продольную струйчатость. С каждой стороны медианной серии зубов расположено по две серии латеральных зубов. Все зубы латеральных серий имеют практически ромбовидную форму со слегка усеченными вершинами, вытянуты в лабио-лингвальном направлении, с длиной, приблизительно в 2 раза превосходящей ширину.



Рис. 2. Myliobatis dixoni (Agassiz), экз. ПИН, № 5025/2, верхнечелюстная пластина молодой особи: a – вид сверху, δ – вид с лингвальной стороны, e – вид сбоку; Юго-Западный Крым, Бахчисарайский р-н, местонахождение Глубокий Яр; верхний палеоцен, танетский ярус. Длина масштабной линейки 10 мм.

Сравнение. По морфологии зубной пластины наиболее близок к Myliobatis wurnoensis White, 1934, M. striatus (Buckland, 1837), M. toliapicus (Agassiz, 1843) и M. latidens Woodward, 1888. Отличается от последних трех видов (при сравнении зубных пластин одинакового размера) более длинными зубами и относительно более узкими латеральными зубами. От M. wurnoensis отличается отсутствием депрессий на латеральных краях зубов медианной серии, что отражается на форме сечения зубов по ширине (White, 1934; Claeson et al., 2010).

Замечания. Как видно из приведенной выше синонимики (в которой перечислены далеко не все работы с упоминанием рассматриваемого вида), достаточно большое количество материала было описано в XIX-начале XX в. В большинстве случаев это практически целые, хорошо сохранившиеся зубные пластины. Уже Л. Агассис при анализе зубных пластин скатов рассматривал пропорции зубов медианной серии как важные в систематическом отношении признаки, что нашло отражение в описании M. dixoni (Agassiz, 1843, с. 319, 320). Однако, как отмечает Вудвард (Woodward, 1888), многие виды в то время были выделены на основании признаков, образующихся при истирании зубов. Этот исследователь, опираясь на известное в то время состояние изученности анатомии и морфологии скатов [и ссылаясь на работу А. Гантера (Gunter, 1870)], уточнил пределы изменчивости отдельных признаков и показал на палеонтологическом материале изменение пропорций зубов медианной серии у M. dixoni в онтогенезе (Woodward, 1888). Эти изменения для скатов рода Myliobatis также были отмечены в работе С. Гармэна, где в подписях к иллюстрациям он отмечает постепенное увеличение относительной ширины зубов медианной серии с увеличением размеров животного (Garman, 1913, табл. 49).

Капетта (Cappetta, 2012) высказал мнение, что некоторые зубы Aetomylaeus были ошибочно отнесены к Myliobatis и Pteromylaeus, что также отмечено Б. Кентом (Kent, 2018). При этом Капетта предположил, что эоценовые виды с толстыми коронками медианных зубов, отнесенные к таким представителям Myliobatis, как M. dixoni или синонимичным видам, вероятно, принадлежат к роду Aetomylaeus (Cappetta, 2012, с. 446). В данном случае речь идет об относительно толстых зубах, расширяющихся в медианной части (как, например, изображенные Вудвардом: Woodward, 1888, рис. 1). Учитывая это, вполне вероятно, что зубы медианной серии с одинаковой толщиной по всей ширине, относимые в настоящее время к виду Myliobatis dixoni, следует рассматривать в качестве самостоятельного и нового вида рода Myliobatis. При этом пропорции медианных зубов и морфология латеральных зубов этого нового вида будут точно такие же, как у М. dixoni. В литературе такие зубы и практически целые зубные пластины описаны, например, Э. Казье и Д. Уордом (Casier, 1947; Ward, 2016).

В связи с вышесказанным, следует упомянуть находку зубной пластины ската из миоцена Бразилии, отнесенную к Aetomylaeus cubensis Iturralde-Vinent et al., 1998 (Aguilera et al., 2017). Учитывая размеры и пропорции зубной пластины этого вида, указанные при первоописании (Iturralde-Vinent et al., 1998), бразильская находка принадлежала ювенильной особи. По размерам она сопоставима с экземпляром Myliobatis dixoni, описанным в настоящей статье и также принадлежащим молодой особи. Однако пропорции медианных зубов у бразильской формы аналогичны таковым взрослой особи М. dixoni и соответствуют чуть меньше 1:5. Таким образом, при сравнении зубных пластин одного размерного класса M. dixoni и Aetomylaeus cubensis пересечений в пропорциях их медианных зубов не наблюдается. С другой стороны, морфология латеральных зубов у Aetomylaeus и Myliobatis неотличима, если рассматривать изображения, приведенные автором рода Aetomylaeus Гармэном (Garman, 1913, табл. 36, фиг. 3).

Распространение. Нижний и верхний палеоцен Ю.-З. России (Крым), палеоцен и эоцен северной Африки, эоцен Европы, Средней Азии и Северной Америки.

Материал. Верхнечелюстная пластина молодой особи (экз. ПИН, № 5025/2) из местонахождения Глубокий Яр (танетский ярус; Юго-Западный Крым, Бахчисарайский р-н).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов А.О., Удовиченко Н.И. Возраст позвоночных местонахождения Андарак // Стратигр. Геол. корреляция. 1993. Т. 1. № 3. С. 139–141.

Воронина А.А. Палеогеновая система. Палеоцен // Геологическое строение Качинского поднятия горного Крыма / Ред. Мазарович О.А., Милеев В.С. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1989. С. 4–16.

Гликман Л.С. Акулы палеогена и их стратиграфическое значение. Л.: Наука, 1964а. 229 с.

Гликман Л.С. Подкласс Elasmobranchii. Акуловые // Основы палеонтологии. Бесчелюстные и рыбы. М.: Наука, 1964б. С. 196–237.

Меннер В.В., Рябинин А.Н. Позвоночные. Рыбы // Атлас руководящих ископаемых фаун СССР. Т. 12. Палеоген. М.: Гос. изд-во геол. лит-ры, 1949. С. 300–318.

Несов Л.А., Удовиченко Н.И. Морские змеи и хрящевые рыбы палеогена Южного Казахстана // Палеонтол. сборн. 1984. № 21. С. 69–74.

Новиков И.В., Златински В.Д., Энгельман Ф. О находках меловых и палеоценовых позвоночных в восточной части Бахчисарайского района (Крым) // Изв. ВУЗов. Геол. и разведка. 1987. № 1. С. 109–110.

Обручев Д.В. Ненормальный экземпляр зубного аппарата Myliobatis // Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва. 1928. Т. 7. С. 139-141.

Прендель Р. Геологический очерк меловой формации Крыма и слоев переходных от этой формации к эоценовым образованиям // Зап. Новороссийского об-ва естествоиспыт. 1867. Т. 4. Вып. 1. С. 67–102.

Удовиченко Н.И. О некоторых результатах изучения палеогеновых акул Украины // Матер. Між нар. науково-практичноі конф. "Регіон 2008: стратегія оптимального розвитку" (16–17 жовтня 2008 р., м. Харків). Харків, 2008. С. 355–358.

Agassiz L. Recherches sur les poisons fossiles. Neuchâtel, 1833–1844. T. 3. 390 p.

Aguilera O., Luz Z., Carrillo-Briceno J.D. et al. Neogene sharks and rays from the Brazilian 'Blue Amazon' // PLoS ONE. 2017. V. 12. \mathbb{N} 8. P. 1–34.

Arambourg C. Note preliminaire sur les vértébrés fossiles des phosphates du Maroc // Bull. Soc. Géol. France. Sér. 5. 1935. V. 5. P. 413–439.

Arambourg C. Les vértébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc-Algerie-Tunisie) // Notes Mém. Serv. Géol. Maroc. 1952. № 92. P. 1–372.

Bauza R.J., Gomez Pallerola J.E. Contribucion al conocimiento de la ictiologia fosil de Espana // Boll. Soc. Hist. Natur. Balears. 1982. V. 26. P. 63–73.

Bauza R.J., Gomez Pallerola J.E. Contribucion al conocimiento de la ictiologia fosil de Espana // Boll. Soc. Hist. Natur. Balears. 1988. V. 32. P. 115–138.

Cappetta H. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii // Handbook of Paleoichthyology. Chondrichthyes II. V. 3B. Stuttgart: Fischer, 1987. 193 p.

Cappetta H. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. // Handbook of Paleoichthyology. Chondrichthyes. V. 3E. München: Pfeil, 2012. 512 p.

Case G.R., Udovichenko N.I., Nessov L.A. et al. A Middle Eocene selachian fauna from the White Mountain Formation of the Kizylkum Desert, Uzbekistan, C.I.S. // Palaeontogr. Abt. A. 1996. V. 242. Lfg. 4–6. P. 99–126.

Casier E. Constitution et evolution de la racine dentaire des Euselachii. II. Etude comparative des types // Bull. Mus. Roy. Hist. Natur. Belg. 1947. V. 23. № 14. P. 1–32.

Claeson K.M., O'Leary M.A., Roberts E.M. et al. First Mesozoic record of the stingray Myliobatis wurnoensis from Mali and a phylogenetic analysis of Myliobatidae incorporating dental characters // Acta Palaeontol. Pol. 2010. V. 55. $N_{\rm P}$ 4. P. 655–674.

Dartevelle E., Casier E. Les poissons fossiles du Bas-Congo et des regions voisines // Ann. Mus. Congo Belge, Ser. A (Minér., Géol., Paléontol.). Sér. 3. 1943. T. 2. Fasc. 1. P. 1–200.

Dixon F. The geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous formations of Sussex. L., 1850. 422 p.

Dixon F. The geology of Sussex, or the geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous formations of Sussex. New edition revised and augmented by T. Rupert Jones. Brighton: W.J. Smith, 1878. 469 p.

Garman S. The Plagiostomia (Sharks, Skates and Rays) // Mem. Mus. Compar. Zool. Harv. Coll. 1913. V. 36. № 1–2. 528 p.

Geinitz H.B. Die sogenannten Koprolithenlager von Helmstedt, Buddenstedt und Schleweke bei Harzburg // Abh. Naturwiss. Ges. Isis. 1883a. № 1. S. 3–14.

Geinitz H.B. Ueber neue Funde in den Phosphatlagern von Helmstedt, Buddenstedt und Schleweke // Abh. Naturwiss. Ges. Isis. 1883b. № 5. S. 37–46.

Iturralde-Vinent M.A., Mora C.L., Rojas R., Gutierrez M.R. Myliobatidae (Elasmobranchii: Batomorphii) del Terciario de Cuba // Rev. Soc. Mexicana Paleontol. 1998. V. 8. № 2. P. 135–145.

Kemp D.J., Kemp L., Ward D.J. An Illustrated Guide to the British Middle Eocene Vertebrates. Privately published. L., 1990. 59 p.

Kent B.W. Part 3. Rays from the Fisher/Sullivan Site // Fossil Vertebrates and Plants from the Fisher/Sullivan Site (Stafford County): A Record of Early Eocene Life in Virginia / Ed. R.E. Weems. Charlottesville, 1999. P. 39–51 (Virginia Div. Miner. Resources. Publ. 152).

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020

ПЕРВАЯ НАХОДКА ЗУБНОЙ ПЛАСТИНЫ РОДА MYLIOBATIS CUVIER

S.J. Godfrey. Washington, 2018. P. 45–157 (Smithson. Contrib. Paleontol. № 100).

Kent B.W. The cartilaginous fishes (chimaeras, sharks, and

rays) of Calvert Cliffs, Maryland, USA // The Geology and

Priem M.F. Sur les poissons fossiles des phosphates d'Algerie et de Tunisie // Bull. Soc. Géol. France. Sér. 4. 1903. № 3. P. 393–406.

Priem M.F. Etude des poissons fossiles du Bassin Parisien. P.: Publ. Ann. Paléontol., 1908. 144 p.

Sauvage H.E. Note sur quelques poissons fossiles de Tunisie // Bull. Soc. Géol. France. Sér. 3. 1889. № 17. P. 560–562.

Stromer E. Reptilien und Fischreste aus dem marinen Alttertiar von Sudtogo (West Africa) // Monatsb. Dtsch. Geol. Ges. 1910. Bd 62. № 7. S. 478–505. *Ward D.J.* An Illustrated Guide to the British Middle Eocene Vertebrates (2nd edn). Privately published. L., 2016. 59 p.

White E.I. Eocene fishes from Nigeria // Bull. Geol. Surv. Nigeria. 1926. № 10. P. 1–82.

White E.I. Fossil fishes of Sokoto province // Bull. Geol. Surv. Nigeria. 1934. № 14. 1–78.

Woodward A.S. Notes on determination of the fossil teeth of Myliobatis, with a revision of the English Eocene species // Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 6. 1888. \mathbb{N}_2 1. P. 36–47.

Woodward A.S. Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). Part I. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1889. 474 p.

Woodward A.S. Notes on the teeth of the sharks and skates from English Eocene formations // Proc. Geol. Assoc. 1899. V. 16. Iss. 1. P. 1–14.

The First Find of Tooth Plate of the Genus *Myliobatis* Cuvier (Elasmobranchii: Batomorphii) in the Upper Paleocene of the Crimea P. A. Trikolidi, I. V. Novikov

Almost complete upper dental plate of *Myliobatis dixoni* from the Thanetian (Upper Paleocene) of Crimea is described.

Keywords: Myliobatis, Thanetian stage, Crimea

УДК 565.762.19:551.762.3/763.1(571.54)

НОВЫЙ МОРФОТИП ЗУБОВ РЫБ ОТРЯДА EURYNOTOIDIFORMES (ACTINOPTERYGII) ИЗ ВЕРХНЕПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2020 г. А.С.Бакаев*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия *e-mail: alexandr.bakaev.1992@mail.ru Поступила в редакцию 09.01.2019 г. После доработки 01.02.2019 г. Принята к публикации 16.08.2019 г.

В терминально-северодвинских отложениях Восточной Европы (местонахождение Марьюшкина Слуда-С, Вологодская обл.) обнаружен новый морфотип поликуспидных зубов лучеперых рыб отряда Eurynotoidiformes, предположительно ассоциируемый с видом Isadia opokiensis A. Minich et Andrushkevich, 2017, описанным по изолированным чешуям из стратиграфически и географически близкого местонахождения Мутовино. Зубы морфотипа I. ороkiensis робустные, характеризуются сочетанием мощного контрфорса и широкой коронки с большим (до восьми) количеством зубцов лопатовидной формы, несущих высокие акродиновые колпачки и образующих слабоизогнутую рабочую поверхность. Вершинки зубов имеют хорошо выраженные площадки прижизненного стирания на лабиальной стороне, что указывает на преобладание соскребающего типа питания водорослями-обрастателями. Конструкция челюстных зубов I. ороkiensis является морфологически переходной между зубами I. suchonensis и I. arefievi, что позволяет объединить все три морфотипа в единую эволюционную линию. Предполагается, что сходная (расширенная) форма зубцов на челюстных зубах другого вида Isadia – I. aristoviensis – возникла конвергентно вследствие модификации более примитивного морфотипа, характерного для уржумских эвринотоидиформ.

Ключевые слова: пермь, Actinopterygii, зубы, Восточно-Европейская платформа, Россия **DOI:** 10.31857/S0031031X20020038

ВВЕДЕНИЕ

Древнейшие лучеперые рыбы, освоившие облигатную альгофагию, относятся к отряду Eurynotoidiformes, широко распространенному в средней-поздней перми на территории Восточной Европы (Миних, Миних, 1990; Esin, 1997). Группа является эндемиком данного региона. Она динамично эволюционировала до конца палеозоя и вымерла на пермо-триасовом рубеже. На растительноядность большинства эвринотоидиформных рыб указывает специализированное (поликуспидное) строение их челюстных зубов, которое находит множество аналогий среди современных рыб-фитофагов из семейств Characidae, Cichlidae, Acanthuridae, Siganidae, Scatophagidae и Mugilidae (Bellwood, 2003; Bellwood et al., 2014).

Для наиболее ранних – уфимско-казанских – представителей отряда [Eurynotoides nanus (Eichwald, 1861), E. costatus (Eichwald, 1861), Adzvalepis puchontoi Yankevich, 1998], описанных по единичным неполным находкам, строение зубной системы остается неизвестным. Формы с поликуспидными зубами начинают фиксироваться в верхнеуржумских отложениях, причем по ряду признаков (в том числе особенностям строения зубной системы) могут быть отнесены к различным видам и родам (Миних, Миних, 1990). Полноскелетные находки эвринотоидиформ очень немногочисленны и не дают полного представления о многих структурах челюстного аппарата, строение которого как комплексного образования для группы в целом остается слабо изученным. При этом, сложная морфология зубов уржумско-вятских эвринотоидиформ видоспецифична и позволяет прослеживать эволюционные тренды внутри группы, а, при подборе современных аналогов, реконструировать трофическую специализацию конкретных представителей отряда. Для решения этих задач может быть использован, в том числе, и изолированный материал.

МАТЕРИАЛ

При изучении комплекса ихтиолитов, полученных с помощью промывки породы из местонахождения Марьюшкина Слуда-С (Вологодская обл., бассейн р. Сухоны; рис. 1), обнаружено 9 зубов эвринотоидид ранее неизвестного морфотипа (экз. ПИН, №№ 5652/200–209; сборы В.В. Буланова). Местонахождение приурочено к верхней половине кичугской пачки полдарсской свиты северодвинского яруса (Голубев, 2000, рис. 31; Arefiev et al., 2015, рис. 12). Костеносная порода отобрана из основания аллювиальной линзы. где костям рыб сопутствуют изолированные остатки тетрапод. Ранее М.П. Арефьев и др. (Arefiev et al., 2015) определили из этого местонахождения виды рыб Sludalepis spinose и Plotnikovichthys gorodokensis. В новых сборах обнаружены остатки Toyemia tverdochlebovi, T. cf. blumentalis, Strelnia certa, Mutovinia stella, Geryonichthys longus, Isadia aristoviensis, I. opokiensis, Acropholis sp., Boreolepis tataricus, Varialepis vitalii (определения автора). Сопутствующие таксоны тетрапод могут быть отнесены к ильинскому субкомплексу соколковского фаунистического комплекса и включают представителей Kotlassiidae (Microphon arcanus; определение В.В. Буланова), Dvinosauridae (Dvinosaurus sp.), Pareiasauria gen. indet., Chroniosuchidae (Chroniosaurus levis), Gorgonopia fam. indet. и Procynosuchidae (Sludica bulanovi) (Ивахненко и др., 1997; Ивахненко, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Высокая степень специализации поликуспидных зубов позволяет отнести их к роду Isadia (отряд Eurynotoidiformes). При этом, морфологических данных, дающих возможность уточнить их систематическое положение до видового уровня, недостаточно, поскольку известные ныне виды этого рода основаны на морфологически неполном или несравнимом материале (Миних, 1986, Миних, Миних, 1990; Миних и др., 2015; Миних, Андрушкевич, 2017). Однако морфо-функциональный анализ материала и его сравнение с имеющимися данными по другим видам позволяет выделить новый морфотип зубных элементов, относящийся к этому роду, и выдвинуть предположение о его систематической принадлежности.

Верхи северодвинского яруса хорошо охарактеризованы ихтиофауной, в том числе остатками трех эвринотоидиформ, относимых к роду Isadia: I. suchonensis A. Minich, 1986, I. aristoviensis A. Minich, 1990 и I. opokiensis A. Minich et Andrushkevich, 2017.

Морфология зубов двух первых видов описана и обсуждалась ранее (Миних, Миних, 1990; Esin, 1997; Буланов, Миних, 2017; Pindakiewicz et al., in press).

Зубы нового морфотипа робустные, их основание формирует с лингвальной стороны мощный широкий контрфорс, захватывающий перибазальную часть коронки и здесь распадающийся на пологие валики, выходящие к апикально расположенным зубцам (рис. 2). Коронка широкая, примерно вдвое шире основания, полого наклонена внутрь ротовой полости (угол наклона 10°–20°). Рабочий край коронки образован шестью—семью зубцами лопатовидной формы с крупными (во



Рис. 1. Карта местонахождений Eurynotoidiformes, материал из которых упомянут в данной работе. Обозначения: 1 – Монастырский Овраг-D; 2 – Марьюшкина Слуда-С; 3 – Мутовино; 4 – Жуков Овраг; 5 – Быковка и Соковка; 6 – Лагерный Овраг; 7 – Элеонора; 8 – Раша.

всю высоту зубца), уплощенными, округленными по краям акродиновыми колпачками. Краевые зубцы коронки более узкие, но также с округлыми уплощенными окончаниями. Зубцы расположены очень плотно, боковые края оснований зубцов почти смыкаются. Режущие канты по бокам зубцов не развиты. Профиль образуемого зубцами рабочего края коронки дугообразный, с выраженным скосом рострально. С лабиальной стороны на всех зубцах (кроме одного или двух наиболее дистальных) имеются хорошо выраженные площадки прижизненного стирания.

Зубы I. aristoviensis, благодаря характерной форме, легко диагностируются и известны из многих местонахождений верхнесеверодвинскотерминальновятского интервала (Миних и др., 2015; Pindakiewicz et al., in press). В большом количестве они обнаружены и в местонахождении Марьюшкина Слуда-С. В отличие от зубов нового морфотипа, контрфорс на зубах I. aristoviensis (рис. 3) развит слабее (угол между лингвальным краем и длинной осью зуба составляет около 15°-20°), а значительно более узкие коронки (апикальная часть не более, чем в 1.5 раза шире шейки) несут меньшее количество зубцов. Верхнечелюстные зубы у данного вида, предположительно, имеют три-четыре зубца, в то время как у зубов нижней челюсти коронки бикуспидные (Pindakiewicz et al., in press). Форма зубцов варьирует от прямоугольной (при стирании акродиновых колпачков) до трапециевидной со скругленными краями (при не выраженном износе), одна-



Рис. 2. Зубы Isadia opokiensis Minich et Andrushkevich, 2017: $a, \delta - экз. ПИН, № 5652/207$, зуб верхней челюсти: a - с лабиальной стороны, $\delta -$ увеличенные участки коронки; e - d - зубы верхней челюсти: <math>a - экз. ПИН, № 5652/208 с лингвальной стороны; e - экз. ПИН, № 5652/209 с лингвальной стороны, <math>d - тот же экземпляр, увеличенная часть коронки; Вологодская обл., Великоустюгский р-н, местонахождение Марьюшкина Слуда-С; северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарсская свита, кичугская пачка. Стрелки указывают в ростральном направлении; звездочки маркируют границу акродинового колпачка и ганоина. Обозначение: az - площадки истирания.

ко зубцы отчетливо разделены и не смыкаются боковыми сторонами, сохраняя у оснований небольшой, но хорошо выраженный режущий кант. Акродиновый колпачок составляет не более половины высоты зубца. Рабочая кромка коронки, формируемая совокупностью расположенных на ней зубцов, умеренно наклонена лингвально (примерно 15°-25°) и круто изогнута, вследствие значительно более слабого развития и низкого положения самого переднего (рострального) зубца. Часто зубы I. aristoviensis несут очевидные следы прижизненного стирания в виде плоских площадок на концах зубцов, ориентированных под прямым углом к продольной оси зубца. В ряде случаев наблюдается стирание рабочего края коронки до самых оснований зубцов и формирование единой широкой скребущей поверхности (рис. 3, *б*, *в*; аz).

Зубы I. suchonensis близки к новому морфотипу расширенной формой коронки, которая в 2.5 раза шире основания, и большим количеством (до девяти) расположенных на ней зубцов

(рис. 4). Сами зубцы, однако, сильно отличаются удлиненно-конической (не уплощенной) формой и наличием хорошо развитых режуших кантов, начинающихся от оснований акродиновых колпачков и расширяющихся в базальном направлении. Промежутки между основаниями зубцов сужены до узких щелей. Акродиновый колпачок образует не более трети высоты зубца и имеет округло-коническое окончание. Вследствие такой формы зубцов, рабочая поверхность коронок челюстных зубов I. suchonensis сильно рассечена. Кроме того, коронка в боковой проекции имеет резко асимметричный профиль из-за более базального положения зубцов, расположенных на ее ростральном крае. Таким образом, рабочий край формирует веерообразно изогнутый профиль с резким понижением рострально. Контрфорс развит слабо и едва достигает основания расширения коронки (угол между лингвальным и лабиальным краями основания составляет около 10°-15°), а толщина стенки зуба тоньше, чем у I. aristoviensis и описанных выше зубов нового морфотипа.

Исходя из перечисленных отличий, новый морфотип зубов отличается от морфотипов как I. aristoviensis, так и I. suchonensis. Наиболее близки к новому морфотипу по строению зубы I. arefievi. Данный вид был недавно описан А.В. Миних и др. (2015) из верхов верхневятского подъяруса бассейна р. Малая Северная Двина (местонахожление Элеонора. Архангельская обл.) по изолированным элементам. Зубы этого вида (рис. 6), как и v нового морфотипа. имеют мошный высокий контрфорс, достигающий середины коронарного расширения зуба. Коронки значительно (в 2.5 раза) шире оснований и имеют изогнутый профиль рабочей поверхности, форма которого вариабельна и, предположительно, зависела от положения зуба в зубном ряду. Прямоугольная плоская форма самих зубцов (часто со скругленными краями) также сходна с таковыми у нового морфотипа, однако один из зубцов, как правило, значительно шире остальных. Краевые зубцы коронки расширены слабо и аналогичны зубцам в том же положении на зубах нового морфотипа.

Строение зубов Isadia opokiensis точно не известно, потому что данный таксон описан по изолированным чешуям (Миних, Андрушкевич, 2017), но зубы нового морфотипа могут быть ассоциированы именно с этим видом, и далее будут называться "морфотип Isadia opokiensis", поскольку найдены в местонахождении Марьюшкина Слуда-С совместно с относящимися к нему чешуями (экз. ПИН, № 5652/210-219; рис. 5). Для этих чешуй характерны увеличенная толщина, мощный киль на внутренней стороне, а также широкие и выпуклые ганоиновые гребни свободного поля, ориентированные диагонально, от антеро-дорсального края чешуи к ее каудо-вентральному углу. Передние окончания гребней орнаментированы тонкой струйчатостью. Эти чешуи отличаются от чешуй I. aristoviensis и I. suchonensis формой и ориентацией гребней своболного поля.

Типовое для I. opokiensis местонахождение Мутовино расположено в 5 км от местонахождения Марьюшкина Слуда-С (Голубев, 2000; Arefiev et al., 2015). Оба разреза хорошо коррелируются в пределах общего комплекса верхнепермских отложений, вскрытого в бассейне р. Сухоны, приурочены к верхней части кичугской пачки, и содержат сходный комплекс рыб и тетрапод.

Зубы иного типа (помимо обсуждаемых выше), которые могли бы быть соотнесены с найденными в местонахождении Марьюшкина Слуда-С чешуями I. opokiensis, отсутствуют.

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфо-функциональный анализ зубов различных эвринотоидиформов указывает на раз-



Рис. 3. Зубы Isadia aristovensis A. Minich, 1990: a-e – зубы верхней челюсти: а – экз. ПИН, № 5652/800 с лингвальной стороны; б, в – экз. ПИН, № 5652/801: δ – вид спереди, θ – увеличенная часть коронки (видно отверстие пульпарной полости и расположенные вокруг дентиновые канальцы); г – экз. ПИН, № 5652/802, зуб нижней челюсти с лабиальной стороны, ∂ — детали строения зубцов того же экземпляра при большем увеличении; Архангельская обл., Карпогорский р-н, местонахождение Раша; вятский ярус, верхневятский подъярус. Стрелки указывают в ростральном направлении; звездочками отмечена граница ганоинового слоя и акродинового колпачка. Обозначения: ac – акродиновый колпачок; az – площадки истирания; b – наружная граница акродинового колпачка и ганоина; cf – контрфорс; gs – ганоиновое поле; рс – пульпарная полость.

личные способы питания относящихся к этому отряду рыб, их интерпретации приведены ранее M. Пиндакевичем и др. (Pindakiewicz et al., in press). Характерной особенностью зубов морфотипа Isadia opokiensis является сочетание широкой, рассеченной на многочисленные широкие и уплощенные зубцы коронки и мощного контрфорса, формируемого основанием. Данные признаки организации зуба в совокупности с наличием площадок стирания на лабиальной стороне зубцов указывают на соскребающий тип питания водной растительностью, по аналогии с данными о строении и функции зубов подобного типа у не-



Рис. 4. Зубы Lapkosubia sp. и Isadia suchonensis A. Minich, 1986: *a* – Lapkosubia sp., экз. ПИН, № 5157/596, зуб верхней челюсти с лингвальной стороны; *б* – тот же экземпляр, увеличенная часть коронки; Республика Татарстан, Камско-Устьинский р-н, Монастырский овраг-D; уржумский ярус, третья свита; *e*–*u* – Isadia suchonensis: *e* – экз. ПИН, № 5652/600, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны, *e* – тот же экземпляр, детали строения зубцов при большем увеличении; Нижний Новгород, местонахождение Лагерный Овраг-3; вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт, обнорская свита; *д* – экз. ПИН, № 5652/803, зуб верхней челюсти с лингвальной стороны, *e* – тот же экземпляр, детали строения зубцов при большем экземпляр, увеличенная часть коронки; *ж* – экз. ПИН, № 5652/804, зуб верхней челюсти с стороны, *e* – тот же экземпляр, увеличенная часть короны; *s* – экз. ПИН, № 5652/803, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны; *s* – экз. ПИН, № 5652/804, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны; *s* – экз. ПИН, № 5652/804, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны; *s* – экз. ПИН, № 5652/804, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны; *s* – экз. ПИН, № 5652/804, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны; *s* – экз. ПИН, № 5652/804, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны; *s* – экз. ПИН, № 5652/805, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны; *s* – экз. ПИН, № 5652/804, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны; *s* – экз. ПИН, № 5652/804, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны; *s* – экз. ПИН, № 5652/805, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны; *s* – тот же экземпляр, увеличенная часть коронки; *ж* – экз. ПИН, № 5652/804, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны; *s* – тот же экземпляр, увеличенная часть коронки; *s* – тот же экземпляр, увеличенная часть коронки; *s* – тот же экземпляр, увеличенная часть коронки; *s* – площаски истирания.

которых современных Cichlidae (Yamaoka, 1983; Purnell et al., 2012; Dieleman et al., 2015).

От I. opokiensis зубы I. arefievi отличаются меньшим (не более пяти) количеством зубцов коронки и наличием сильно расширенного зубца в ее осевой зоне. Примечательно, что, в отличие от I. opokiensis, промежутки, разделяющие зубцы, часто не прорезают рабочую часть коронки глубже основания акродиновых колпачков (рис. 6, a, δ), которые, таким образом, сливаются базальными отделами и до конца не разделены. Предположительно это может свидетельствовать об образовании единого увеличенного зубца путем слияния нескольких отдельных, имевшихся у предковой формы. Если данное предположение верно, то наиболее вероятным исходным таксоном для I. arefievi является I. opokiensis, зубы которого близки к данному морфотипу по большинству рассмотренных параметров (ширина и профили

рабочего края коронки, высокие мощные акродиновые колпачки, уплощенная форма зубцов и их тесное прилегание боковыми сторонами, форма краевых зубцов коронки, отсутствие режущих окантовок, наличие мощного контрфорса, толщина стенок оснований зубов).

Необходимость слияния зубцов коронки в более широкую рабочую структуру у І. arefievi диктовалась дальнейшей адаптацией зубной системы к соскребающему типу питания водорослевым перифитоном, на которую указывает наличие у обоих видов развитых площадок стирания на лингвальной стороне коронок.

Находки зубов I. opokiensis и I. aristoviensis в местонахождении Марьюшкина Слуда-С свидетельствуют о том, что специализированные биоморфы с соскребающим типом питания среди Eurynotoidiformes появились не позднее конца северодвинского века (учитывая глубину специали-



Рис. 5. Чешуи с различных участков тела Isadia opokiensis Minich et Andrushkevich, 2017 (буквами на силуэте отмечены области распространения различных морфотипов чешуй; по: Есин, 1990): *a* – экз. ПИН, № 5652/200, чешуя из зоны Е; δ – экз. ПИН, № 5652/201, чешуя из зоны А; *в* – экз. ПИН, № 5652/202, чешуя участка В, вид с внутренней стороны; *е* – экз. ПИН, № 5652/203, чешуя участка С; ∂ – экз. ПИН, № 5652/204, чешуя участка С; *е* – экз. ПИН, № 5652/205, чешуя из зоны F; *ж* – экз. ПИН, № 5652/206, чешуя участка D; Вологодская обл., Великоустюгский р-н, местонахождение Марьюшкина Слуда-С; северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарсская свита, кичугская пачка. Все изображены с наружной стороны (если нет других указаний). Зубцы на заднем и нижнем крае всех чешуй обломаны.

зации зубов I. opokiensis, даже раньше этой временной отметки). Зубы I. aristoviensis значительно менее специализированы: контрфорс развит слабее, а коронки значительно уже, и несут не более четырех плоских прямоугольных зубцов, сохраняющих в местах слияния режущий кант (рис. 3). При этом наблюдаемые площадки стирания ориентированы перпендикулярно продольной оси зубцов (рис. 3, δ , θ), т.е., не так, как у I. opokiensis, что в совокупности указывает на значительные отличия в способе и стратегии питания обоих видов. Меньшая специализация зубной системы I. aristoviensis в направлении соскребающего типа питания позволяет рассматривать этот морфотип в качестве возможного предшественника морфотипа I. opokiensis.

Принципиальное сходство с морфотипом I. opokiensis в организации челюстных зубов обнаруживается у I. suchonensis: коронки сильно расширены и несут значительно большее (до девяти) число зубцов. Их коническая форма, наличие хорошо развитых режущих окантовок, отсутствие следов активного стирания и слабо развитый контрфорс свидетельствуют о преобладании движений челюстей стригущего типа и вероятности питания пучками нитчатых водорослей.

Зубы поликуспидного типа формируются в эволюции эвринотоидиформных рыб очень рано (не позднее позднеуржумского времени). Коническая форма зубцов характерна для наименее специализированных представителей отряда, для которых многовершинность доказана (Kichkassia furkae A. Minich, 1986). Несмотря на отличия в строении зубцов и контрфорса, в целом строение зубов морфотипа I. suchonensis более соответствует предковому состоянию для морфотипа І. орокiensis; наблюдаемые различия являются коррелятивно связанными и синхронно изменялись по мере переориентации на иной тип питания, при котором стало преобладать соскребание растительной массы с твердых субстратов. Данное предположение подтверждается субконической



Рис. 6. Зубы Isadia arefievi Minich, 2015: a – экз. ПИН, № 5652/806, зуб верхней челюсти с лингвальной стороны, δ – тот же экземпляр, увеличенная часть коронки; a – экз. ПИН, № 5157/807, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны, e – тот же экземпляр, увеличенная часть коронки; A ракнгельская обл., Карпогорский р-н, местонахождение Раша; вятский ярус, верхневятский подъярус; d – экз. ПИН, № 5652/601, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны, e – тот же экземпляр, увеличенная часть коронки; m – экз. ПИН, № 5652/602, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны, e – тот же экземпляр, увеличенная часть коронки; m – экз. ПИН, № 5652/602, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны, 3 – тот же экземпляр, увеличенная часть коронки; m – экз. ПИН, № 5652/603, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны, s – тот же экземпляр, увеличенная часть коронки; u – экз. ПИН, № 5652/603, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны, s – тот же экземпляр, увеличенная часть коронки; u – экз. ПИН, № 5652/603, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны, s – тот же экземпляр, увеличенная часть коронки; u – экз. ПИН, № 5652/603, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны, s – тот же экземпляр, увеличенная часть коронки; H метий Новгород, местонахождение Лагерный Овраг-3; вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт, обнорская свита. Стрелки указывают в ростральном направлении. Обозначение: az – площадки истирания.



Рис. 7. Эволюционный ряд некоторых морфотипов поликуспидных зубов Eurynotoidiformes (от гипотетического неспециализированного предка): a – зуб неспециализированной лучеперой рыбы; δ – Kichkassia furkae; e – Lapkosubia sp.; e – Isadia suchonensis; ∂ – Isadia opokiensis; e – Isadia arefievi; ω – Isadia aristoviensis. Все зубы изображены с лабиальной стороны, контрфорс показан пунктиром в проекции. Серым отмечены рабочие поверхности. Прерывистыми стрелками показаны менее достоверные переходы (объяснения в тексте). Обозначения: b – наружная граница акродинового колпачка и ганоина (маркирована пунктиром); cf – контрфорс.

МСШ ОСШ		Виды				
Система	Отдел	Apyc	Отдел	Apyc	Подъярус	Isadia suchonensis Isadia aristoviensis Isadia arefievi
	гский	ансингский		гский	Верхний	okiensis
Пермская	Лопин	чапинг- Ча ский	Татарский	Вят	Нижний	ssis Isadia op
	ий	Кэптанский Ву		Северодвинский	Верхний	ranensis arbalepis rkae Lapkosubia tokens
	Гваделупски				Нижний	Lapkosubia ur Lapkosubia ba Kichkassia fur
		Вордский	Биармий- ский	Уржумский		

Рис. 8. Стратиграфическое распространение различных Eurynotoidiformes по разрезу.

формой краевых (наименее функциональных и слабее модифицированных) зубцов коронок морфотипов I. opokiensis и I. arefievi, характерных для исходного морфотипа (I. suchonensis).

Происхождение морфотипа I. aristoviensis остается наименее очевидным. Формирование уплощенных зубцов коронок у этого вида, вероятно, происходило конвергентно и было связано со сходной трофической переориентацией – переходом к соскабливающему типу питания, т.е., проходило независимо от линии I. suchonensis— I. opokiensis—I. arefievi (рис. 7). Эволюционная последовательность "конический зуб"—Kichkassia—Lapkosubia—Isadia suchonensis—I. opokiensis— I. arefievi представляется наиболее вероятной, так как количество морфологических отличий в строении зубов у соседних видов данного ряда минимально, и составляет два (в первых двух случаях) или даже один (в третьем случае) признак.

Аналогичный процесс модификации зубов у предков I. aristoviensis не привел к столь же значительному преобразованию зубной системы. Тем не менее, с момента своего появления в позднесеверодвинское время, морфотип I. aristoviensis просуществовал до самого конца перми и представлял собой одну из самых устойчивых и широко распространенных биоморф восточно-европейских бассейнов конца палеозоя. Наиболее вероятно, что предковый таксон для I. aristoviensis по строению зубной системы был близок к видам рода Lapkosubia или даже Kichkassia, коронки которых несут сходное количество зубцов (Миних, Миних, 1990); среди этих же форм следует искать предковый вид для эволюционной последовательности Isadia suchonensis-I. opokiensis-I. arefievi.

Рассмотренная на примере строения челюстных зубов эволюционная последовательность морфотипов, относимых к роду Isadia, хорошо согласуется со стратиграфическими данными (рис. 8). Остатки I. opokiensis определены только из верхов северодвинского яруса (Мутовино, Марьюшкина Слуда-С), в то время как I. arefievi характеризует самые верхи вятского яруса (местонахождения Элеонора, Раша, Жуков Овраг-1А, Лагерный овраг-3, Соковка, Федурники). Совместное появление I. opokiensis и I. aristoviensis в региональном разрезе с учетом разделяющей их значительной морфологической дистанции свидетельствуют против их прямого филогенетического родства; вместе с тем, исходные для обоих видов морфотипы зубов (роды Kichkassia, Lapkosubia) появляются уже в верхах уржумского яруса.

Автор благодарен В.В. Буланову за помощь в подготовке статьи, М.А. Наумчевой за сбор и подготовку ценного сравнительного материала. Данное исследование осуществлено при поддержке грантов РФФИ № 17-04-01937 и 19-34-90040.

* * *

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буланов В.В., Миних А.В. Конвергентный морфогенез зубной системы тетрапод и лучеперых рыб средней—поздней перми Восточной Европы // Матер. конф. "Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия". М.: ПИН РАН, 2017. С. 9–11.

Голубев В.К. Пермские и триасовые хрониозухии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам. М.: Наука, 2000. С. 1–174. (Тр. ПИН РАН. Т. 276.)

Есин Д.Н. Чешуйный покров Amblypterina costata (Eichwald) и таксономия палеонисцид по изолированным чешуям // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 89–96.

Ивахненко М.Ф. Пермские Cynodontia (Theromorpha) Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2012. № 2. С. 89–97. Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268). Миних А.В. Новый род палеонисков из поздней перми Южного Приуралья. Саратов: Изд-во СарГУ, 1986. 13 с. (Деп. в ВИНИТИ 18.04.1986, № 2837- В).

Миних А.В., Андрушкевич С.О. Новый вид лучеперой рыбы из верхней перми Московской синеклизы // Изв. Саратовск. ун-та. Нов. сер. 2017. Т. 17. Сер. Науки о Земле. Вып. 2. С. 100–105.

Миних А.В., Арефьев М.П., Голубев В.К. Новый вид рыбы рода Isadia (Actinopterygii, Eurynotoidiformes) из нового местонахождения на р. Малая Северная Двина (терминальная пермь, Вологодская область) // Палеонтол. журн. 2015. № 6. С. 54–63.

Миних А.В., Миних М.Г. Ревизия некоторых палеонисков и новые рыбы из верхней перми Восточно—Европейской платформы и возможности использования их в стратиграфии // Вопросы геологии Южного Урала и Нижнего Поволжья. Сборн. науч. трудов / Ред. Алёшечкин О.И. Саратов: Изд-во Саратовск. ун-та, 1990. С. 84–104.

Миних А.В., Миних М.Г. Ихтиофауна перми Европейской России. Саратов: Изд. центр "Наука", 2009. 244 с. Эйхвальд Э. Палеонтология России. Древний период. Ч. II. Фауна граувакковой, горноизвестковой и медистосланцевой формации России. СПб., 1861. 521 с.

Arefiev M.P., Golubev V.K., Balabanov Yu.P. et al. Type and reference sections of the Permian–Triassic continental sequences of the East European Platform: main isotope, magnetic, and biotic events. Sukhona and Severnaya Dvina Rivers field trip (XVIII Intern. Congr. on the Carboniferous and Permian). M.: PIN RAS, 2015. 104 p.

Bellwood D.R. Origins and escalation of herbivory in fishes: a functional perspective // Paleobiol. 2003. V. 29. P. 71–83.

Bellwood D.R., Hoey A.S., Bellwood O., Goatley C.H.R. Evolution of long–toothed fishes and the changing nature of fish–benthos interactions on coral reefs // Nature Commun. 2014. № 5. P. 31–44.

Dieleman J., Van Bocxlaer B., Manntschke C. et al. Tracing functional adaptation in African cichlid fishes through morphometric analysis of fossil teeth: exploring the methods // Hydrobiologia. 2015. V. 755. № 1. P. 73–88.

Esin D.N. Peculiarities of the trophic orientation changes in Palaeoniscoid assemblages from the Upper Permian of the European part of Russia // Modern Geol. 1997. V. 21. № 1. P. 185–195.

Pindakiewicz M., Tałanda M., Sulej T. et al. New finds of teeth of the herbivorous actinopterygians from the latest Permian of East European Platform and feeding convergence among extinct and extant ray-finned fish // Acta Palaeontol. Pol. (in press).

Purnell M., Seehausen O., Galis F. Quantitative three-dimensional microtextural analyses of tooth wear as a tool for dietary discrimination in fishes // J. Roy. Soc. Interface. 2012. V. 9. P. 2225–2233.

Yamaoka K. Feeding behaviour and dental morphology of algae scraping cichlids (Pisces: Teleostei) in Lake Tanganyika // Afr. Study Monogr. 1983. V. 4. P. 77–89.

New Morphotype of Fish Teeth of Order Eurynotoidiformes (Actinopterygii) from the Upper Permian Deposits of European Russia

A. S. Bakaev

A new morphotype of polycuspid teeth belonging to the actinopterygian order Eurynotoidiformes and supposedly associated with *Isadia opokiensis* A. Minich and Andrushkevich, 2017 is found in the terminal part of the East European Severodvinian Stage (Mariyushkina Sluda-C locality, Vologda Region). The original description of this species was based upon isolated scales obtained from stratigraphically and geographically close Mutovino locality. Teeth of *I. opokiensis* morphotype are robust and characterized by powerful buttress and wide crown bearing numerous (up to eight) spade-shaped cusps with high acrodine caps. Cusp tips form a slightly curved working surface. These tips labially bear well defined areas formed by lifetime wear that suggests prevalence of grazing. Tooth structure in *Isadia opokiensis* is morphologically transitional between those in *I. suchonensis* and *I. arefievi*, making possible the formation of a morphoevolutionary succession. Similar (flat) crown shape in another *Isadia* species—*I. aristoviensis*—might have originated convergently by modification of more primitive morphotype found in Urzhumian eurynotoidids.

Keywords: Permian, Actinopterygii, phytophagy, herbivory, teeth, East European Platform, Russia

УДК 567.5:551.78(571.64)

ИСКОПАЕМАЯ МЕЛАМФАЕВАЯ РЫБА РОДА SCOPELOGADUS (TELEOSTEI: MELAMPHAIDAE) ИЗ НЕОГЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ОСТРОВА САХАЛИН, РОССИЯ

© 2020 г. М. В. Назаркин^{*a*, *}, А. Н. Котляр^{*b*, **}

^аЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия ^bИнститут океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия *e-mail: m_nazarkin@mail.ru **e-mail: kotlyar@ocean.ru Поступила в редакцию 30.04.2019 г. После доработки 06.05.2019 г. Принята к публикации 13.05.2019 г.

Скелет берикоморфной рыбы из семейства Melamphaidae обнаружен в отложениях среднего-верхнего миоцена курасийской свиты острова Сахалин, Россия. Такие особенности морфологии, как короткое высокое тело с крупной головой, наличие одного спинного плавника с коротким основанием, 19 основных хвостовых лучей, небольшое число позвонков, однорядные челюстные зубы в сочетании с очень крупной циклоидной чешуей, позволяют относить это ископаемое к современному роду Scopelogadus. Это вторая известная в мире находка ископаемого скелета представителя как рода, так и семейства. Место этой находки расположено примерно на 17 градусов широты севернее ареала современных видов рода. Присутствие скопелогадусов в комплексе свиты кураси позволяет предполагать, что глубина накопления ее отложений составляла не менее 200 м.

Ключевые слова: Melamphaidae, Scopelogadus sp., Россия, остров Сахалин, миоцен, курасийская свита **DOI:** 10.31857/S0031031X20020117

Семейство меламфаевых (Osteichthyes, Beryciformes: Melamphaidae) объединяет 73 современных вида, сгруппированных в пять родов (Ebeling, 1962; Ebeling, Weed, 1963; Moore, 1993; Котляр, 1996, 2002, 2005, 2009, 2012, 2016; Nelson et al., 2016). Меламфаевые – исключительно морские пелагические глубоководные рыбы. Зрелые рыбы обычно встречаются на глубинах от 200 до 2000 м, и редко оказываются в более мелководных условиях (Ebeling, 1986; Котляр, 1996; Moore, Paxton, 1999). К последним приурочены, в основном, личинки и мальки. Меламфаевые обитают во всех океанах, кроме Северного Ледовитого. Отсутствуют они также в Средиземном море (Котляр, 1996; Moore, 2002). О биологии этих рыб известно немного. Меламфаевые питаются, главным образом, различными мелкими ракообразными (Bartow, 2010). А. Эбелинг и В. Вид (Ebeling, Weed, 1963, 1973) считали, что меламфаевые не совершают ясно выраженных суточных вертикальных пищевых миграций. Последующие исследования (Clarke, Wagner, 1976; Keene et al., 1987) показали, что такие миграции у них имеются.

Стандартная длина тела этих рыб (SL) достигает 187 мм у Poromitra crassiceps (Günther) (Moore, 2002). Морфологически они характеризуются довольно компактным вальковатым телом без светящихся органов; крупной головой с высоким тупым рылом и довольно большим ртом; широкими сенсорными головными каналами, покрытыми сверху тонкой кожей; редуцированной до двух передних пор боковой линией; единственным спинным плавником с коротким основанием; положением брюшных плавников под или впереди основания грудного плавника; невысоким (не более 31) числом позвонков; относительно крупной циклоидной чешуей (Котляр, 1991, 1996; Moore, Paxton, 1999; Moore, 2002).

Ископаемые находки представителей семейства довольно редки, и ограничиваются почти исключительно отолитами. Наиболее древние отолиты, принадлежащие Melamphaidae, описаны из палеоцена (танет) Баварии, и условно отнесены к роду Melamphaes Günther, 1864. Поскольку своим строением они напоминают отолиты современных Melamphaes, Scopeloberyx Zugmayer, 1911 и Sio Moss, 1962, данный палеоценовый вид рассматривается в качестве базального для остальных таксонов семейства (Schwarzhans, 2012). Отолиты Melamphaes spp. известны из нижнего и среднего эоцена Франции, нижнего и верхнего миоцена Новой Зеландии, верхнего миоцена и плиоцена Италии, плиоцена Франции, а также плиоцена и плейстоцена Калифорнии (Fitch, 1968; Grenfell, 1984; Nolf, 1985; Nolf, Cappetta, 1988; Patterson, 1993; Lin et al., 2016, 2017). Отолиты рода Scopeloberyx Zugmayer, 1911 известны из верхнего миоцена Новой Зеландии (Nolf, 1985), а отолиты рода Scopelogadus Vaillant, 1888 — из верхнего миоцена Италии и плейстоцена Калифорнии (Fitch, 1968; Nolf, 1985; Lin et al., 2017). Отолиты Poromitra Goode et Bean, 1883 обнаружены в нижнем миоцене Франции (Nolf, Brzobohaty, 2002). Отолиты из плейстоценовых отложений Калифорнии принадлежат уже современным видам меламфаид (Fitch, 1968; Fierstine et al., 2012).

Единственным ископаемым меламфаидом, описанным по скелетным остаткам к настоящему времени, является Scopelogadus capistranensis Ebeling из миоценовых отложений Калифорнии, США (Ebeling, 1962; Fierstine et al., 2012). Этот вид известен по двум небольшим экземплярам не более 40 мм стандартной длины (SL). В настоящей работе мы сообщаем о второй находке ископаемого скелета меламфаида, происходящего из миоценовых отложений курасийской свиты о-ва Сахалин.

Свита кураси, она же курасийская, распространена в юго-западной части Сахалина. где имеет мощность до 2300 м (Гладенков и др., 2002). Породы свиты сформировались в период среднего – начала позднего миоцена (Гладенков и др., 2002). Свита сложена тонкослоистыми алевролитами и аргиллитами темно-серого и коричневого цветов, выгорающими до почти белого с поверхности; нередко встречаются прослои крепких окремненных алевролитов и крупные эллиптические окремненные конкреции. В породах свиты кураси обнаружены многочисленные фоссильные остатки как беспозвоночных, так и позвоночных животных. Среди последних - кости морских млекопитающих, перья птиц и скелеты рыб. Таксономический состав миоценовой ихтиофауны курасийской свиты указывает на формирование этих неогеновых отложений в относительно глубоководных условиях, подходящих для мезопелагических рыб. Остатки этих последних составляют в свите кураси не менее 70% всех рыб (Назаркин, 2018). В собранной коллекции из нескольких сотен ископаемых из этой свиты скелет меламфаида – единственный. Степень сохранности этого скелета позволяет классифицировать ископаемое на родовом уровне, но не дает возможности достоверно определить его видовой статус. Поэтому далее мы приводим его описание в открытой номенклатуре.

ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА ПО SCOPELOGADUS SP.

Скелет Scopelogadus sp., около 64.6 мм SL, происходит из берегового обрыва в 5 км к югу от пос. Пензенское, Томаринский р-н Сахалинской обл.; курасийская свита, средний–верхний миоцен; депонирован в палеоихтиологической коллекции Зоологического ин-та РАН, С.-Петербург, под номером ЗИН 451п. Тело короткое, компактное и относительно высокое; наибольшая высота приходится, по-видимому, на уровень жаберной крышки. Голова большая; ее точная длина не известна, вероятно, она составляет около 47% SL (рис. 1). Рот большой, длина нижней челюсти не менее половины длины головы. Высота хвостового стебля около 7 раз в SL.

Границы и точную форму большинства краниальных костей не удается установить (рис. 2). Имеется несколько высоких субпрямоугольных infraorbitalia, тесно соединенных между собой; их точное число неизвестно. В передней части головы имеется крупное nasale с сильной передней вырезкой. Frontale широкое, субпрямоугольное; на его поверхности заметен слабо изогнутый узкий гребень, связанный с более короткими и неотчетливыми гребешками. В задней части нейрокрания различимо плотно прилегающее к первому позвонку ехоосіріtale. Parasphenoideum плоское и, по-видимому, широкое, однако его границы лишь угадываются. Другие кости черепа не различимы на имеющемся скелете.

Верхняя часть hvomandibulare видна позади лобной кости: как и у современных сороличей (Котляр, 1991), она слабо подразделена на переднюю и заднюю суставные фасетки, и имеет отчетливый опрекулярный отросток. Кости крышечной серии сохранились лишь фрагментарно, однако тонкая радиальная струйчатость, присущая этим костям у современных видов рода, хорошо заметна. Quadratum вееровидное. В задне-нижней части головы угадывается широкое ceratohyale и три конусовидных hypohyalia. Различимо не менее 15 саблевидных жаберных лучей, передние из которых заметно тоньше задних. Вероятно, как и у современных сородичей, миоценовый вид обладал восемью лучами жаберной перепонки с каждой стороны.

В верхней челюсти сохранились передние участки praemaxillaria, у которых имеется хорошо выраженный восходящий отросток. В передней части альвеолярного отростка сохранился ряд из 29 мелких конических зубов. Нижняя челюсть длинная и высокая, вероятно, немного вкладывается под верхнюю челюсть. Короноидный отросток anguloarticulare хорошо выражен, сочленовная фасетка узкая и глубокая. В передней части dentale имеется ряд из, по меньшей мере, 19 зубов сходного с верхнечелюстными зубами строения.

Позвонки слабо удлиненные, два-три передних несколько короче, все покрыты рельефом в виде тонких продольных и вертикальных гребней. В хвостовом отделе 14 позвонков, в туловищном, вероятно, 11. Длинные и широкие треугольные парапофизы имеются на 1-м—6-м сзади прекаудальных позвонках. Ребра слабо изогнуты, относительно широкие, наблюдаются с 4-го по предпоследний туловищный позвонок. Невраль-



Рис. 1. Scopelogadus sp., экз. ЗИН 451п, отпечаток (*a*) и контурный рисунок скелета (*б*); Сахалинская обл., Томаринский р-н, береговой обрыв в 5 км к югу от пос. Пензенское; средний—верхний миоцен, курасийская свита. Шкала 5 мм.

ные и гемальные отростки высокие, обычно тонкие, но утолщены на передних четырех позвонках.

Supraneuralia на сохранились. Спинной и анальный плавники смещены из их естественного положения, однако очевидно, что при жизни рыбы начало анального плавника было расположено несколько позади начала спинного. В спинном плавнике определенно 13 лучей и 12 проксимальных птеригиофоров. Первый луч, вероятно, колючий; членистые лучи слабо ветвятся, начиная с третьего. Высота наибольших лучей примерно равна длине основания плавника, однако последнее, очевидно, несколько увеличилось в процессе фоссилизации. В анальном плавнике



Рис. 2. Scopelogadus sp., экз. ЗИН 451п, контурный рисунок головы. Обозначения: aar – anguloarticulare; chy – ceratohyale; clt – cleithrum; cor – coracoideum; d – dentale; exo – exoccipitale; fr – frontale; hh – hypohyalia; hm – hyomandibulare; io – infraorbitalia; na – nasale; op – operculum; par – parasphenoideum; pc. r. – лучи грудного плавника; pcl – postcleithrum; pel – pelvis; pl. r. – лучи брюшного плавника; pmx – praemaxillare; pop – praeoperculum; ptt – posttemporale; q – quadratum; r – peбpa; r.br. – radii branchiostegi; sc – scapula; scl – supracleithrum. Шкала 5 мм.

один тонкий колючий и девять членистых, частью ветвистых лучей. Имеется девять проксимальных птеригиофоров анального плавника. Как и в спинном плавнике, это удлиненные, дистально расширенные, палочковидные элементы, постепенно укорачивающиеся назад. Позади 9-го птеригиофора расположен один четырехугольный костный элемент, у которого нет собственного луча (рис. 1). Возможно, этот элемент также входит в серию проксимальных птеригиофоров анального плавника.

Грудной плавник с узким основанием, содержит не менее 13 длинных тонких лучей. Его основание расположено на уровне 5-го прекаудального позвонка, а концы его лучей достигают уровня 5-го хвостового позвонка, и значительно заходят назад за начало анального плавника. Cleithrum высокое, изогнутое, с широкой дорсальной лопастью (рис. 2). Согасоіdeum длинное и широкое, его задний отросток (Котляр, 1991) умеренно развит; scapula значительно меньше, с крупным овальным отверстием. Плавниковые radialia и дорсальное postcleithrum не сохранились. Вентральное postcleithrum длинное и узкое, но отчетливо расширяется дистально. Posttemporale очень крупное, с широкой медиальной площадкой в задней части. Supracleithrum палочковидное.

Брюшной плавник узкий, значительно короче грудного, состоит из тонкого короткого колючего и 7 членистых лучей. Его основание расположено несколько впереди основания грудного. Длина плавника примерно соответствует длине пяти туловищных позвонков. Тазовая кость плоская, широкая, со слабым медиальным отростком в задней части.

Хвостовой плавник вильчатый, его длина заметно меньше длины грудного плавника. Имеется 10 + 9 основных и по два дополнительных укороченных луча сверху и снизу. Строение хвостового скелета соответствует таковому современных видов рода (Бородулина, 1989; Котляр, 1991). Имеется единое комплексное терминальное тело позвонка, с которым срастается высокое и длин-



Рис. 3. Scopelogadus sp., экз. ЗИН 451п, контурный рисунок хвостового скелета. Обозначения: еu – ерuralia; h – hypuralia; ph – parhypurale; pu2 – второй преуральный позвонок; st – stegurale. Шкала 5 мм.

ное stegurale (рис. 3). К задней части терминального тела примыкают автономное parhypurale и гипуральные пластинки: hypurale 5 и частично слившиеся между собой hypurale 1 + 2 и hypurale 3 + 4. Uroneurale не различимо. Epuralia клиновидные, переднее длиннее, а заднее шире остальных. Невральная дуга второго преурального позвонка короткая и широкая; автономна ли его гемальная дуга, не удается установить.

Тело покрыто очень крупной овальной циклоидной чешуей. На переднем поле отдельной чешуи развиты 3–5 крупных фестонов, в то время как заднее поле либо гладкое, либо подразделено на три крупные лопасти, медиальная из которых короче и уже латеральных. Фокус расположен в центре чешуйной пластинки. В целом, строение чешуи ископаемого сходно с таковым современных видов (рис. 4). Длина отдельных чешуй, различимых на ископаемом, колеблется в пределах 9.2–12.4 мм и достигает 19.2% SL.

Размеры в мм. Длина скелета (SL, в расправленном состоянии) 64.6; длина головы около 30.6; высота хвостового стебля 8.9; длина грудного плавника 17.5, брюшного плавника 9.6, хвостового плавника 15.9; высота спинного плавника 11.8, анального плавника 11.0; длина основания спинного плавника 11.6, анального плавника 7.5.



Рис. 4. Боковые чешуи Scopelogadus sp., экз. ЗИН 451п (*a*) и современного S. bispinosus (Gilbert) (*б*). Передний край слева. Шкала 5 мм.

	†Scopelogadus sp.	†S. capistranensis	S. beanii	S. mizolepis	S. bispinosus	S. unispinis
V.a.	~11	10	10	10	10-11	10-11
V.c.	14	14	15-17	14-16	14-15	12-13
V.T.	~25	24	25-27	24-26	24-26	23
D1	I?	?	I–II	II	II	Ι
D2	12	12-13	10-12	10-12	10-12	10-11
A1	Ι	?	Ι	Ι	Ι	Ι
A2	9	9-10	7-9	7-9	7-9	7-8
Р	>=13	~12-15	13-16	14-15	12-15	14-15
V	I, 7	~8	I, 7	I, 7	I, 7	I, 7

Таблица 1. Основные счетные признаки видов Scopelogadus. Данные по современным видам из: Бородулина, 1989; Котляр, 2019; Котляр, 2020, в печати

Обозначения. Число позвонков: V. а. – туловищных, V. с. – хвостовых, V. Т. – общее; число лучей: D1 – колючих спинного плавника, D2 – членистых спинного плавника, A1 – колючих анального плавника; A1 – членистых анального плавника; P – грудного плавника; V – брюшного плавника.

* * *

Как видно из приведенного выше описания, ископаемая рыба из свиты кураси характеризуется вальковатым телом с очень крупной головой, длинными челюстями, мелкими челюстными зубами, спинным и анальным плавниками с короткими основаниями, слабыми колючими лучами в начале вертикальных плавников, одним колючим и семью членистыми лучами в брюшном плавнике, 19-ю основными лучами хвостового плавника, положением основания брюшного плавника впереди основания грудного, и очень небольшим числом позвонков. Перечисленные признаки позволяют однозначно классифицировать это ископаемое как представителя семейства Melamphaidae. Характерное количество позвонков и число лучей в плавниках. а также наличие крупной циклоидной чешуи свидетельствуют о принадлежности миоценовой рыбы к роду Scopelogadus.

К роду Scopelogadus относят четыре современных (Котляр, 2019) и один вымерший (Ebeling, 1962) вид (табл. 1). Виды этого рода отличаются от других представителей семейства чрезвычайно крупной чешуей: число рядов чешуй в продольном ряду от виска до начала хвостового плавника не более 15. Вероятно, в относительном выражении скопелогадусы обладают самой крупной среди костистых рыб чешуей циклоидного типа.

Как современные, так и ископаемые виды рода чрезвычайно сходны между собой пропорциями тела, числом позвонков и лучей в плавниках (табл. 1). Имеющиеся данные по скопелогадусу из свиты кураси не позволяют обособить его от сородичей на видовом уровне, поскольку все его основные счетные признаки и известные пропорции перекрываются с таковыми у других видов. Ископаемые Scopelogadus spp., таким образом, показывают, что уже к среднему миоцену этот род сформировался в своих основных особенностях и, кроме того, был широко расселен в северной части Тихого океана. Ископаемый Scopelogadus sp. из миоцена Сахалина интересен тем, что место его находки (47° с.ш.) расположено гораздо севернее ареала современных видов, а также местонахождения миоценового вида в Калифорнии (27° с.ш.). Ближайший современный сородич, S. mizolepis (Günther), в северо-западной части Тихого океана не встречается севернее 30° с.ш., т.е. не достигает Южной Японии (Котляр, 2020, в печати). Присутствие скопелогадуса в комплексе ископаемых свиты кураси позволяет предположить, что накопление осадков свиты происходило на глубине не менее 200 м.

* * *

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 17-04-00596а) и темы Государственного Задания № 0149-2019-0009.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бородулина О.Д. Идентификация остатков мезопелагических рыб из желудков хищников. Сообщение VII. Особенности осевого скелета массовых рыб семейства Melamphaeidae // Вопр. ихтиол. 1989. Т. 29. Вып. 1. С. 165–167.

Гладенков Ю.Б., Баженова О.К., Гречин В.И. и др. Кайнозой Сахалина и его нефтегазоносность. М.: Геос, 2002. 223 с.

Котляр А.Н. Остеология рыб подотряда Stephanoberycoidei. Сообщение 2. Melamphaidae // Вопр. ихтиол. 1991. Т. 31. Вып. 1. С. 24–39.

Котляр А.Н. Бериксообразные рыбы Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО, 1996. 368 с.

Котляр А.Н. Sio nordenskjoldii (Melamphaidae): морфологическая характеристика и распространение // Вопр. ихтиол. 2002. Т. 42. Вып. 1. С. 32–40.

Котляр А.Н. Ревизия рода Scopeloberyx (Melamphaidae). Часть 3. Виды группы S. opisthopterus // Вопр. ихтиол. 2005. Т. 45. Вып. 1. С. 21–32.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020

Котляр А.Н. Ревизия рода Poromitra (Melamphaidae). Часть 5. Виды групп Р. саріто и Р. сгазза // Вопр. ихтиол. 2009. Т. 49. Вып. 6. С. 732–744.

Котляр А.Н. Ревизия рода Melamphaes (Melamphaidae). Часть 4. Многотычинковые виды: М. ebelingi, М. occlusus sp. nova, М. nikolayi sp. nova // Вопр. ихтиол. 2012. Т. 52. Вып. 3. С. 279–287.

Котляр А.Н. Ревизия рода Melamphaes (Melamphaidae). 7. Малотычинковые виды: М. danae и М. pumilis // Вопр. ихтиол. 2016. Т. 56. Вып. 4. С. 379–390.

Котляр А.Н. Ревизия рода Scopelogadus (Melamphaidae). 1. S. beanii // Вопр. ихтиол. 2019. Т. 59. Вып. 5. С. 507–522.

Котляр А.Н. Ревизия рода Scopelogadus (Melamphaidae). 2. S. mizolepis // Вопр. ихтиол. 2020. Т. 60. № 1. С. 3–15.

Назаркин М.В. Особенности миоценовой ихтиофауны Дальнего Востока России // Биологические проблемы Севера. Матер. междунар. научн. конф. памяти В.Л. Контримавичуса. 18–22 сентября 2018. Магадан: Изд-во ИБПС ДВО РАН, 2018. С. 445–447.

Bartow K.A. Taxonomy and ecology of the deep-pelagic fish family Melamphaidae, with emphasis on interactions with a mid-ocean ridge system. PhD Dissertation. Boca Raton: Florida Atlantic Univ., 2010. 185 p.

Clarke T.A., Wagner P.J. Vertical distribution and other aspects of the ecology of certain mesopelagic fishes taken near Hawaii // Fish. Bull. 1976. V. 74. № 3. P. 635–647.

Ebeling A.W. Melamphaidae I. Systematics and zoogeography of the species in bathypelagic fish genus Melamphaes Günther // Dana Rep. 1962. № 58. P. 1–164.

Ebeling A.W. Family Melamphaidae // Smiths' Sea Fishes / Eds. Smith M.M., Heemstra P.C. Johannesburg: Macmillan South Africa, 1986. P. 427–431.

Ebeling A.W., Weed W.H. Melamphaidae III. Systematics and distribution of the species in the bathypelagic fish genus Scopelogadus Vaillant // Dana Rep. 1963. \mathbb{N} 60. P. 1–58.

Ebeling A.W., Weed W.H. Order Xenoberyces (Stephanoberyciformes) // Fishes of the Western North Atlantic. New Haven: Yale Univ., 1973. P. 397-478 (Mem. Sears Found. Mar. Res. \mathbb{N} 1. Pt 6).

Fierstine H.L., Huddleston R.W., Takeuchi G.T. Catalog of the Neogene bony fishes of California. A systematic inventory of all published accounts // Occas. Pap. Calif. Acad. Sci. 2012. № 159. 206 p.

Fitch J.E. Otoliths and other fish remains from the Timms Point Silt (early Pleistocene) at San Pedro, California // Contrib. in Sci. LA Cty Mus. 1968. № 146. P. 1–29.

Grenfell H.R. Early Miocene teleost otoliths from Parengarenga Harbour, New Zealand // New Zeal. J. Geol. Geophys. 1984. V. 27. P. 51–96.

Keene M.J., Gibbs R.H., Jr., Krueger W.H. Family Melamphaidae, Bigscales // Biology of midwater fishes of the Bermuda Ocean Acre / Eds. Gibbs R.H., Jr., Krueger W.H. Washington D.C., 1987. P. 169–187 (Smithson. Contrib. Zool. № 452).

Lin C.-H., Brzobohatý R., Nolf D., Girone A. Tortonian teleost otoliths from northern Italy: taxonomic synthesis and stratigraphic significance // Eur. J. Taxonomy. 2017. V. 322. P. 1–44.

Lin C.-H., Nolf D., Steurbaut E., Girone A. Fish otoliths from the Lutetian of the Aquitaine Basin (SW France), a breakthrough in the knowledge of the European Eocene ichthyofauna // J. Syst. Palaeontol. 2016.

https://doi.org/10.1080/14772019.2016.1246112

Moore J.A. Phylogeny of the Trachichthyiformes (Teleostei: Percomorpha) // Bull. Mar. Sci. 1993. V. 52. P. 114–136.

Moore J.A. Melamphaidae // FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes. The Living Marine Resources of the WCA. Vol. 2. Bony fishes part 1 (Acipenseridae to Grammatidae) / Ed. K.E. Carpenter. Rome: FAO, 2002. P. 1162–1163.

Moore J.A., Paxton J.R. Melamphaidae. Bigscales (ridgeheads) // FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the WCP. Vol. 4. Bony fishes part 2 (Mugilidae to Carangidae) / Eds. Carpenter K.E., Niem V.H. Rome: FAO, 1999. P. 2201–2202.

Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. Fishes of the World. 5th ed. Hoboken, NJ: Wiley, 2016. 707 p.

Nolf D. Otolithi Piscium // Handbook of paleoichthyology. V. 10 / Ed. H.P. Schultze. Stuttgart: G. Fischer, 1985. 145 p. *Nolf D., Brzobohatý R.* Fish otoliths from the Saubrigues paleocanyon (Chattian to Langhian), Aquitane, France // Rev. Micropaléontol. 2002. V. 45. P. 261–296.

Nolf D., Cappetta H. Otolithes de poisson Pliocène du Sud-Est de la France // Bull. Inst. Sci. Natur. Belg. Sci. Terre. 1988. V. 58. P. 209–271.

Patterson C. Osteichthyes. Teleostei // The Fossil Record 2 / Ed. M.J. Benton. L.: Chapman & Hall, 1993. P. 621–656. *Schwarzhans W.* Fish otoliths from the Paleocene of Bavaria (Kressenberg) and Austria (Kroisbach and Oiching-Graben) // Palaeoichthyologica. 2012. V. 12. P. 1–88.

A Fosiil Bigscale *Scopelogadus* (Teleostei: Melamphaidae) from the Neogene of the Sakhalin Island, Russia

M. V. Nazarkin, A. N. Kotlyar

A skeleton of the berycomorph fish of the family Melamphaidae was found in the sediments of the middlelate Miocene of the Kurasi Formation on the Sakhalin Island, Russia. The morphological features such as a short and high body with a large head, the presence of the single short-based dorsal fin, 19 principal caudal rays, a small number of vertebrae, a tiny and single-row jaw teeth, combined with a very large cycloid scale, allow identify this fossil as a species of the recent genus *Scopelogadus*. This is the second known fossil skeleton-based record of both the family and the genus. This fossil fish locality is placed at about 17 degrees of latitude north of the range of recent congeners. The presence of the bigscale in the fish complex of the Kurasi Formation suggests that the depth of accumulation of these sediments was at least 200 m.

Keywords: Scopelogadus sp., Melamphaidae, Miocene, Sakhalin Island, Russia, Kurasi Formation

ИСКОПАЕМЫЙ ВИД EREMOPHILA И ДРУГИЕ ЖАВОРОНКИ (AVES, ALAUDIDAE) ИЗ ВЕРХНЕГО ПЛИОЦЕНА ДОЛИНЫ РЕКИ СЕЛЕНГА (ЦЕНТРАЛЬНАЯ АЗИЯ)

© 2020 г. Е. С. Паластрова^{а, *}, Н. В. Зеленков^{а, **}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия *e-mail: e.palastrova@paleo.ru **e-mail: nzelen@paleo.ru Поступила в редакцию 08.02.2019 г. После доработки 30.05.2019 г. Принята к публикации 03.06.2019 г.

Описаны костные остатки жаворонковых (Alaudidae) из верхнего плиоцена местонахождений Береговая (Южное Забайкалье) и Шамар (Северная Монголия). В этих местонахождениях установлено присутствие четырех вымерших форм, среди которых выявлен новый вид рогатых жаворонков — Eremophila orkhonensis (Zelenkov et Kurochkin, 2012), comb. nov. Это древнейшая находка Eremophila в палеонтологической летописи, что свидетельствует в пользу центральноазиатского происхождении рода. Два других жаворонка — Alaudala aff. A. rufescens и Calandrella aff. C. brachydactyla — представляют собой вымершие формы, родственные современным видам. В работе подробно описывается остеология жаворонковых и приводится ее сравнение с другими воробьиными близкого размерного класса. Обсуждается эволюционная история Eremophila, рассматриваются экологические предпочтения найденных жаворонковых и их связь с позднеплиоценовыми ландшафтами Центральной Азии.

Ключевые слова: неоген, плиоцен, Азия, Passeriformes, Alaudidae, морфология **DOI:** 10.31857/S0031031X20020130

Отряд воробьеобразных (Passeriformes) - самый многочисленный по числу видов в современной авифауне, однако эволюционная история многих семейств этой группы остается очень слабо изученной. Это, в частности, справедливо для жаворонковых (Alaudidae) — одних из наиболее характерных обитателей современных открытых местообитаний. По своему происхождению жаворонки – африканская группа (de Juana et al., 2004), однако, уже начиная со среднего миоцена, формирование ряда эволюционных линий Alaudidae, по-видимому, проходило во внутренней Азии, где в отдельные эпизоды неогена открытые аридные ландшафты получили достаточно широкое распространение (Зеленков, 2017). Интересен плиоценовый этап эволюции Alaudidae. поскольку становление многих современных родов и видов воробьеобразных, по всей видимости, имело место в плиоцене-плейстоцене (Зеленков, 2014). Палеонтологическая летопись плиоценовых жаворонков внутренней Азии очень небогата и до настоящего времени была представлена только несколькими находками в Северной Монголии и Южном Забайкалье (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Тем не менее, данные по плиоценовым жаворонкам этого региона очень важны, поскольку Северная Монголия и прилегающие территории юга

Восточной Сибири в период позднего плиоцена претерпевали ряд климатических и ландшафтных изменений (Девяткин, Малаева, 1989; Зубаков, 1990; Demske et al., 2002), что непосредственно отражалось на эволюционной истории авифауны этого региона. Нарастающая аридизация климата Центральной Азии в конце плиоцена влекла за собой смену сообществ птиц, а распространение в это же время открытых ландшафтов (Demske et al., 2002; Алексеева, 2005) должно было способствовать диверсификации Alaudidae.

Настоящая работа посвящена изучению материалов по Alaudidae из двух верхнеплиоценовых местонахождений Центральной Азии (Береговая в Южном Забайкалье и Шамар в Северной Монголии), откуда ранее были кратко описаны отдельные кости Eremophila и Calandrella s.l. (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Изучение дополнительных материалов позволило выявить новый вид рогатых жаворонков (Eremophila), к которому, как оказалось (см. ниже), принадлежит коракоид из местонахождения Шамар, ранее послуживший голотипом Pliocalcarius orkhonensis (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Установлено присутствие в этих местонахождениях еще как минимум двух форм жаворонковых, которые также, по всей видимости, представляют неназванные вымершие виды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Статья основана на ревизии ранее описанного (Zelenkov, Kurochkin, 2012) и изучении неизученного материала по жаворонковым (Passeriformes: Alaudidae) из местонахождений Береговая и Шамар. Материал был передан на изучение М.А. Ербаевой и В.С. Зажигиным и хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН).

Местонахождение Береговая расположено на правом берегу р. Чикой (правый приток Селенги) в Бичурском р-не Республики Бурятия и относится к верхнему плиоцену (MN 16b). Местонахождение Шамар расположено на левом берегу р. Орхон около дер. Шамар (Селенгийский Аймак) в Северной Монголии. Это местонахождение также относится к верхнему плиоцену, но оно немного старше Береговой (MN 16а). Границы зон MN 16b и MN 16a рассматриваются нами в соответствии с хронологической шкалой, приведенной Э.А. Вангенгейм и др. (2005). Геологические характеристики для разрезов местонахождений Шамар (Девяткин и др., 1989) и Береговая (Вангенгейм и др., 1966) приведены ранее. Фаунам млекопитающих (Вислобокова и др., 1993: Erbaieva, Alexeeva, 2000) и птиц (Курочкин, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012) из этих местонахождений посвящен ряд предыдущих публикаций.

Для сравнения использовались остеологические коллекции ПИН РАН и Ин-та проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ИП-ЭЭ). Были изучены скелеты Galerida cristata (3 экз.), Calandrella brachydactyla (3), Alaudala rufescens (2), Melanocorypha calandra (2), M. mongolica (2), M. veltoniensis (1), Eremophila alpestris (10), Lullula arborea (1), Alauda arvensis (3), A. gulgula (1), Ammomanes deserti (1). Изученные скелеты Eremophila alpestris, судя по географии распространения, относятся к E. alpestris s.s. (Ghorbani et al., 2019). Также использовались фотографии скелетов африканских жаворонков (Mirafra africana, Eremopterix verticalis, Certhilauda albofasciata, Certhilauda albescens, Ammomanopsis grayi, Spizocorys starki – по 1 экз., Alaemon alaudipes – 2 экз.) из коллекции Национального музея естественной истории (Вашингтон, США). Номенклатура скелета рассматривается в соответствии с руководством Н.В. Зеленкова (2015).

Все семейства рассматриваются в традиционном "широком смысле" (sensu lato), если не указано иное. Так, Sylviidae s.l. включает Sylviidae s.s. и недавно выделенные семейства Phylloscopidae, Acrocephalidae и Locustellidae (del Hoyo, Collar, 2016). Muscicapidae s.l. включает Muscicapidae s.s. и подсемейство Saxicolinae. Emberizidae s. l. включает Emberizidae s. s. и семейство Calcariidae (del Hoyo, Collar, 2016).

История таксономии и классификации отдельных форм (видов, подвидов и рас) малых жаворонков (роды Alaudala и Calandrella в современной трактовке) довольно сложная. Ранее все представители этой группы относились к довольно обширному роду Calandrella, однако уже Е.В. Козлова (1975) предполагала, что современные малые жаворонки включают две независимые линии переселенцев из Африки. По молекулярным данным (Alström et al., 2013; Stervander et al., 2016) оказалось, что род Calandrella не монофилетичен, и часть видов была отнесена к отдельному роду Alaudala, который включает 4 вида: Alaudala somalica, A. cheleensis, A. rufescens, A. raytal (Dickinson, Christidis, 2014). При этом A. somalica – это бывший подвид Calandrella rufescens athensis (Mayr, Greenway, 1960), а для А. rufescens ранее также использовался синоним Calandrella pispoletta. Род Calandrella по современным представлениям включает только 4 вида: С. acutirostris, C. cinerea, C. blanfordi и C. brachydactvla (Dickinson, Christidis, 2014).

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОСТЕОЛОГИЯ ALAUDIDAE

Аlaudidae относительно хорошо отличаются остеологически от большинства палеарктических семейств Passeriformes, при этом нижнечелюстная кость, тарсометатарсус и коракоид — наиболее диагностичные элементы скелета. Ниже приведено сравнение с палеарктическими семействами, представители которых зачастую характеризуются сходными размерами и пропорциями элементов скелета (см. также Moreno, 1985).

Нижнечелюстная кость Alaudidae надежно отличается при виде с латеральной стороны прямыми ветвями, которые на всем протяжение не имеют резких изгибов. От Fringillidae и Emberizidae нижнечелюстная кость отличается грацильностью и заметно более острым углом между ветвями челюсти, от Motacillidae — более тупым углом сочленения ветвей челюсти и широким симфизом. От Muscicapidae s. s. и Sylviidae отличается длинным симфизом, от Muscicapidae s. s. — также его грацильностью.

Лопатка Alaudidae характеризуется комплексом признаков, выраженность которых у отдельных родов может варьировать: шейка не изогнута при виде с латеральной и медиальной сторон; латеральный отросток акромиона при виде с латеральной стороны длинный, тонкий и расширенный краниально (у некоторых Alaudidae присутствует характерная овальная ямка); головка краниокаудально удлиненная. У некоторых Alaudidae на гленоидной суставной поверхности при виде с краниальной стороны присутствует вырезка. У Muscicapidae, Motacillidae, Emberizidae, Fringillidae и многих представителей Sylviidae гленоидная суставная поверхность ориентирована вентральнее. От Motacillidae лопатка Alaudidae отличается более краниально ориентированной гленоидной суставной поверхностью.

Коракоид палеарктических Alaudidae при виде с вентральной стороны отличается от такового других палеарктических семейств Passeriformes выраженным выступом, сформированным краниальной частью гленоидной губы; при виде с дорсальной стороны – наличием пневматического отверстия на акрокоракоидном отростке (не обнаружено у одной особи Alauda arvensis). От Muscicapidae и Sylviidae коракоид отличается трапециевидной формой головки акрокоракоидного отростка (медиальная стенка акрокоракоидного отростка принимается за большее основание трапеции), менее выраженным крючком, а также заметно менее прямым стержнем, который у жаворонков несколько изогнут в плечевой части кости. От Svlviidae также отличается выраженным прокоракоидным отростком; от Muscicapidae – узкой и закругленной вырезкой между крючком акрокоракоидного отростка и стержнем (вырезка у Muscicapidae pacширена медиально). От Emberizidae отличается изогнутым в своей каудальной части прокоракоидным отростком.

Плечевая кость Alaudidae хорошо отличается от таковой других воробьиных строением проксимальной части. От большинства семейств близкого размерного класса, таких как Fringillidae, Emberizidae и Motacillidae. проксимальный эпифиз плечевой кости Alaudidae належно отличается практически не выраженной дорсальной пневматической впадиной (Jánossy, 1983; Moreno, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012). Неглубокая впадина также имеется у Sylviidae и некоторых Muscicapidae, но у них она все же выражена лучше. Также у Sylviidae и Muscicapidae дорсальный гребень пневматической впадины массивней, чем у Alaudidae. У Alaudidae, в отличие от Sylviidae и Muscicapidae, вентральное пневматическое отверстие шире, а вентральный блок пневматической впадины при виде с вентральной стороны имеет форму двояковогнутого блока. Менее диагностична форма головки при виде с каудальной стороны: у Alaudidae головка вытянута дорсовентрально и проксимодистально сужена, в то время как у представителей остальных семейств головка расширена проксимодистально, отчего выглядит куполообразной.

Дистальная часть плечевой кости Alaudidae хорошо отличается от таковой Sylviidae и Muscicapidae. Так, вентральный надмыщелок вместе со сгибательным отростком у Alaudidae короче; дорсальный надмыщелок вытянут проксимодистально, тогда как у Sylviidae и Muscicapidae — дорсально; вырезка над локтевой ямкой при виде с каудальной стороны у Sylviidae и Muscicapidae более округлая и ровная, у Alaudidae в дорсальной части вырезки присутствует выступ, образованный дорсальной триципитальной бороздой. От остальных семейств дистальный эпифиз можно отличить по комплексу признаков. У Alaudidae при виде с краниальной стороны сгибательный отросток немного выступает дистальнее относительно вершины вентрального мыщелка; проксимальная часть дорсального надмыщелка имеет округлую форму. Помимо этого, дорсальный надмыщелок у Alaudidae вытянут проксимодистально и имеет пологую вырезку.

Локтевая кость Alaudidae очень вариабельна, поэтому от представителей других семейств эту кость можно отличить только по комплексу признаков, кажлый из которых по отлельности может встречаться в других линиях воробьиных. При этом более диагностичен дистальный эпифиз локтевой кости (Пантелеев, 2005). С вентрокаудальной стороны у Alaudidae дистальный эпифиз расширен краниокаудально, отчего образует более прямоугольный контур; вырезка между дорсальным и вентральным мыщелками пологая и плавная, изогнута незначительно. При виде с краниальной стороны локтевой отросток ориентирован дорсально, имеет примерно равную толшину на всем протяжении: отпечаток вентральной коллатеральной связки хорошо выражен и ориентирован медиальнее, чем у представителей других семейств; вентральная суставная ямка имеет прямоугольную (реже – округлую) форму. Стержень локтевой кости незначительно изогнут в своей проксимальной части при виде с вентрокаудальной стороны.

Карпометакарпус Alaudidae от представителей других семейств отличается характерным округлым и дорсовентрально расширенным пястным блоком при виде с вентральной стороны; также в краниальной части пястного блока у Alaudidae присутствует небольшой изгиб, отсутствующий, в частности, у Motacillidae.

Фаланга большого пальца крыла Alaudidae от представителей других семейств воробьиных близких размерных групп отличается наличием продолговатого утолщения в каудальном обрамлении вентральной ямки.

Бедренная кость Alaudidae отличается от таковой Muscicapidae s. s. и Sylviidae массивными латеральным и медиальным мыщелками. От других семейств палеарктических воробьиных близкого размерного класса бедренная кость Alaudidae отличается по комплексу признаков: при виде с каудальной стороны медиальная сторона медиального мыщелка в проксимальной ее части закруглена латерально, медиальный надмыщелок и медиальный надмыщелковый гребень небольшого размера.

Тибиотарсус Alaudidae отличается от такового других семейств по комплексу характерных признаков. При виде с краниальной стороны у Alaudidae латеральный край латерального мыщелка ориентирован практически параллельно длинной оси стержня. Этот край может быть слегка выпуклым, но мыщелок в дистальной части не изогнут медиально. Межмыщелковая вырезка имеет плавный изгиб на всем своем протяжении. Медиальный мыщелок также ориентирован практически параллельно длинной оси стержня, но может быть незначительно изогнут латерально в своей дистальной части.

Тарсометатарсус жаворонковых надежно отличается от представителей других семейств следующими признаками: межблоковые вырезки (особенно латеральная) имеют небольшую длину; блоки метатарсалий приблизительно равны по длине, что лучше видно с дорсальной стороны; дистальная поверхность блока метатарсалии II ровная, ориентирована медиолатерально; дистальная вырезка на блоке метатарсалии III небольшая и имеет плавный изгиб (за исключением некоторых представителей родов Ammomanes, Certhilauda и Alaemon); борозда между валиками на блоке метатарсалии III плохо выражена.

ОТРЯД PASSERIFORMES

СЕМЕЙСТВО ALAUDIDAE VIGORS, 1825

Род Eremophila Boie, 1828

Типовой вид – Alauda alpestris Linnaeus, 1758.

Диагноз. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. Два современных вида и ископаемый Е. orkhonensis (Zelenkov et Kurochkin, 2012) из плиоцена Монголии и Забайкалья.

Сравнение. Нижнюю челюсть представителей рода рогатых жаворонков Eremophila можно отличить (рис. 1) по величине угла расхождения ветвей. У Eremophila этот угол больше, чем у Mirafra, Lullula и Galerida, меньше, чем у Alaudala. Нижнечелюстной симфиз у Eremophila короче, чем у Mirafra, Galerida, Alauda и Melanocorypha, длиннее, чем у Calandrella, массивнее, чем у Lullula.

Лопатку Eremophila (рис. 1) можно отличить от таковой Lullula и Galerida при виде с вентральной стороны по овальной, несколько вытянутой краниокаудально гленоидной суставной поверхности, тогда как у представителей названных родов эта поверхность имеет округлую форму. От этих же родов лопатка Eremophila отличается длинным латеральным отростком акромиона, что лучше видно с вентральной стороны. От Galerida и Alauda, помимо этого, лопатка отличается более вентрально ориентированной гленоидной суставной поверхностью при виде с латеральной стороны и грацильными отростками акромиона при виде с вентральной стороны; от Ammomanes отличается коротким латеральным отростком акромиона, который у Eremophila в своей краниальной части загнут вентрально. Также у Eremophila, в отличие от Ammomanes, шире медиальный отросток акромиона при виде с краниальной стороны. Лопатка Eremophila морфологически схожа с таковой Calandrella и Alaudala, от которых она отличается только общей массивностью.

Коракоид Eremophila (табл. Х; см. вклейку) отличается от такового Ammomanes меньшим изгибом прокоракоидного отростка, медиолатерально узкой апикальной (выступающей краниально) частью головки акрокоракоидного отростка при виде с вентральной и дорсальной сторон, а также в целом грацильной головкой акрокоракоида. Также у Ammomanes и Mirafra шейка акрокоракоида выражена хуже. Помимо этого, от Mirafra коракоид отличается более прямым стержнем и в большей степени выступающей медиально головкой акрокоракоида. От Lullula и Alauda при виде с вентральной стороны коракоид Eremophila отличается менее выраженным выступом, сформированным краниальной частью гленоидной губы. который у названных родов к тому же более округлый. От Alauda отличается менее массивной апикальной поверхностью акрокоракоида и менее массивной гленоидной губой; от Lullula округлым прокоракоидным отростком, более грацильным крючком акрокоракоидного отростка и краниокаудально вытянутой апикальной частью головки акрокоракоида при виде с вентральной и дорсальной сторон. Коракоид Eremophila морфологически более сходен с таковыми Alaudala, Calandrella, Melanocorypha и Galerida. От Galerida коракоил Eremophila отличается большим относительным размером апикальной поверхности акрокоракоида и узкой гленоидной губой; от Melanocorypha - грацильным и менее уплощенным крючком акрокоракоида и меньшими абсолютными размерами. От Alaudala и Calandrella коракоид отличается менее выступающей медиально каудальной частью головки акрокоракоида (отсутствует явно выраженный бугор в средней части медиального контура головки акрокоракоидного отростка). От Alaudala также – более широкой шейкой акрокоракоидного отростка и большей массивностью коракоила. Кроме того, гребень на дорсальной поверхности стержня у Alaudala начинается краниальнее. От Calandrella коракоид Eremophila отличается в меньшей степени выраженным при виде с вентральной стороны выступом, сформированным краниальной частью гленоидной губы, и большей массивностью кости.

Проксимальный эпифиз плечевой кости Eremophila (рис. 2) надежно отличается морфологически от такового родов Ammomanes, Alauda и Lullula. От Ammomanes отличается коротким пекторальным гребнем, менее изогнутым стержнем и каудально ориентированным дорсальным гребнем пневматической впадины. Пневматическая впадина у Eremophila ориентирована вентрально, у Ammomanes — более проксимально. От Lullula при виде с каудальной стороны плечевая кость отличается более коротким вентральным обрамлением пневматической впадины и широким профилем вентрального бугорка при виде с вентральной стороны; от Alauda — более коротким ПАЛАСТРОВА, ЗЕЛЕНКОВ



стержнем, более коротким пекторальным гребнем и дорсовентрально расширенным проксимальным эпифизом. От Mirafra плечевая кость отличается проксимодистально сжатым проксимальным эпифизом; от Galerida — проксимально более выпуклым контуром вентрального бугорка при виде с вентральной стороны, и длинным пекторальным гребнем. От Alaudala проксимальный эпифиз плечевой кости отличается более широкой пневматической впадиной, от Calandrella — массивностью.

Дистальный эпифиз плечевой кости (рис. 2) отличается от такового представителей родов Lullula, Ammomanes и Galerida краниокаудально узким сгибательным отростком при виде с вентральной стороны, а от Alauda и Lullula – коротким сгибательным отростком. От Ammomanes отличается сильнее выступающим дорсально дорсальным надмыщелковым отростком; от Mirafra – длинным дорсальным надмыщелковым отростком. От Alaudala дистальный эпифиз плечевой кости отличается более дорсально загнутым сгибательным отростком и массивностью, от Calandrella – массивностью.

Сильная морфологическая вариабельность локтевой кости позволяет проводить определение на уровне родов, основываясь только на соотношении ширины, длины и изгиба стержня в проксимальной части, а также сопоставляя размеры проксимальных и дистальных эпифизов. Локтевая кость Eremophila от представителей других родов отличается (рис. 2) пропорциями стержня и размерами проксимального эпифиза. От представителей Alauda отличается коротким стержнем относительно размеров проксимального эпифиза; от Lullula – широким стержнем в его дистальной и проксимальной частях; от Galerida - коротким стержнем и грацильностью; от Melanocorypha – грацильностью; от Calandrella – массивностью. От представителей наиболее близких по размерам родов Alaudala и Ammomanes проксимальный эпифиз отличается широким отпечатком плечевой мышцы и массивной дорсальной суставной ямкой, дистальная часть — широким стержнем при виде с вентрокаудальной и дорсокраниальной сторон. Также у Ammomanes дистальный эпифиз в большей степени расширен краниокаудально.

Карпометакарпус Eremophila от представителей родов Mirafra, Ammomanes, Lullula и Alauda отличается краниально (субперпендикулярно длинной оси кости) ориентированным передним пястным отростком при виде с вентральной сто-

роны, тогда как у вышеназванных родов этот отросток загнут проксимокраниально (рис. 3). От Mirafra, Galerida, Alaudala и Calandrella карпометакарпус отличается краниокаудально узким и проксимодистально вытянутым пястным блоком при виде с дорсальной стороны, который у представителей этих родов более округлый. При виде с дорсальной стороны передний пястный отросток у Eremophila в большей степени загнут проксимально, в отличие от Galerida. От Alaudala при виде с дорсальной стороны карпометакарпус отличается более резкой и глубокой вырезкой между передним пястным отростком и отростком крылышка (вырезка у Alaudala пологая и плавная). От Calandrella карпометакарпус отличается также массивностью.

Фаланга большого пальца крыла (рис. 3) от представителей других родов отличается пропорциям: расширенной "шейкой" (кроме представителей Galerida и Alauda) и массивным проксимальным основанием.

Бедренная кость Eremophila (табл. XI; см. вклейку) отличается от таковой Alauda медиолатерально расширенным, а от Mirafra – более медиолатерально сжатым дистальным эпифизом; от Ammomanes – меньшими размерами обоих мыщелков и малоберцового блока. От Lullula и Galerida бедренная кость Eremophila отличается узкой малоберцовой вырезкой, от Galerida – меньшим размером латерального мыщелка и малоберцового блока. От Alaudala бедренная кость отличается толстым стержнем в месте перехода его в дистальный эпифиз: у Eremophila этот переход выражен плавнее, что лучше видно с каудальной стороны. От Calandrella бедренная кость отличается массивностью.

Тибиотарсус Eremophila от родов Alauda, Lullula, Ammomanes, Melanocorypha, Galerida и Alaudala отличается плохо выраженным бугорком малоберцовой мышцы и толстым стержнем в дистальной части (относительно ширины дистального эпифиза). От Alauda, Ammomanes, Galerida и Alaudala тибиотарсус отличается менее глубокой вырезкой между бугорком малоберцовой мышцы и латеральным мыщелком; кроме этого, у Lullula эта вырезка длиннее, чем у Eremophila. От Mirafra, Alauda и Lullula отличается более плавными контурами межмышелковой вырезки; от Galerida – ориентированным более параллельным стержню латеральным мышелком. От Ammomanes и Lullula тибиотарсус Eremophila отличается широким латеральный мыщелком; от Calandrella – массивностью.

Рис. 1. Нижние челюсти, лопатки и коракоиды Alaudidae: *а*, *ж*, *n*, *ч* – Calandrella brachydactyla, современный; *б*, *з*, *p*, *ш* – Alaudala rufescens, современный; *в*, *u*, *c*, *э* – Eremophila alpestris, современный; *г*, *n*, *y*, *aa* – Eremophila orkhonensis, верхний плиоцен Северной Монголии (экз. ПИН, № 2614/250) и Забайкалья (экз. ПИН, № 2614/236, 237): *г* – экз. ПИН, № 2614/236, *n*, *y* – экз. ПИН, № 2614/250, *aa* – экз. ПИН, № 2614/237; *д*, *m*, *ф*, *бб* – Alauda arvensis, современный; *e*, *o*, *u*, *cz* – Galerida cristata, современный; *н*, *x*, *вв* – Аттотаве deserti, современный; *к*, *m*, *ю* – Calandrella aff. С. brachydactyla, верхний плиоцен Северной Монголии: *к*, *m* – экз. ПИН, № 2614/262, *ю* – экз. ПИН, № 2614/263; *я* – Alaudala aff. А. rufescens, верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, № 2614/254. *a*–*e* – нижняя челюсть с вентральной стороны; *ж*–*o* – лопатка с дорсальной стороны; *n*–*u* – лопатка с латеральной стороны; *ч*–*ze* – коракоид с латеральной стороны.

ПАЛАСТРОВА, ЗЕЛЕНКОВ



Тарсометатарсус Eremophila от такового Mirafra отличается (табл. XI) более грацильным блоком метатарсалии II, который у Mirafra к тому же значительно выступает медиально. От родов Атmomanes, Alauda, Lullula, Melanocorypha и Galerida тарсометатарсус надежно отличается вытянутым медиолатерально дистальным эпифизом при виде с дистальной стороны. Помимо этого, от Alauda отличается грацильным блоком метатарсалии II; от Ammomanes – длинным блоком метатарсалии IV и широкими межблоковыми вырезками; от Lullula – широким блоком метатарсалии III. От Galerida тарсометатарсус отличается меньшей глубиной латеральной межблоковой вырезки при виде с дорсальной стороны; от Alaudala – массивностью и, зачастую, меньшей длиной блока метатарсалии IV, длина которого у Eremophila варьирует и у некоторых представителей все же соответствует таковой Alaudala. От Calandrella тарсометатарсус отличается массивностью и более выраженным бугорком в месте перехода стержня в блок метатарсалии IV.

Помимо отмеченных морфологических признаков, все элементы скелета Eremophila отличаются от таковых Melanocorypha и Galerida меньшими абсолютными размерами. Остеологически Eremophila значительно отличается от африканских родов Certhilauda, Eremopterix, Ammomanopsis, Alaemon и Spizocorys, подробное сравнение с которыми не приводится.

Eremophila orkhonensis (Zelenkov et Kurochkin, 2012), comb. nov. Табл, X фиг, 6: табл, XI, фиг, 6

Pliocalcarius orkhonensis: Zelenkov, Kurochkin, 2012, с. 331, рис. 3: 33, 34; 6; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 257, рис. 89, табл. XXVII, фиг. 33, 34.

Голотип – ПИН, № 3381/486, левый коракоид; Северная Монголия, местонахождение Шамар, верхний плиоцен.

О п и с а н и е (рис. 1, *е*, *л*, *у*, *aa*; 2, *е*, *к*, *m*; 3, *е*, *n*, *ų*). На латеральной и медиальной стороне шейки лопатки выражена глубокая борозда. В коракоиде головка акрокоракоидного отростка короткая, гленоидная губа при виде с латеральной стороны узкая. В каудальной части головки акрокоракоидного отростка присутствует бугор, крючок этого отростка небольшой, прокоракоидный отросток хорошо выражен и виден с вентральной стороны. Дистальный эпифиз плечевой кости узкий, пекторальный гребень короткий. Пневматическая впадина плечевой кости широкая, ориентирована в значительной степени вентрально; вентральный надмыщелок со сгибательным отростком при виде с вентральной стороны узкий: дорсальный надмыщелковый отросток имеет два выроста. Дистальный эпифиз локтевой кости узкий. Вырезка на карпометакарпусе между передним пястным отростком и отростком крылышка плавная, дистальный симфиз короткий. Шейка (суженная проксимальная часть) фаланги большого пальца крыла широкая; продолговатое утолщение в каудальном обрамлении вентральной ямки этой фаланги хорошо выражено. Медиальная поверхность блока метатарсалии II тарсометатарсуса выпуклая; хорошо выражен бугор на латеральной поверхности дистального эпифиза в месте перехода его в блок метатарсалии IV; проксимальный эпифиз узкий. У тарсометатарсусов, принадлежащих молодым особям, межблоковые вырезки широкие и имеют одинаковую форму и размер.

Размеры. См. табл. 1.

Сравнение. Коракоид E. orkhonensis отличается от коракоида E. alpestris короткой головкой акрокоракоидного отростка и узкой гленоидной губой при виде с латеральной стороны, которая у E. alpestris более округлая. Плечевая кость отличается узким дистальным эпифизом (рис. 4) и коротким пекторальным гребнем (рис. 5), длина которого выходит за пределы вариабельности этого признака у E. alpestris. Локтевая кость отличается узким дистальным эпифизом. Карпометакарпус отличается более плавной вырезкой между передним пястным отростком и отростком крылышка, и коротким дистальным симфизом. Фаланга большого пальца крыла отличается широкой шейкой (суженной проксимальной частью). Тарсометатарсус отличается выпуклой медиальной поверхностью блока метатарсалии II, узким проксимальным эпифизом; также у Е. orkhonensis бугор на латеральной поверхности дистального эпифиза в месте перехода его в блок метатарсалии IV выражен лучше.

Помимо отмеченных выше морфологических отличий, элементы скелета нового вида, за исключением нижней челюсти и лопатки, отличаются от таковых E. alpestris меньшими абсолютными размерами или, по некоторым промерам, показывают наименьшие значения размеров среди вариаций у современных форм (табл. 1; рис. 4–6).

Вышеперечисленные признаки составляют дифференциальный диагноз вида.

Рис. 2. Плечевые и локтевые кости Alaudidae: a, w, n – Calandrella brachydactyla, современный; δ, s, p – Alaudala rufescens, современный; e, n, y – Eremophila alpestris, современный; e, κ, m – Eremophila orkhonensis, верхний плиоцен Северной Монголии (экз. ПИН, № 3381/471 и № 2614/251) и Забайкалья (экз. ПИН, № 2614/242): e – экз. ПИН, № 3381/471, κ – экз. ПИН, № 2614/251, m – экз. ПИН, № 2614/242; ∂, m, ϕ – Alauda arvensis, современный; e, n, x – Ammomanes deserti, современный; u, c – Alaudala aff. А. rufescens, верхний плиоцен Забайкалья: u – экз. ПИН, № 2614/256, c – экз. ПИН, № 2614/257; o, μ – Galerida cristata, современный. a-e – плечевая кость с каудальной стороны; $m - \mu$ – локтевая кость с вентрокаудальной стороны.

ПАЛАСТРОВА, ЗЕЛЕНКОВ



Рис. 3. Карпометакарпусы и фаланги Alaudidae: a, κ, y – Calandrella brachydactyla, современный; δ, n, ϕ – Alaudala rufescens, современный; e, m, x – Eremophila alpestris, современный; e, m – Calandrella aff. C. brachydactyla, верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, № 2614/260; ∂, o – Alaudala aff. A. rufescens, верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН № 2975/163; e, n, u – Eremophila orkhonensis, верхний плиоцен Северной Монголии (экз. ПИН, № 2614/252) и Забайкалья (экз. ПИН, № 2614/244): e, n – экз. ПИН, № 2614/252, u – экз. ПИН, № 2614/244; w, p, u – Alauda arvensis, современный; a, c, w – Ammomanes deserti, современный; u, m, 3 – Galerida cristata, современный. a-u – карпометакарпус с дорсальной стороны; y–g – проксимальная фаланга большого пальца крыла с вентральной стороны. Обозначения: соl – шейка фаланги большого пальца крыла.

Замечания. Pliocalcarius orkhonensis был описан на основании смешанного материала, принадлежащего овсянкам и жаворонкам, при этом отмечалось существенное отличие голотипа (коракоида) от современных овсянковых (Zelenkov, Kurochkin, 2012). В действительности голотип имеет типичную морфологию Eremophila (см. сравнение выше).

Лопатки, локтевые кости и нижняя челюсть были отнесены к Е. orkhonensis на основании сопоставления с другими, более диагностичными элементами скелета Е. orkhonensis. Морфологически нижняя челюсть и лопатки не отличаются от таковых Е. alpestris. Также из местонахождения Береговая известен тибиотарсус неполностью взрослой особи, что затрудняет оценку морфологии этого экземпляра. Этот тибиотарсус, предварительно отнесенный нами к Е. orkhonensis, отличается от такового Е. alpestris отсутствием бугорка малоберцовой мышцы и вырезки между этим бугорком и латеральным мыщелком.

Стоит отметить, что плечевая и бедренная кости E. orkhonensis морфологически сходны с таковыми Calandrella, от которых отличаются лишь большей массивностью. При этом коракоид и тарсометатарсус E. orkhonensis надежно отличаются от таковых Calandrella и указывают на принадлежность этого вида к роду Eremophila. На промежуточную морфологию в строении некоторых элементов скелета ископаемых Eremophila из

 $\begin{array}{c}
\mathbf{B} \\
\mathbf{5.4} \\
\mathbf{5.2} \\
\mathbf{5.0} \\
\mathbf{4.8} \\
\mathbf{4.6} \\
\mathbf{1.6} \\
\mathbf{1.8} \\
\mathbf{2.0} \\
\mathbf{2.2} \\
\mathbf{A}
\end{array}$

Рис. 4. Диаграмма рассеивания размеров (в мм) плечевых костей 3 экз. Eremophila orkhonensis (треугольники) и 8 экз. современного Eremophila alpestris (квадраты). А – наименьшая переднезадняя (краниокаудальная) ширина стержня; Б – наибольшая ширина дистального эпифиза.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020

позднего плиоцена Береговой и Шамара также обращалось внимание ранее (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Мы трактуем остеологическое сходство E. orkhonensis с представителями Calandrella как плезиоморфное.

Ранее из нижнего плейстоцена (MN 17) Болгарии по плечевой кости и проксимальному эпифизу локтевой кости был описан ископаемый Егеmophila prealpestris Boev, 2012. Среди диагностических признаков E. prealpestris указан более длинный, чем у современного E. alpestris, пекторальный гребень плечевой кости (Boev, 2012), однако длина гребня вариабельна, и у некоторых изученных современных экземпляров равна значению, отмеченному для E. prealpestris (табл. 1). Положение linea intermuscularis на пекторальном гребне плечевой кости, отмеченное как особенность E. prealpestris, также подвержено индивидуальной изменчивости. Локтевая кость E. prealpestris отличается от таковой E. alpestris более угловатой формой вентральной суставной ямки, которая у жаворонков очень вариабельна. Важно, что биципитальный гребень и пневматическая впадина у E. prealpestris ориентированы проксимальнее, чем у Е. alpestris. Ориентация биципитального гребня – надежный признак, позволяющий устанавливать родовую принадлежность представителей Alaudidae. Таким образом, голотип E. prealpestris не может быть отнесен к Eremophila, и на этом основании E. prealpestris исклю-



Рис. 5. Диаграмма рассеивания размеров (в мм) плечевых костей 4 экз. Eremophila orkhonensis (треугольники) и 9 экз. современного Eremophila alpestris (квадраты). А – наименьшая переднезадняя (краниокаудальная) ширина стержня; Б – длина пекторального гребня.

ПАЛАСТРОВА, ЗЕЛЕНКОВ

Таблица 1. Измер	ения костей ископаемых и	современных предста	авителей Eremophila, в мм

		1 ,
Измерения	E. orkhonensis	E. alpestris
КОРАКОИД		n = 9
Наименьшая поперечная ширина стержня	1.2	$1.3 \pm 0.1 (1.1 - 1.4)$
Наименьшая переднезадняя ширина стержня	1.3	$1.3 \pm 0.1 (1.2 - 1.4)$
Длина головки акрокоракоидного отростка	2.6	$2.9 \pm 0.1 (2.7 - 3)$
Наименьшая ширина гленоидной губы	1.3	1.5 ± 0.1 (1.4–1.6)
ПЛЕЧЕВАЯ КОСТЬ		
Наибольшая длина	$22.9 \pm 0.5 (22.5 - 23.5; n = 3)$	24.0 ± 0.7 (22.6-24.6: $n = 8$)
Ллина от лорсального налмышелкового отростка	22.4 ± 0.5 (22.1–23: $n = 3$)	$23.4 \pm 0.6 (22.2 - 24; n = 9)$
до головки		
Наименьшая поперечная (дорсовентральная)	$2.1 \pm 0.1 \ (2-2.1; n=4)$	$2.2 \pm 0.2 (2-2.5; n=9)$
Наименьшая перелнезалняя (краниокаулаль-	$19 \pm 01 (17 - 2: n = 4)$	2 + 0 + (1 - 8 - 2 + 1) = 9
ная) ширина стержня	1.9 ± 0.1 (1.7 2, 7 1)	$2 \pm 0.1 (1.0 - 2.1, n - 3)$
Ллина пекторального гребня	7.6 ± 0.2 (7.3–7.9; $n = 5$)	8.4 ± 0.3 (8-9; $n = 9$)
Наибольшая длина проксимального эпифиза	6.2 ± 0.1 (6-6.3: $n = 4$)	6.2 ± 0.1 (6.1-6.4: $n = 9$)
(от головки до основания биципитального		
гребня)		
Наибольшая ширина дистального эпифиза	4.8 ± 0.1 (4.7–4.9; $n = 5$)	$5.2 \pm 0.1 \ (5-5.3; n=8)$
ЛОКТЕВАЯ КОСТЬ	n = 1	
Наибольшая ширина дорсальной суставной	2.1	$2.2 \pm 0.1 \ (2-2.5; n=8)$
ЯМКИ		
Наибольшее расстояние от апикальной части	4.2	$4.3 \pm 0.1 \ (4.1 - 4.4; n = 7)$
локтевого отростка до наиболее выступающего		
края дорсальной суставной ямки		
Наибольшее расстояние от выступающего края	3.6	$3.9 \pm 0.1 (3.8 - 4; n = 7)$
вентральной суставной ямки до наиболее высту-		
пающего края дорсальной суставной ямки		
Наибольшее расстояние от апикальной части	3.4	$3.8 \pm 0.1 \ (3.6 - 3.9; n = 7)$
локтевого отростка до вентро-дистального края		
вентральнои суставнои ямки	1.6	
Наименьшая краниальная ширина стержня	1.6	$1.9 \pm 0.2 (1.7 - 2.1; n = 8)$
Наиоольшая ширина проксимального эпифиза	3.4	$3.8 \pm 0.2 (3.6 - 4.0; n = 7)$
Наименьшая поперечная ширина стержня	1.8	$1.9 \pm 0.1 (1.8 - 2; n = 9)$
Наиоольшая ширина дистального эпифиза	3.0	$3.4 \pm 0.1 (3.2 - 3.6; n = 9)$
КАРПОМЕТАКАРПУС	n = 1	n = 9
Общая наибольшая длина	15.7	$16.6 \pm 0.7 (15.1 - 17.7)$
Краниокаудальная ширина проксимального	3.6	4.0 ± 0.1 (3.8–4.3)
эпифиза	1.5	
Краниокаудальная наименьшая ширина мета-	1.5	$1.7 \pm 0 (1.6 - 1.7)$
карпалии п	2.7	$22 \pm 01(2, 2, 4)$
	2.7	5.2 ± 0.1 (5-5.4)
ФАЛАНГА БОЛЬШОГО ПАЛЬЦА КРЫЛА	n = 1	n = 8
Общая наибольшая длина	7.5	8.7 ± 0.4 (8.3–9.5)
Наименьшая ширина шейки	1.9	$1.9 \pm 0.1 (1.7 - 2.1)$
Наибольшая ширина дистального расширения	2.4	$2.6 \pm 0.2 (2.3 - 2.9)$
БЕДРЕННАЯ КОСТЬ	n = 1	n = 9
Наибольшая ширина дистального эпифиза	3.1	$3.4 \pm 0.1 (3.3 - 3.5)$
Наименьшая поперечная ширина стержня	1.5	$1.6 \pm 0.1 \; (1.4 - 1.7)$
Наименьшая переднезадняя толщина стержня	1.4	$1.4 \pm 0.1 \; (1.4 - 1.5)$

Таблица 1. Окончание

Измерения	E. orkhonensis	E. alpestris	
ТИБИОТАРСУС	n=2	n = 9	
Наименьшая дистальная поперечная ширина	$1.4 \pm 0.1 \ (1.3 - 1.4)$	$1.5 \pm 0.1 \; (1.4 - 1.7)$	
стержня			
Наименьшая дистальная краниокаудальная тол-	$1.1 \pm 0 (1.1)$	$1.4 \pm 0.1 \ (1.3 - 1.5)$	
щина стержня			
Наибольшая поперечная ширина дистального	$2.6 \pm 0.1 \ (2.5 - 2.6)$	$2.9 \pm 0.1 \ (2.7 - 3.1)$	
эпифиза			
ТАРСОМЕТАТАРСУС		n = 9	
Общая наибольшая длина	21.0	$21.9 \pm 1.0 (20 - 23)$	
Наибольшая поперечная ширина проксималь- ного эпифиза	$2.7 \pm 0 \ (2.7; n = 2)$	3.2 ± 0.1 (3–3.4)	
Наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза	$2.5 \pm 0 \ (2.4 - 2.5; n = 9)$	2.6 ± 0.1 (2.4–2.8)	
Наименьшая поперечная ширина стержня	$1.0 \pm 0.1 \ (0.9 - 1.1; n = 10)$	$1.1 \pm 0.1 (1-1,2)$	
Наименьшая дорсоплантарная высота стержня	$1.0 \pm 0 \ (1; n = 10)$	$1.0 \pm 0.1 \ (0.9 - 1.1)$	
Наибольшая длина дистального эпифиза от наи-	$1.8 \pm 0.1 \ (1.7 - 1.9; n = 12)$	$1.9 \pm 0.1 \ (1.8 - 2.2)$	
более дистального края foramen vasculare distale			

чен нами из рода Eremophila. Голотип E. prealpestris имеет косо ориентированный (относительно длинной оси кости) биципитальный гребень и в значительной степени проксимально ориентированную пневматическую впадину, а также узкий дорсальный надмыщелковый отросток — эти признаки отличают E. prealpestris от большинства изученных жаворонков и позволяют сближать этот вид с Ammomanes, с которым он не был сравнен при первоописании. От современного A. deserti обсуждаемый ископаемый жаворонок из Болгарии отличается меньшими абсолютными размерами.

Материал. Местонахождение Шамар: кроме голотипа, проксимальные части левой (экз. ПИН, № 2614/249) и правой (экз. ПИН, № 2614/250) лопаток без медиальных рожков акромиона, левая плечевая кость (экз. ПИН, № 3381/471), проксимальный эпифиз левой локтевой кости (экз. ПИН, № 2614/251), левый карпометакарпус без малой метакарпалии (экз. ПИН, № 2614/252), дистальный эпифиз левого тарсометатарсуса (экз. ПИН, № 3381/489), дистальный эпифиз правого тарсометатарсуса (subadultus) (экз. ПИН, № 2614/253).

Местонахождение Береговая: фрагмент нижней челюсти (экз. ПИН, № 2614/236); проксимальный эпифиз правого коракоида (экз. ПИН, № 2614/237); три фрагмента проксимальных эпифизов левых (экз. ПИН, № 2614/238–240) и фрагмент дистального эпифиза правой плечевой кости (экз. ПИН, № 2614/241), проксимальный эпифиз левой (экз. ПИН № 2975/138), почти целая левая (экз. ПИН № 2975/140) и правая (экз. ПИН № 2975/139) плечевые кости; дистальный эпифиз левой локтевой кости (экз. ПИН, № 2614/242); левый карпометакарпус без малой метакарпалии (экз. ПИН, № 2614/243); фаланга большого пальца крыла (экз. ПИН, № 2614/244); два дистальных эпифиза со стержнями левых бедренных костей (экз. ПИН, № 2614/245, 246); дистальный эпифиз левого тибиотарсуса (subadultus) (экз. ПИН, № 2614/247); левый тарсометатарсус (экз. ПИН № 2975/148), проксимальный эпифиз левого (экз. ПИН № 2975/161) и правого (экз. ПИН, № 2614/266) тарсометатарсусов, 13 дистальных эпифизов тарсометатарсусов (экз. ПИН № 2975/149–160), дистальный эпифиз правого тарсометатарсуса (subadultus) (экз. ПИН, № 2614/248).



Рис. 6. Диаграмма рассеивания размеров (в мм) тарсометатарсусов 2 экз. Eremophila orkhonensis (треугольники) и 9 экз. современного Eremophila alpestris (квадраты). А – наименьшая дистальная переднезадняя ширина стержня; Б – наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза.

* * *

Alaudala aff. A. rufescens. К этой форме относятся проксимальные концы правого (экз. ПИН, № 2614/254) и левого (экз. ПИН. № 2614/255) коракоидов, дистальный (экз. ПИН. № 2614/257) и проксимальный (экз. ПИН, № 2614/256) концы левых локтевых костей, правый карпометакарпус (экз. ПИН № 2975/163) и дистальный конец левого тибиотарсуса (экз. ПИН, № 2614/258) из местонахождения Береговая. Размеры коракоида (мм): длина головки акрокоракоидного отростка — 2.7 и 2.8; наименьшая поперечная ширина стержня — 1.0; наименьшая ширина гленоидной губы — 1.1 и 1.2. Локтевая кость: наибольшая ширина дорсальной суставной ямки — 1.9; наименьшая краниальная ширина стержня — 1.4; наибольшая ширина проксимального эпифиза — 3.5; наименьшая поперечная ширина стержня – 1.6; наибольшая ширина дистального эпифиза — 3. Карпометакарпус: общая наибольшая длина – 14.9; краниокаудальная ширина проксимального эпифиза — 3.7; длина дистального симфиза – 1.6. Тибиотарсус: наименьшая дистальная поперечная ширина стержня — 1.4; наименьшая дистальная краниокаудальная толщина стержня — 1.2; наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза — 2.6.

Остеологически Alaudala сходен с Eremophila и имеет общие с ним признаки, отличающие оба рода от других изученных жаворонков (Alauda, Lullula, Ammomanes, Galerida, Melanocorypha, Mirafra). Эти признаки подробно описаны выше (см. "сравнение" для рода Eremophila).

От остеологически схожих родов Eremophila и Calandrella коракоид Alaudala отличается несколько меньшими и большими абсолютными размерами, соответственно. Кроме этого, от Eremophila коракоид отличается при виде с медиальной стороны плоским, а при виде с вентральной субквадратным крючком акрокоракоида, а также короткой гленоидной губой при виде с латеральной стороны. От Calandrella коракоид отличается более длинной гленоидной губой при виде с вентральной стороны и менее медиально выступающей каудальной частью головки акрокоракоида. Локтевая кость Alaudala отличается от Eremophila и Calandrella расширенным относительно стержня дистальным концом при виде с вентрокаудальной стороны (дорсальный мыщелок и пястный бугорок в большей степени выступают в стороны относительно стержня). Кроме этого, от Егетоphila локтевая кость также отличается тонким стержнем и грацильным проксимальным концом, a от Calandrella – также массивной вентральной суставной ямкой. Карпометакарпус Alaudala отличается от Eremophila каудально выпуклой суставной поверхностью для лучевой кости запястья, что лучше видно с дорсальной стороны (эта суставная поверхность у Eremophila выглядит более вытянутой проксимодистально), а также немного меньшими абсолютными размерами. Также у Alaudala вырезка в дистокраниальном крае переднего пястного отростка имеет более плавные очертания и зачастую менее глубокая. От Calandrella карпометакарпус отличается массивностью. Тибиотарсус Alaudala отличается от Eremophila и Calandrella при виде с краниальной стоболее параллельно ориентированным роны стержню медиальным мыщелком (его медиальная стенка параллельна оси стержня, тогда как у Eremophila и Calandrella эта стенка в дистальной части выгнута латерально). От Eremophila, кроме этого, тибиотарсус отличается большей глубиной вырезки между бугорком малоберцовой мышцы и латеральным мышелком, а также заметно более v3ким стержнем, особенно в его дистальной части.

Alaudala aff. A. rufescens остеологически отличается от современного А. rufescens и, по-видимому, представляет собой самостоятельный вид. Так, коракоид Alaudala aff. А. rufescens отличается от такового А. rufescens массивным акрокоракоидным отростком. Локтевая кость отличается от таковой А. rufescens тонким локтевым отростком. Тибиотарсус имеет более широкий стержень. Карпометакарпус Alaudala aff. А. rufescens морфологически схож с таковым А. rufescens.

Calandrella aff. C. brachvdactvla. К этой форме мы относим следующие материалы: проксимальный фрагмент правой лопатки (экз. ПИН, № 2614/262), проксимальный фрагмент правого коракоида (экз. ПИН, № 2614/263) из местонахождения Шамар, а также проксимальный фрагмент левого коракоида (экз. ПИН, № 2614/259) и два проксимальных фрагмента правых карпометакарпусов без малых метакарпалий (экз. ПИН, № 2614/260, 261) из местонахождения Береговая. Размеры (мм) лопатки: наибольшая ширина гленоидной суставной поверхности — 1.7. Коракоид: длина головки акрокоракоидного отростка – 2.4 и 2.6; наименьшая поперечная ширина стержня — 1.2; наименьшая переднезадняя ширина стержня — 1.4; наименьшая ширина гленоидной губы – 1.2 (2 экз.). Карпометакарпус: краниокаудальная ширина проксимального эпифиза – 3.6 (2 экз.); краниокаудальная наименьшая ширина большой метакарпалии – 1.3 и 1.4.

Остеологически Calandrella очень сходен с Егеторніla и зачастую отличается от этого рода только размерами. Общие с Егеторніla признаки, отличающие Calandrella от других родов (Alauda, Lullula, Ammomanes, Galerida, Melanocorypha, Mirafra), приведены выше (в рубрике "сравнение" для Егеторніla). Морфологические данные согласуются с молекулярными, которые предполагают сестринские отношения между родами Calandrella и Eremophila (Alström et al., 2013).

Лопатка Calandrella отличается от Alaudala узкой гленоидной суставной поверхностью при виде с вентральной стороны (у Alaudala латеральный край поверхности выдается латерально). От Eremophila лопатка отличается тонкой шейкой, грацильной головкой, и в связи с этим грацильностью обоих ветвей акромиона и гленоилного отростка. Коракоид Calandrella отличается от Eremophila и Alaudala более медиально выступающей каудальной частью головки акрокоракоида, а также меньшими абсолютными размерами и некоторой общей грацильностью. Карпометакарпус Calandrella отличается от Eremophila более округлым, краниокаудально широким пястным блоком при виде с дорсальной стороны. От Alaudala отличается меньшими абсолютными размерами и грацильностью. Тарсометатарсус Calandrella отличается от Alaudala более коротким блоком метатарсалии IV. который v Alaudala находится почти на одном уровне с блоком метатарсалии III. От Егemophila тарсометатарсус Calandrella отличается узкими межблоковыми вырезками и общей грацильностью.

Calandrella aff. С. brachydactyla также, по-видимому, представляет собой вымерший вид. Лопатка Calandrella aff. С. brachydactyla отличается от С. brachydactyla широким медиальным акромионом; коракоид — широкой шейкой акрокоракоидного отростка, а карпометакарпус — массивным передним пястным отростком. От С. gali из позднего миоцена Венгрии (MN13; Kessler, 2013) коракоид Calandrella aff. С. brachydactyla отличается медиально выступающей каудальной частью головки акрокоракоида, узким крючком акрокоракоидного отростка и большими абсолютными размерами.

Аlaudidae indet. (?Calandrella sp.). Два дистальных фрагмента левых тарсометатарсусов (экз. ПИН, № 2614/264, 265) (у одного экз. отсутствует блок метатарсалии IV) из местонахождения Береговая представляют еще один вид жаворонков, предположительно из рода Calandrella. Наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза (мм) – 2.5; наименьшая поперечная ширина стержня – 1.3 и 1.2; наименьшая переднезадняя ширина стержня – 1.0 (2 экз.).

Эти тарсометатарсусы не могут быть отнесены к Eremophila и Alaudala. От Eremophila они отличаются узкой латеральной межблоковой вырезкой и меньшими абсолютными размерами; от Alaudala — значительно суженным в своей плантарной части блоком метатарсалии II при виде с дистальной стороны.

Тарсометатарсус Calandrella sp. отличается от такового C. brachydactyla широкой медиальной межблоковой вырезкой и общими очертаниями дистальной части (у C. brachydactyla латеральная выпуклость стержня простирается заметно проксимальнее). Блок метатарсалии II у Calandrella sp. при виде с дистальной стороны сужен в своей плантарной части. Массивность тарсометатарсуса не позволяет отнести эти материалы к описанному выше Calandrella aff. C. brachydactyla, который имеет меньшие размеры.

ОБСУЖДЕНИЕ

По нашим данным, жаворонки в позднем плиоцене долины р. Селенги (современная Северная Монголия и юг Западного Забайкалья) были представлены как минимум тремя видами: ископаемым E. orkhonensis, серым жаворонком Alaudala aff. A. rufescens и малым жаворонком Calandrella aff. С. brachydactyla. При этом две последние формы также, по-видимому, относятся к ископаемым видам. Возможно присутствие в фауне местонахождения Береговая еще одного вида (Alaudidae indet.). Найденная в местонахождении Береговая ассоциация, включающая не менее трех видов из трех родов, показывает, что уже в плиоценовое время разнообразие жаворонков в Центральной Азии было велико. В настоящее время в шебнистых пустынях и злаково-полынных полупустынях Монголии обитают до пяти видов жаворонков, относящихся к пяти родам (Курочкин, 1992). В Селенгинском лесостепном районе (Селенгинское Забайкалье) также встречаются пять видов жаворонков, при этом E. alpestris имеет наиболее обширное распространение (Доржиев, 2011). Присутствие в авифауне несколько более древнего местонахождения Шамар только двух видов, вероятнее всего, связано с меньшим объемом доступного материала.

Ископаемый Е. orkhonensis представляет собой древнейшую находку Eremophila в палеонтологической летописи. При этом Е. orkhonensis морфологически ближе к Calandrella, чем современные рогатые жаворонки (см. выше; Zelenkov, Kurochkin, 2012) и, таким образом, по-видимому, базален по отношению к современным Eremophila. Примечательно, что установленное молекулярными методами (Alström et al., 2013; Drovetski et al., 2014) близкое родство современных родов Eremophila и Calandrella не было выявлено при изучении внешней морфологии жаворонков (Козлова, 1975), но впервые было предположено на основании данных остеологии и палеонтологии (Zelenkov, Kurochkin, 2012).

Представители рода Calandrella, сестринского к Eremophila, в настоящее время населяют как Африку, так и внутреннюю Азию, в результате чего оба этих региона могли быть историческим центром происхождения рода Eremophila. Но появление древнейших представителей Eremophila в плиоцене Северной Монголии позволяет считать именно Внутреннюю Азию центром происхождения рода (см. Zelenkov, Kurochkin, 2012). Ранее к подобному выводу пришла Е.В. Козлова (1975) на основе изучения внешней морфологии. По ее представлениям, древней родиной рода Eremophila могла быть область сухих прерий или полупустынь на холмистых равнинах и предгорий горных хребтов палеарктической Азии. По молекулярным данным, дивергенция Eremophila и сестринского Calandrella датируется или средним-поздним миоценом (12-7.5 млн л.; Alström et al., 2013), или же поздним миоценом – серединой плиоцена (6.4-3.7 млн л.; Drovetski et al., 2014). Экология современных рогатых жаворонков указывает на то, что происхождение этой группы могло быть приурочено к одному из исторических эпизодов нарастания аридности климата. С учетом молекулярных свидетельств, можно было бы связывать происхождение этой эволюционной линии с этапом аридизации климата позднего миоцена (7.2-5.3 млн л.), однако Егеmophila пока не найдены в фаунах птиц Центральной Азии, относящихся к этому временному интервалу. Поэтому более вероятно, что род Eremophila имеет горное плиоценовое происхождение, как и ряд других элементов арктической фауны (Deng et al., 2011; Wang et al., 2014).

Происхожление современных E. alpestris, как и рода в целом, также, несомненно, связано с горной/аридной зоной Центральной Азии, откуда этот вид расселялся на запад и впоследствии (в плейстоцене) заселил зону тундры северной Голарктики. Эту гипотезу подтверждают морфологические (Козлова, 1975), биогеографические (Кищинский, 1974) и палеонтологические данные. Согласно молекулярно-генетическим данным, наиболее древним из современных форм рогатых жаворонков является тибетская paca elwesi, которая дивергировала относительно остальных рас (подвидов) в раннем плейстоцене. 1.8–1.1 млн л.н. (Drovetski et al., 2014). По другим данным тибетские жаворонки elwesi и deosaiensis, в последнее время трактуемые как отельные виды (Ghorbani et al., 2019), дивергировали относительно других Eremophila в позднем плиоцене (3.5-3 млн л.; Ghorbani et al., 2019), а дивергенция E. alpestris и африканского E. bilopha может датироваться средним-поздним плиоценом (3-2.5 млн л.; Alström et al., 2013; Ghorbani et al., 2019). По предположению Козловой (1975), в доледниковое время территория современных тундр Евразии была занята ближайшими предками E. alpestris, которые с наступлением четвертичного похолодания мигрировали на юг. Этим предковым видом, возможно, и является E. orkhonensis.

В палеонтологической летописи Северной Америки E. alpestris появляется только в среднем плейстоцене (Emslie, 2004). По молекулярным данным, дивергенция подвидов E. alpestris в Неарктике произошла только в позднем плейстоцене (Drovetski et al., 2014).

Палеоэкологическая реконструкция. Фауны мелких млекопитающих (Алексеева, 2005) свидетельствуют о мозаичности ландшафтов Западного Забайкалья в позднем плиоцене (сочетание степей, лугов и островных лесов). В это время климат в этом регионе становится более континентальным и аридным, что привело к увеличению доли открытых пространств и сокращению лесов (Зубаков, 1990; Demske et al., 2002; Алексеева, 2005). При этом в фауне млекопитающих Береговой и (в меньшей степени) Шамара преобладают степные виды, тогда как в фауне более древнего местонахождения Удунга, по возрасту близкого Шамару, преобладают лесные виды (Вислобокова и др., 1993). Увеличение доли видов открытых и аридных ландшафтов к позднему плиоцену также регистрируется по фаунам крупных млекопитающих (Вислобокова и др., 1993).

Птицы местонахождений Береговая и Шамар полтверждают представления о доминировании открытых ланлшафтов в окрестностях местонахождений в позднеплиоценовое время (Зеленков, Курочкин, 2010; Zelenkov, Kurochkin, 2012). Xaрактерно присутствие страуса (Курочкин, 1985) и ряда воробьиных птиц - обитателей полупустынных и степных стаций (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Особенно примечательно обилие костей жаворонков, при этом остатки E. orkhonensis численно доминируют. Современный E. alpestris предпочитает безлесные ландшафты, на севере ареала – высокую сухую тундру, в южных областях ареала (в том числе Забайкалье) – сухую каменистую степь, склоны сопок со скудной растительностью (Дементьев и др., 1954). Современный A. rufescens предпочитает сухие степные и пустынные пространства с редкой растительностью (Дементьев и др., 1954). Современный С. brachydactyla населяет открытые степные и пустынные ландшафты, а также солонцы с чахлой растительностью (там же). Совместное обитание Eremophila и Alaudala, отмеченное для Береговой, характерно для злаково-полынных полупустынь современной Монголии (Курочкин, 1992). Тем не менее, фауна воробыных птиц Береговой и Шамара включает и отдельные лесные элементы, такие как Turdus и Sitta (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Таким образом, в районе рассматриваемых местонахождений в позднем плиоцене могли преобладать открытые, степные или даже полупустынные ландшафты с небольшими лесными массивами по склонам.

* * *

Авторы выражают благодарность М.А. Ербаевой и В.С. Зажигину за сбор и передачу материалов, А.Б. Савинецкому за предоставление доступа к сравнительной коллекции лаборатории исторической экологии ИПЭЭ РАН, Н.В. Волковой за предоставление фотографий скелетов Alaudidae, а также рецензентам А.Б. Савинецкому и А.В. Пантелееву за ценные замечания. Работа выполнена при поддержке РФФИ 18-34-00680.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Н.В. Эволюция природной среды Западного Забайкалья в позднем кайнозое (по данным фауны мелких млекопитающих). М.: ГЕОС, 2005. 141 с.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020
Вангенгейм Э.А., Беляева Е.И., Гарутт В.Е. и др. Млекопитающие эоплейстоцена Западного Забайкалья. М.: Наука, 1966. 163 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 152). Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С. Возраст границ и положение в магнитохронологической шкале русциния и нижнего виллафранка // Стратигр. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. № 5. С. 78–95.

Вислобокова И.В., Ербаева М.А., Сотникова М.В. Ранневиллафранкский этап в развитии фауны млекопитающих Северной Евразии // Стратигр. Геол. корреляция. 1993. Т. 1. № 5. С. 87–96.

Девяткин Е.В., Малаева Е.М., Зажигин В.С. и др. Поздний кайнозой Монголии (стратиграфия и палеогеография). М.: Наука, 1989. 213 с.

Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Судиловская А.М. и др. Птицы Советского Союза. Т. 5. М.: Сов. наука, 1954. 808 с.

Доржиев Ц.З. Птицы Байкальской Сибири: систематический состав, характер пребывания и территориальное размещение // Байкал. зоол. журн. 2011. Вып. 6. С. 30–54.

Зеленков Н.В. Этапы формирования современного таксономического разнообразия птиц (по данным палеонтологии) // Зоол. журн. 2014. Т. 93. № 10. С. 1173–1185.

Зеленков Н.В. Номенклатура скелета птиц // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2015. С. 61–85.

Зеленков Н.В. К истории авифаун аридного пояса Азии // Дискуссионные вопросы орнитологии. К 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005). Тр. Мензбир. орнитол. об-ва. 2017. Т. 3. С. 9–28.

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 3. Роды Lophogallus gen. nov. и Syrmaticus // Палеонтол. журн. 2010. № 3. С. 79–87.

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Класс Aves // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2015. С. 86–290.

Зубаков В.А. Глобальные климатические события неогена. Л.: Гидрометеоиздат, 1990. 224 с.

Кищинский А.А. Арктоальпийская фауна и ее происхождение // Зоол. журн. 1974. Т. 53. Вып. 7. С. 1036–1051.

Козлова Е.В. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии. М.: Наука, 1975. 253 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 59).

Курочкин Е.Н. Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 120 с.

Курочкин Е.Н. Опыт анализа авифауны Гобийских пустынь Монголии // Совр. орнитол. М.: Наука, 1992. С. 125–153.

Пантелеев А.В. Определение семейств воробьиных птиц по дистальной части локтевой кости // Рус. орнитол. журн. 2005. Т. 14. Вып. 304. С. 1033–1038.

Alström P., Barnes K.N., Olsson U. et al. Multilocus phylogeny of the avian family Alaudidae (larks) reveals complex morphological evolution, non-monophyletic genera and hidden species diversity // Mol. Phylog. Evol. 2013. V. 69. P. 1043–1056.

Boev Z.N. Neogene larks (Aves: Alaudidae (Vigors, 1825)) from Bulgaria // Acta Zool. Bulgar. 2012. V. 64. № 3. P. 295–318.

de Juana E., Suárez F, Ryan P. et al. Family Alaudidae (Larks) // Handbook of the Birds of the World, vol. 9 / Eds. del Hoyo J., Elliott A., Christie D.A. Barcelona: Lynx Edicions, 2004. P. 496–601.

del Hoyo J., Collar N.G. HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. V. 2: Passerines. Barcelona: Lynx Edicions, 2016. 1013 p.

Demske D., Mohr B., Oberhänsli H. Late Pliocene vegetation and climate of the Lake Baikal region, southern East Siberia, reconstructed from palynological data // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2002. V. 184. P. 107–129.

Deng T., Wang X., Fortelius M. et al. Out of Tibet: Pliocene woolly rhino suggests high-plateau origin of ice age megaherbivores // Science. 2011. V. 333. P. 1285–1288.

Dickinson E.C., Christidis L. The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World, V. 2: Passerines. U.K.: Aves Press, 2014. 752 p.

Drovetski S.V., Raković M., Semenov G. F. et al. Limited phylogeographic signal in sex-linked and autosomal loci despite geographically, ecologically, and phenotypically concordant structure of mtDNA variation in the Holarctic avian genus Eremophila // PLoS ONE. 2014. V. 9. №. 1. P. e87570.

Emslie S.D. The Early and Middle Pleistocene avifauna from Porcupine cave // Biodiversity response to climate change in the Middle Pleistocene / Ed. Barnosky A.D. Berkeley, Los Angeles, L.: Univ. California Press, 2004. P. 127–140.

Erbajeva M.A., Alexeeva N.V. Pliocene and Pleistocene biostratigraphic succession of Transbaikalia with emphasis on small mammals // Quatern. Intern. 2000. V. 68. P. 67–75.

Ghorbani F., Aliabadian M., Olsson U. et al. Mitochondrial phylogeography of the genus Eremophila confirms underestimated species diversity in the Palearctic // J. Ornithology. 2019.

https://doi.org/10.1007/s10336-019-01714-2

Jánossy D. Humeri of central European smaller Passeriformes // Fragm. Mineral. Palaeontol. 1983. V. 11. P. 85–112.

Kessler E. Neogene songbirds (Aves, Passeriformes) from Hungary // Hantkeniana. 2013. V. 8. P. 37–149.

Mayr E., Greenway J.C. (Eds.). Check-list of bird of the world. V. IX. Cambridge, Mass.: Mus. Compar. Zool., 1960. 506 p.

Moreno E. Clave osteologica para la identificacion de los Passerifromes Ibericos. I. Aegithalidae, Remizidae, Raridae, Emberizidae, Passeridae, Frigillidae, Alaudidae // Ardeola. 1985. V. 32. № 2. P. 295–377.

Stervander M., Alström P., Olsson U. et al. Multiple instances of paraphyletic species and cryptic taxa revealed by mitochondrial and nuclear RAD data for Calandrella larks (Aves: Alaudidae) // Mol. Phylog. Evol. 2016. V. 102. P. 233–245.

Wang X., Tseng Z.J., Li Q. et al. From 'third pole' to north pole: a Himalayan origin for the arctic fox // Proc. Roy. Soc. B. 2014. V. 281. № 1787. P. 20140893.

Zelenkov N.V., Kurochkin E.N. The first representative Pliocene assemblages of passerine birds in Asia (Northern Mongolia and Russian Transbaikalia) // Geobios. 2012. V. 45. P. 323–334.

ПАЛАСТРОВА, ЗЕЛЕНКОВ

Объяснение к таблице Х

Фиг. 1. Calandrella brachvdactvla, современный: la – коракоид с вентральной стороны: l6 – коракоид с дорсальной стороны; 1в – плечевая кость с вентральной стороны.

Фиг. 2. Alaudala rufescens, современный: 2а – коракоид с вентральной стороны; 2б – коракоид с дорсальной стороны. Фиг. 3. Eremophila alpestris, современный: 3а – коракоид с вентральной стороны; 3б – коракоид с дорсальной стороны; 3в – плечевая кость с вентральной стороны.

Фиг. 4. Calandrella aff. С. brachydactyla, верхний плиоцен Северной Монголии, коракоид, экз. ПИН, № 2614/263: 4а – с вентральной стороны; 46 – с дорсальной стороны.

Фиг. 5. Alaudala aff. A. rufescens, верхний плиоцен Забайкалья, коракоид, экз. ПИН, № 2614/254: 5а – с вентральной стороны; 56 – с дорсальной стороны.

Фиг. 6. Eremophila orkhonensis (Zelenkov et Kurochkin, 2012), верхний плиоцен Северной Монголии: 6а – коракоид с вентральной стороны (голотип ПИН, № 3381/486); 6б – коракоид с дорсальной стороны (голотип ПИН, № 3381/486); 6в – плечевая кость с вентральной стороны (экз. ПИН, № 3381/471).

Фиг. 7. Alauda arvensis, современный: 7а – коракоид с вентральной стороны; 7б – коракоид с дорсальной стороны; 7в – плечевая кость с вентральной стороны.

Фиг. 8. Ammomanes deserti, современный: 8а – коракоид с вентральной стороны; 8б – коракоид с дорсальной стороны; 8в - плечевая кость с вентральной стороны.

Фиг. 9. Galerida cristata, современный: 9а – коракоид с вентральной стороны; 9б – коракоид с дорсальной стороны; 9в – плечевая кость с вентральной стороны.

Обозначения: ap – апикальная часть акрокоракоидного отростка; сар – головка акрокоракоидного отростка; col – шейка акрокоракоидного отростка.

Объяснение к таблице ХІ

Фиг. 1. Calandrella brachydactyla современный: 1а – бедренная кость с каудальной стороны; 16 – тибиотарсус с краниальной стороны; 1в – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 1д – тарсометатарсус с вентральной стороны; 1е – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 2. Alaudala rufescens, современный: 2a – бедренная кость с каудальной стороны; 26 – тибиотарсус с краниальной стороны; 2в – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 2д – тарсометатарсус с вентральной стороны; 2е – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 3. Eremophila alpestris, современный: За – бедренная кость с каудальной стороны; Зб – тибиотарсус с краниальной стороны; 3в – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 3д – тарсометатарсус с вентральной стороны; 3е – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 5. Alaudala aff. A. rufescens, верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, № 2614/258, тибиотарсус с краниальной стороны. Фиг. 6. Eremophila orkhonensis (Zelenkov et Kurochkin, 2012), верхний плиоцен Забайкалья: 6а – бедренная кость с каудальной стороны (экз. ПИН, № 2614/245): 6в – тарсометатарсус с дорсальной стороны (экз. ПИН, № 2975/149); 6г – тарсометатарсус с дорсальной стороны (экз. ПИН, № 2975/148); 6д — тарсометатарсус с вентральной стороны (экз. ПИН, № 2975/149); 6е – тарсометатарсус с дистальной стороны (экз. ПИН, № 2975/149).

Фиг. 7. Alauda arvensis, современный: 7а – бедренная кость с каудальной стороны: 76 – тибиотарсус с краниальной стороны; 7в – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 7д – тарсометатарсус с вентральной стороны; 7е – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 8. Ammomanes deserti, современный: 8а – бедренная кость с каудальной стороны; 8б – тибиотарсус с краниальной стороны; 8в – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 8д – тарсометатарсус с вентральной стороны; 8е – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 9. Galerida cristata, современный: 9а – бедренная кость с каудальной стороны: 96 – тибиотарсус с краниальной стороны; 9в – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 9д – тарсометатарсус с вентральной стороны; 9е – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 10. Alaudidae (?Calandrella sp.), верхний плиоцен Забайкалья, тарсометатарсус, экз. ПИН, № 2614/264: 10в – с дорсальной стороны; 10д – с вентральной стороны; 10е – с дистальной стороны.

A Fossil Species of *Eremophila* and Other Larks (Aves, Alaudidae) from the Upper Pliocene of Selenga River Valley (Central Asia)

E. S. Palastrova, N. V. Zelenkov

Bone remains of larks (Alaudidae) from the Upper Pliocene of the Beregovava (southern Transbaikalia) and Shaamar (northern Mongolia) localities are described. The presence of 4 extinct forms in these localities is established, including the fossil horned lark Eremophila orkhonensis (Zelenkov et Kurochkin, 2012), comb. nov. This is the oldest member of Eremophila in the fossil record, indicating a possible Central Asian origin of the genus. Two other larks-Alaudala aff. A. rufescens and Calandrella aff. C. brachydactyla also probably represent extinct forms. The paper describes in detail the osteology of larks and compares it with other passerines of similar size class. The evolutionary history of *Eremophila* is discussed, and the environmental preferences of larks and their connection with the Late Pliocene landscapes of Central Asia are considered.

Keywords: Neogene, Pliocene, Asia, Passeriformes, Alaudidae, morphology

УДК 551.736

УЛЬТРАМИКРОСТРУКТУРА СТЕНОК ТИВІРНУТЕЅ

© 2020 г. В. Г. Кузнецов^{а, с}, Е. А. Жегалло^b, Л. М. Журавлева^{a, *}, Л. В. Зайцева^b

^а Российский государственный университет нефти и газа (национальный исследовательский университет) им. И.М. Губкина, Москва, Россия

^bПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

^сИнститут проблем нефти и газа РАН, Москва, Россия

*e-mail: zhurawlewa.lilia@yandex.ru Поступила в редакцию 08.12.2017 г. После доработки 22.03.2019 г. Принята к публикации 22.03.2019 г.

Проведено ультрамикроскопическое изучение тубифитов – трубчатых образований, сложенных пелитоморфным кальцитом, из нижнепермского рифа Тра-Тау Приуралья. Установлено многослойное строение стенок. Внутренний – очень тонкий слой игольчатых кристалликов нередко арагонитового облика, следующий – относительно толстый – представлен плотной пелитоморфной массой, который часто обрастает крустификационными кристалликами кальцита. Между первым и вторым слойками отмечены следы минерализованных биопленок, "кружевные" выделения минерализованного гликокаликса. Предполагается, что внутренний слой – это стенка организма, а пелитоморфный – результат биохемогенного осаждения карбоната как следствие жизнедеятельности эпифитных бактерий, колонизировавших стенки исходного организма. Косвенным подтверждением подобного механизма образования является относительно повышенное отношение С/Са в реликтах гликокаликса, его последовательное снижение от игольчатой стенки, далее к пелитоморфной массе и, наконец, к чисто хемогенным образованиям кристаллов крустификационных каемок.

Ключевые слова: многослойная структура стенок, гликокаликс, биохемогенное осаждение карбоната бактериями

DOI: 10.31857/S0031031X20020063

В пермских известняках Башкирского и Пермского Приуралья достаточно давно были известны включения белых палочек, трубочек, изгибающихся образований, которые описывались как червячковые структуры. В начале 40-х гг. прошлого века Р.Ф. Геккер на материале исследований сылвенских биогермов предполагал водорослевую природу подобных образований, а В.П. Маслов посчитал их губками. Д.М. Раузер-Черноусова выделила их как водоросль нового рода Shamovella gen. nov., назвав ее в честь исследователя геологии Башкирского Приуралья Д.Ф. Шамова (Раузер-Черноусова, Липина, 1950). Однако само описание было слишком кратким и неполным (несколько строчек в сноске), и это название стало чисто историческим.

В 1956 г. Маслов пересмотрел свои представления и описал эти остатки под современным названием Tubiphytes gen. nov. как эпифитную водоросль неясного систематического положения. При этом он полагал, что эти водоросли обрастали вокруг исчезнувших стеблей других организмов (Маслов, 1956). Позднее, по свидетельству Геккера (1968), тубифиты были описаны в пермских рифах Пермского бассейна США и в пермских отложениях других регионов – Ирака, Омана, Австрии, Аргентины, Афганистана, Бирмы, Южного Китая, Японии и Гватемалы (Геккер, 1968), но уже либо как гидрокароллины, либо как гидроидные полипы. Специальный обзор тубифитов выполнен Р. Райдингом и Л. Гуо (Riding, Li Guo, 1992). В обстоятельной сводке Э. Флюгеля (Flügel, 2004) тубифиты рассмотрены как космополитические микроорганизмы неясного систематического положения, и выделены уже отдельные виды этого рода. При этом следует отметить несколько важных обстоятельств.

Во-первых, существенно расширены географические области распространения — они обнаружены в рифах Франконского альба Юж. Германии и в странах Средиземноморья — Португалии, Испании, Италии, Тунисе. Во-вторых, увеличен стратиграфический диапазон распространения этих форм: кроме ранее известных в верхнем карбоне и нижней перми, они описаны в мезозое, включая нижний мел. Отмечаются максимумы их развития в перми, среднем триасе и поздней юре. В-третьих, расширены фациальные обстановки развития подобных форм — наряду с известными рифовыми областями, отмечено их развитие и в мелководных слоистых шельфовых карбонатах, на средней и нижней рампах. При этом, экспансия тубифитов во внерифовые обстановки характерна для мезозойского времени.

Функции тубифитов в седиментации, по Флюгелю, достаточно разнообразны — инкрустирующие, улавливающие, связывающие и даже каркасообразующие.

Объектом настоящего исследования были нижнепермские известняки рифового массива Тра-Тау в районе г. Стерлитамак Башкирии, поэтому выводы статьи касаются отложений только этого возраста и могут быть распространены на другие объекты только с определенной корректировкой.

Образцы с тубифитами описывались макроскопически и подробно в петрографических шлифах с использованием оптического микроскопа Scope.A1 AXIO ZEISS, а также исследовались в сканирующих микроскопах TESCAN VEGA IIXMU ("Tescan") и Zeiss EVO 50 с рентгеновским анализатором Inca Oxford 350.

В образце тубифиты представляют собой тоненькие трубочки, длина которых в продольных сечениях составляет 5—5.5 мм. В поперечных сечениях заметно осевое отверстие. Стенки трубочек представляют собой светло-серые, практически белые каемки, четко очерченные на фоне серой или слегка желтовато-серой основной массы (табл. XII, фиг. 1, см. вклейку).

В стандартных петрографических шлифах поперечные сечения тубифитов – округлые или овальные формы вокруг осевого канала, непрозрачные, почти черные, благодаря крайне малой величине слагающих их кристаллов. С внешней стороны пелитоморфные стенки трубочки часто обрастают крустификационными каемками из нормально расположенных к ее стенкам удлиненных кристалликов кальцита. Довольно часто между темной стенкой тубифита и крустификационной коркой располагается серая концентрически слоистая оболочка – полоса, представляющая собой тончайшее чередование темных непрозрачных и светлых просвечивающихся слойков (табл. XII, фиг. 2). Внутренние стенки осевых каналов слабо инкрустированы.

Диаметры трубочек составляют 0.3–0.7 мм, диаметры осевых каналов — от 0.1 до 0.5 мм, толщина внешних крустификационных корок 1–1.5 мм, толщина инкрустирующих корочек 0.01–0.02 мм.

Детальное исследование сколов образцов с помощью сканирующего электронного микроскопа показало довольно сложный характер организации трубочек. Трубочки тубифитов диаметром от 0.001 до 0.002 мм и длиной 4–4.5 мм имеют слегка волнистую форму, нередко с ответвлениями такого же диаметра (табл. XII, фиг. 3). В некоторых случаях отдельные участки трубочек закручены в плотную спираль (табл. XII, фиг. 4). Иногда отмечаются локальные сужения диаметра трубок, что разделяет их тела на несколько сегментов (табл. XII, фиг. 5). На поверхности тела тубифита часто встречаются округлые зияющие отверстия – место присоединения боковых отростков, очень тоненьких, диаметром 20–40 мкм и видимой длиной около 400 мкм, плавно изогнутых "веточек", полых изнутри (табл. XII, фиг. 6). В поперечных сколах "веточки" обрамляют трубки в виде слабоизогнутых лучей.

Поперечное строение тубифита достаточно сложное, точнее, многослойное, и каждый "слой" имеет свою структуру и толщину. Прежде всего, это осевой канал диаметром 50-100 мкм. Стенка этого канала сложена удлиненными игольчатыми кристаллами длиной 6-10 мкм и шириной от десятых долей до 1 мкм, расположенными параллельно друг другу, ориентированными вдоль оси трубки, причем сами кристаллики далеко не всегда плотно прилегают друг к другу (табл. XIII, фиг. 1, см. вклейку). Среди кристаллов часто хорошо различимы комбинации двух ромбических призм – долотообразная форма, характерная для арагонита. Видимая толщина оболочки не превышает 3-4 мкм. Структуры внутренней стенки тела тубифита и полых боковых отростков полностью идентичны (табл. XIII, фиг. 2).

Внешняя сторона стенки крустифицирована пирамидальными кристалликами кальцита, образующими плотную щеточку - панцирь. Кристаллики размером 1-3 мкм, в редких случаях до 5 мкм либо более или менее нормальны к поверхности (табл. XIII, фиг. 3), либо, чаше, ориентированы беспорядочно. Внутренняя полость осевого канала также инкрустирована скалеэдрическими кристаллами кальцита, размер которых обычно больше, чем размер кристалликов внешней поверхности, причем некоторые из них имеют сглаженную, округлую форму (табл. XIII, фиг. 4). В подавляющем большинстве случаев вокруг этой трубочки и инкрустирующей ее внешнюю поверхность щеточки-панциря отмечается кольцевая щель толщиной от 5 до 20 мкм, и лишь затем располагается масса плотно упакованных практически изометричных кристаллов размером не более 2 мкм (табл. XIII, фиг. 5), нередко содержащая реликты биопленок и коккоидные формы цианей, - та видимая в шлифах темная оболочка толщиной 100-250 мкм, которая и представляет собой тубифит в образце и петрографическом шлифе. Можно добавить, что и в шлифах иногда видна концентрическая щель между панцирем и пелитоморфной оболочкой.

В щелях на внешней стороне трубочек и, соответственно, внутренней стороне темного пелитоморфного кольца, встречены выделения кальцита в виде кружева или сеток, представляющие собой, по-видимому, минерализованные участки гликокаликса. В ряде случаев "кружево" практически заполняет саму цилиндрическую щель (рис. 1, a-e).

Имеются и другие формы выделения карбонатов. Нередко с внешней стороны плотной оболочки трубочка облекается тонкопластинчатыми кристаллами, формирующими дополнительные "скорлупки", причем, развиваются подобные образования не только по трубочкам тубифитов, но и по другим фрагментам, иногда объединяя в одно целое несколько скелетных форм. Пластинки имеют весьма своеобразные очертания – их внутренние, прилегающие к облекаемым объектам границы повторяют форму последних, в то время как периферийные волнообразно изогнуты и образуют равномерные складки. Ширина пластиночек составляет 15-25 мкм, толщина -1-3 мкм (рис. 1, ж, з). Общая схема строения трубочки представлена на рис. 2.

Интерпретируя подобную картину морфологии и строения тубифита, можно предложить примерно следующую схему его образования. На дне водоема обитал организм, который создавал себе внешний скелет, состоящий из игольчатых, строго ориентированных вдоль тела организма, кристаллов кальцита, морфологически очень похожих на те, которые слагают арагонитовые раковины многих организмов, что показано, например, на прекрасных фотографиях в статье А. Имменхаузера и др. (Immenhauser et al., 2016). Не исключено, что игольчатые кристаллы – это псевдоморфозы кальцита по первичному арагониту, в том числе, долотовидной формы, – минералу, часто генерируемому организмами.

Дополнительным, хотя и весьма косвенным, но "глобального" масштаба аргументом первично арагонитового состава этих концентрических форм, окружающих канал, является то обстоятельство, что поздний карбон-ранняя пермь время более активного формирования именно арагонита при одновременном относительном снижении образования кальцита (Sandberg, 1983). Сам факт псевдоморфоза кальцита по первичному арагониту описан даже в докембрии (Sumner, Grotzinger, 2000). Показательно, что оба эти случая (и протерозой, и пермь) приходятся на "холодные" периоды мощных оледенений, а в ряде случаев они находятся в отложениях, непосредственно перекрывающих тиллиты (Vieira et al., 2015).

Наличие двух морфологически различных кристаллографических форм карбоната позволяет предполагать и два способа его осаждения. Еще Х. Ловенштам (Lowenstam, 1981) четко сформулировал положение, что осаждение вещества организмами реализуется двумя путями. Во-первых, организмы строят свой скелет, и это чисто биогенный путь. Во-вторых, в результате их жизнедеятельности создаются геохимические условия, способствующие осаждению вещества, в частности, карбонатного. Это биогенно индуцированный путь. При этом в биогенных карбонатах кристаллы строго ориентированы, в биогенно индуцированных, локализующихся между остатками организмов, они расположены беспорядочно, без какой-либо ориентировки. Последнее не касается крустификационных образований, в которых кристаллы взаимно параллельны друг другу и растут нормально к поверхности обрастаемого фрагмента.

Более подробно процессы биологически индуцированного минералообразования (неэнзиматического, по терминологии автора), его отличие от биологически контролируемого (соответственно, энзиматического), рассмотрел Г. Уэбб (Webb, 2001). На примере рифообразования он обсудил палеоэкологический контроль подобного способа осаждения материала, а также его развитие в геологической истории.

Внешнюю поверхность скелета колонизировали бактериальные сообщества, которые создавали определенную геохимическую среду, вызывающую биохимическое выделение карбоната кальция — биогенно обусловленное осаждение карбоната кальция. При этом на наружной, покрытой микробиальной пленкой, стороне стенки трубочки формировались кристаллы более или менее ориентированные, в том числе, нормально к ее поверхности. На внешней стороне бактериальной пленки образовывалась сплошная масса биогенно индуцированных беспорядочно ориентированных кристалликов, которые и создают нынешний, современный облик тубифитов.

Не очень ясно наличие концентрической щели между щеткой — "панцирем" и плотной пелитоморфной оболочкой. В качестве одного из вариантов можно высказать предположение, что это объем бактериальной пленки, органическое вещество которой разложилось. Реликты его в виде минерализованного гликокаликса в ряде случаев сохранились в этой щели.

Осаждение кальцита, изогнутые пластинчатые кристаллики которого образуют «скорлупки», также обусловлено биогенным фактором, однако, скорее всего, они сформированы в результате жизнедеятельности другого бактериального сообщества, колонизировавшего не только трубочки тубифитов, но и любые другие скелетные остатки.

Наличие биогенного и биогенно индуцированного кальцита приводило к созданию и укреп-



Рис. 1. $a-e - \phi$ ормы выделения минерализованного гликокаликса: $a, \delta - гликокаликс окутывает тело трубочки, ча$ стично заполняя цилиндрическую щель; <math>a, e - реликты гликокаликса на теле трубочки и в пространстве цилиндриче $ской щели; <math>\partial, e -$ "пена" гликокаликса полностью пропитывает тело трубки и цилиндрическую щель; w, s - структура микрослоистой оболочки – "скорлупки": w - изогнутые пластинчатые кристаллики, образующие плавные складки; s - плоские сколы пластинчатых кристалликов "скорлупки", соответствующие микрокристаллическим слойкам, заметным в шлифах (а), торцевые сколы пластинок, соответствующие пелитоморфной массе (б); $u, \kappa -$ следы жизнедеятельности бактериальных сообществ: u - налеты тончайших кристалликов хаотичного распределения (а), локализации в виде звездочек (б); $\kappa -$ реликт минерализованной биопленки, напоминающий морщинистую кожу. Масштабные линейки: a - 100 мкм, $\delta -$ 10 мкм, $e, \partial, u -$ 20 мкм, e - 2 мкм, $e, s, \kappa -$ 5 мкм, w - 50 мкм.

лению прочного каркаса, последующая крустификация дополнительно усиливала каркас, что в итоге обеспечивало биогермообразующую роль тубифитов. Подобное обстоятельство — один из примеров того, что седиментогенез, в узком значении этого термина, в данном случае оказывается не одноактным, а несколько растянутым во времени, хотя и на очень краткий период, что было отмечено ранее (Кузнецов, 1985).

Некоторое косвенное подтверждение гипотезы о биогенно обусловленном происхождении многослойной стенки дают результаты исследования образцов методами ИК-спектроскопии и



Рис. 2. Схема внутреннего строения стенки тубифита: *1* – пористая внутренняя стенка игольчатых кристаллов; *2* – внешняя сторона стенки, формирующая "панцирь"; *3* – кольцевая щель; *4* – плотная мелкозернистая оболочка; *5* – слой тонкопластинчатых кристаллов, формирующийся по поверхности любых организмов; *6* – крустификационная каемка; *7* – кристаллы кальцита, инкрустирующие поверхность внутреннего осевого канала.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020



Рис. 3. Гистограммы распределения значений соотношения атомных количеств углерода и кальция (C/Ca): 1 – для гликокаликса, 2 – игольчатых кристаллов внутренней стенки тубифита; 3 – кристаллов "панциря" внешней стенки; 4 – обволакивающей мелкозернистой массы; 5 – крупных кристаллов крустификации. По горизонтальной оси значения C/Ca; по вертикальной – количество значений в %; *n* – число измерений.

рентгено-спектрального микроанализа (РСМА), которые показали весьма однородный кальцитовый состав кристаллической массы породы. Основное количественное значение имеют углерод, кальций, кислород, однако соотношения содержаний углерода и кальция, рассчитанные в атомных процентах, различны в разных концентрических слоях трубочки, что хорошо иллюстрируют гистограммы распределения значений С/Са. И, несмотря на объективные трудности с корректным определением содержания углерода методом РСМА, допускающим некоторую ошибку, все же наметились определенные и очень четкие тенденции изменения этого отношения (рис. 3).

Теоретически значение С/Са в кальците известняков близко 1/1 по усредненным аналитическим данным. Для крустификационных образований в 60% случаев отношение С/Са находится в пределах 1–2, т.е., это, по сути дела, химические образования (рис. 3.1). Для сеточек "кружева" диапазон отношений повышается до 5 и, что принципиально важно, более чем в 10% случаев оно составляет 8–10. Другими словами, "кружево" – это минерализованный гликокаликс.

Подобная ситуация в общих чертах устанавливается и на конкретных примерах (рис. 4). В точках анализа кальцита вмещающей массы (рис. 4, *a*, спектр 1, 5, 6; 4, δ , спектр 5), отношение С/Са составляет от менее 1.6 до 2.7, т.е. это чистый кальцит. В точках "кружева" это отношение повышается до 3–6 (рис. 4, *a*, спектры 2, 3, 4) и даже до 9– 10 (рис. 4, δ , спектры 1, 2), другими словами, эта разновидность явно и аномально обогащена углеродом, т.е., тут присутствуют реликты первичного органического вещества.

О том же свидетельствует наличие именно в сетках "кружева" алюминия, кремния и других элементов, которые всегда фиксируются на гликокаликсе и создают определенный каркас, морфологию этих образований: в небольших количествах здесь определены марганец (2.9–9.7 вес. %); железо (1.5–8.5 вес. %); теллур (3.9–5.4 вес. %); алюминий (0.3–2.3 вес. %); кремний (1.8 вес. %); незначительные количества хлора (0.2–0.4 вес. %).

Возможно, в основе такого дифференцированного распределения соотношения элементов лежит происхождение дискретных оболочек организма: "кружевная масса" — реликты минерализованного гликокаликса — имеет наиболее высокое содержание углерода и низкое — кальция, в то время как в игольчатой оболочке, сформированной в процессе жизнедеятельности тубифита, это соотношение меньше, но все же значительно. "Панцирь", на образование которого бактериальные сообщества влияют опосредованно, через создание в процессе жизнедеятельности определенной геохимической среды, имеет это соотношение еще меньше (см. рис. 3). Таким образом,

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020



Dee peoplification D arrive

Рис. 4. Результаты точечного химического анализа методом РСМА гликокаликса (*a*, спектры 2, 3, 4; *б*, спектры 1, 2, 3) и кристаллов кальцита вне трубочек (*a*, спектры 1, 6; *б*, спектр 5).

намечается некоторая тенденция уменьшения С/Са по мере снижения влияния биогенного фактора в происхождении кристаллической массы оболочек.

Следует повторить, что важны не абсолютные значения углерода и кальция, а именно повышение содержания углерода, выраженное в этом соотношении в тех участках, где обитали организмы.

Дополнительно следует отметить, что следы бактериальной жизнедеятельности проявляются в породе весьма часто, но по-разному. Так, на поверхностях крупных инкрустирующих и крустифицирующих кристаллов довольно часто встречаются налеты из тончайших прямолинейных кристалликов толщиной в десятые доли и длиной не более 1.5 мкм, распределенных чаще хаотично, иногда в виде "звездочек". Кроме того, непосредственно у трубочек на поверхности мелкозернистой кристаллической массы наблюдаются обособленные овальные реликты биопленок размером не более 20-25 мкм с поверхностью, напоминающей морщинистую кожу (рис. 1, u, κ).

Таким образом, предположение Маслова об эпифитном характере организмов принципиально сохраняет свое значение. Другое дело, что колонизировали этот организм — трубочку — бактерии, следы жизнедеятельности которых сохранились в виде реликтов минерализованного гликокаликса и биопленок. Иначе говоря, широкий пояс ультрамикрозернистого кальцита, который и создает тубифит, — это не остаток самого организма, а биогенно обусловленное осаждение карбоната кальция.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Геккер Р.Ф. Рифовые образования и вопросы палеоэкологии // Ископаемые рифы и методики их изучения. Свердловск: РИСО УФ АН СССР, 1968. С. 18–26.

Кузнецов В.Г. Специфика литогенеза разнофациальных карбонатных отложений в свете учения Л.В. Пустовалова об этапности осадочного породообразования // Проблемы экзогенного и метаморфогенного породо- и рудообразования. М.: Наука, 1985. С. 60–72.

Маслов В.П. Ископаемые известковые водоросли СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 304 с. (Тр. ИГН АН СССР. Вып. 160).

Раузер-Черноусова Д.М., Липина О.А. Фации верхнекаменноугольных и артинских отложений Стерлитамакско-Ишимбаевского Приуралья (на основе изучения фузулинид). Фораминиферы верхнего девона Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 135 с. (Тр. ИГН АН СССР. Вып. 119. Сер. геол. № 43.)

Flügel E. Microfacies of Carbonate Rocks Analysis, Interpretation and Application. Berlin: Springer, 2004. 976 p.

Immenhauser A., Schoene B.R., Hoffman R., Niedermayr A. Mollusk and brachiopod skeletal hard parts: Intricate archives of their marine environment // Sedimentology. 2016. V. 63. P. 1–59.

Lowenstam H.A. Minerals, formed by organisms // Science. 1981. V. 211. P. 1126–1131.

Riding R., Guo L. Affinity of Tubiphytes // Palaeontology. 1992. V. 35. Pt 1. P. 37–49.

Sandberg P.A. An oscilating trend in Phanerozoic nonskeletal carbonate mineralogy // Nature. 1983. V. 305. P. 19–22. Sumner D.Y., Grotzinger J.P. Late Archean aragonite precipitation: Petrography, facies associations, and environmental significance // Carbonate Sedimentation and Diagenesis in the Evolving Precambrian World. SEPM. 2000. Spec. Publ. 1967. P. 123–144. *Vieira L.C., Nedelec A., Fabre S. et al.* Aragonite cristal fans in Neoprorosoic cap carbonates: a case study from Brazil and implications for the post-snowball Earth coastal invironment // J. Sedimentary Res. 2015. V. 85. № 3–4. P. 285–300.

Webb G.E. Biologically induced carbonate precipitation in reefs through time // The History and Sedimentology of Ancient Reef Systems / Ed. G.D. Stanley. N.Y.: Kluwer, 2001. P. 159–203.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1. Поперечные (1а) и продольные (1б) сечения трубочек тубифитов со светлой оболочкой в образце.

Фиг. 2a, 2б. Концентрически слоистое строение тубифитов в петрографических шлифах: кольцевая щель, отделяющая часть пелитоморфной массы у осевого канала трубочки (а); темная пелитоморфная стенка (б); более светлая тонкослоистая оболочка, обволакивающая один или несколько форменных элементов известняка (в), крустификационная каемка (г).

Фиг. 3. Общий вид плавно изогнутой трубочки тубифита. Разветвление тела трубочки тубифита, веточки одинакового диаметра (а); зияющие отверстия на сплошной внешней стенке тубифита (б). Масштабная линейка 1 мм.

Фиг. 4. Трубочка тубифита, "скрученная" в тугую спираль. Масштабная линейка 200 мкм.

Фиг. 5. Сегменты тела тубифита, образованные за счет сужения диаметра трубки. Масштабная линейка 200 мкм.

Фиг. 6а, 6б. Тонкие полые ответвления от основного тела трубочки тубифита (а), зияющее отверстие присоединения тонкой веточки (б). Масштабные линейки: 6а – 200 мкм, 6б – 100 мкм.

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1а, 16. Тонкая пористая внутренняя стенка тубифита, сложенная игольчатыми кристалликами. Масштабные линейки: 1а – 100 мкм, 16 – 10 мкм.

Фиг. 2a, 26. Структура полых боковых ответвлений тубифита, идентичная структуре внутренней стенки основного тела. Масштабная линейка 10 мкм.

Фиг. 3. Кристаллики "панциря", создающие внешнюю концентрическую оболочку трубочки, ориентированные параллельно осевому каналу. Масштабная линейка 20 мкм.

Фиг. 4. Крупные кристаллы, инкрустирующие внутренние стенки осевого канала тубифита (а), кристаллы сглаженной формы, росту которых препятствует биопленка (б). Масштабная линейка 10 мкм.

Фиг. 5а–5г. Концентрически слоистое строение трубочки тубифита: внешняя оболочка – "панцирь" (а); цилиндрическая щель (б); слой плотно упакованных кристаллов – пелитоморфная оболочка (в). Масштабные линейки: 5а, 5в – 50 мкм, 5б – 200 мкм, 5г – 20 мкм.

Ultramicrostructure of Tubiphytes Walls

V. G. Kuznetsov, E. A. Zhegallo, L. M. Zhuravleva, L. V. Zaytseva

An ultramicroscopic study of tubifites—tubular formations composed of pelitomorphic calcite from the Lower Permian reef of Tra-Tau Priuralye—was carried out. A multilayer structure of the walls is established. Internal—a very thin layer of acicular calcite crystals, having often aragonite image, the next—relatively thick is represented by a dense pelitomorphic mass, which is often crustified with the crystals of calcite. There are traces of mineralized biofilms between the first and second layers, which are lacy secretions of mineralized glycocalyx. It is assumed the inner layer is the body wall, and pelitomorphic one is the result of biochemogenic carbonate precipitation as a consequence of ability to live of epiphytic bacteria which colonized the walls of the original organism. Relatively high ratio of C/Ca is noticed in the the glycocalyx ghost, it consequent decrease from the acicular wall, then to the pelitomorphic mass, and finally to purely chemogenic formations of crystal crustification margins. These factor are indirectly attest such mechanism of tubifites formation.

Keywords: multilayer wall structure, glycocalyx, bacterial induced precipitation of calcium carbonate