_

_

Номер 4, 2021

J......

Первая находка колониальных радиолярий в юрских отложениях (арктическая зона Сибири) В. С. Вишневская, Э. О. Амон, Ю. А. Гатовский, Е. А. Жегалло	3
Новый род Balkhanomeandra (Scleractinia) из нижнего мела Туркменистана и Азербайджана И. Ю. Бугрова	10
Первые находки двустворчатых моллюсков рода Unionites Wissmann в бореальной перми Северо-Востока России	
А. С. Бяков, Р. В. Кутыгин	18
Новые виды Chama (Bivalvia) из среднего эоцена Южной Украины	
А. А. Березовский	24
Находки позднедевонских лингулоидей рода Paterula Barrande (семейство Paterulidae Cooper) в Волго-Уральском и Тимано-Печорском регионах	
Т. Н. Смирнова, Е. А. Жегалло	30
Новые данные о меловых ручейниках семейства Vitimotauliidae (Insecta: Trichoptera) из Бурятии (местонахождение Хасурты)	
И. Д. Сукачева, Д. С. Аристов	35
Новые стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Protozygoptera) из верхнепермских отложений Вологодской области	
А.С.Фелькер	41
Новый род трибы Cossonini (Coleoptera: Curculionidae) из балтийского янтаря (Польша)	
А. А. Легалов, Я. Куприянович, Е. Э. Перковский	50
Новый род слоновых химер (Holocephali: Callorhinchidae) из поздней юры Центральной России	
Е. В. Попов, К. М. Шаповалов	55
Сребробрюшки (Acanthuriformes, Leiognathidae) из раннего миоцена Карпатского бассейна	
А. Н. Ковальчук, Э. Швидницка, К. Стефаняк	66
Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 5. Род Thoosuchus Efremov, 1940	
И. В. Новиков	74
Новые таксоны птиц (Aves: Galliformes, Gruiformes) из нижнего эоцена Монголии	
Н. В. Зеленков	84
Бактериальные остатки в нижнепротерозойских красноцветных кварцитах	
М. М. Астафьева, С. Б. Фелицын, Н. А. Алфимова	94
Грибы уникальной сохранности в венде (эдиакарии) Якутии	
П. Н. Колосов	103
Новый метод цифрового отбеливания изображений макрофоссилий	
Д. Н. Киселев	111
* * *	
Maža $\mathbf{P}_{\text{Hadden}}$ (1022, 2020)	117
маия владимировна Ошуркова (1932—2020)	11/

-

_

No. 4, 2021

The First Discovery of Colonial Radiolarians in the Jurassic Sediments (Arctic Zone of Siberia) V. S. Vishnevskaya, E. O. Amon, Yu. A. Gatovsky, E. A. Zhegallo	3
New Genus <i>Balkhanomeandra</i> (Scleractinia) from the Lower Cretaceous of Turkmenistan and Azerbaijan	
I. Yu. Bugrova	10
The First Finds of Representatives of the Genus <i>Unionites</i> in the Boreal Upper Permian of Northeast Russia	
A. S. Biakov, R. V. Kutygin	18
New Species of Chama (Bivalvia) from the Middle Eocene of South Ukraine	
A. A. Berezovsky	24
The Finds of the Upper Devonian Linguloidea Genus <i>Paterula</i> Barrande (Family Paterulidae Cooper) in Volga-Urals and Timan-Pechora Regions	
T. N. Smirnova, E. A. Zhegallo	30
The New Data on the Cretaceous Caddisflies Family Vitimotauliidae (Insecta, Trichoptera) from Buryatia (Khasurty Locality)	
I. D. Sukatsheva, D. S. Aristov	35
New Damselflies of the Family Kennedyidae (Odonata: Protozygoptera) from the Upper Permian Deposits of the Vologda Region	
A. S. Felker	41
A New Genus of the Tribe Cossonini (Coleoptera: Curculionidae) in Baltic Amber (Poland)	
A. A. Legalov, J. Kupryjanowicz, E. E. Perkovsky	50
A New Genus of Elephant Fish (Holocephali: Callorhinchidae) from the Late Jurassic of Central Russia	
E. V. Popov, K. M. Shapovalov	55
Early Miocene Ponyfishes (Acanthuriformes, Leiognathidae) of the Carpathian Basin	
O. Kovalchuk, E. Świdnicka, K. Stefaniak	66
New Data on Trematosauroid Labyrinthodonts of Eastern Europe: 5. Genus <i>Thoosuchus</i> Efremov, 1940	
I. V. Novikov	74
New Bird Taxa (Aves: Galliformes, Gruiformes) from the Early Eocene of Mongolia	
N. V. Zelenkov	84
Bacterial Remains in the Lower Proterozoic Red-Colored Quartzites	
M. M. Astafieva, S. B. Felitsyn, N. A. Alfimova	94
Uniquely Preserved Fungi in the Vendian (Ediacaran) of Yakutia	
P. N. Kolosov	103
The New Method of Digital Whitening of Macrofossil Images	
D. N. Kiselev	111
* * *	
Maya Vladimirivna Oshurkova (1932–2020)	117

УДК 563.141

ПЕРВАЯ НАХОДКА КОЛОНИАЛЬНЫХ РАДИОЛЯРИЙ В ЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ (АРКТИЧЕСКАЯ ЗОНА СИБИРИ)

© 2021 г. В. С. Вишневская^{*a*, *b*, *, Э. О. Амон^{*b*}, Ю. А. Гатовский^{*c*}, Е. А. Жегалло^{*b*}}

аГеологический институт РАН, Москва, Россия

^bПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия ^cМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

*e-mail: valentina.vishnaa@mail.ru Поступила в редакцию 08.12.2020 г. После доработки 11.12.2020 г. Принята к публикации 22.12.2020 г.

Приведены новые данные о первой находке представителя колониальных радиолярий рода Siphonosphaera. Она происходит из верхнеюрских (нижний подъярус волжского яруса = нижний титон) отложений баженовского горизонта на полуострове Ямал в арктической периферии Западной Сибири. Показано важное значение этой находки для познания геологической истории колониальных радиолярий. Описан новый вид Siphonosphaera yamalica Vishnevskaya et Amon, sp. nov.

Ключевые слова: колониальные радиолярии, Siphonosphaera, поздняя юра, баженовский горизонт, полуостров Ямал

DOI: 10.31857/S0031031X21040152

Микроскопические одноклеточные радиолярии, геологическая история которых началась в кембрии и не прерывалась до современности, в своем подавляющем большинстве вели и ведут планктонный одиночный образ жизни в пелагиали океанов и морей. Среди них выделяется сравнительно небольшая группа родов и видов, приобретших способность к коллективному сосуществованию в виде колоний (отряд Collodaria Haeckel, 1881). Ныне живущие колониальные радиолярии-коллодарии, их биология, экология и биогеография являются объектом исследований морских биологов на протяжении более полутора столетий, и к настояшему времени сравнительно хорошо изучены, что отражено в представительной литературе (Стрелков, Решетняк, 1971; Апderson, 1983; Swanberg, 1983; Takahashi, 1991; Anderson et al., 2002; Boltovskoy et al., 2010, 2017 и др.). Однако об ископаемых их формах с возрастом древнее, чем голоцен, известно очень немного, в силу редкости находок, а палеонтология колониальных радиолярий изучена явно недостаточно и изобилует многими пробелами. По этой причине любые новые сведения о колониальных формах радиолярий, найденных в ископаемом состоянии, представляют собой значительный интерес. В настоящем сообщении излагаются первые данные о нашей находке колониальной радиолярии рода Siphonosphaera в верхнеюрских отложениях из низов баженовского горизонта п-ова Ямал на

северо-западной арктической периферии Западной Сибири (рис. 1).

В составе мезозойских отложений осалочного чехла Западной Сибири и прилегающих к ней арктических территорий выделяется литостратиграфический баженовский горизонт, занимающий позицию на границе юры и мела (титонберриас). Породы горизонта формировались в морском бореальном бассейне в период максимального развития позднеюрской трансгрессии, являясь в значительной степени пролуктом биогенной седиментации (Брадучан и др., 1986; Захаров, 2006 и др.). Остатки радиолярий в породах баженовской свиты были установлены уже довольно давно, начиная с изысканий Р.Х. Липман 1948-1959 гг., их стратиграфическое значение подтверждено исследованиями последних лет (Вишневская, 2013; Панченко и др., 2015). Биостратиграфические аспекты распространения радиолярий в баженовском горизонте и составы их ископаемых комплексов проанализированы нами ранее (Вишневская и др., 2018, 2020a; Vishnevskava et al., 2019).

В результате химического препарирования с помощью уксусной и фтористоводородной кислот, с последующим исследованием в СЭМ, был впервые обнаружен новый комплекс позднеюрских (ранневолжских = раннетитонских) радиолярий, который позволил уточнить возраст низов битуминозной карбонатно-кремнистой толщи на



Рис. 1. Местоположение находки колониальных радиолярий рода Siphonosphaera на схематической географической карте.

Ямале (Вишневская, Гатовский, 2020; Вишневская и др., 2020б). На Ямальской площади по керновому материалу Южно-Тамбейской скважины в толще переслаивания битуминозных кремнистых и карбонатных пород в интервале глубин 3352.4—3353.73 м установлены радиолярии: Acanthocircus meyerhofforum Hull, 1997, Orbiculiforma cf. teres Hull, 1997, Saitoum macilentum Dumitrica et Zugel, 2003, Parvicingula blowi Pessagno, 1977 и многие другие, имеющие распространение преимущественно в титонских отложениях Калифорнии, Германии, северо-востока России, Аргентины, Антарктиды (Вишневская, Гатовский, 2020; Вишневская и др., 2020б).

Именно в этом комплексе радиолярий найдена сферическая форма, идентифицированная нами в качестве представителя колониальных радиолярий Collodaria Haeckel, 1881. Эта форма относится к роду Siphonosphaera Müller, 1858 из семейства Collosphaeridae Müller, 1858, и является новым видом S. yamalica Vishnevskaya et Amon, sp. nov. (табл. I, фиг. 1, 1a, см. вклейку).

Данная находка является пионерной, так как впервые на территории России обнаружен представитель ископаемых колониальных ралиолярий. Она имеет немаловажное научное значение. поскольку, с одной стороны, обогащает палеонтологическую историю данной группы микроорганизмов фактом существования в поздней юре, о чем не было известно ранее, и, с другой, дополняет характеристику комплекса радиолярий новым морфотипом, что, в свою очередь позволяет делать палеогеографические заключения. Следует отметить, что в этой радиоляриевой ассоциации, вместе с находкой колониальных радиолярий, в Арктической зоне Сибири впервые встречены Saturnalidae, которые ранее ни в Западной Сибири, ни в Печорском бассейне, ни в Поволжье, ни в Московском бассейне не отмечались (Вишневская, Гатовский, 2020).

Прежле чем лать палеонтологическое описание найденной нами формы Siphonosphaera, заметим, что систематика и таксономия высших таксонов радиолярий и протист в целом в настоящее время значительно отличаются от того, как это представлялось еще 20-30 лет назад. Согласно новой современной классификации высших таксонов эукариот, основанной на молекулярной филогеномике, радиолярии относятся к супергруппе протистов SAR, где SAR образована объединением трех групп – Stramenopiles, Alveolata и Rhizaria (Adl et al., 2012; Sierra et al., 2013; Burki, 2014; Suzuki, Not, 2015). На более низком иерархическом уровне в группе Rhizaria находятся Cerсоzoa, Foraminifera и Polycystinea (="Radiolaria"). объединенные общностью происхождения из одного ствола. Polycystinea Ehrenberg, 1838 понимаются как амебоидные протисты, обладающие центральной сферической или овальной формы пористой капсулой; минеральный скелет или отсутствует, или, когда развит, сложен спикулами, либо образует раковинку сложной геометрической формы. Polycystinea состоят из трех групп: 1) Spumellaria Ehrenberg, 1875 emend. Riedel, 1967; Nassellaria Ehrenberg, 1875, emend. Haeckel, 1887 и 3) Collodaria Haeckel, 1881 (Adl et al., 2012). Группа Collodaria включает радиолярий с колониальным образом жизни, а также бесскелетные формы (Adl et al., 2012; Biard et al., 2015, 2017).

В современной систематике коллодарии принимаются в ранге отряда Collodaria Haeckel, 1881 (Takahashi, 1991; De Wever et al., 2001; Anderson et al., 2002; Протисты ..., 2011; Ishitani et al., 2012).

Первое сообщение о колониальных радиоляриях принадлежит Ф. Мейену (F. Meyen; 1834 г.), но как о новой группе простейших впервые о них в 1858 г. написал Й. Мюллер (J. Müller) (Стрелков, Решетняк, 1971). Значительный вклад в изучение колониальных форм радиолярий был внесен Х. Эренбергом (С. Ehrenberg, 1860, 1872 гг.), Э. Геккелем (Haeckel, 1887), К. Брандтом (К. Brandt, 1881–1905 гг.), В. Геккером (V. Haecker, 1906, 1908 гг.), А. Поповским (А. Popofsky, 1917, 1921 гг.) и другими (Протисты ..., 2011).

По поводу геологической истории колониальных радиолярий в авторитетных справочниках обычно сообщается, что это, в основном, современные, или современные—четвертичные организмы (Anderson, 1983; Anderson et al., 2002 и др.). О находках колониальных радиолярий в доголоценовых образованиях известно немного, и отмечены они преимущественно в кайнозойских отложениях.

Кайнозойские формы представлены видами, найденными в плейстоценовых (Holdsworth, Harker, 1975; Knoll, Johnson, 1975; Goll, 1980; Riedel, Westberg, 1983), неогеновых (миоцен, плиоцен) (Riedel, Sanfilippo, 1971; Keany, 1979; Abelmann, 1990, 1992; Lazarus, 1990, 1992; Dumitrică, 1978, 2019) и палеогеновых (олигоцен) отложениях (Sanfilippo, Riedel, 1973) Пацифики, Карибского бассейна, Южного океана, Европы.

Более древние, предположительно, позднемеловые (турон—раннесантонские), колониальные Acrosphaera hirsuta Perner были обнаружены в Богемском меловом бассейне (Perner, 1891).

Помимо этого, таксоны, условно или не определенно относимые к колониальным радиоляриям, найдены в отложениях раннего мезозоя и позднего палеозоя. К ним относятся: 1) сферические формы, обозначенные как Sphaeroids, из террейна Мино в Центральной Японии в нижнетриасовых породах (Kuwahara et al., 2010; Sano et al., 2010); 2) мелкие сферические Srakaeosphaera minuta Sashida, 1997 из среднепермских (гвадалупий) кремнистых отложений Восточного Таиланда (Sashida et al., 1997; Ito et al., 2017), ранее условно отнесенные к Copicyntra? sp. (Sashida et al., 1993); 3) Guiuva sashidai Ito et Feng, 2017 из опорного разреза лопингия (верхняя пермь) в Южном Китае (Ito et al., 2017).

Этим перечислением кайнозойских и иных форм, в общем-то, и исчерпывается немногочисленный корпус известных данных о древних колониальных радиоляриях. Таким образом, наша находка Siphonosphaera в верхнеюрских отложениях пополняет геологическую летопись колониальных радиолярий новым фактом, и отчасти перекрывает тот значительный временной гиатус, который существовал между пермью и мелом.

Помимо этого, обнаружение рода Siphonosphaera в верхнеюрских отложениях на Ямале проливает свет на палеогеографическую ситуацию в этом регионе в период завершения юры и начала мела. Некоторые особенности биологии и экологии колониальных коллодарий по экстраполяции позволяют предположить, что регион представлял собой в эту эпоху окраину океана со сравнительно тепловодными условиями обитания. Collodaria обычно встречаются в пелагиали олиготрофных вод тропических и субтропических океанов и морей, к примеру, в центральной части океанических круговоротов и, в меньшей степени, в более прибрежных районах (Swanberg, 1983: Boltovskoy et al., 2010). Такое распределение в значительной степени объясняется присутствием многочисленных симбионтов-микроводорослей в желатиновом матриксе колоний, обеспечивающих дополнительные питательные вещества, необходимые для существования и процветания колонии (Стрелков, Решетняк, 1971). Из-за наличия газов внутри матрикса колониальные коллодарии обладают высокой плавучестью, благодаря которой колонии накапливаются в самых верхних нескольких метрах водной толщи (Anderson, 1983; Caron et al., 1995). Многие исследователи склоняются к мнению, что колониальные радиолярии, в общих чертах, - это обитатели теплых, хорошо освещенных вод, например, представители Polysolenia, Siphonosphaera и Disolenia (Lombari, Boden, 1985 и др.).

Колониальные коллодарии, населяя олиготрофные воды океанов, играли и играют громадную роль в первичной продукции углерода (Хмелева, 1967). Они развили специфические приспособления, которые позволяют им выживать и процветать в олиготрофной среде, благодаря микроводорослевым эндосимбионтам. Производимая колониями органика в виде желатинового матрикса, компонентов клеток индивидов колоний, а также эндосимбионтов и паразитов (Хмелева, 1967), могла служить источником органического вещества в нафтидогенезе и генерации нефти в Западной Сибири.

Фотографирование радиолярий производилось на сканирующем электронном микроскопе VEGA2 TESCAN, Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН (ПИН). Описание проведено с использованием общепринятых морфологических терминов (Стрелков, Решетняк, 1971). В данной работе мы используем современную классификацию, предложенную для таксонов высокого ранга С. Адлем с соавт. (Adl et al., 2012, 2018) и для таксонов уровня семейств и ниже – Т. Биардом с соавт. (Biard et al., 2015). Оригинальный материал хранится в Геологическом институте РАН (ГИН) (колл. № 170).

Авторы выражают признательность А.С. Алексееву (МГУ) и М.С. Афанасьевой (ПИН РАН) за ценные советы и замечания, искреннюю благодарность рецензентам Д. Болтовскому (Ун-т Буэнос-Айреса, Аргентина) и Д.Н. Засько (ИО РАН, Россия) за критический разбор и конструктивное обсуждение статьи. Работа выполнена по гостемам ГИН РАН и ПИН РАН, а также частичной поддержке РФФИ, № 18-05-00494 и Программы Президиума РАН "Эволюция органического мира и планетарных процессов".



Рис. 2. Сравнительные величины радиолярий рода Siphonosphaera, приведены значения измерений главного диаметра в мкм (использованы данные из: Стрелков, Решетняк, 1971; Anderson, 1983; Takahashi, 1991; Van de Paverd, 1995, Dumitrică, 2019). Длина черты для каждого вида обозначает значения от минимального до максимального.

ОТРЯД COLLODARIA

CEMEЙCTBO COLLOSPHAERIDAE MÜLLER, 1858, EMEND. STRELKOV ET RESHETNJAK, 1971

Род Siphonosphaera Müller, 1858

Siphonosphaera yamalica Vishnevskaya et Amon, sp. nov.

Табл. І, фиг. 1, 1а

Название вида – по местонахождению на п-ове Ямал.

Голотип – ГИН, № 170/1-TRI-90; Россия, п-ов Ямал, Южно-Тамбейская площадь, скв. 170, глуб. 3353.73 м; верхняя юра, нижневолжский подъярус, баженовский горизонт.

Описание. Представлен единичный индивид. Правильно-сферическая маленькая раковинка, стенка которой гладкая, прободена редкими порами, которые продолжаются наружу трубчатыми канальцами с твердой стенкой. Толщина стенки не установлена, но, вероятно, раковина тонкостенная. Поры разной величины, присутствуют мелкие и более крупные, округлой и овальной (эллипсовидной) формы, все без исключения вытянуты в короткие и очень короткие цилиндрические трубочки, которые не утончаются к свободному дистальному концу, а заканчиваются слабо выраженными отворотами в виде оторочки, напоминающей кайму. Межпоровые септы в 8 раз шире, чем диаметр самой крупной поры. Поры по поверхности раковины расположены нерегулярно, их число на полусферу составляет пять-восемь. В проеме центральной поры наблюдается более мелкая сетка (три-четыре отверстия на диаметр поры).

Размеры в мкм. Диаметр раковинки – 17.0, диаметр округлой мелкой поры – 0.5–0.7, диаметр крупной поры – 1.2, длина (высота) трубочки мелкой поры – 0.2–0.3, длина (высота) трубочки крупной поры – до 1.5, толщина трубочки – 0.3–0.4. Толщина стенки точно не устновлена, но, судя по бортику, – 0.1–0.2.

Сравнение. От типового вида S. tubulosa Müller, 1855 (табл. І, фиг. 3) новый вид отличается меньшим числом трубочек и их меньшей длиной: у S. tubulosa их пять-десять, и длина составляет 1/5–1/6 диаметра раковинки. У современного S. tubulosa также намного крупнее регулярные поры, диаметр которых лежит в пределах 20– 30 мкм (Стрелков, Решетняк, 1971, с. 350–352, табл. 9, фиг. 61–66; Протисты ..., 2011, рис. 129, фиг. 3).

S. yamalica Vishnevskaya et Amon, sp. nov. из баженовского горизонта Ямала по своим морфологическим особенностям и размеру наиболее близок к современному виду S. (Merosiphonia) socialis Haeckel, 1887, объемное изображение которого (табл. I, фиг. 2) приведено по тезисам П. Ван де Павера (Van de Paverd, 1995, табл. II, фиг. 3). Раковины S. socialis являются самыми маленькими (40–50 мкм), в то время как их колонии являются самыми крупными, часто насчитывая более 100 особей, обычно заключенных в альвеоле (Haeckel, 1887).

Наш экземпляр также имеет сходство с S. martensi Brandt, 1905, у которого наблюдается похожее сочетание крупных и мелких пор с трубочками (Brandt, 1905, с. 339, табл. 9, фиг. 10–11). Однако для S. martensi характерна довольно толстостенная крупная раковина, а также имеются поры крупные и мелкие, вытянутые в слаборазвитые короткие трубочки. Диаметр сферы 90–100 мкм, диаметр пор 2–17, длина трубочек 2 мкм. Вид распространен в тропической зоне Атлантики и Пацифики (Стрелков, Решетняк, 1971, с. 356, рис. 28).

Три современные формы, описанные под названием Siphonosphaera sp., обладают признаками, которые значительно отличают их от рассматриваемой формы из баженовского горизонта. Siphonosphaera sp. sensu Strelkow et Reshetnjak, 1971 свойственны три-четыре гигантские трубки, которые к тому же не прободены вглубь раковинки (Стрелков, Решетняк, 1971, с. 358, табл. 7, фиг. 45). Siphonosphaera sp. A sensu Takahashi, 1991 обладает похожим соотношением крупных и мелких пор, однако у этой формы крупные поры не оттянуты в трубки, и их кайма представлена тонким слабо выраженным валиком (Takahashi, 1991, с. 60, табл. 4, фиг. 2). Для Siphonosphaera sp. В sensu Takahashi, 1991 характерно наличие большого числа крупных пор, при этом межпоровые септы уже, чем их поровый диаметр (Takahashi, 1991, с. 60. табл. 4. фиг. 6).

Небезынтересно, что по общему габитусу и величине скелета S. yamalica Vishnevskaya et Amon, sp. nov. располагается в самом начале интервала вариаций главного диаметра различных современных видов рода Siphonosphaera, обладая наименьшей, или близкой к ней, величиной (рис. 2).

Замечания. Несмотря на то, что материал представлен лишь единичным экземпляром, согласно статье 73 МКЗН (Международный ..., 2004), рассматриваемая форма является голотипом, что позволило выделить и описать новый таксон в ранге вида.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брадучан Ю.В., Гольберт А.В., Гурари Ф.Г. и др. Баженовский горизонт Западной Сибири (стратиграфия, палеогеография, экосистема, нефтеносность). Новосибирск: Наука, 1986. 160 с.

Вишневская В.С. Биостратиграфия и палеогеография баженовской свиты по данным радиоляриевого анализа // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Екатеринбург: ООО "ИздатНаука-Сервис", 2013. С. 34–37.

Вишневская В.С., Амон Э.О., Гатовский Ю.А. Радиоляриевая биостратиграфия баженовского горизонта (верхняя юра — нижний мел) Западной Сибири // Стратигр. Геол. корреляция. 2020а. Т. 28. № 6. С. 105–124. https://doi.org/10.31857/S0869592X20060101

Вишневская В.С., Гатовский Ю.А. Первая находка позднеюрских радиолярий на Ямале (Арктическая Сибирь) // Проблемы региональной геологии Северной Евразии. М.: МГРИ-РГГРУ, 2020. С. 17–20. Вишневская В.С., Гатовский Ю.А., Рогов М.А. Кимеридж-ранневолжская биота Ямала (Арктическая Сибирь) – относительно тепловодная или эпизод потепления? // Палеострат-2020. М.: ПИН РАН, 20206. С. 11–12.

Вишневская В.С., Овечкина М.А., Устинова М.А. Биостратиграфия и палеогеография баженовской свиты (Западная Сибирь) по радиоляриям, наннопланктону и известковым диноцистам // Современная микропалеонтология — проблемы и перспективы. М.: ПИН РАН, 2018. С. 213–217.

Захаров В.А. Условия формирования волжско-берриасской высокоуглеродистой баженовской свиты Западной Сибири по данным палеоэкологии // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2006. С. 552–568.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. четвертое. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 223 с.

Панченко И.В., Балушкина Н.С., Барабошкин Е.Ю. и др. Комплексы палеобиоты в абалакско-баженовских отложениях центральной части Западной Сибири // Нефтегазовая геол. Теория и практика. 2015. Т. 10. № 2. С. 1–29. http://www.ngtp.ru/rub/2/24_2015.pdf.

Протисты. Часть 3. Руководство по зоологии. СПб.: Т-во научн. изданий КМП, 2011. 474 с.

Стрелков А.А., Решетняк В.В. Колониальные радиолярии Spumellaria Мирового океана // Исследования фауны морей. 1971. № 9(17). С. 295–373.

Хмелева Н.Н. Роль радиолярий при оценке первичной продукции в Красном море и Аденском заливе // Докл. АН СССР. 1967. Т. 172. № 6. С. 1430–1433.

Abelmann A. Oligocene to Middle Miocene radiolarian stratigraphy of southern high latitudes from Leg 113, Sites 689 and 690, Maud Rise // Proc. Ocean Drilling Progr., Sci. Results. 1990. V. 113. P. 676–708.

Abelmann A. Early to Middle Miocene radiolarian stratigraphy of the Kerguelen Plateau, Leg 120 // Proc. Ocean Drilling Progr., Sci. Results. 1992. V. 120. P. 757–784.

Adl S.M., Bass D., Lane C.E. et al. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes // J. Eukaryotic Microbiol. 2018. V. 66. P. 4–119.

Adl S.M., Simpson A.G., Lane C.E. et al. The revised classification of eukaryotes // J. Eukaryotic Microbiol. 2012. V. 59. № 5. P. 429–493.

https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x

Anderson O.R. Radiolaria. N.Y.: Springer, 1983. 355 p.

Anderson O.R., Nigrini C., Boltovskoy D. et al. Class Polycystina // The Second Illustrated Guide to the Protozoa. Lawrence, KS: Soc. Protozool., 2002. P. 994–1022.

Biard T., Bigeard E., Audic S. et al. Biogeography and diversity of Collodaria (Radiolaria) in the global ocean // Intern. Soc. for Microbial Ecology. 2017. V. 11. P. 1331–1344. www.nature.com/ismej

Biard T., Pillet L., Decelle J. et al. Towards an integrative morpho-molecular classification of the Collodaria (Polycystinea, Radiolaria) // Protist. 2015. V. 166. P. 374–388. http://www.elsevier.de/protis

Boltovskoy D., Anderson O.R., Correa N.M. Radiolaria and Phaeodaria // Handbook of the Protists. Cham (Switzerland): Springer, 2017. P. 731–763.

Boltovskoy D., Kling S.A., Takahashi K., Bjørklund K. World Atlas of Distribution of Recent Polycystina (Radiolaria) //

Palaeontol. Electron. 2010. V. 13. Iss. 3, 18A. 230 p. http://palaeo-electronica.org/2010_3/215/index.html

Brandt K. Beitrage zur Kenntnis der Colliden // Archiv für Protistenkunde. 1905. Bd 4. S. 245–271.

Burki F. The eukaryotic tree of life from a global phylogenomic perspective // Cold Spring Harb. Perspect. Biol. 2014. V. 6. P. 1–17.

https://doi.org/10.1101/cshperspect.a016147

Caron D.A., Michaels A.F., Swanberg N.R., Howse F.A. Primary productivity by symbiont-bearing planktonic sarcodines (Acantharia, Radiolaria, Foraminifera) in surface waters near Bermuda // J. Plankton Res. 1995. V. 17. P. 103–129.

De Wever P., Dumitrică P., Caulet J. et al. Radiolarians in the Sedimentary Record. Amsterdam: Gordon and Breach, 2001. 553 p.

Dumitrică P. Badenian Radiolaria from Central Paratethys // Chronostratigraphie und Neostratotypen. Miozän der Zentralen Paratethys. Bd 6, Miozän M4 Badenien. Bratislava: VEDA, 1978. P. 231–261.

Dumitrică P. On the status of the collosphaerid radiolarian species Siphonosphaera brachysiphonia Dumitrică, 1978 and Siphonosphaera arkys Su, 1982 // Acta Palaeontol. Rom. 2019. V. 15. \mathbb{N} 1. P. 35–38.

Goll R.M. Pliocene–Pleistocene radiolarians from the East Pacific rise and the Galapagos spreading center // Init. Rep. Deep Sea Drilling Project. 1980. V. 54. P. 425–453.

Haeckel E. Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger during the years 1873–1876 // Zoology. 1887. V. 18. P. 1–1803.

Holdsworth B.K., Harker B.M. Possible indicators of degree of radiolaria dissolution in calcareous sediments of the Ontong–Java Plateau // Init. Rep. Deep Sea Drilling Project. 1975. V. 30. P. 489–497.

Ishitani Y., Ujiié Y., de Vargas C. et al. Phylogenetic relationships and evolutionary patterns of the order Collodaria (Radiolaria) // PLoS ONE. 2012. V. 7(5): e35775.

https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035775

Ito T., Zhang L., Zhang M.-H. Guiuva sashidai n. gen. n. sp., a probable colonial Radiolaria from the Lopingian (Upper Permian) in South China // Palaeoworld. 2017. V. 26. P. 631–637.

https://doi.org/10.1016/j.palwor.2017.04.001

Keany J. Early Pliocene radiolarian taxonomy and biostratigraphy in the Antarctic region // Micropaleontol. 1979. V. 25. № 1. P. 50–74.

Knoll A.H., Johnson D.A. Late Pleistocene evolution of the collosphaerid radiolarian Buccinosphaera invaginata Hae-ckel // Micropaleontol. 1975. V. 21. P. 60–68.

Kuwahara K., Sano H., Ezaki Y., Yao A. Discovery of Triassic siliceous rocks within a large Permian oceanic-rock mass in the Mt. Funabuseyama area, western Mino terrane, and geologic implication // J. Geol. Soc. Japan. 2010. V. 116. № 3. P. 159–173.

Lazarus D. Middle Miocene to recent radiolarians from the Weddell sea, Antarctica, ODP LEG 113 // Proc. Ocean Drilling Progr., Sci. Results. 1990. V. 113. P. 709–727.

Lazarus D. Antarctic Neogene radiolarians from the Kerguelen Plateau, Legs 119 and 120 // Proc. Ocean Drilling Progr., Sci. Results. 1992. V. 120. P. 785–809.

Lombari G., Boden G. Modern radiolarian global distributions // Cushman Found. Foram. Res. 1985. Spec. Publ. 16A. P. 1–125.

Perner J. O radiolariích z čzeského útvaru křídového // Věstn. Královské České Spolecnosti Nauk. Třida math.přirodovědecká. Ročnik 1891. Praha, 1891. S. 255–269.

Riedel W.R., Sanfilippo A. Cenozoic Radiolaria from the western tropical Pacific, Leg 7 // Init. Rep. Deep Sea Drilling Project. 1971. V. 7. P. 1529–1672.

Riedel W., Westberg M.J. Neogene radiolarians from the eastern tropical Pacific and Caribbean, Deep Sea Drilling Project Leg 68 // Init. Rep. Deep Sea Drilling Project. 1983. V. 68. P. 289–300.

Sanfilippo A., Riedel W.R. Cenozoic Radiolaria (exclusive of theoperids, artostrobiids and amphipyndacids) from the Gulf of Mexico, Deep Sea Drilling Project Leg 10 // Init. Rep. Deep Sea Drilling Project. 1973. V. 10. P. 475–611.

Sano H., Kuwahara K., Yao A., Agematsu S. Panthalassan seamount-associated Permian–Triassic boundary siliceous rocks, Mino terrane, central Japan // Paleontol. Res. 2010. V. 14. № 4. P. 293–314.

Sashida K., Adachi S., Igo H. et al. Small Radiolaria from Permian bedded chert in Thailand // INTERRAD VII. Abstracts. Osaka, 1994. P. 106.

Sashida K., Adachi S., Igo H. et al. Middle to Upper Permian and Middle Triassic radiolarians from Eastern Thailand // Sci. Reports Inst. Geosci. Univ. Tsukuba. Sect. B. 1997. V. 18. P. 1–17.

Sierra R., Matz M.V., Aglyamova G. et al. Deep relationships of Rhizaria revealed by phylogenomics: A farewell to Haeckel's Radiolaria // Mol. Phylog. Evol. 2013. V. 67. P. 53–59.

https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.12.011

Suzuki N., Not F. Biology and ecology of Radiolaria // Marine Protists. Springer Japan, 2015. P. 179–222.

https://doi.org/10.1007/978-4-431-55130-0

Swanberg N.R. The trophic role of colonial Radiolaria in oligotrophic oceanic environments // Limnol. Oceanogr. 1983. V. 28. № 4. P. 655–666.

Van de Paverd P. J. Recent Polycystine Radiolaria from the Snellius-II Expedition. Ph.D. thesis. Center for Marine Earth Science (the Netherlands) and Paleontological Museum in Oslo (Norway), 1995. 351 p.

Vishnevskaya V.S., Ovechkina M.N., Ustinova M.A. Biostratigraphy and paleogeography of the Bazhenovo Formation (Upper Jurassic and Lower Cretaceous) based on radiolarians, nannoplankton and calcareous dinocysts // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 9. P. 916–921.

https://doi.org/10.1134/s003103011909017x

Объяснение к таблице І

Фиг. 1–3 – представители рода Siphonosphaera: 1, 1a – S. yamalica Vishnevskaya et Amon, sp. nov. в матриксе кремнистой породы, голотип ГИН, № 170/1-TRI-90; п-ов Ямал, Южно-Тамбейская площадь, скв. 170, глуб. 3353.73 м; верхняя юра, нижневолжский подъярус; 2 – S. (Merosiphonia) socialis Haeckel, 1887, из современных осадков (по: Van de Paverd, 1995, табл. 11, фиг. 3); 3 – S. tubulosa Müller, 1855, из современных осадков (по: Протисты ..., 2011, рис. 129, фиг. 3). Длина масштабной линейки: фиг. 1, 1a – 5 мкм, фиг. 2 – 10 мкм, фиг. 3 – 15 мкм.

The First Discovery of Colonial Radiolarians in the Jurassic Sediments (Arctic Zone of Siberia)

V. S. Vishnevskaya^{1, 2}, E. O. Amon², Yu. A. Gatovsky³, E. A. Zhegallo²

¹Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia ²Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia ³Moscow State University, Moscow, Russia

New data on the first finding of colonial radiolarian genus *Siphonospaera* are provided. It was found in the Upper Jurassic (lower Volgian = lower Tithonian) deposits of the Bazhenovo horizon on Yamal Peninsula in Arctic periphery of Western Siberia. The importance of this find for understanding the geological history of the colonial radiolarians is shown. New species *Siphonosphaera yamalica* Vishnevskaya et Amon, is described.

Keywords: colonial radiolarians, Siphonosphaera, late Jurassic, Bazhenovo horizon, Yamal Peninsula

УДК 563.66:551.763.1(575:479.2)

НОВЫЙ РОД BALKHANOMEANDRA (SCLERACTINIA) ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА ТУРКМЕНИСТАНА И АЗЕРБАЙДЖАНА

© 2021 г. И. Ю. Бугрова*

Санкт-Петербургский государственный университет, Институт наук о Земле, Санкт-Петербург, Россия *e-mail: i.bugrova@spbu.ru

Поступила в редакцию 21.11.2019 г. После доработки 12.12.2019 г. Принята к публикации 14.02.2020 г.

В составе семейства Latomeandridae Alloiteau, 1952, emend. Roniewicz, 1976 установлен новый род склерактиний из нижнемеловых отложений Западного Туркменистана и Азербайджана. Представители данного рода ранее были изучены автором и Е.И. Кузьмичевой и относились к родам Meandrophyllia d'Orbigny, Microphyllia d'Orbigny и Fungiastraea Alloiteau. Более детальное изучение микроструктуры и изменчивости этих кораллов из коллекции автора позволило пересмотреть их систематическое положение и выделить новый род латомеандрид Balkhanomeandra gen. nov. с типовым видом В. roniewiczae sp. nov.

Ключевые слова: Scleractinia, Latomeandridae, таксономия, нижний мел, Западный Туркменистан, Азербайджан

DOI: 10.31857/S0031031X21040048

введение

Шестилучевые кораллы отряда Scleractinia относятся к основным рифостроителям раннемеловой эпохи, широко распространенным в Тетической области. Представители подотряда Microsolenina Morycowa et Roniewicz, 1995 составляют одну из наиболее значительных по численности групп породообразующих склерактиний в рифогенных отложениях нижнего мела горных областей Закаспия, Кавказа и Крыма. Очень многочисленными по количеству остатков в этих регионах являются микросоленины родов Microsolena Lamoroux, 1821, Dimorpharea Fromentel, 1861, Meandrarea Etallon, 1858, принадлежащие семейству Microsolenidae Koby, 1890, а также родов Latiastraea Beauvais, 1964, Microphyllia d'Orbigny, 1849, Fungiastraea Alloiteau, 1952, Dimorphastraea Fromentel, 1857 из семейства Latomeandridae Alloiteau, 1952, emend. Roniewicz, 1976 (Бендукидзе, 1961; Сихарулидзе, 1985; Бугрова и др., 1985, 1987; Кузьмичева, 1987, 1988, 2002; Видгоvа, 1990; Бугрова, 1995, 1997, 1999, 2005, 2009). Как правило, они представлены широко распространенными видами.

В комплексах рифостроящих склерактиний нижнего мела Западного Туркменистана и азербайджанской части Малого Кавказа автором выявлен новый род микросоленин, который также относится к основным породообразователям. Представители этого рода ранее были описаны И.Ю. Бугровой и Е.И. Кузьмичевой, но были отнесены либо к другим родам и семействам – Меandrophyllia d'Orbigny, 1849 семейства Haplaraeidae Vaughan et Wells, 1943 (Бугрова и др., 1987), Fungiastraea семейства Thamnasteriidae Vaughan et Wells, 1943 (Кузьмичева, 1987), либо к другому роду (Microphyllia d'Orbigny, 1849) того же семейства Latomeandridae Alloiteau, 1952 (Бугрова, 1999). По результатам более детального изучения микроструктуры и изменчивости этих кораллов из обширной коллекции автора пересмотрено их систематическое положение. В составе семейства Latomeandridae они выделены в новый род Balkhanomeandra с типовым видом B. roniewiczae sp. nov. Главными отличиями нового рода от гомеоморф являются: 1) цериоидно-меандроидное строение полипняков с отчетливым преобладанием цериоидных или меандроидных форм; 2) полное или почти полное слияние периферических краев септ (т.е., конфлюэнтные, реже субконфлюэнтные септы); 3) присутствие ложбинных септ; 4) наличие пеннул и их форма, типичная для семейства Latomeandridae; 5) неполная синаптикулотекальная стенка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученные остатки склерактиний рода Balkhanomeandra gen. nov. происходят из нескольких местонахождений в Закаспии и на Малом Кавказе (рис. 1). Наиболее представительная кол-



Рис. 1. Схема местонахождений кораллов нового рода Balkhanomeandra на территории Туркменистана и Азербайджана. Обозначения: 1 – хр. Большой Балхан, ущелье Ташлы-Дере; 2 – хр. Большой Балхан, гряда Шахлибурун; 3 – Огланлинская гряда; 4 – горы Туаркыр, возвышенность Кельдже; 5 – хр. Малый Балхан; 6 – бассейн р. Базарчай, с. Аликулиушагы.

лекция (более 40 экз.) собрана автором в 1979– 1991 гг. в Закаспии (Западный Туркменистан). В изученных местонахождениях кораллы приурочены к отложениям двух формационных комплексов: карбонатного неокомского и нижней части терригенного среднемелового (Прозоровский, 1991). Кораллы изучены в разрезах южной части хр. Большой Балхан (нижний готерив), в западной части хр. Малый Балхан (верхи баррема), на возвышенности Кельдже в южной части Туаркыра (баррем) и в разрезах Огланлинской гряды (верхняя часть баррема). Материал хранится в Палеонтолого-стратиграфическом музее Санкт-Петербургского государственного ун-та (ПСМ СПбГУ, колл. №№ 347, 361, 367, 372).

Имеется также два экземпляра из коллекции М.Б. Преображенского, собранные из зейвинской свиты в азербайджанской части Малого Кавказа в бассейне р. Базарчай (баррем) (ПСМ СПбГУ, колл. № 272).

Все изученные кораллы представлены массивными уплощенными полипняками, как небольших, так и крупных размеров (до 60 см диаметром и 25 см в высоту). Степень сохранности материала различна — от хорошей (с фрагментами сохранившейся микроструктуры) до удовлетворительной (частичная перекристаллизация колонии). В коллекцию не включались колонии неудовлетворительной сохранности (т.е., сохранившие внешние признаки, но с полностью разрушенными перекристаллизацией внутренними элементами).

Кораллы изучались с применением традиционных методов полевых геологических, палеонтологических и палеоэкологических исследований с детальным описанием вмещающих пород, характера расположения в них органических остатков и их состава, типа сохранности остатков, с полевым описанием самих коралловых поселений, замером кораллов, отбором целых экземпляров или их фрагментов (при нахождении крупных полипняков). Последующее изучение в камеральных условиях включало в себя: детальное рассмотрение и описание под бинокулярным микроскопом внешней морфологии кораллов, изготовление поперечных и продольных шлифов (всего изготовлено 82 шлифа) и изучение их под оптическим бинокулярным и поляризационным микроскопом для дальнейшего выявления деталей внутреннего строения склерактиний (микроморфологический и микроструктурный анализ) и определения их систематической принадлежности. При изучении кораллов применялись оптический микроскоп МБС-10 и поляризационный Leitz Laborlux 12 POL. Фотографирование шлифов производилось в Ресурсном центре СПбГУ "Рентгенодифракционные методы исследования" с помощью микроскопа Leica DM4500 Р с микропозиционным столиком.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ КОРАЛЛОВ РОДА BALKHANOMEANDRA

В Закаспии кораллы рода Balkhanomeandra встречаются в следующих отложениях карбонатной неокомской формации.

Аликперская рифогенная система. Эта система входит в состав ахалтекинской серии (нижний готерив) хр. Большой Балхан и представляет собой закономерное сочетание разнофациальных рифовых отложений суммарной мощностью 5–20 м (Преображенский, 1987, 1995; Preobrazhensky, 1990). Ранее отложения Аликперской системы описывали в составе арланской свиты, относимой к берриасу–валанжину (Прозоровский, 1970;

Решения, 1977; Бугрова и др., 1985, 1987; Виgrova, 1990; Преображенский, 1995). В разрезе этой системы в южной части Большого Балхана (ущелье Ташлыдере, гряда Шахлибурун) с севера на юг последовательно сменяются фациальные зоны: береговой суши, мелководного прибрежного бассейна с коралловыми биогермами и биостромами, рудистовых банок, зарифового калькаренитового шлейфа, кораллово-водорослевого барьера, предрифового шлейфа (Бугрова и др., 1987; Bugrova, 1990). Многочисленные и разнообразные по систематическому составу кораллы собраны и в органогенных постройках, и в промежутках между ними. Биогермы с основанием 2.5-9 м и достигающие 2 м в высоту сложены биогенными известняками со структурой фреймстоун и байндстоун. Они могут сливаться в нижней части и местами переходить в биостромы. Основу построек составляют крупные массивные уплощенные колонии от 5-60 до 30-60 см (реже до 80 см) в поперечнике и до 15 см (реже до 50 см) в высоту, а также массивно-ветвистые (рамозные) колонии до 100 см в основании и до 50 см в высоту. Пространство между постройками заполнено флаутстоуном и вакстоуном с обломками массивных и фацелоидных колоний. В самих постройках и между ними многочисленны остатки организмов-рифолюбов, таких как водоросли, одиночные склерактинии, брахиоподы, двустворчатые моллюски, гастроподы, правильные морские ежи, серпулы, губки и фораминиферы.

Кумдагская свита. Свита, относимая к баррему, развита в горах Копетдаг и Малый Балхан и сложена преимущественно известняками без примеси терригенного материала (мощностью от 120 до 350 м) (Нижний мел ..., 1985; Стратиграфия ..., 1986; Прозоровский, 1991; Преображенский, 1995). Верхняя ее часть представлена типичной ургонской фацией (Прозоровский, 1989; Бугрова и др., 1985; Кузьмичева, 2002), для которой характерно развитие кораллово-рудистово-орбитолиновых сообществ. Кораллы собраны в западной части хр. Малый Балхан в верхней пачке свиты (XXI пачка по В.И. Марченко) (Марченко, 1962; Бугрова, 1999; Кузьмичева, 2002), относимой в настоящее время к верхам баррема. Пачка мощностью до 60 м представляет собою цикличное чередование карбонатных (известняки), терригенно-карбонатных (глинистые и алевритистые известняки, мергели) и глинистых отложений. Из известковых и глинисто-карбонатных прослоев мощностью 2-15 м, представленных погребенными водорослево-коралловыми и рудистовыми поселениями, описано богатое сообщество склерактиний и разнообразных рифолюбивых организмов (водорослей, одиночных склерактиний, брахиопод, двустворчатых моллюсков, гастропод, морских ежей, серпул, губок и фораминифер) (Бугрова, 1999, 2005). На четырех уровнях наблюдаются водорослево-коралловые биогермы

высотой 2–5 м (реже до 8 м) и шириной основания 3–8 м, расположенные на расстоянии 4–15 м друг от друга. Тела построек сложены фреймстоуном, пространство между ними заполнено вакстоуном и пакстоуном, реже – грейнстоуном. Биогермы образовались путем нарастания массивных, рамозных и фацелоидных колоний склерактиний. Размеры массивных достигают 10–120 см в поперечнике и 20–60 см в высоту, рамозных – до 1.5–8 м в ширину и 2–3 м в высоту. Фацелоидные имеют ширину основания до 2 м и высоту до 50–60 см (Бугрова, 1999). Рамозные колонии часто образуют крупные монотаксонные постройки.

Борджоклинская свита. Свита относится к баррему, развита в северной части хребта Большой Балхан, в горах Кубадаг и Туаркыр, где представлена чередованием различных известняков, мергелей-ракушечников, а также алевролитов и глин, имеющих подчиненное значение (Решения..., 1977; Верба, Прозоровский, 1979; Стратиграфия..., 1986; Прозоровский, 1991). Мощность свиты 12-50 м. Верхняя ее часть выражена ургонской фацией. Изученные кораллы собраны в югозападной части возвышенности Кельдже (южная часть Туаркыра) вблизи кровли свиты, в трехметровом слое плотных ракушечников. В основании слоя в грейнстоунах и слабоглинистых пакстоунах наблюдаются скопления целых и раздробленных раковин двустворок. На них и рядом с ними расположены многочисленные небольшие по размеру (до 10 см в поперечнике и 8 см в высоту) массивные колонии склерактиний уплощенной и желваковидной формы, не образующие построек. К верхней, более глинистой части слоя приурочено большое количество отдельно стоящих крупных (до 85 см в основании и 30 см в высоту) фацелоидных полипняков.

Терригенная среднемеловая формация западной части Средней (Центральной) Азии. Находки нового рода склерактиний приурочены к ее низам основанию нижней части большебалханской свиты (Меловые ..., 1980; Стратиграфия ..., 1986; Прозоровский, 1991). Разрезы последней на Большом Балхане, в Кубадаге и Туаркыре сложены чередованием глауконитовых алевролитов, глин, песчаников с линзами органогенных известняков общей мощностью 5-120 м. Возраст свиты – поздняя часть баррема – начало апта. Остатки склерактиний обнаружены в Огланлинской гряде в линзах известняков мощностью до 0.4 м. Они представлены небольшими (до 15 см в диаметре и 7 см в высоту) разрозненными массивными колониями и одиночными формами (Бугрова, 1995). Совместно с кораллами встречаются брахиоподы, двустворчатые моллюски, морские ежи и фораминиферы.

На Малом Кавказе кораллы собраны из **зейвинской свиты** (Паффенгольц, 1951; Халилов и др., 1977), распространенной в смежных райо-

нах Армении и Азербайджана (восточная часть Зангезурского хребта). Возраст свиты барремский (Схемы ..., 1986). Она представлена органогенными, оолитовыми, пелитоморфными и песчанистыми известняками, входящими в состав ургонского комплекса и содержащими органогенные постройки. В Кубатлинском р-не в бассейне р. Базарчай к югу от с. Аликулиушагы свита достигает мощности 224 м и содержит три уровня органогенных построек (Халилов и др., 1977; Кузьмичева, 2002). Биогермы в ее основании достигают ширины 40 м и высоты 25-30 м, причем биогермы небольших размеров часто сливаются в нижней части. Биостромы имеют протяженность до 50 м и высоту 5 м. Колониальные склерактинии слагают тела органогенных построек, наряду с водорослями и строматопоратами, а также встречаются в изобилии в виде изолированных экземпляров в отложениях другого литологического состава. Они представлены массивными сферическими, полусферическими, реже - рамозными и фацелоидными полипняками средних размеров (до 15 см в поперечнике и в высоту), а также одиночными формами (Кузьмичева, 1988, 2002). Сопутствующая богатая ассоциация рифолюбивых организмов состоит из губок, серпул. двустворок (в том числе рудистов), гастропод, брахиопод, крупных фораминифер, морских ежей, морских лилий.

Ниже приведены описания нового рода и типового вида склерактиний. При описании склерактиний автором используется система, принятая в работах Ж. Аллуато (Alloiteau, 1952, 1957) с дополнениями, предложенными Э. Роневич и Э. Морыцовой (Morycowa, Roniewicz, 1995).

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ОТРЯД SCLERACTINIA

ПОДОТРЯД MICROSOLENINA

СЕМЕЙСТВО LATOMEANDRIDAE ALLOITEAU, 1952, EMEND. RONIEWICZ, 1976

Род Balkhanomeandra Bugrova, gen. nov.

Название рода – от хребтов Большой и Малый Балханы в Западном Туркменистане.

Типовой вид — Balkhanomeandra roniewiczae sp. nov.

Д и а г н о з. Массивные колонии цериоидномеандроидного типа (табл. II, фиг. la, lв; см. вклейку). Почкование внутричашечное конечное. Меандры короткие и длинные. Присутствует большое количество обособленных кораллитов (табл. II, фиг. la), которые могут резко преобладать в некоторых колониях (табл. III, фиг. 2а; см. вклейку). Форма изолированных чашек изменчива, обычно округло-полигональная или вытянутая. Ложбины довольно глубокие, гребни закругленные. Септы неравномерно-пористые (пористость увеличивается к осевой части кораллитов)

(табл. II, фиг. 1а-г, 2а; табл. III, фиг. 1, 2а, 2б), сливающиеся или почти сливающиеся периферическими краями с септами соселних кораллитов (конфлюэнтные и субконфлюэнтные). Характерен анастомоз септ. Развиты длинные ложбинные септы. Септы почти равной толщины во всей длине, состоят из простых трабекул (табл. II, фиг. 1в), расположенных в одной дивергентной системе. Дистальный край с небольшими округлыми зубчиками. Хорошо развиты пеннулы с приподнятыми краями (латомеандридного типа) (табл. II, фиг. 1г, 2а, 26; табл. III, фиг. 3в). Эндотеку слагают немногочисленные синаптикулы, расположенные главным образом в области гребней. и хорошо развитые диссепименты. слегка вогнутые в осевой части и приподнятые по периферии. Стенка – неполная синаптикулотека. Столбик париетальный.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид из нижнего готерива — баррема Западного Туркменистана и баррема Азербайджана.

С р а в н е н и е. Многие признаки, такие как тип почкования, наличие меандр, пористость и анастомоз септ, пеннулярная орнаментация их боковых поверхностей, присутствие ложбинных септ сближают новый вид с представителями рода Microphyllia d'Orbigny, 1849 (сем. Latomeandridae). Отличие Balkhanomeandra gen. nov. состоит в строении колонии — цериоидно-меандроидном, часто с резким преобладанием одиночных кораллитов, а не меандроидном; в наличии сливающихся или почти сливающихся септальных пластинок, более регулярной пористости септ, четкого париетального столбика и неполной синаптикулотекальной стенки.

З а м е ч а н и я. У рода Balkhanomeandra gen. nov. проявляется гомеоморфное сходство с Meandrarea Etallon, 1859 (сем. Microsolenidae Koby, 1890) и Meandrophyllia d'Orbigny, 1849 (сем. Haplaraeidae Vaughan et Wells, 1943). От Meandrarea новый род отличается цериоидно-меандроидным строением колонии, присутствием ложбинных септ, менее равномерной пористостью септ, более отчетливой стенкой, более развитыми диссепиментами и выраженным париетальным столбиком. Главным отличием от чрезвычайно сходного рода Meandrophyllia является развитие пеннул, а не гранул на боковой поверхности септ.

Сравнение морфологических признаков рода Balkhanomeandra gen. nov. и других родов склерактиний приведено в табл. 1.

Признаки нового рода и типового вида наблюдаются у экземпляра, описанного из нижнего баррема Грузии Г.Я. Сихарулидзе (1985, с. 52, табл. XXV, фиг. 3) как Microphyllia undans (Koby, 1885). Единственное отличие последнего от Balkhanomeandra gen. nov. в наличии не пеннул, а гранул на боковых поверхностях септ. Из-за отсутствия пеннул этот коралл может быть отнесен и к роду Microphyllia. К сожалению, из-за отсут-

БУГРОВА

Подотряд	Microsole	Fungiina Verrill, 1865		
Семейство	Latome	andridae	Microsolenidae	Haplaraeidae
Род	Microphyllia	Balkhanomeandra	Meandrarea	Meandrophyllia
Тип колонии	Меандроидный	Цериоидно-меанд-	Меандроидный	Цериоидно-меанд-
		роидный		роидный
Способ почкования	Внутричашечное	Внутричашечное	Внуртичашечное	Внутричашечное
Форма гребней	Заостренные	Закругленные	Закругленные	Закругленные, заост-
				ренные (?)
Микроморфология	Пеннулы и менианы	Пеннулы	Пеннулы	Игловидные гранулы
септ		~		~
Костосепты	Не сливающиеся	Сливающиеся	Сливающиеся	Сливающиеся, почти
	(реже – сливающи-	(редко – почти сли-	(реже – почти слива-	сливающиеся
	еся или почти слива-	вающиеся)	ющиеся)	
T C	ющиеся)	-		-
Ложоинные септы	Присутствуют	Присутствуют	Отсутствуют	Присутствуют
Анастомоз септ	Присутствует	Присутствует	Присутствует	Присутствует
Пористость септ	Редкая, чаще на	Редкая, чаще на	Регулярная	Редкая (септы почти
	внутренних краях	внутренних краях		компактные)
C	септ	септ	Π	Π
Синаптикулы	Присутствуют в	Присутствуют глав-	присутствуют олиже	Присутствуют в
	стенке	ным ооразом в	ктреоням	стенке, немногочис-
Тип отонии	Синантичнотоколи	Синоптичитотоколи	Цаатиатиирая	Ленные
Гип стенки	Синаптикулотекаль-	Синаптикулотекаль-	пеотчетливая	Синаптикулотекаль-
QUITOTAKA	Писсенименти	ная, неполная	Ралина тобулондина	ная, неполная
Эндотска	Диссепименты	диссенименты	гедкие табулойдные	Табулбидные диссе-
		выпуклые по пери-	диссепименты	пименты
		ферии кораллита и		
Столбик	Отсутствует или при-	вогнутые в центре Париетальный	Монотрабекуляр-	Паристальный
Столонк	сутструет париеталь-	паристальным	ный или небольшой	паристальный
	цый (папилярный)		париетальный цеот-	
	пын (папиллирпын),		иетливый может	
	рудимонтарным		OTCVTCTDODATL	
	1		Ulcyleibubaib	<u> </u>

Таблица 1. Сравнительная характеристика рода Balkhanomeandra gen. nov. и некоторых других родов отряда Scleractinia

ствия в работе Сихарулидзе изображения продольного сечения колонии и неудовлетворительного изображения поперечного сечения трудно судить о характере орнаментации септ (пеннулы или гранулы?) и сделать вывод о родовой принадлежности этого коралла.

Возможно, к новому роду Balkhanomeandra относится также экземпляр, описанный Р. Барон-Жабо (Baron-Szabo, Fernandes-Mendiola, 1997, с. 48, рис. 4F) из альба Северной Испании как Meandrarea meandroides Koby, 1898 и отнесенный в дальнейшем этим автором к роду Meandrophyllia (Baron-Szabo et al., 2003, с. 210).

Не исключено, что к роду Balkhanomeandra gen. nov. принадлежит также Meandrophyllia meandroides (Koby), описанный из верхнего апта – нижнего альба Центрального Ирана (Baron-Szabo et al., 2003, с. 210, табл. 37, фиг. 1).

Барон-Жабо указывает на наличие у этих форм как коротких меандр, так и изолированных чашек, почти равных по толщине; неравномерно пористых септ, которые сливаются или почти сливаются периферическими краями; а также пеннул, париетального столбика, неполной синаптикулотекальной стенки, выпуклых и уплощенных диссепиментов. На приведенном изображении (Baron-Szabo, Fernandes-Mendiola, 1997, рис. 4F) хорошо заметно присутствие ложбинных септ. Все это соответствует диагнозу рода Balkhanomeandra gen. nov. Наличие пеннул не позволяет относить описанные Барон-Жабо экземпляры к роду Meandrophyllia, входящему в семейство Нарlararaeidae. Их признаки не соответствуют и признакам рода Meandrarea, что убедительно показала Морыцова (Morycowa, Masse, 2009, с. 119). К сожалению, в работах не приведены изображения вертикальных сечений колоний, которые бы позволили составить полное представление об орнаментации септ, поэтому систематическая принадлежность форм, описанных Барон-Жабо, требует уточнения.

Balkhanomeandra roniewiczae Bugrova, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1, 2; табл. III, фиг. 1-3

? Microphyllia undans (Koby, 1885): Сихарулидзе, 1985, с. 52, табл. XXV, фиг. 3; Бугрова, 1999, с. 40, табл. III, фиг. 1а-в.

Meandrophyllia sp.: Бугрова в: Бугрова и др., 1987, с. 98, табл. І, фиг. 4а, 4б, 5.

Fungiastraea tendagurensis (Dietrich, 1925–27): Кузьмичева, 1987, с. 247, табл. V, фиг. 4; табл. VI, фиг. 1.

? Meandrarea meandroides Koby, 1898: Baron-Szabo in: Baron-Szabo, Fernandes-Mendiola, 1997, с. 48, рис. 4F.

? Meandrophyllia meandroides (Koby, 1898): Baron-Szabo in: Baron-Szabo et al., 2003, с. 210, табл. 37, фиг. 1.

В и д на з в а н в честь исследователя кораллов Э. Роневич (Ewa Roniewicz).

Голотип – ПСМ СПбГУ, № 367/60, два шлифа – поперечный и продольный; Западный Туркменистан, хр. Большой Балхан, гряда Шахлибурун; Аликперская рифогенная система, нижний готерив.

Описание. Массивные колонии цериоидно-меандроидного типа. Размеры и форма найденных экземпляров колеблются в широких прелелах: высота колоний достигает 25 см. диаметр — 60 см. Почкование внутричашечное конечное. Меандры короткие (по две-три чашки) и длинные (четыре и более чашек), много обособленных кораллитов, в некоторых колониях они преобладают. Форма изолированных чашек изменчива; обычно они округло-полигональные или вытянутые, размер сечения изолированных кораллитов колеблется от 4 до 5-6.5 мм в поперечнике. Ложбины довольно глубокие, гребни закругленные. Расстояние между гребнями составляет (3.5)4-6.5(7) мм, а между центрами чашек в ложбине – (3.5)4-6(8) мм. Септы прямые или слабоизогнутые по направлению к осевой части кораллитов, с неравномерно расположенными порами (пористость увеличивается к осевой части кораллитов). довольно тонкие и почти равной толщины во всей длине, состоящие из простых трабекул, расположенных в одной дивергентной системе. Дистальные края с небольшими округлыми зубчиками, обычно не сохраняются. Периферические края септ соседних кораллитов сливаются или почти сливаются (т.е., развиты септы конфлюэнтные или субконфлюэнтные). По длине различаются септы трех-четырех порядков. Септы первого порядка наименее пористые. В поперечном сечении участки септ без пор имеют четковидную форму, в них насчитываются 4-5 трабекул на 1 мм. Наблюдается анастомоз септ. Хорошо развиты длинные ложбинные септы. На боковых поверхностях септ хорошо развиты пеннулы с приподнятыми краями. Количество септ в изолированных чашках – 26–52. Осевой части кораллита достигают 15(20) септ первого-третьего порядка; выступы трабекул на их внутренних краях, сплетаясь, образуют париетальный столбик. Септы четвертого порядка короткие (до 1/4 длины септ первого порядка). Эндотеку слагают немногочисленные синаптикулы. расположенные. главным образом, в области гребней, и хорошо развитые диссепименты, слегка вогнутые в осевой части и приподнятые по периферии.

В периферической части кораллитов (в том числе, в стенке) на прямолинейных участках на 2 мм насчитывается 6–7(8) септ. Стенка – неполная синаптикулотека.

Размеры в мм элементов и их количество:

Местонахождение экземпляров	Большой Балхан	Малый Балхан	Малый Кавказ
Число чашек в меандрах	До 4 и более	2-3	До 4
Диаметр изолированных кораллитов, мм	4 до 5-6.5	4–5	
Ширина ложбин (расстояние между гребнями), мм	(3.5)4-6.5(7) мм	3.5–4	3.5–4
Расстояние между центрами обособ- ленных чашек, мм	4–5	4-6	Не установлено
Расстояние между центрами чашек в ряду (в меандрах), мм	(3.5)4–6	5.5	3–5
Число септ в изолированных чашках	48(52), до центра доходит около 12 (до 20)	42-48	46-48
Число септ в стенке на 2 мм	6-7(8)	6-7	6-7(8)
Толщина септ, мм	До 0.2	До 0.2	0.2(0.25)
Частота трабекул на 1 мм	4-5	4-5	5

Примечание. Менее частые значения приведены в скобках.

Изменчивость. Вид Balkhanomeandra roniewiczae sp. nov. является одним из самых распространенных в кораллосодержащих отложениях нижнего мела Западного Туркменистана. Он обладает значительной экологической изменчивостью, выраженной как в разнообразной внешней форме полипняков, так и в их внутреннем строении. Колонии, собранные на Малом Балхане, отличаются от найденных на Большом Балхане, в Огланлинской гряде и на Кельдже гораздо меньшими размерами и резким преобладанием изолированных чашек при малочисленных и коротких меандрах.

Сравнение. В роде Balkhanomeandra один вид.

Распространение. Нижний готерив — баррем Западного Туркменистана и баррем Азер-байджана.

Материал. Колонии из пяти местонахождений на территории Западного Туркменистана и одного – на территории Азербайджана. Колл. № 367 – 1 экз. хорошей сохранности (поперечный и продольный шлифы); колл. № 361 – 1 экз. хорошей сохранности (поперечный и продольный шлифы); колл. № 372 – 36 экз. хорошей и удовлетворительной сохранности (поперечные и продольные шлифы); колл. № 347 – 2 экз. удовлетворительной сохранности (поперечные и продольные шлифы).

Автор выражает глубокую признательность проф. Э. Роневич (Institute of Paleobiology, Polish Academy of Sciences, Warsaw) и проф. Э. Морыцовой (Jagellonian University, Institute of Geological Sciences, Krakow) за консультации при написании статьи.

* * *

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бендукидзе Н.С. К изучению нижнемеловых кораллов Крыма // Тр. ГИН АН ГССР. Сер. геол. 1961. Т. 12(42). 40 с.

Бугрова И.Ю. Фаунистический комплекс ургонской фации Огланлинской гряды гор Большого Балхана // Вопросы стратиграфии и региональной геологии. Межвуз. сб. / Ред. Прозоровский В.А. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1995. С. 142–152.

Бугрова И.Ю. Кораллы // Атлас меловой фауны Юго-Западного Крыма / Ред. Аркадьев В.В., Богданова Т.Н. СПб.: Пангея, 1997. С. 18–39, 212–235.

Бугрова И.Ю. Новые данные о склерактиниях Юго-Западной Туркмении // Вопросы палеонтологии. Т. XI: Межвуз. сб. / Ред. Степанов Д.Л., Киселев Г.Н. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1999. С. 33–42.

Бугрова И.Ю. Новые данные о кораллах раннего мела Туркменистана // Меловая система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Сб. статей Всеросс.

совещ. / Ред. В.В. Аркадьев, В.А. Прозоровский. СПб., 2005. С. 136–142.

Бугрова И.Ю. К ревизии кораллов отряда Scleractinia из коллекции к монографии Н.И. Каракаша "Нижнемеловые отложения Крыма и их фауна" в Палеонтологостратиграфическом музее кафедры динамической и исторической геологии СПбГУ // Матер. научн. конф., посвященной памяти чл.-корр. Петербургской Акад. наук, основателя кафедры геологии, геологического музея, геологического кабинета, проф. Санкт-Петербургского университета А.А. Иностранцева (СПб., 19–21 ноября 2009 г.) / Ред. В.В. Аркадьев. СПб., 2009. С. 76–79.

Бугрова И.Ю., Верба Ю.Л., Преображенский М.Б., Прозоровский В.А. Нижнемеловой рифовый комплекс Большого Балхана // Геологическое строение Туркменистана / Ред. Аманниязов К.Н. Ашхабад: Ылым, 1987. С. 79–103.

Бугрова И.Ю., Преображенский М.Б., Прозоровский В.А. Раннемеловые рифовые комплексы Западной Туркмении // Вестн. ЛГУ. Сер. Геол., геогр. 1985. Вып. 1. № 7. С. 22–30.

Верба Ю.Л., Прозоровский В.А. Стратиграфическая схема берриас—нижнебарремских отложений Западной Туркмении // Вопросы стратиграфии. Вып. 2. Л., 1979. С. 53–65.

Кузьмичева Е.И. Кораллы из нижнебарремских органогенных построек Малого Балхана и Туаркыра // Геологическое строение Туркменистана / Ред. Аманниязов К.Н. Ашхабад: Ылым, 1987. С. 217–262.

Кузьмичева Е.И. Меловые кораллы Азербайджана // Меловая фауна Азербайджана. Баку: Элм, 1988. С. 153–183.

Кузьмичева Е.И. Морфология скелета, система и эволюция склерактиний. М.: Наука, 2002. 212 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 286).

Марченко В.И. Неоком Копет-Дага. Кн. 1. Стратиграфия, литология и фации неокома Копет-Дага. Сер. Проблемы нефтегазоносности Средней Азии. Вып. 11. Л.: Гостоптехиздат, 1962. 328 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 78).

Меловые отложения обрамления Каспийского моря / Ред. Бененсон В.А., Лебедев Л.И. М.: Наука, 1980. 244 с.

Нижний мел юга СССР / Ред. Бененсон В.А. М.: Наука, 1985. 224 с.

Паффенгольц К.Н. К стратиграфии меловых отложений восточной части Малого Кавказа // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1951. № 1. С. 60–80.

Преображенский М.Б. О зональности и стадиях формирования нижнемелового рифового комплекса южного склона хребта Большой Балхан // Вестн. Ленингр. ун-та. 1987. Сер. 7. Вып. 2(№ 14). С. 94–96.

Преображенский М.Б. Копетдагская складчатая система // Рифогенные и сульфатоносные формации фанерозоя СССР / Ред. Беленицкая Г.А., Задорожная Н.М. М.: Недра, 1990. С. 102–106.

Преображенский М.Б. Фациальные зоны и этапы формирования карбонатных отложений верхней юры и нижнего мела Балхано-Копетдагского бассейна // Вопросы стратиграфии и региональной геологии. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1995. С. 64–87.

Прозоровский В.А. О расчленении берриас-валанжинских отложений Западной Туркмении // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. Геол. и геогр. 1970. Вып. 4. № 24. С. 142–147.

Прозоровский В.А. Ургонская фация нижнего мела в Средней Азии // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 7. 1989. Вып. 4. № 28. С. 20–25.

Прозоровский В.А. Верхняя юра и нижний мел запада Средней Азии. Стратиграфия и история геологического развития. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1991. 254 с.

Решения Межведомственного стратиграфического совещания по мезозою Средней Азии (Самарканд, 1971 г.). Л.: Изд-во ВСЕГЕЙ, 1977. 48 с.

Сихарулидзе Г.Я. Гексакораллы ургонской фации Дзирульского массива и его северного обрамления // Тр. Геол. ин-та АН ГрузССР. 1985. Нов. сер. Вып. 88. 80 с. Стратиграфия СССР. Меловая система (полутом I). М.: Недра, 1986. 340 с.

Схемы стратиграфии меловых отложений Азербайджана / Ред. Али-заде А., Халилов А.Г. Баку: Элм, 1986. 68 с.

Халилов А.Г., Алиев Г.А., Кузьмичева Е.И., Аскеров Р.Б. Ургонский комплекс бассейна р. Базарчай (Малый Кавказ) // Бюлл. МОИП. Отд. Геол. 1977. Т. 52. № 4. С. 85–93.

Alloiteau J. Madréporaires post-paléozoïques // Traité de Paléontologie. T. 1 / Ed. Piveteau J. P.: Masson, 1952. P. 539–684.

Alloiteau J. Contribution a la Systématique des Madréporaires Fossiles. P.: C.N.R.S., 1957. 426 p.

Baron-Szabo R.C., Fernandez-Mendiola P.A. Cretaceous scleractinian corals from the Albian of Cabo de Ajo (Cantabria Province, N-Spain) // Paläontol. Z. 1997. Bd 71. № 1–2. P. 35–50.

Baron-Szabo R.C., Hamedani A., Senowbari-Daryan B. Scleractinian corals from Lower Cretaceous deposits North of Esfahan (Central Iran) // Facies. 2003. V. 48. № 1. P. 199–215.

Bugrova I.J. The facies zonation and scleractinians of the Early Hauterivian reef complex of Bolshoy Balkhan // Cret. Res. 1990. V. 11. \mathbb{N} 3. P. 229–236.

Morycowa E., Masse J.P. Lower Cretaceous Microsolenina (Scleractinia) from Provence (southern France) // Ann. Soc. Geol. Pol. 2009. V. 79. P. 97–140.

Morycowa E., Roniewicz E. Microstructural disparity between Recent fungaiine and Mesozoic microsolenine scleractinians // Acta Palaeontol. Pol. 1995. V. 40. № 4. P. 361– 385.

Preobrazhensky M.B. Urgonian lithofacies and fauna of the Kopetdag Basin, southern USSR // Cret. Res. 1990. V. 11. N° 3. P. 247–252.

Roniewicz E. Les Scléractiniaires du Jurassique supérieur de la Dobrogea Centrale, Roumanie // Palaeontol. Pol. 1976. V. 34. P. 17–118.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1, 2. Balkhanomeandra roniewiczae sp. nov.: 1 – голотип № 367/60: 1а – поперечное сечение, 16 – продольное сечение, 1в – поперечное сечение (показаны стрелкой сечения простых трабекул), 1г – пеннулы латомеандридного типа в продольном сечении (показаны стрелкой); 2 – экз. № 372/1: 2а – продольное сечение, 26 – продольное сечение (микроструктура пеннул); Западный Туркменистан, хр. Большой Балхан, гряда Шахлибурун; Аликперская рифогенная система, нижний готерив; сборы И.Ю. Бугровой.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1–3. Balkhanomeandra roniewiczae sp. nov.: 1 – экз. № 372/1, поперечное сечение; Западный Туркменистан, хр. Большой Балхан, гряда Шахлибурун; Аликперская рифогенная система, нижний готерив; сборы И.Ю. Бугровой; 2 – экз. № 7/361: 2а – поперечное сечение 26 – продольное сечение; Западный Туркменистан, западная часть хр. Малый Балхан; верхняя часть баррема, кумдагская свита, пятая пачка; сборы И.Ю. Бугровой; 3 – экз. № 372/2: За – поперечное сечение, 36 – продольное сечение, 3в – продольное сечение (строение пеннул); Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушагы; баррем, зейвинская свита; сборы М.Б. Преображенского.

New Genus *Balkhanomeandra* (Scleractinia) from the Lower Cretaceous of Turkmenistan and Azerbaijan

I. Yu. Bugrova

St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

New scleractinian genus belonging to family Latomeandridae Alloiteau, 1952, emend Roniewicz, 1976 is described from the Lower Cretaceous deposites of the Transcaspian region (Western Turkmenistan) and the Lesser Caucasus (Azerbaijan). Representatives of this genus were previously studied by I.Yu. Bugrova and E.I. Kuzmicheva and were assigned to genera *Meandrophyllia* d'Orbigny, *Microphyllia* d'Orbigny, *Fungiastraea* Alloiteau. A more detailed study of the microstructure and variability of these corals from the author's collection made it possible to reconsider their systematic position and establish the new genus *Balkhanomeandra* gen. nov. with the type species *B. roniewiczae* sp. nov. in the family Latomeandridae.

Keywords: Scleractinia, Latomeandridae, taxonomy, Lower Cretaceous, Western Turkmenistan, Azerbaijan

УДК 564.1:551.736(571.56+571.65)

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ РОДА UNIONITES WISSMANN В БОРЕАЛЬНОЙ ПЕРМИ СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

© 2021 г. А. С. Бяков^{а, b,} *, Р. В. Кутыгин^с

^aСеверо-Восточный комплексный научно-исследовательский институт им. Н.А. Шило ДВО РАН, Магадан, Россия ^bКазанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия ^cИнститут геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, Россия *e-mail: abiakov@mail.ru Поступила в редакцию 13.10.2020 г.

После доработки 19.10.2020 г. Принята к публикации 19.10.2020 г.

Впервые в верхнепермских отложениях Северо-Восточной России найдены представители двустворчатых моллюсков рода Unionites Wissmann совместно с типично высокобореальными иноцерамоподобными двустворками Intomodesma sp. Ранее унионитесы считались исключительно триасово-раннеюрскими и лишь недавно были обнаружены в самых верхах перми Италии. Находка представителей рода Unionites в бореальной верхней перми свидетельствует о том, что к концу пермского периода усилились связи высокобореальных бассейнов и надобласти Тетис, наметившиеся еще в среднем и позднем вучапине. Описан новый вид U. kobyumensis Biakov, sp. nov.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, род Unionites, верхняя пермь, Северо-Восток России **DOI:** 10.31857/S0031031X2104005X

Двустворчатые моллюски рода Unionites – морских униоподобных представителей семейства Trigonodoidae Modell – долгое время считались исключительно триасовыми (Невесская и др., 2013). Они довольно часто встречаются в отложениях триаса, как бореальных (Spath, 1935; Дагис, Корчинская, 1987; Foster et al., 2017), так и тетических бассейнов (Кипарисова, Курбатов, 1952; Ciriacks, 1963; Hofmann et al., 2013, 2015; Chu et al., 2016; Feng et al., 2019; и др.), а также Панталассы (Hofmann et al., 2014). Лишь недавно унионитесы были отмечены в самых верхах пермского разреза (верхи чансинского яруса) Италии (Farabegoli et al., 2007; Posenato, 2009).

В России унионитесы ранее также были известны исключительно из триасовых отложений Северо-Востока России (Дагис и др., 1996) и Приморья (Кипарисова, 1938). В 2017 г. при изучении пограничных отложений перми и триаса Южного Верхоянья (разрез по руч. Правый Суол, правый приток р. Сеторым, бассейн р. Восточной Хандыги; рис. 1) нами впервые был найден представитель этого рода — Unionites cf. canalensis (Catullo) в нижней части отоцерасовых слоев (зона Otoceras concavum), ранее относимых к низам триаса (Дагис и др., 1996), а в настоящее время рассматриваемых как верхи чансинского яруса верхней перми (Бяков и др., 2018). Однако недавно У. Фостер с соавт., изучая нижнеиндских двустворок Шпицбергена, высказали мнение, что вид U. canalensis может быть отнесен к миоцен—современному роду нукуланоидных двустворок Austrotindaria (Foster et al., 2017). Это предположение основано на отсутствии данных о внутреннем строении раковины у типовых экземпляров Unionites canalensis и схожести, по Фостеру, этих форм с австротиндариями. В частности, по Фостеру, для этого вида характерно центральное (медианное) положение макушек и их ортогирность (Foster, 2017, с. 861).

В то же время, простое внешнее сравнение типичных Unionites canalensis с представителями рода Austrotindaria, в том числе, описанными самим Фостером, на наш взгляд, заставляют усомниться в правильности отнесения этого вида к австротиндариям. Во-первых, у многих ранее описанных представителей Unionites canalensis макушка не центральная и ортогирная, а явно сдвинута к переднему краю и прозогирная (см., напр., Ciriaks, 1963; Китадае, Nakazawa, 2009; Song et al., 2019); во-вторых, она не такая миниатюрная, как у типичных австротиндарий, а довольно массивная. Поэтому мы оставляем данный вид в составе рода Unionites, в то же время признавая определенную условность этой при-



Рис. 1. Местонахождения двустворчатых моллюсков рода Unionites на Северо-Востоке России: 1 – басс. р. Сеторым, верховья р. Восточной Хандыги, 2 – р. Кобюме.

надлежности, поскольку, действительно, данных о внутреннем строении этого вида почти нет.

В 2016 г. при изучении другого разреза пермских и пограничных пермо-триасовых отложений Южного Верхоянья – по р. Кобюме, левому притоку р. Сунтар верховьев р. Индигирки (рис. 1), также были найдены представители рода Unionites. Но здесь они были встречены в более древних отложениях – в верхах зоны Intomodesma costatum (Бяков, 2012) в одном слое с типично высокобореальной гигантской иноцерамоподобной двустворкой Intomodesma sp. Согласно последним данным (Бяков и др., 2017), верхи зоны Intomodesma costatum примерно соответствуют верхнему чансину без самых его верхов.

Кобюминские унионитесы были встречены в верхах привольнинской свиты, которая относится к интервалу от кепитенского яруса (верхняя часть) до чансинского, включительно (Budnikov et al., 2020). Терминальный слой 33 привольнинской свиты (рис. 2) характеризуется отчетливым трансгрессивно-регрессивным строением (Кутыгин и др., 2019) и делится на три части, литологические переходы между которыми неотчетливые.

Нижняя, трансгрессивная часть (15 м) слоя 33 сложена неяснослоистыми, монотонными алевролитами, плавно огрубляющимися вверх по разрезу. В наиболее тонкозернистых нижних девяти десяти метрах слоя наблюдаются рассеянные окатанные обломки кварцитов (размером до 1–2 см, реже — до 3 см) и многочисленные тонкие (первые сантиметры) линзочки, заполненные раздробленными остатками призматического слоя иноцерамоподобных двустворок. В 6 м выше подошвы слоя 33 обнаружены остатки трех раковин унионитесов, которые обладают морфологическим сходством с U. fassaensis (Wissmann) и описаны в настоящей статье как новый вид U. kobyumensis Biakov. На этом же уровне были обнаружены плохо сохранившиеся нукулиды Nuculopsis aff. wymensis (Keyserling), Palaeoneilo? vel Palaeonucula?? sp. indet. и очень мелкая неопределимая небеллерофонтидная гастропода.

Средняя часть (8 м) слоя 33 сложена горизонтально-слоистыми крупнозернистыми алевролитами с прослоями (5–10, реже до 20 см) глинистых песчаников и мелкозернистых алевролитов. Для этой части разреза характерны наиболее мощные (до 10–15 см) слойки с обломками призматического слоя иноцерамоподобных двустворок. В одном из таких слойков, на уровне в 20 м выше подошвы слоя 33 была обнаружена гигантская раковина Intomodesma sp.

Доминирующую роль в строении верхней, регрессивной части (15 м) слоя 33 приобретают разнозернистые песчаники. Разрез начинается с полого-волнистого переслаивания разнозернистых алевролитов, алевропесчаников и глинистых биотурбированных песчаников, а завершается относительно мощной толщей песчаников. Нижняя половина этой толщи имеет горизонтальную слоистость и знаки ряби на поверхностях напластования, а верхняя — является наиболее грубозернистой и характеризуется массивной, иногда крупной косослоистой текстурой.

Выше слоя 33 залегает мощная толща (слои 34 и 35) мелкозернистых алевролитов нижненекучанской подсвиты, в которой ранее по аммоноидеям была выявлена следующая последовательность зон (снизу вверх): Otoceras concavum?,



Рис. 2. Геологическая схема участка и фрагмент разреза Тирях-Кобюме, включающий уровень находки двустворчатых моллюсков рода Unionites, обр. 3u/16-33(803): 1-5 – свиты: 1 – кобюминская, 2 – тиряхская, 3 – луговская, 4 – привольнинская, 5 – некучанская; 6 – оленекские отложения; 7 – анизийские отложения; 8 – четвертичные отложения; 9 – разрез Тирях-Кобюме; 10 – алевролиты мелкозернистые; 11 – алевролиты крупнозернистые; 12 – песчаники: a – слоистые, b – массивные; 13 – туфы (внемасштабно); 14 – скопления обломков призматического слоя двустворок (внемасштабно); 15 – диамиктиты; 16 – песчаные знаки ряби; 17 – следы деятельности илоедов; 18 – карбонатно-глинистые и карбонатно-кремнистые конкреции; 19 – двустворчатые моллюски; 20 – амоноидеи; 3u/16-33(803): Unionites kobyumaensis Biakov, sp. nov., Palaeoneilo? vel Palaeonucula?? sp. indet.; 3u/16(19)-33(818): Intomodesma sp.; 19R3-34-1p: Otoceras aff. gracile Tozer, Otoceras sp., Palaeonucula? sp. indet.; 16RK20: Otoceras boreale Spath; 19R3-35-6p: Tompophiceras? sp.; 19R3-35-16p: Tompophiceras sp., Maitaia ex gr. errabunda (Popow).

О. boreale, Tompophiceras pascoei—T. morpheos (Кутыгин и др., 2019). Здесь, по аналогии с эталонным разрезом нижненекучанской подсвиты в бассейне р. Сеторым (Ядренкин и др., 2020), положение границы перми и триаса нами предполагается в основании зоны Otoceras boreale. Соответственно, слой 33, содержащий унионитесов и интомодесм, и основание слоя 34 с ранними отоцерасами относятся к терминальной части перм-ской системы.

Находка рода Unionites вместе с высокобореальными иноцерамоподобными двустворками свидетельствует о том, что к концу перми усилились связи бассейнов Северо-Восточной Азии и надобласти Тетис, наметившиеся еще в среднем и позднем вучапине, когда в сообществах двустворок Северо-Восточной Азии появились теплолюбивые Guizhoupecten, Cyrtorostra и Obliquipecten (Муромцева, Гуськов, 1984; Бяков, 2020) и произошла инвазия аммоноидей Paramexicoceras и двустворчатых моллюсков Atomodesma s.s. (Бяков, Кутыгин, 2020). Это проникновение может объясняться как некоторым потеплением климата, так и существенным ослаблением изолирующего значения Охотско-Тайгоносской вулканической дуги, игравшей роль крупного биогеографического барьера на протяжении почти всей пермской истории (Biakov, Shi, 2010).

Таким образом, в результате этой находки впервые получены данные о присутствии унио-



Рис. 3. Двустворчатые моллюски рода Unionites из верхнепермских отложений Северо-Востока России: a - U.? cf. canalensis (Catullo), экз. № 1/02-06.111, ядро левой створки; правобережье р. Сеторым, руч. Левый Суол; верхняя пермь, нижняя часть некучанской свиты, верхи чансинского яруса, обр. 9-2.8/AБ-17; $\delta - d - U$. kobyumensis Biakov, sp. nov.: $\delta -$ голотип № 2/02-06.113, ядро правой створки; e, e - 3кз. № 1/02-06.113: e - ядро правой створки; e -отпечаток этой же створки; d - 3кз. № 3/02-06.113, ядро двустворчатого экземпляра со стороны левой створки; правобережье нижнего течения р. Кобюме; верхняя пермь, верхняя часть чансинского яруса, обр. 3u/16-33(803). Длина масштабной линейки 10 мм.

нитесов в заведомо пермских отложениях северовостока России. Ее описанию и посвящена настоящая статья.

В описании приняты сокращения: В – высота раковины, Вп – выпуклость створки, Д – длина раковины, ДЗК – длина замочного края раковины, ДПЧ – длина передней части створки.

Изученный материал хранится в музее Северо-Восточного комплексного научно-исследовательского ин-та им. Н.А. Шило ДВО РАН (СВКНИИ), г. Магадан, колл. № 02-06.113. Авторы признательны И.В. Будникову, В.И. Давыдову и А.Н. Килясову за помощь при проведении полевых работ.

Исследования выполнены по государственным заданиям СВКНИИ ДВО РАН и ИГАБМ СО РАН при поддержке грантов РФФИ №№ 18-05-00191, 20-05-00604, гранта РНФ № 19-17-00178 (палеогеографические и палеоклиматические выводы) и частично за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному университету для выполнения государственного задания № 671-2020-0049 в сфере научной деятельности.

Авторы признательны С.В. Попову и анонимному рецензенту, чьи замечания способствовали улучшению текста статьи.

ОТРЯД UNIONIDA

НАДСЕМЕЙСТВО TRIGONODOIDEA MODELL, 1942

СЕМЕЙСТВО TRIGONODOIDAE MODELL, 1942

Род Unionites Wissmann, 1841

Unionites kobyumensis Biakov, sp. nov.

Название вида – по р. Кобюме.

Голотип – СВКНИИ, № 1/02-06.113, ядро правой створки; Южное Верхоянье, правобережье р. Кобюме в нижнем течении; верхи привольнинской свиты; верхняя пермь, верхняя часть чансинского яруса, хальпирский горизонт, верхняя часть бивальвиевой зоны Intomodesma costatum; обн. 3и, нижняя часть слоя 33; сборы Р.В. Кутыгина, 2016 г.

Описание (рис. 3, $\delta - \partial$). Раковина небольших размеров для рода, чуть более 20 мм в длину, слабо удлиненная (Д : B = 1.47 - 1.67), треугольноовальная, слабо неравносторонняя (ДПЧ : Д = = 0.40 - 0.43); раковинный слой был, по-видимому, относительно тонким, до 0.3 мм. Замочный край длинный (ДЗК : Д = 0.86–0.87), его передняя ветвь в значительной степени вогнута. несколько короче задней, соединяется с ней под тупым углом порядка 110°-120°. Задняя ветвь замочного края слабовыпуклая, длинная, плавно соединяется с коротким, сильно выпуклым задним краем, по крутой дуге переходящим в длинный, слабовыпуклый нижний край. Последний по крутой дуге постепенно переходит в короткий, сильновыпуклый передний край, плавно смыкающийся с передней ветвью замочного края. Выпуклость створок умеренная (Bп : B = 0.28), точка наибольшей выпуклости расположена в верхней части створок и несколько сдвинута к передней ветви замочного края. Макушки относительно небольшие, невысокие, притупленные, направленные вперед. Килевой перегиб не выражен.

Замок, по-видимому, типичен для рода. Кардинальные зубы, по-видимому, редуцированы. На отпечатке экз. № 1/02-06.113 наблюдается слабозаметная вытянутая ямка от заднего бокового зуба (рис. 3, e), у голотипа сохранился один небольшой удлиненный передний боковой зуб (рис. 3, δ).

Скульптура створок из частых, тонких, относительно правильных концентрических линий нарастания, сохраняющихся на ядрах раковин. Мускульные отпечатки относительно небольшие, удлиненно-овальные, передний расположен вблизи места смыкания переднего и замочного краев, задний по форме и размерам аналогичен переднему, тот и другой очень слабо заметны на ядрах раковин. Мантийная линия цельная. Остальные элементы строения раковины не наблюдались.

Экз. №	л	D	_						
	д	D	Вп	ДПЧ	ДЗК	Д:В	Вп : В	ДПЧ : Д	ДЗК : Д
/02-06.113	18.5	11.8	_	8.0	16	1.57	_	0.43	0.86
/02-06.113 олотип	15.0	9.0	2.5	6.0	13	1.67	0.28	0.40	0.87
/02-06.113	~22	15.0	-	9.0	~19	1.47	-	~0.41	~0.86
/02-06.113	~22	15.0	_	9.0	~19	1.47	_	~0.41	

Размеры в мм и отношения:

С р а в н е н и е. По очертаниям раковины наиболее близок к U. fassaensis (Wissmann), особенно сходен с экземплярами, описанными К. Сириаксом (Ciriacks, 1963) из нижнеиндской формации Динвуди Вайоминга, США, отличаясь менее крупными макушками и почти полным отсутствием килевого перегиба створок. От остальных видов рода заметно отличается формой раковины.

М а т е р и а л. Два ядра правых створок, ядро двустворчатого экземпляра и отпечаток правой створки преимущественно удовлетворительной сохранности из типового местонахождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бяков А.С. Новая зональная схема пермских отложений Северо-Востока Азии по двустворчатым моллюскам. Ст. 1. Зональное расчленение // Тихоокеанск. геол. 2012. Т. 31. № 5. С. 13–40.

Бяков А.С. Морские двустворчатые моллюски как индикаторы климатических изменений в перми Северо-Востока Азии // Уч. зап. Казанск. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2020. Вып. 2. С. 550–570.

Бяков А.С., Горячев Н.А., Ведерников И.Л. и др. Новые результаты U-Pb SHRIMP датирования цирконов из верхневучапинских (верхняя пермь) отложений Северо-Востока России // Докл. Акад. наук. 2017. Т. 477. № 3. С. 331–336.

Бяков А.С., Кутыгин Р.В. Новая находка иноцерамоподобных двустворок рода Atomodesma в Южном Верхоянье и инвазии внебореальных моллюсков в перми Северо-Востока Азии // Палеонтол. журн. 2020. № 5. С. 20–25.

Бяков А.С., Кутыгин Р.В., Горячев Н.А. и др. Открытие позднечансинского комплекса двустворок и два эпизода вымирания фауны в конце перми на северо-востоке Азии // Докл. Акад. наук. 2018. Т. 480. № 1. С. 121–124.

Дагис А.А., Корчинская М.В. Первые находки конодонтов в отоцерасовых слоях Свальбарда // Бореальный триас. М.: Наука, 1987. С. 110–113.

Дагис А.С., Дагис А.А., Казаков А.М. и др. Биостратиграфия нижнего инда Восточного Верхоянья // Биостратиграфия мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1986. С. 21–31.

Кипарисова Л.Д. Нижнетриасовые пластинчатожаберные Уссурийского края // Тр. ГИН АН СССР. 1938. Т. 7. С. 197–283.

Кипарисова Л.Д., Бычков Ю.М., Полуботко И.В. Позднетриасовые двустворчатые моллюски Северо-Востока СССР. Магадан, 1966. 312 с. Кипарисова Л.Д., Курбатов В.С. О наличии триасовых отложений в Туар-кыре // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1952. № 6. С. 76–81.

Кутыгин Р.В., Будников И.В., Бяков А.С. и др. Первые находки цератитов рода Отосегая в Кобюминской зоне Южного Верхоянья, Северо-Восток России // Уч. зап. Казанск. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2019. Т. 161. № 4. С. 550–570.

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

Невесская Л.А., Попов С.В., Гончарова И.А. и др. Двустворчатые моллюски России и сопредельных стран в фанерозое. М.: Научн. мир, 2013. 524 с.

Ядренкин А.В., Бяков А.С., Кутыгин Р.В., Копылова А.В. Новые находки и стратиграфическое распределение фораминифер в пограничных пермско-триасовых отложениях Южного Верхоянья // Тихоокеанск. геол. 2020. Т. 39. № 5. С. 69–82.

Biakov A.S., Shi G.R. Palaeobiogeography and palaeogeographical implications of Permian marine bivalve faunas in Northeast Asia (Kolyma-Omolon and Verkhoyansk-Okhotsk regions, northeastern Russia) // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2010. V. 298. № 1–2. P. 42–53.

Budnikov I.V., Kutygin R.V., Shi G.R. et al. Permian stratigraphy and paleogeography of Central Siberia (Angaraland) – A review // J. Asian Earth Sci. 2020. V. 196. Article 104365. P. 1–21.

Ciriacks K.W. Permian and Eotriassic bivalves of the Middle Rockies // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1963. V. 125. № 1. 99 p.

Chu D.L., Yu J.X., Tong J.N. et al. Biostratigraphic correlation and mass extinction during the Permian-Triassic transition in continental-marine siliciclastic settings of South China // Global and Planetary Change. 2016. V. 146. P. 67–88.

Farabegoli E., Perri M.C., Posenato R. Environmental and biotic changes across the Permian-Triassic boundary in western Tethys: the Bulla parastratotype, Italy // Global and Planetary Change. 2007. V. 55. P. 109–135.

Feng X., Chen Z.Q., Bottjer D.J. et al. Unusual shallow marine matground-adapted benthic biofacies from the Lower Triassic of the northern Paleotethys: Implications for biotic recovery following the end-Permian mass extinction // Earth-Sci. Rev. 2019. V. 189. P. 194–219.

Foster W.J., Danise S., Twitchett R.J. A silicified Early Triassic marine assemblage from Svalbard // J. Syst. Palaeontol. 2017. V. 15. P. 851–877.

Foster W.J., Lehrmann D.J., Hirtz J.A. et al. Early Triassic benthic invertebrates from the Great Bank of Guizhou, South China: systematic palaeontology and palaeobiology // Papers in Palaeontol. 2019. V. 5. № 4. P. 613–656.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2021

Hofmann R., Hautmann M., Brayard A. et al. Recovery of benthic marine communities from the end-Permian mass extinction at the low latitudes of eastern Panthalassa // Pa-laeontology. 2014. V. 57. P. 547–589.

Hofmann R., Hautmann M., Bucher H. A new paleoecological look at the Dinwoody Formation (Lower Triassic, western USA): intrinsic versus extrinsic controls on ecosystems recovery after the end-Permian mass extinction // J. Paleontol. 2013. V. 87. P. 854–880.

Hofmann R., Hautmann M., Bucher H. Recovery dynamics of benthic marine communities from the Lower Triassic Werfen Formation, northern Italy // Lethaia. 2015. V. 48. P. 474–496.

Kumagae T., Nakazawa K. Bivalves // The Lower Triassic System in the Abrek Bay Area, South Primorye, Russia /

Eds. Shigeta Y., Zakharov Y.D., Maeda H., Popov A.M. Tokyo: Nat. Mus. of Nature and Sci., 2009. P. 156–173.

Posenato R. Survival patterns of macrobenthic marine assemblages during the end-Permian mass extinction in the western Tethys (Dolomites, Italy) // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2009. V. 280. P. 150–167.

Song T., Tong J., Tian L. et al. Taxonomic and ecological variations of Permian-Triassic transitional bivalve communities from the littoral clastic facies in southwestern China // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2019. V. 519. P. 108–123.

Spath L.F. Addition to the Eo-Triassic invertebrate fauna of East Greenland // Meddel. Grønland. 1935. V. 98. № 2. 115 p.

The First Finds of Representatives of the Genus Unionites in the Boreal Upper Permian of Northeast Russia

A. S. Biakov^{1, 2}, R. V. Kutygin³

¹Shilo North-East Interdisciplinary Scientific Research Inastitute, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia

²Kazan (Volga Region) Federal University, Kazan, Russia

³Diamond and Precious Metal Geology Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russia

For the first time, representatives of bivalve genus *Unionites* Wissmann were found in the Upper Permian of northeastern Russia; they were found together with typically highly Boreal *Inoceramus*-like bivalves *Into-modesma* sp. Previously, the *Unionites* was considered exclusively Triassic–Early Jurassic genus and was only recently discovered in the Uppermost Permian of Italy. The finding of representatives of the genus *Unionites* in the Boreal Upper Permian indicates that the connections between the basins of northeastern Russia and the Tethys, which were outlined in the Middle and Late Wuchiapingian, became stronger in the end of the Permian. A new species *U. kobyumensis* Biakov, sp. nov. is described.

Keywords: bivalves, genus Unionites, Upper Permian, northeastern Russia

УДК 564.1:551.781(477)

НОВЫЕ ВИДЫ СНАМА (BIVALVIA) ИЗ СРЕДНЕГО ЭОЦЕНА ЮЖНОЙ УКРАИНЫ

© 2021 г. А.А.Березовский*

Криворожский национальный университет, Кривой Рог, Украина *e-mail: berez-08@mail.ru Поступила в редакцию 06.08.2020 г. После доработки 29.09.2020 г. Принята к публикации 07.10.2020 г.

Из среднезоценовых отложений окрестностей Кривого Рога описываются два новых вида двустворчатых моллюсков рода Chama: C. subcalcarata и C. ferrata.

Ключевые слова: моллюски, двустворки, палеоген **DOI:** 10.31857/S0031031X21040036

В западном борту карьера Ингулецкого горнообогатительного комбината (ИнГОК, г. Кривой Рог) среднеэоценовые слабоглинистые пески содержат большое количество раковин двустворчатых моллюсков достаточно хорошей сохранности. Многолетние сборы из этого местонахождения позволили выявить самый представительный комплекс среднеэоценовых бивальвий Украины. В настоящий момент оттуда известно 160 видов Bivalvia (Березовский, 2010). Сhama является одним из самых представительных родов, как по числу видов, так и по количеству обнаруженных экземпляров.

Створки Chama достаточно редко встречаются в породах среднего эоцена платформенной Украины. За 150 лет изучения моллюсков палеогена Украины на основе единичных находок описано всего четыре вида Chama: C. calcarata Lamarck, C. clavaticostata Klushnikov, C. subsquamosa Oppenheim и C. lamellosa Lamarck (Зелинская и др., 1968). Проведенная ревизия представителей эоценовых Chama Украины (Березовский, 2010) позволяет утверждать, что сохранность немногочисленных отпечатков и ядер, определенных как С. calcarata и С. subsquamosa, не позволяет уверенно диагностировать их до вида, а створки, описанные И.А. Коробковым (1962) под названием С. lamellosa, необходимо относить к виду С. clavaticostata (Березовский, 2021).

Ранее автором были описаны пять видов Chama из среднего эоцена карьера ИнГОКа: С. calcarata, C. sulcata Deshayes, C. fimbriata Defrance, C. papyracea Deshayes (Березовский, 2000), а также новый вид С. pelata (Березовский, 2002). Последующее сравнение этих видов с раковинами C. calcarata, C. lamellosa и C. fimbriata из среднеэоценовых отложений Парижского бассейна (Франция) показало, что экземпляры из карьера ИнГОКа, ранее определенные как С. calcarata и С. fimbriata, принадлежат к новым видам. Они описаны ниже в качестве новых видов С. subcalcarata и С. ferrata.

Строение геологического разреза западного борта карьера ИнГОКа, откуда происходит изученный материал, было недавно опубликовано (Березовский, Пако, 2019). Описанные ниже створки Chama извлечены из слоя 12.

Род Chama Linnaeus, 1758

Сhama (Chama) subcalcarata Berezovsky, sp. nov. Табл. IV, фиг. 1–7 (см. вклейку)

Chama calcarata: Березовский, 2000, с. 135, рис. 1.

Название вида – от Chama calcarata Lamarck.

Голотип – Геологический музей Криворожского национального ун-та (ГМ КНУ), № И-83/01, правая створка; Украина, г. Кривой Рог, карьер Ингулецкого ГОКа; средний эоцен, малиновская свита, слой 12.

Описание. Правые створки достигают 45 мм в поперечнике. Они умеренно или сильно выпуклые, имеют самое разнообразное очертание: круглые, овальные, вытянутые в высоту, вытянутые в длину, оттянутые и зауженные спереди, обычно не усеченные, но имеются и усеченные спереди или с передне-нижней стороны экземпляры. Макушки не выступающие или немного выступающие, смещены к переднему краю, заостренные, конусовидные, загнуты вперед. Толщина стенок створок высотой около 25 мм достигает 1.3–1.7 мм.

Наружная поверхность правых створок покрыта тонкими, невысокими (до 1.5 мм высотой без учета длины шипов), умеренно расставленными, пластинчатыми концентрическими ребрами, нижний склон которых несет многочисленные, отчетливые поперечные валики. Расстояние между самыми ранними макушечными ребрами равно 0.15-0.2 мм. Расстояние между шестым-восьмым ребрами составляет 0.4–0.5 мм. На удалении 8-9 мм от макушки расстояние между вершинами ребер составляет около 1 мм. Ниже ребра в основном удалены друг от друга на расстояние 1.5-2.5 мм, однако некоторые из них сближаются до расстояния 0.5-0.8 мм или раздвигаются до интервала в 3-3.5 мм. Большинство ребер на взрослых экземплярах ориентированы примерно перпендикулярно к поверхности створки, только вблизи ее нижнего края они наклонены вниз; их угол наклона достигает 50 градусов. Чем ближе ребро к нижнему краю, тем сильнее оно наклонено. Поперечное сечение ребер узко-треугольное, с отчетливо расширенным основанием и пластинчатой, чрезвычайно тонкой вершинной частью.

Верхний склон ребер гладкий, иногда на нем различается слабый и неясный микроорнамент, представленный очень тонкими низкими и сближенными струйками, расположенными в виде елочки (навстречу друг к другу).

Вершины ребер зубчатые из-за наличия на них игольчатых шипов треугольной формы. Шипы простые, не ветвящиеся, по размеру разделяются на три типа. Шипы первого типа (I) представлены узко-треугольными, шириной до 1–1.5 мм, желобообразными, заостренными на концах пластинами длиной до 3 мм. Посередине их плоской верхней грани протягивается отчетливый пологий желоб, довольно глубокий, полукруглый в поперечном сечении, расширяющийся к основанию ребра. Нижняя грань шипов выпуклая, иногда с тонкой осевой бороздкой, тянущейся к основанию ребра. Шипы второго типа (II) более короткие и узкие. На крупных створках вблизи нижнего края шипы первого и второго типов почти неотличимы друг от друга. Шипы третьего типа (III) длиной до 0.6 мм и толшиной до 0.25 мм. игольчатые, с расширенным основанием, очень короткие и тонкие. На их верхней грани очень узкая и мелкая бороздка; их нижняя грань – выпуклая, гладкая, без борозды. Шипы третьего типа загнуты к нижнему краю, в отличие от прочих шипов. В нижней части взрослых створок шипы третьего типа обычно располагаются между шипами первого и второго типов. Порядок шипов на ребре можно описать формулой: -I-III-III-III-I-III-II-III-I-.

Каждый шип переходит в узкий, очень рельефный поперечный валик, протягивающийся по нижнему склону ребра и всей ширине дна интеркостального промежутка. У молодых экземпляров валики первого и второго типов различаются по толщине. С ростом животного появляются шипы третьего типа с узкими валиками, а ширина валиков шипов первого и второго типов почти сравнивается. У створок высотой 30-37 мм толщина валиков шипов первого и второго типа достигает 1.0-1.2 мм, валиков шипов третьего типа – 0.25–0.3 мм. Расстояние между серединами соседних валиков достигает 1.7-2 мм. В середине взрослых створок, вблизи нижнего края, на участке ребра длиной 10 мм умещаются шесть или семь валиков. Основания валиков немного расширены, своим нижним краем они упираются в основание нижележащего ребра. Валики отсутствуют у первых пяти макушечных ребер, появляясь у последующих ребер. Расстояние между серединами наиболее ранних валиков составляет 0.7-1 мм.

В правой створке зубы За и Зb образуют единый, уплощенный с боков, дуговидно изогнутый валик, который спереди и сверху ограничивает в виде бортика крупную и глубокую ямку для зуба 2b (рис. 1, δ). Верхний склон этой зубной ямки покрыт поперечными валиками. Зуб PI низкий, короткий, уплощенно-бугорчатый, достаточно отчетливый. Нимфа мощная, пластинчатая, сравнительно высокая, короткая, дуговидно изогнутая.

Мускульные отпечатки правых створок крупные, отчетливые. Передний отпечаток грушевидный, узкоовальный, сверху усечен. Задний отпечаток широкоовальный, не усеченный. Он шире и ниже переднего отпечатка.

На внутренней поверхности правых створок от подмакушечной области до мантийной линии видны поры диаметром до 0.2 мм. Расстояние между порами колеблется от 0.4 до 0.9 мм. Поверхность между мантийной линией и нижним краем без пор.

Левые створки достигают в высоту 48 мм. Они сильновыпуклые, неправильно-клиновидной формы, обычно двугранные. Передней гранью створка прикреплялась к субстрату. Эта грань гладкая, ее рельеф негативно отражает поверхность субстрата, к которому створка была прикреплена. Вторая грань выпуклая, покрыта достаточно широко расставленными, низкими пластинчатыми концентрическими ребрами. Грани разделены резким угловатым перегибом, вершинный угол которого около 115°. Макушка спирально завернутая, не выступающая, рельефно не обособляется, повернута в сторону переднего края.

Ребра на левой створке разделены широкими и гладкими промежутками. Расстояние между их вершинами достигает 4—5 мм. В середине второй грани взрослых створок на участке высотой 10 мм



Рис. 1. Строение замочного аппарата у створок рода Chama: a – левая створка, δ – правая створка. Символами обозначены: 2b, 3a, 3b и 4b – кардинальные зубы; ааs – отпечаток переднего мускула; f_{2b} – ямка для зуба 2b; f_{3a} – ямка для зуба 3a; f_{3b} – ямка для зуба 3b; f_{4b} – ямка для зуба 4b; f_{PI} – ямка для зуба PI; fln – ямка для наружной связки; раs – отпечаток заднего мускула; PI – латеральный зуб. Высота изображенных створок равна 30 мм.

умещаются три ребра. Нижние склоны ребер с валиками, верхние склоны — гладкие.

На левой створке зуб 2а отсутствует. Зуб 2b сравнительно крупный, высокий, напоминает короткий, сплющенный с боков валик, верхняя грань которого покрыта неясными, тонкими поперечными валиками. Зуб 4b очень низкий, короткий, дуговидно изогнутый, имеет треугольное поперечное сечение. Латеральный зуб PII не просматривается. Нимфа тонкая, пластинчатая, сравнительно высокая, дуговидно изогнутая, длиной до 8 мм (рис. 1, *a*).

Мускульные отпечатки левой створки крупные, слабо вдавленные, овальные. На внутренней поверхности створки от подмакушечной области до мантийной линии развиты поры, аналогичные таковым на правых створках.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Вп	СУ	CB
Голотип, И_83/01 (R V)	43.0	40.3	18.5	0.93	0.45
M = 83/01 (RV) M = 83/02 (RV)	40.0	36.6	13.5	0.91	0.36
И-83/03 (RV)	37.6	33.8	14.9	0.89	0.44
И-83/04 (RV)	31.9	27.8	11.0	0.87	0.39
И-83/95 (LV)	38.3	44.8	21.2	1.16	0.47

Д – длина створки, В – высота, Вп – выпуклость, СУ – степень удлиненности (В/Д), СВ – степень выпуклости (В/Вп), RV – правая створка, LV – левая створка. Длина и высота даны без учета длины шипов.

Возрастные изменения. У правых створок первое ребро появляется в 0.5 мм от макушки. На наружной поверхности правых створок различаются три участка по частоте ребер: макушечный, средний и краевой. Макушечный участок начинается от макушки и имеет высоту 10—11 мм. Расстояние между серединами первых четырех ребер около 0.5 мм. Нижележащие ребра постепенно отодвигаются друг от друга по направлению к нижнему краю. Первые восемь ребер валикообразные, с округленной вершиной, очень низкие, шириной около 0.2 мм. Ниже следуют несколько низких ребер с угловатыми вершинами. Под ними начинают появляться пластинчатые ребра, которые имеют слегка расширенные основания и пластинчатые среднюю и верхнюю части. Первое пластинчатое ребро находится на удалении около 8.5 мм от макушки. На этом участке максимальное расстояние между вершинами соседних ребер составляет 1–1.1 мм.

Средний участок занимает наибольшую часть поверхности створок и находится ниже макушечного участка. Его высота зависит от высоты створки. У молодых и взрослых экземпляров, независимо от их размера, средний участок занимает около 60% высоты створки. На среднем участке ребра расставлены наиболее широко. Обычно расстояние между вершинами соседних ребер колеблется от 1.5 до 2.5 мм. Иногда несколько ребер сближаются (до 0.5–1.2 мм) или расходятся (до 3–3.5 мм). Встречаются створки, у которых расстояние между вершинами всех ребер варьирует в пределах 0.7–1.5 или 1.5–3.5 мм.

Краевой участок соответствует старческому замедлению роста и находится вблизи нижнего края, его высота 5–7 мм. Здесь ребра приближены друг к другу. Расстояние между их вершинами не превышает 1–1.5 мм.

И з м е н ч и в о с т ь. Степень удлиненности левых створок 0.85–1.3, среднее 1.04; степень выпуклости – 0.30–0.51, среднее 0.40.

Помимо клиновидных левых створок с большим местом прикрепления к субстрату, реже встречаются округлые створки, у которых место прикрепления к субстрату отсутствует, так как они свободно лежали на субстрате.

Сравнение. Наиболее похожим видом является С. punctata Bruguiere (=C. calcarata Lamarck) из среднезоценовых отложений Европы. Новый вид отличается от него обликом и часто-

той ребер, характером шипов третьего типа, более частыми валиками на нижних склонах ребер и иным характером пор на внутренней поверхности створок. У С. subcalcarata ребра имеют расширенное треугольное основание, в то время как у С. punctata основание по толщине почти не отличается от остальной части ребра. У С. subcalcarata шипы третьего типа простые, одиночные, у С. punctata они напоминают корону с тремя расходящимися друг от друга лучами. У С. subcalcarata на удалении в 11-13 мм от верхнего края большинство ребер располагаются с интервалом в 1.5-2 мм, а в середине центрального поля на участке высотой 10 мм умещаются шесть, реже пять ребер. У С. punctata там же большинство ребер удалено друг от друга на расстояние 2.5–5 мм. а в середине центрального поля на участке высотой 10 мм умещаются четыре ребра. У С. subcalcarata расстояние между серединами валиков нижнего склона ребер достигает 1-1.3 мм. В середине взрослых створок C. subcalcarata, вблизи их нижнего края, на участке ребра длиной 10 мм умещаются шесть или семь валиков. У створок С. punctata того же размера расстояние между серединами валиков достигает 1.7-2 мм. В середине взрослых створок C. punctata, вблизи их нижнего края, на участке ребра длиной 10 мм умещаются пять валиков. У С. subcalcarata внутренняя поверхность створок от подмакушечной области до мантийной линии покрыта порами с расстоянием от 0.4 до 0.9 мм между ними. У С. punctata там же поры расположены чаще, на расстоянии 0.3-0.5 мм друг от друга.

Если шипы третьего типа не сохранились или есть сомнения в различении видов C. subcalcarata и C. punctata по густоте ребер (некоторые молодые экземпляры C. subcalcarata в этом не отличаются от экземпляров C. punctata), то уверенная идентификация C. subcalcarata возможна только по пористости на внутренней стороне створки.

Распространение. Средний эоцен Южной Украины, малиновская и староингулецкая свиты.

Материал. Свыше 300 молодых и взрослых правых створок, 52 левых створки из слоя 12.

Chama (Chama) ferrata Berezovsky, sp. nov.

Название вида от ferratus *лат.* – железный.

Голотип – ГМ КНУ, № И–400/100, правая створка; Украина, г. Кривой Рог, карьер Ингулецкого ГОКа; средний эоцен, малиновская свита, слой 12.

Описание (рис. 2). Правые створки достигают 45 мм в поперечнике. Они овальные или неправильно-овальные, вытянутые в длину, сильновыпуклые, толстостенные. Экземпляры высотой около 30 мм имеют толщину стенки около 5.5 мм. Их макушки невыступающие, смещены к переднему краю, спирально завернуты.

Наружная поверхность свободных створок покрыта тонкими, низкими (высотой до 2 мм), сильно сближенными, пластинчатыми концентрическими ребрами, расположенными примерно перпендикулярно к наружной поверхности. Поперечное сечение ребер треугольное. Расстояние между вершинами ребер достигает 1.5—1.7 мм, но обычно составляет 1—1.2 мм. На участке центрального поля высотой 10 мм, верхняя граница которого удалена от верхнего края на 10 мм, умещается 11—12 ребер.

Ребра имеют расширенные основания и пластинчатые вершины с мелкозубчатым верхом изза шипов, от которых остались только основания. Верхние грани ребер гладкие. На их нижней грани имеются отчетливые, многочисленные поперечные валики, которые протягиваются до вершины ребра, где переходят в шипы. Валики делятся на чередующиеся друг с другом утолщенные (шириной 0.5-1 мм), и тонкие и более низкие (шириной 0.2-0.3 мм). Утолщенные валики переходят в самые крупные шипы. Все валики имеют трапециевидное или треугольное поперечное сечение и выпуклую нижнюю грань. На участке ребра длиной 5 мм умещаются пять или шесть валиков. Расстояние между серединами валиков достигает 1.5-2 мм.

Несколько шипов, сохранившихся на переднем поле одной створки, имеют узкий, плоский центральный ствол, слабо расширяющийся к основанию, и верхнюю грань с отчетливой осевой бороздой. На одном шипе просматривается игольчатый короткий боковой отросток, который прикрепляется к передней стороне центрального ствола шипа.

В правой створке зубы 3a и 3b слиты друг с другом в единый уплощенный с боков, дуговидно изогнутый валик, который спереди и сверху ограничивает крупную и глубокую ямку для зуба 2b. Дно этой зубной ямки покрыто поперечными валиками. Зуб PI отсутствует. Нимфа мощная, пластинчатая, сравнительно высокая, дуговидно изогнутая.

Мускульные отпечатки крупные, отчетливые. Передний отпечаток неправильно-овальный, узкий, сверху усечен (на голотипе он частично разрушен). Задний отпечаток широкоовальный, не усеченный, он шире и ниже переднего. Мантийная линия удалена от нижнего края на расстояние 3–4 мм. Внутренняя поверхность без пор.



Рис. 2. Chama (Chama) ferrata sp. nov., голотип ГМ КНУ, И–400/100, × 2: *a* – снаружи, *б* – изнутри, *в* – со стороны ма-кушки.

Р	аз 1	ме	υы	в	ММ	И	отно	шения:

Экз. №	Д	В	Вп	СУ	CB
Голотип, И–400/100 (RV)	38.0	35.0	17.5	0.92	0.50
И—400/102 (RV)	42.0	38.2	20.5	0.90	0.53
И—400/103 (RV)	44.5	40.5	20.3	0.91	0.50

С р а в н е н и е. От экземпляров С. subcalcarata со сближенными ребрами С. ferrata отличается более частыми ребрами и отсутствием пор на внутренней поверхности. От крупных экземпляров С. clavaticostata Klushnikov правые створки С. ferrata отличаются спиральной, а не изогнуто конусовидной макушкой, большей степенью выпуклости (у С. ferrata в пределах 0.5-0.53, у С. clavaticostata – 0.30-0.45), более толстыми ребрами, более узкими шипами, отсутствием латерального зуба PI и отсутствием на наружной поверхности двух бороздчатых депрессий, которые у С. clavaticostata отграничивают участки, покрытые своей специфической скульптурой. У С. ferrata скульптура однообразна на всей поверхности.

От крупных видов Chama новый вид легко отличается очень частыми низкими ребрами с валиками на нижних склонах.

Материал. 4 взрослых правых створки из слоя 12.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березовский А.А. Представители рода Chama (Bivalvia) в эоцене Кривбасса // Геол.-мін. вісник. 2000. № 1–2 (3–4). С. 135–143.

Березовский А.А. Новые представители двустворчатых моллюсков из палеогена Украины // Палеонтол. журн. 2002. № 4. Р. 9–16.

Березовский А.А. Бивальвии среднего и верхнего эоцена платформенной Украины: таксономическая ревизия, эволюция, палеогеография и палеоэкология. Дис. ... докт. геол. наук. Кривой Рог, 2010. 1161 с.

Березовский А.А. Переописание вида Chama clavaticostata Klushnikov (Bivalvia) из среднего эоцена Украины // Палеонтол. журн. 2021. № 3. С. 35–39. Березовский А.А., Пако Ж.-М. Новый вид Chelotia (Pleurotomariidae, Gastropoda) из среднего эоцена Украины // Палеонтол. журн. 2019. № 6. Р. 40–43. Зелинская В.А., Куличенко В.Г., Макаренко Д.Е., Соро-

чан Е.А. Палеонтологический справочник. Двуствор-

чатые моллюски палеогена и миоцена Украины. Т. І. К.: Наук. думка, 1968. 297 с.

Коробков И.А. Моллюски бучакской и киевской свит Южной Украины. Л.: Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1962. 96 с.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–7. Chama (Chama) subcalcarata sp. nov.: 1 – экз. ГМ КНУ, И–83/02, свободная правая створка длиной 40 мм: la – снаружи, 16 – изнутри, lb – со стороны макушки; 2 – голотип ГМ КНУ, И–83/01, свободная правая створка длиной 43 мм: 2a – снаружи, 26 – изнутри; 3 – экз. ГМ КНУ, И–83/03, свободная правая створка снаружи длиной 31.9 мм, обладающая оттянутой и усеченной передней частью; 4 – экз. ГМ КНУ, И–83/95, прикрепляющаяся левая створка высотой 44.8 мм: 4a – снаружи, 46 – изнутри; 5 – экз. ГМ КНУ, И–83/07, свободная правая створка снаружи длиной 28.1 мм, обладающая сближенными концентрическими ребрами; 6 – экз. ГМ КНУ, И–83/04, свободная правая створка снаружи длиной 28.3 мм: 7a – снаружи, 76 – изнутри; Украина, г. Кривой Рог, карьер Ингулецкого ГОКа; средний эоцен, малиновская свита, слой 12.

New Species of Chama (Bivalvia) from the Middle Eocene of South Ukraine

A. A. Berezovsky

Krivoi Rog National University, Krivoi Rog, Ukraine

Two new species of *Chama*: *C. subcalcarata* in *C. ferrata* from the Middle Eocene of Krivoy Rog city are described.

Keywords: Mollusca, Bivalvia, Paleogene

УДК 564.81.551.762.3

НАХОДКИ ПОЗДНЕДЕВОНСКИХ ЛИНГУЛОИДЕЙ РОДА PATERULA BARRANDE (СЕМЕЙСТВО PATERULIDAE COOPER) В ВОЛГО-УРАЛЬСКОМ И ТИМАНО-ПЕЧОРСКОМ РЕГИОНАХ

© 2021 г. Т. Н. Смирнова^{*a*, *}, Е. А. Жегалло^{*b*, **}

^а Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия ^bПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия *e-mail: tatianasmirnova 76@bk.ru **e-mail: ezheg@paleo.ru Поступила в редакцию 06.07.2020 г. После доработки 10.07.2020 г. Принята к публикации 17.07.2020 г.

Описан новый вид Paterula (?) vasilievae из франских отложений Волго-Уральского и Тимано-Печорского регионов. Для вида характерны слабовыпуклые створки, наличие протегулюма на обеих створках и псевдоареи на брюшной створке. Изучена микроструктура раковины для обеих створок на разных возрастных стадиях.

Ключевые слова: верхний девон, фран, Волго-Уральский регион, Тимано-Печорский регион, новый вид, Paterula, микроструктура раковины

DOI: 10.31857/S0031031X21040140

Сотрудница кафедры палеонтологии Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова Л.И. Кононова предоставила авторам коллекцию брахиопод из франских отложений в Волго-Уральском и Тимано-Печорском регионах, в которых обнаружен новый вид ?Paterula vasilievae, описанный ниже.

Оригиналы хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), колл. № 5609 и 5645.

ОТРЯД LINGULIDA

НАДСЕМЕЙСТВО LINGULOIDEA MENKE, 1828

СЕМЕЙСТВО PATERULIDAE COOPER, 1956

Род Paterula Barrande, 1879

Paterula (?) vasilievae Smirnova et Zhegallo, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1-8; табл. VI, фиг. 1-8 (обе - см. вклейку)

В и д назван в честь М.В. Васильевой, оказавшей большую помощь авторам в работе с литературой и детализации стратиграфических схем.

Голотип — ПИН, № 5609/28 (табл. V, фиг. 1), брюшная створка; Волго-Уральский регион, Мелекесс, скв. Р 1, обр. 8752, глуб. 2112.3— 2116.4 м; верхний девон, франский ярус, тиманский горизонт. Описание (рис. 1). Большая часть экземпляров имеет правильную округлую форму (табл. V, фиг. 1, 2), только у одного экземпляра раковина слегка удлиненная (табл. VI, фиг. 4). Обе створки выпуклы незначительно, в равной степени (табл. V, фиг. 3). Длина и ширина раковины изменяются от 380 до 660 мкм, выпуклость раковины до 120 мкм. В коллекции имеется восемь целых раковин, из них у четырех раковин изучены строение и микроструктура брюшных створок. Морфология и микроструктура спинных створок изучены также на четырех раковинах.

Характерной особенностью раковины является наличие протегулюма на обеих створках, он хорошо виден на проекции сверху (табл. V, фиг. 4). Протегулюм занимает краевое положение на заднем крае, на обеих створках он выступает за пределы заднего края в различной степени. Наличие протегулюма на обеих створках наглядно свидетельствует о наличии раковины на эмбриональной стадии, что является характерным для девонских лингулид (Balinski, 1997). У современных лингулид – L. anatina (Yatsu, 1902) – и, возможно, у мезозойских лингулид, протегулюм образуется в виде единой пластины, в процессе роста складывающейся вдвое, с образованием протегулюма на брюшной и спинной створках. На описанном экземпляре Р. (?) vasilievae (табл. V, фиг. 1) диаметр протегулюма 90 мкм, диаметр выемки посе-



Рис. 1. Раterula (?) vasilievae sp. nov.: a-e -экз. ПИН, № 5645/20; Южный Тиман, скв. 5 Коми, глуб. 173.51 м, обр. 8; верхний девон, франский ярус: a – спинная створка состоит из двух пластин; на верхней пластине различается поверхность первичного слоя мелко бугристая; первичный слой гранулированный; верхняя часть вторичного слоя пластинчатая, ниже гранулированная часть вторичного слоя, которая местами замещается бакулятной; нижняя пластина целиком бакулятная; масштаб 2 мкм; δ – то же (с большим увеличением), участок замещения части гранулированного прослоя бакулятным; масштаб 2 мкм; e – спинная створка состоит из трех пластин, верхняя пластина гранулированного дову в состоит из трех пластин, верхняя пластина гранулированного прослоя бакулятным; масштаб 2 мкм; e – спинная створка состоит из трех пластин, верхняя пластина гранулированного прослоя бакулятным; масштаб 2 мкм; e – спинная створка состоит из трех пластин, верхняя пластина гранулированного прослоя бакулятным; масштаб 2 мкм; e – спинная створка состоит из трех пластин, верхняя пластина гранулированного прослоя бакулятным; масштаб 2 мкк; e – спинная створка состоит из трех пластин, верхняя пластина гранулированного прослоя бакулятной структурой; масштаб 2 мкм; e – экз. ПИН, № 5609/32; Волго-Уральский регион, Мелекесс, скв. Р 1, обр. 8752, глуб. 2112.3–2116.4 м; тиманский горизонт; замещение гранулированной части прослоя пластинчатой структурой; масштаб 2 мкм.

редине него 35 мкм. На других экземплярах размеры протегулюма изменяются в пределах от 85 до 120 мкм. На дне выемки в середине протегулюма различаются точечные углубления, которые являются местами прикрепления периостракума, как считает А. Балински (Balinski, 1997). На протегулюме различаются радиальные ребра, протягивающиеся от его края до серединной выемки; их длина на всех экземплярах 25–30 мкм, толщина около 1.5–2 мкм. Только на брюшной створке имеется псевдоарея, она сохранилась удовлетворительно (табл. V, фиг. 7, 8). Длина псевдоареи от 235 до 400 мкм, высота в самом высоком месте в середине заднего края 25 мкм, в боковом направлении псевдоарея быстро понижается. Наружный край псевдоареи валиковидный, плотный, внутренняя поверхность вогнутая, заполненная обломками породы, сложена тонкими пластинами толщиной доли микрона, вертикально расположенными. Отверстие для выхода ножки в виде узкой щели, расположенной вдоль ареи, оно полностью не просматривается вследствие плохой сохранности поверхности ареи. На брюшной створке прослеживается послебрефическая раковина с линиями роста, брефическая раковина практически не дифференцируется. Послебрефическая часть раковины отличается от взрослой раковины более выпуклой поверхностью. Диаметр послебрефической части раковины может меняться от 180 до 240 мкм (табл. VI, фиг. 1, 2). Линии роста послебрефической части раковины тонкие, близ протегулюма их толщина 1.15 мкм, дальше от протегулюма их толщина достигает 5— 6 мкм (табл. VI, фиг. 2). Близ заднего края появляются вставные тонкие линии роста, быстро расширяющиеся по направлению вперед.

Микроструктура брюшной створки. В районе протегулюма различаются три пластины (табл. V. фиг. 5, 6). Первичный слой на протегулюме в виде плотной пластины, тонко гранулированной, толщиной 1 мкм, величина гранул десятые доли микрона. Под ним верхняя часть вторичного слоя в виде пластины толщиной 1.5 мкм, тонко гранулированной, гранулы размерами доли микрона. Под ней менее плотный прослой вторичный слоя, гранулированный, гранулы размерами 0.2–0.25 мкм. Структура раковинного вещества протегулюма подробно описана Г. Бернат и А. Вильямсом (Віernat, Williams, 1970) у ордовикских акротретид. На описанном материале на поперечном сколе на уровне после брефической раковины видно, что вторичный слой состоит из 4-х плотных пластин, между которыми имеются многочисленные очень тонкие пластины толщиной до 0.1 мкм. Плотные пластины тонко гранулированные, гранулы размером до 0.2 мкм (табл. VI, фиг. 3).

Спинная створка имеет округлые очертания (табл. VI, фиг. 1, 2), или грушевидные (табл. VI, фиг. 4). Протегулюм, обычно диаметром 100 мкм, наблюдался на всех спинных створках. Он занимает краевое положение на заднем крае, выступает за его пределы в различной степени, может значительно выступать в виде конуса (табл. VI, фиг. 6). На поверхности протегулюма различаются грубые, заостренные радиальные ребра длиной до 25 мкм, толщиной 1.5-2 мкм, число ребер 18-20. Ребра протягиваются от конца протегулюма до серединной впадины. Сходное строение протегулюма, имеющего радиальные ребра, описано Балински (Balinski, 1997) у Lingulipora sp. и "Lingula" sp. из верхнедевонских отложений Северной Польши. Балински насчитывает по 5-6 пар симметрично расположенных ребер по краю протегулюма. Он предполагает, что наличие ребер на протегулюме связано с таким же количеством щетинок на нем, которые способствовали парению и балансированию личинки в воде. Протегулюм со слабо выраженными в рельефе ребрами был описан из верхнеюрских отложений Западной Сибири в p-не Широтного Приобья у Lingularia salymica Smirnova, 2015 (Смирнова и др., 2015). Л. Холмер и Х. Наркем (Holmer, Narkem, 2012) обнаружили у ?L. similis Biernat et Emig, 1993, найденной в центральной части Шпицбергена в нижней части меловых отложений, на задней стороне протегулюма 12 тонких радиальных ребрышек. У описываемого вида в середине протегулюма есть выемка округлого контура диаметром 23–24 мкм. Основание выемки грубо гранулированное; гранулы округлые, размером 1-2 мкм (табл. VI, фиг. 5). Протегулюм отделяется от послебрефической раковины концентрическим валиком шириной до 3 мкм (табл. VI, фиг. 7). На послебрефической части раковины диаметром около 250 мкм можно видеть линии роста, их ширина увеличивается от макушки по направлению вперед. У заднего края брефической раковины ширина линий роста составляет около 1 мкм, по направлению вперед она достигает 2.5 мкм. Послебрефическая часть раковины отделяется от взрослой раковины валиком шириной 3 мкм. Взрослая часть створки покрыта более грубыми линиями роста шириной от 1.5 мкм в задней части створки до 6-7 мкм на остальной поверхности. Все линии роста раздваиваются на всей поверхности створки, начиная от заднего края.

Микроструктура спинной створки. На поперечнике спинной створки на небольшом расстоянии от протегулюма толщина створки около 7— 8 мкм. Структура стенки спинной створки тонко гранулированная (табл. VI, фиг. 7). На вершине протегулюма видны три плохо сохранившиеся прослоя: верхний прослой соответствует первичному слою, плотный, тонко гранулированный, размер гранул сотые доли мкм. Под ним верхний прослой вторичного слоя, гранулированный, с размерами гранул до 0.1 мкм. Под ним более рыхлый прослой вторичного слоя с размерами гранул до 0.2 мкм (табл. VI, фиг. 8).

Поверхность первичного слоя спинной створки на послебрефической части и взрослой раковине мелкобугристая, бугорки овально вытянутые в направлении линий роста; длина бугорков до 0.5 мкм, ширина 0.3 мкм (рис. 1, а). На поперечном сколе можно видеть детальное строение раковинного вещества. Первичный слой гранулированный, гранулы размерами 1.5-2 мкм. Толщина первичного слоя 0.2-0.25 мкм (рис. 1, *a*). Вторичный слой состоит из двух, местами из трех пластин. При наличии двух пластин толщина стенки створки около 6 мкм. На верхней пластине толщиной от 1.8 до 4 мкм верхний прослой вторичного слоя тонкопластинчатый, пластины расположены перпендикулярно к поверхности створки. Толщина каждой пластины 0.1-0.2 мкм, толщина тонкопластинчатого прослоя до 1.5 мкм. Под тонкопластинчатым прослоем гранулированный прослой, размеры гранул до 0.1-0.15 мкм. Толщина гранулированного прослоя изменяется от 0.7 до 2 мкм. Вдоль длины скола гранулированный прослой замешается сильно перекристаллизованным бакулятным прослоем толщиной до 0.8 мкм (рис. 1, б). Нижняя пластина толщиной от 1.6 до 2 мкм сильно перекристаллизованная, целиком бакулятная. При наличии трех пластин толщина стенки створки 7 мкм (рис. 1, в). На верхней пластине под тонким первичным слоем различается верхняя часть вторичного слоя, представленная сильно разрушенным гранулированным прослоем, местами замещенным участками с бакулами. Толщина гранулированного прослоя 2.5-2.7 мкм. Средняя и нижняя пластины имеют толщину 1.3-1.4 мкм, состоят из бакулей. На некоторых экземплярах видно замещение гранулированного прослоя пластинчатым участком (рис. 1, *г*).

Размеры. Длина и ширина раковины — до 660 мкм.

С р а в н е н и е. Новый вид отличается от Р. argus Mergl, 1999 краевым положением протегулюма и личиночной раковины, наличием коротких радиальных ребрышек на протегулюме. От P. holynensis Mergl, 2001 отличается отсутствием лимба.

Замечания. Условное отнесение описываемого вида к роду Paterula связано с отсутствием микроорнаментации на брефической и послебрефической частях раковины. Возможно, что отсутствие этого признака связано с сохранностью раковин брахиопод и со способами обработки кернового материала в процессе извлечения ископаемых раковин. Характерно, что при изучении позднедевонских и позднеюрских лингулят северо-западных районов Сибири и Евро-Уральской области, относящихся к семействам Discinidae и Lingulidae (Смирнова и др., 2019а, б), которые были получены из породы аналогичным способом, не были обнаружены признаки орнаментации на брефических и послебрефических стадиях. Этот признак, как правило, упоминается при характеристике ряда семейств в надсемействах Discinoidea и Linguloidea. В характеристике семейства Discinidae (надсемейство Discinoidea) указано, что этот признак встречен у многих ископаемых форм (Holmer, Popov, 2000). В конкретных случаях для дисцинид и лингулид характеристика микроорнамента на юных и взрослых стадиях приведена Вильямсом (Williams, 1998, 2003) и М. Кусак и др. (Cusack et al., 1999). На послебрефических и взрослых сталиях в качестве примера можно привести ордовикский лингулоидный род Acrosaccus, дисциноидный род Schizotreta, встреченный в ордовике Швеции (Holmer, 1986; Holmer, Popov, 2000), род Orbiculoidea из девона Швеции (Holmer, 1987) и из верхнего девона севера Сибири (Смирнова и др., 2019а).

Полную характеристику микроорнамента на брефических раковинах палеозойских лингулиформных брахиопод дал Вильямс (Williams, 2003). Установлено, что микроорнамент у брефических и послебрефических частей раковин у дисцинид и лингулид встречается значительно чаще у родов в интервале кембрий—силур. В девоне количество родов с микроорнаментом уменьшается. При изучении надсемейства Linguloidea, в семействе Paterulidae, представители которого существовали в основном в ордовике и силуре, для всех родов характерна микроскульптура. Последние представители рода Paterula Barrande, 1879 описаны М. Мергл (Mergl, 2001) из верхнего девона Богемии. У них отмечается очень тонкий рисунок микроорнамента, не дающий рельефа, затрагивающий поверхность первичного слоя. Таким образом, при тщательной химической и механической обработке измельченного кернового материала вероятность сохранения тонкого рисунка микроорнамента на створках патерулид в нашем материале крайне мала.

М а т е р и а л. 8 целых раковин из верхнего девона, франский ярус: 6 экз. из Волго-Уральского региона, Мелекесс, скв. Р 1, глуб. 2112.3–2116.4 м, обр. 8752; 2 экз. из Южного Тимана, скв. 5 Коми, глуб. 173.51 м, обр. 8.

* * *

Авторы приносят глубокую благодарность Л.И. Кононовой за предоставленную коллекцию и стратиграфическую характеристику вмещающих отложений, и Г.Т. Ушатинской за ценные консультации в процессе работы.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН № 17 "Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов" (подпрограмма I "Развитие жизненных и биосферных процессов"), поддержана Министерством высшего образования и науки РФ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Смирнова Т.Н., Гатовский Ю.А., Жегалло Е.А., Ушатинская Г.Т. Орнаментация и микроструктура раковины Orbiculoidea magnifica Mergl (Brachiopoda, Lingulida) из нижнего девона Тимано-Печорской впадины // Палеонтол. журн. 2019а. № 3. С. 59–65.

Смирнова Т.Н., Ушатинская Г.Т., Жегалло Е.А., Панченко И.В. Род Lingularia Biernat et Emig, 1993 из верхнеюрских отложений Западной Сибири; строение личиночной и эмбриональной раковин, микроструктура раковинного вещества // Палеонтол. журн. 2015. № 2. С. 18–26.

Смирнова Т.Н., Ушатинская Г.Т., Жегалло Е.А., Панченко И.В. Особенности рельефа первичного слоя и микроструктуры раковины позднеюрских дисцинид рода Discinisca (Lingulata, семейство Discinidae) // Палеонтол. журн. 20196. № 5. С. 50–53.

Balinski A. Evolution of the embryonic development in lingulid brachiopods // Acta Palaeontol. Pol. 1997. V. 42. № 1. P. 45–56.

Biernat G., Williams A. Ultrastructure of the protegulum of some acrotretidae brachiopods // Palaeontology. 1970. V. 13. P. 491–502.

Cusack M., Williams A., Buckman J.O. Chemical structural evolution of the shell of linguloid brachiopods // Palaeon-tology. 1999. V. 42. P. 799–840.

Holmer L.E. Inarticulate brachiopods around the Middle-Upper Ordovician boundary in Västergötland // Geol. Fören. Stockholms Förhandl. 1986. V. 108. P. 97–126.

Holmer L.E. Discinacean brachiopods from Ordovician Kullsberg and Boda limestones of Dalarma, Sweden // Geol. Fören. Stokholm Förhandl. 1987. V. 109. № 4. P. 317–326.

Holmer L.E., Narkem H.A. The lingulid brachiopod Lingularia from lowermost Cretaceous hydrocarbon, Sassesnfiorden area, central Spitzbergen, Svalbard // Norwegian J. Geol. 2012. V. 92. P. 167–174.

Holmer L.E., Popov L.E. Sub-phila Linguliformea, Craniiformea and Rhynchonelliformea // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H, Revised. Brachiopoda. V. 2. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. of America; Univ. Kansas Press, 2000. 423 p.

Mergl M. Lingulate brachiopods of the Silurian and Devonian of the Barrandian (Bohemia, Czech Republic) // Acta musei nat. Pragae. Ser. B. Hist. natur. 2001. V. 57. № 1–2. 49 p.

Williams A. Siliceous tablets in the larval shells of apatitic discinid brachiopods // Science. 1998. V. 279. P. 2094–2096.

Williams A. Microscopic imprints on the juvenile shells of Paleozoic linguliform brachiopods // Palaeontology. 2003. V. 46. Pt 1. P. 67–92.

Yatsu N. On the development of Lingula anatine // J. College of Science Imp. Univ. Tokyo. 1902. V. 17. P. 1–112.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1–8. Paterula (?) vasilievae sp. nov.: 1, 3, 4, 7, 8 – голотип ПИН, № 5609/28: 1 – брюшная створка правильной округлой формы хорошей сохранности; масштаб 200 мкм; 3 – вид сбоку, обе створки незначительно выпуклые в равной степени; масштаб 500 мкм; 4 – вид на раковину сверху, видны два протегулюма на обеих створках; масштаб 50 мкм; 7 – протегулюм на брюшной створке, брефическая раковина и арея; масштаб 50 мкм; 8 – протегулюм на брюшной створке, брефическая раковина и арея; масштаб 50 мкм; 8 – протегулюм на брюшной створке, брефическая раковина и арея; масштаб 50 мкм; 8 – протегулюм на брюшной створке, в впадина целиком закрыта раковинным веществом; масштаб 20 мкм; 2, 5 – экз. ПИН, № 5609/29: 2 – брюшная створка спротегулюма; касштаб 200 мкм; 6 – акз. ПИН, № 5609/30, протегулюм, в середине впадина на внутренних слоях протегулюма; масштаб 20 мкм; 6 – экз. ПИН, № 5609/30, протегулюм, в середине впадина, закрытая нижним прослоем раковинного вещества; масштаб 20 мкм; Волго-Уральский регион, Мелекесс, скв. Р 1, обр. 8752, глуб. 2112.3–2116.4 м; верхний девон, франский ярус, тиманский горизонт.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–8. Paterula (?) vasilievae sp. nov.: 1, 2 – экз. ПИН, № 5609/28: 1 – брефическая раковина, намечены границы с протегулюмом; масштаб 20 мкм; 2 – макушечная часть, протегулюм с четкими радиальными ребрами и серединной впадиной, линии роста на брефической раковине; масштаб 100 мкм; 3 – экз. ПИН, № 5609/34, поперечный скол брюшной створки, чередование плотных и очень тонких пластин; масштаб 10 мкм; 4, 8 – экз. ПИН, № 5609/31: 4 – спинная створка грушевидных очертаний, протегулюм с радиальными ребрами; масштаб 200 мкм; 8 – несколько пластин на вершине протегулюма, пластина сверху слева – первичный слой плотный, тонко гранулированный, под ним верхний прослой вторичного слоя более рыхлый, под ним более низкий прослой вторичного слоя, еще более рыхлый, гранулированный; масштаб 5 мкм; 5 – экз. ПИН, № 5609/32, в середине протегулюма сеть выемка округлого контура; масштаб 20 мкм; 6, 7 – экз. ПИН, № 5609/33: 6 – часть спинной створки; хорошо виден протегулюм с четкими ради-альными ребрами и серединной выемкой, основание выемки грубо гранулированное, гранулы округлые размером 1– 2 мкм; масштаб 20 мкм; 7 – поверхность створки тонко гранулированная; масштаб 10 мкм; Волго-Уральский регион, Мелекесс, скв. Р 1, обр. 8752, глуб. 2112.3–2116.4 м; верхний девон, франский ярус, тиманский горизонт.

The Finds of the Upper Devonian Linguloidea Genus *Paterula* Barrande (Family Paterulidae Cooper) in Volga-Urals and Timan-Pechora Regions

T. N. Smirnova¹, E. A. Zhegallo²

¹Moscow State University, Moscow, Russia ²Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

New species *Paterula* (?) *vasilievae* from Frasnian of Volga-Urals and Timan-Pechora regions was described. Species has weakly convex valves, protegulum is on both valves, ventral pseudoarea presents. The shell microstructure was discovered on both valves.

Keywords: Upper Devonian, Frasnian, Volgo-Urals region, Timan-Pechora region, new species, Paterula, shell microstructure

УДК 565.734:551.763.1(571)

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МЕЛОВЫХ РУЧЕЙНИКАХ СЕМЕЙСТВА VITIMOTAULIIDAE (INSECTA: TRICHOPTERA) ИЗ БУРЯТИИ (МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ХАСУРТЫ)

© 2021 г. И. Д. Сукачева^{*a*}, Д. С. Аристов^{*a*, *b*, *}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия ^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия *e-mail: danil_aristov@mal.ru Поступила в редакцию 13.08.2020 г. После доработки 16.10.2020 г. Принята к публикации 16.10.2020 г.

Описан новый представитель семейства Vitimotauliidae, Purbimodus khramovi sp. nov. На основании нового материала переописаны род Purbimodus Sukatsheva et Jarzembowski, 2001 и вид P. parvulus Sukatsheva et Aristov, 2020 из нижнего мела России (Республика Бурятия, местонахождение Хасурты). Приведены уточненные определительные таблицы родов семейства Vitimotauliidae и видов рода Purbimodus. Геологический возраст местонахождения Хасурты определяется не моложе раннего мела.

Ключевые слова: Insecta, Trichoptera, Vitimotauliidae, Purbimodus, нижний мел России, Республика Бурятия, Хасурты, новый вид

DOI: 10.31857/S0031031X21330011

Новый материал, описываемый в настоящей работе, собран экспедиционными отрядами Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) 2014 и 2019 гг. из нижнемелового местонахождения Хасурты (Россия, Республика Бурятия, Закаменский р-н, окрестности хут. Хасурты, в 25 км восточнее г. Закаменска). Ручейники, как и другие ископаемые насекомые Хасурты, происходят из отложений гусиноозерской серии и датируются ранним мелом (Kopylov, Rasnitsyn, 2020).

Типовой материал хранится в коллекции лаб. артропод ПИН РАН.

Авторы выражают глубокую благодарность А.П. Расницыну и А.Г. Пономаренко (ПИН РАН), В.Д. Иванову и С.И. Мельницкому (СПбГУ) за ценные советы и консультации, а также Н.С. Гороховой (ООО "Издательство АСТ") за техническую помощь. Работа поддержана Программой Президиума РАН "Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов" и грантом РФФИ № 18-04-00322.

Vitimotauliidae Sukatsheva, 1968 — это наиболее широко распространенное в нижнем мелу семейство ископаемых ручейников. Оно известно из Южной Сибири, Забайкалья, Монголии, Китая и Южной Англии (Сукачева, Аристов, 2020). Как отдельное семейство оно было выделено на основании жилкования передних крыльев, сохранившихся достаточно хорошо, в отличие от морфологических признаков головы и тела. В 2009 г. из местонахождения Исянь (Китай) в семействе Vitimotauliidae был описан род Sinemodus Wang, Liang, Ren et Shin, 2009 (Wang et al., 2009). Благодаря хорошей сохранности материала, в описание семейства и нового рода, помимо рассмотрения жилкования крыльев, авторами были добавлены морфологические детали головы, груди и ног. В расширенное переописание семейства Vitimotauliidae, данное китайскими учеными, нами добавлены новые детали, полученные благодаря сборам 2019 г. в Хасурты и опубликованые нами ранее (Сукачева, Аристов, 2020).

К настоящему времени семейство Vitimotauliidae насчитывает 29 видов пяти родов (см. определительную таблицу родов). Интересно, что Vitimotauliidae известны только из Северного полушария. В Южном полушарии не сделано ни одной находки, хотя в таких нижнемеловых местонахождениях ископаемых насекомых, как Кунварра (Австралия) и Сантана (Бразилия), они могли бы присутствовать. Тем более, что из этих местонахождений известны находки ручейников (Jell, Duncan, 1986; Grimaldi, 1990; Bechly, 2007). Важно, что в нижнем мелу Южного Полушария пока не найдены передвижные домики ручейников, широко представленные в Евразии, где они часто сопутствуют находкам имаго Vitimotauliidae.

Определительная таблица родов семейства Vitimotauliidae

- 2 (1) Развилок F₅ расположен проксимальнее развилка F₁. Развилки F₃ и F₄ длинные, начинаются в третьей четверти длины крыла.
- 3 (8) Насекомые крупные (длина передних крыльев 10–13 мм), с темным рисунком по краям крыльев и по вершинам апикальных развилков.
- 4 (7) Ячея МС короче ячеи DC в 1.4-1.7 раз.

- 8 (3) Насекомые мелких и средних размеров (6– 11 мм). Рисунка на крыльях нет или он в виде темной окраски со светлыми пятнами по всему крылу......Purbimodus Sukatsheva et Jarzembowski, 2001.

Список родов семейства Vitimotauliidae с местонахождениями

Sinemodus Wang et al., 2009; нижний мел, Ис-янь, Ляонин (Китай).

Burimodus Sukatsheva et Aristov, 2020; нижний мел, Хасурты (Бурятия, Россия).

Multimodus Sukatsheva, 1968; нижний мел, Исянь (Ляонин, Китай), Бон-Цаган (Монгольский Алтай, Монголия), Байса, Бурея, Хасурты (Бурятия, Россия); нижняя юра, Бичектуй (Бурятия, Россия).

Vitimotaulius Sukatsheva, 1968; верхняя юра, Унда; нижний мел, Байса, Ундурга (Забайкальский край, Россия).

Purbimodus Sukatsheva et Jarzembowski, 2001; нижний мел, Южная Англия, Хасурты (Бурятия, Россия).

Большое разнообразие и обилие представителей Vitimotauliidae до сих пор встречалось только в таких крупнейших меловых лагерштеттах, как Бон-Цаган (Баацагаан, Монголия) и, особенно,

Байса. В Бон-Цагане в нижнем мелу наблюдается достаточно плоский рельеф с постепенной сменой речных и озерных отложений, а Байсинское местонахождение образовалось на месте межгорной впалины. Всего в местонахожлении Байса было собрано более 1000 экз. ручейников, из них более 300 экз. имаго и более 700 экз. личиночных домиков. Кроме того, в небольшом количестве найдены куколки и личинки ручейников. Лагерштетт Хасурты не уступает ни по обилию, ни по разнообразию материала. В этом местонахождении, как и в Байсе, имеются серии экземпляров, приналлежаших одному виду. К настояшему времени из Хасурты известно более 6000 экз. ископаемых насекомых (Синиченкова, 2011; Сукачева, Василенко, 2019; Сукачева, Аристов, 2020; Коруlov et al., 2020). Ручейников из Хасурты найдено 241 экз. из 15 семейств [из которых имаго более 170 экз., 41 экз. представлен преимагинальными стадиями (куколки и передвижные личиночные домики)]. Интересно, что в Байсе домиков найдено вдвое больше, чем имаго, а в Хасурты домиков в четыре раза меньше, чем имаго. Это связано, скорее всего, с экологическими и ландшафтными условиями, т.к. в Хасурты не было обычных для мезозойских озер плавающих растительных агрегатов (матов), на которых могли обитать и широко разноситься личинки ручейников в своих домиках, как это встречается у современных лимнефилид. При разрушении матов домики падали и захоранивались на дне водоема (Kopylov et al., 2020). Отсутствие матов также объясняет малочисленность домиков в глубоких частях озера, где образовывались отложения лагерштетта Хасурты. Скорее всего, в данном случае многочисленные витимотаулииды выводились по большей части из личинок, развивавшихся в близлежащих реках, текущих по довольно залесенным предгорьям, а затем имаго ветром переносились к озеру, где и захоранивались.

По результатам изучения геологического строения и фауны беспозвоночных можно судить достаточно обоснованно о палеоэкологии местонахождения Хасурты. Скорее всего, оно находилось в небольшой долине между низкими холмами с крутыми склонами вблизи озера. По остаткам фауны насекомых и остаткам растительности можно предположить прохладные условия существования в сезонном гумидном климате (Kopylov et al., 2020).

Полученный новый материал из Хасурты позволяет дать более развернутое описание рода Purbimodus и подробное переописание вида P. parvulus Sukatsheva et Aristov, 2020, что необходимо для обоснованного сравнения его с новым видом Purbimodus.
ОТРЯД TRICHOPTERA

СЕМЕЙСТВО VITIMOTAULIIDAE SUKATSHEVA, 1968 Род Purbimodus Sukatsheva et Jarzembowski, 2001

Purbimodus: Sukatsheva, Jarzembowski, 2001, с. 688; Сукачева, Аристов, 2020 с. 56.

Типовой вид – Purbimodus minor Sukatsheva et Jarzembowski, 2001.

Диагноз. Насекомые средних размеров, передние крылья 6-11 мм. Костальное поле шире субкостального. Ѕс средней длины, почти всегда оканчивается в третьей четверти длины крыла на переднем крае. Ячея DC, как правило, больше ячеи МС, редко равна ей по длине и начинается всегда во второй четверти длины крыла. R без развилка. Апикальные развилки F₁ и F₂ длинные и начинаются на одном или почти на одном уровне. Развилки F₃ и F₄ также могут начинаться на одном уровне, или F₃ начинается дистальнее F₄. Развилок F₅ расположен проксимальнее начала развилка F₁. Ячеи DC, MC и TC закрыты. CuP и А₁ впадают в задний край крыла в середине его длины или вблизи нее. CuP перед окончанием почти всегда образует коленчатый изгиб.

В и д о в о й с о с т а в. Шесть видов из нижнего мела Забайкальского края (Россия) и Южной Англии (см. определительную таблицу видов рода).

С р а в н е н и е. См. определительную таблицу родов семейства Vitimotauliidae.

Определительная таблица видов рода Purbimodus Sukatsheva et Jarzembowski, 2001

- 1 (4) CuP и A₁ впадают в задний край крыла в разных точках.
- 2 (3) RS в 1.2 раза короче ячеи DC. Ячея DC немного длиннее ячеи MC......Р. rasnitsyni Sukatsheva et Jarzembowski, 2001.
- 4 (1) CuP и A₁ впадают в задний край крыла в одной точке.
- 5 (6) Sc впадает в передний край крыла значительно дистальнее вершин развилков F₁ и F₂.......P. minor Sukatsheva et Jarzembowski, 2001.
- 6 (5) Sc впадает в передний край крыла почти на уровне вершин развилков F₁ и F₂.
- 7 (8) Ячея DC больше ячеи MC в 1.5 раза. Поперечная жилка сиа₂—сир длинная..........
 P. saxosus Sukatsheva et Jarzembowski, 2001.
- 8 (7) Ячея DC больше ячеи MC в 1.1–1.4 раза или равна ей.
- 9 (10) Вершины развилков F₃ и F₄ расположены на одном уровне.....Р. khramovi sp. nov.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2021

Purbimodus parvulus Sukatsheva et Aristov, 2020

Purbimodus parvulus: Сукачева, Аристов, 2020, с. 58, рис. 1, *б*, табл. VI, фиг. 2.

Голотип — ПИН, № 5026/1498, прямой и обратный отпечатки полного переднего крыла; Россия, Республика Бурятия, местонахождение Хасурты; нижний мел, гусиноозерская серия.

Описание (рис. 1, a, δ). Крылья довольно узкие, длина больше ширины в 2.4-3 раза. Передний край крыла прямой, вершина закруглена. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения CuA₂ в задний край крыла. Sc короткая, прямая, заканчивается в районе середины третьей четверти длины крыла несколько дистальнее вершин развилков F₁ и F₂. Субкостальное поле в 1.1-1.3 раза уже костального. R с длинным, слабым вершинным ковшеобразным изгибом, иногда с горбообразной выпуклостью на уровне вершины F₁. Имеется слабая косая жилка r-rs_{1 + 2} немного проксимальнее вершины F₁. Ячея DC равна по длине или короче своего ствола, длиннее или равна ячее МС и начинается в районе середины второй четверти длины крыла. F₁ начинается на уровне или почти на уровне развилка F2. Поперечная жилка rs_{1 + 2}-rs₃ прямая или очень слабо изогнута. Жилка rs₄-m_{1 + 2} прямая. Развилки F₃ и F_4 короче развилков F_1 и F_2 , широкие. Вершины развилков F₃ и F₄ начинаются на разных уровнях. F₃ со стебельком или прямая поперечная m₁₊₂-m₃ сдвинута к вершинам развилков. Ячея ТС длинная. Поперечная жилка m-сиа дугообразно изогнутая. Жилка m-си образует ложное основание переднего кубитуса. СиР и A₁ впадают в задний край крыла в одной точке примерно на середине длины крыла. Поперечная сиа2-сир четкая, довольно короткая. CuP коленообразно изгибается к своему окончанию. А2 довольно короткая, составляет почти половину длины А1. Анальное поле различной ширины (с учетом паратипов).

Размеры в мм: длина крыла 6—10, ширина 2.7—3.3.

Сравнение. См. определительную таблицу видов.

Материал. Кроме голотипа, еще девять экземпляров ПИН, №№ 5340/1462, 1465, 2280, 2284, 2290, 2297, 2300, 2304, 2305 из того же местонахождения.



Рис. 1. Purbimodus parvulus Sukatsheva et Aristov, 2020, голотип ПИН, № 5026/1498: *а* – фотография, *б* – прорисовка жилкования. Длина масштабной линейки 1 мм.

Purbimodus khramovi Sukatsheva et Aristov, sp. nov.

Название вида – в честь палеоэнтомолога А.С. Храмова.

Голотип – ПИН, № 5340/2281, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Россия, Республика Бурятия, местонахождение Хасурты; нижний мел, гусиноозерская серия.

О п и с а н и е (рис. 2, *a*, *б*). Крыло узкое, длина больше ширины в 2.4–3.3 раза. Передний край крыла прямой, вершина вытянута. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения CuA₂ в задний край крыла. Sc короткая, прямая, заканчивается на уровне третьей четверти длины крыла, несколько дистальнее вершин развилков F_1 и F_2 . Субкостальное поле в 1.6–2.6 раза уже костального. R прямой, с очень слабым вершинным ковшеобразным изгибом и иногда с горбообразной выпуклостью на уровне вершины F_1 . Поперечная жилка r-rs₁ прямая или слабо косая. Ячея DC в

1.1-1.6 раза больше ствола RS, в 1.1-1.4 раза больше ячеи МС и начинается вблизи середины второй четверти длины крыла. Развилки F₁ и F₂, так же как F₃ и F₄, начинаются на одном уровне. Поперечные жилки rs₂-rs₃ и rs₁-m_{1 + 2} прямые. Развилки F₃ и F₄ короче развилков F₁ и F₂, довольно узкие. Все апикальные развилки сидячие. Поперечная жилка m_{1 + 2}-m₃ прямая или слабокосая, поперечная m_{3 + 4}-сиа прямая или слабо дугообразно изогнута. Ячея TC длинная. CuP и A1 впадают в задний край крыла в одной точке на середине его длины. Поперечная сиа2-сир длинная. СиР резко изгибается к своему окончанию, десклеротизуясь и образуя коленообразный изгиб. А₂ довольно короткая, составляет почти половину длины А₁. Анальное поле довольно узкое.

Размеры в мм: длина крыльев 5.7—11, ширина 2.1—3.7.



Рис. 2. Purbimodus khramovi sp. nov.; голотип ПИН, № 5340/2281: *а* – фотография, *б* – прорисовка жилкования. Длина масштабной линейки 1 мм.

CuP

A

Сравнение. См. определительную таблицу видов.

Материал. Кроме голотипа, паратипы ПИН, №№ 5026/586; 5340/2279, 2283, 2291, 2295, 2325 из того же местонахожления.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Синиченкова Н.Д. Новые веснянки (Insecta: Perlida = Plecoptera) из позднемезозойского местонахождения Хасуртый, Забайкалье // Палеонтол. журн. 2011. № 5. C. 76–81.

Сукачева И.Д. Мезозойские ручейники (Trichoptera) Забайкалья // Палеонтол. журн. 1968. № 2. С. 59-75.

Сукачева И.Д., Аристов Д.С. Новые ручейники (Insecta: Trichoptera) семейств Vitimotauliidae и Philopotamidae из местонахождения Хасурты (нижний мел Рос-

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2021 № 4

сии) с кратким обзором ископаемой мировой фауны // Палеонтол журн. 2020. № 4. С. 54-63.

 CuA_1

 CuA_2

Сукачева И.Д., Василенко Д.В. Новые ручейники семейства Dysoneuridae (Insecta, Trichoptera) из мезозоя Забайкалья (местонахождение Хасуртый) // Палеонтол. журн. 2019. № 5. С. 63-68.

Bechly G. Trichoptera and Lepidoptera: caddisflies and butterflies // The Crato Fossil Beds of Brazil. Window into an Ancient World. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2007. P. 387-393.

Grimaldi D.A. (ed.) Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brasil // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1990. V. 195. 191 p.

Jell P.A., Duncan P.M. Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra Fossil Bed (Korumburra Group), south Gippsland, Victoria // Mem. Àssoc. Australas. Palaeontol. 1986. № 3. P. 111-205.

Kopylov D.S., Rasnitsyn A.P. (eds.) The Khasurty fossil insect Lagerstätte // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 11. P. 1221-1394.

Sukatsheva I.D., Jarzembowski E.A. Fossil caddisflies (Insecta: Trichoptera) from the Early Cretaceous of Southern England. II // Cret. Res. 2001. V. 22. P. 685–694.

Wang M., Liang J., Ren D., Shin Ch. New fossil Vitimotauliidae (Insecta: Trichoptera) from the Jehol Biota of Liaoning Province, China // Cret. Res. 2009. V. 30. P. 592–598.

The New Data on the Cretaceous Caddisflies Family Vitimotauliidae (Insecta, Trichoptera) from Buryatia (Khasurty Locality)

I. D. Sukatsheva¹, D. S. Aristov^{1, 2}

¹Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia ²Cherepovets State University, Cherepovets, Russia

Purbimodus khramovi sp. nov. is described in the family Vitimotauliidae. *Purbimodus* Sukatsheva et Jarzembowski, 2001 and *P. parvulus* Sukatsheva et Aristov, 2020 from the Lower Cretaceous Khasuty locality (Republic of Buryatia, Russia) are re-described, the latter one based on a new material. Keys to genera of Vitimotauliidae and to species of *Purbimodus* are provided. Age of Khasurty is identified as not younger than Early Cretaceous

Keywords: Insecta, Trichoptera, Vitimotauliidae, Purbimodus, Lower Cretaceous of Russia, Republic of Buryatia, Khasurty, new species

УДК 565.733.3:551.736.3(470.12)

НОВЫЕ СТРЕКОЗЫ СЕМЕЙСТВА КЕNNEDYIDAE (ODONATA: PROTOZYGOPTERA) ИЗ ВЕРХНЕПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2021 г. А.С. Фелькер*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия *e-mail: felkafelka95@gmail.com Поступила в редакцию 09.06.2020 г. После доработки 22.06.2020 г. Принята к публикации 22.06.2020 г.

Из северодвинских отложений местонахождения Исады (Мутовинская линза; Вологодская обл., Великоустюгский р-н) описан новый вид стрекоз семейства Kennedyidae: Kennedya suchonensis sp. nov. Несмотря на преемственность основных особенностей жилкования крыльев, исадские стрекозы имеют необычное для протозигоптер строение дискоидальной области стебелька, позволяющее на новом уровне рассмотреть вопрос о морфогенезе этой структуры. Обсуждаются эволюционные связи исадских стрекоз с остальными кеннедиидами.

Ключевые слова: Odonata, Protozygoptera, Kennedyidae, верхняя пермь, Вологодская область, новый вид

DOI: 10.31857/S0031031X21040061

введение

Кеппеdyidae Tillyard, 1925 — вымершее семейство стебельчатокрылых стрекоз, представители которого известны из пермских и триасовых отложений Северного полушария (Tillyard, 1925; Martynov, 1930; Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1947; Притыкина, 1981; Nel et al., 2012; Felker, 2020). Признаки строения тела пока не описаны детально, но по особенностям жилкования кеннедиид относят к инфраотряду Protozygoptera Tillyard, 1925. В состав семейства включают небольших по размеру стрекоз с редуцированным жилкованием крыльев, основными признаками которых являются: наличие стебелька, заметно укороченная анальная жилка и редкое поперечное жилкование.

Самые разнообразные комплексы кеннедиид происходят из кунгурских местонахождений Эльмо, Мидко (США) (Tillyard, 1925; Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1947) и Чекарда (Россия) (Nel et al., 2012; Фелькер, Василенко, 2017), северодвинского Исады (Россия) (Василенко, 2013; Фелькер, Василенко, 2015, 2017), индского Бабий Камень (Россия) (Фелькер, 2021) и ладин–карнийского Джайлоучо (Киргизия) (Притыкина, 1981). В настоящей статье описывается часть материала из местонахождения Исады, представленная новым видом рода Kennedya.

Исады – одно из самых богатых позднепалеозойских местонахождений ископаемых насекомых (Rasnitsyn et al., 2013). За период целенаправленных палеоэнтомологических сборов с 2005 г. по настоящее время из него известно уже более 7000 остатков ископаемых насекомых разной степени сохранности: от неполных крыльев до отпечатков целых насекомых. Наиболее перспективные насекомоносные слои находятся в пределах Мутовинской линзы, сложенной сероцветными породами кичугской и каликинской пачек полдарсской свиты северодвинского яруса (Golubev, 2013). Сама линза вместе с вмещающими красноцветами верхней перми расположена на левом берегу р. Сухоны, примерно в 500 м выше по течению от дер. Исады, находящейся на противоположной стороне реки (Вологодская обл., Великоустюгский р-н). Данные по геологическому строению, истории изучения и палеонтологическому составу комплекса местонахождения Исады подробно представлены в литературе (Синиченкова, 2013; Aristov et al., 2013; Karasev, 2013; Kopylov, 2013; Arefiev et al., 2015).

Отметим, что комплекс стрекоз из Исад довольно необычен, так как представлен преимущественно мелкими кеннедиеобразными формами, сближаемыми по облику и жилкованию крыла с родом Progoneura, который наиболее обилен в нижнепермских отложениях местонахождения Мидко (Василенко, 2013; Фелькер, Василенко, 2015). В то же время, найдены единичные остатки стрекоз, сходных с триасовыми протомирмелеонтоидами Terskeja Pritykina, 1981. Так, из 40 известных на сегодняшний день экземпляров стрекоз 14 экз. относится к крупным и среднеразмерным формам семейств Permepallagidae и Permagrionidae (по предварительным данным, один новый вид Permepallage и три – Permolestes), пять экз. – к описанному ниже новому виду рода Kennedya, 19 экз. – к небольшим прогоневроидным формам сем. Kennedyidae (не менее трех пока не описанных родов и шести видов) и два экз. – по предварительным данным, к протомирмелеонтоидам сем. Voltzialestidae (один пока не описанный род и вид).

Автор выражает искреннюю благодарность P.A. Ракитову и Д.Е. Щербакову (ПИН РАН) за помощь в фотографировании материала на электронном сканирующем микроскопе TeScan Vega 3, а также Д.В. Василенко (ПИН РАН) за прочтение рукописи и ценные замечания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Все описываемые в настоящей работе остатки собраны в период с 2010 по 2012 гг. экспедиционными отрядами лаборатории артропод ПИН РАН в серых алевролитах Мутовинской линзы (местонахождение Исады).

Изображения получены с помощью стереомикроскопа Leica M165С и камеры Leica DFC425. Плохо различимое под оптическим микроскопом строение дискоидальной области стебелька представлено на изображениях, полученных сканирующим микроскопом TeScan Vega 3 в режиме детектора BSE. При обработке изображений применялись графические редакторы Adobe Photoshop CS6 и Adobe Illustrator CC 2020. Уточнение морфологии крыльев и корректировка рисунка проводились с использованием стереомикроскопа Olympus SZX10.

Для большинства экземпляров предложены реконструкции полных крыльев. На рисунках восстановленные элементы жилкования показаны серым. При описании материала использованы следующие обозначения жилок: А – анальная жилка; An₂ – вторая антенодальная поперечная жилка; Arc – дужка; Asn – утолщенная поперечная жилка, расположенная между R₁ и R₂ на интервале от дужки до узелка; br – опорная жилка птеростигмы; С – костальная жилка; сиа – дистальная сторона sq; CuP – задняя кубитальная жилка; IR₂, IR₃ – интеркалярные радиальные жилки; МА – передняя медиальная жилка; МР – укороченная до размера поперечной жилка между MA и CuP, по-видимому, являющаяся сильно редуцированной задней ветвью медиальной жилки; N – узелок; n – нодальная жилка (опорная

жилка узелка); Pn — постнодальные поперечные жилки; Psn — постсубнодальные поперечные жилки; Pt — птеростигма; q — дискоидальная ячейка; R₁, R₂, R₃, R₄₊₅ — ветви радиуса; Rs — радиальный сектор; Sc — субкостальная жилка; sn — субнодальная поперечная жилка; sq — субдискоидальная ячейка.

Типовой материал хранится в лаборатории артропод ПИН РАН, колл. 3840.

ОТРЯД ОДОНАТА

И Н Φ Р A O T Р Я Д PROTOZYGOPTERA семейство кеnnedyidae tillyard, 1925

Род Kennedya Tillyard, 1925

Кеппедуа suchonensis Felker, sp. nov. Табл. VII. фиг. 1–3 (см. вклейку)

Название вида – от реки Сухоны, на берегу которой расположено местонахождение.

Голотип – ПИН, № 3840/2605, позитивный отпечаток средней части крыла (от основных структур стебелька до не полностью сохранившейся вершины); Вологодская обл., Великоустюгский р-н, левый берег р. Сухоны, обнажение напротив дер. Исады, местонахождение Исады; верхняя пермь, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарсская свита, кичугская пачка.

Описание (рис. 1; 2; 4, *a*). Ап₂ полная, расположена немного дистальнее базального края Arc, субкостальная ее часть без смещения продолжает костальную. N образован примерно равным изгибом С и Sc; полный по строению, по-видимому, расположен немного проксимальнее середины крыла. Перпендикулярная переднему краю крыла n расположена прямо под N. Заметно наклоненная sn находится прямо под n на голотипе (на паратипах ПИН, №№ 3840/1699, 2607 и 5003 немного смещена в дистальном направлении относительно нее). Немного базальнее N в поле между Sc и R₁ находится одна практически вертикальная поперечная жилка. без смешения продолжающаяся в следующем поле между R₁ и R₂ – прямой Asn (на паратипе ПИН, № 3840/2607 Asn слегка наклонена в сторону основания крыла и расположена с небольшим дистальным смещением относительно поперечной в вышележащем поле). Рп жилок не менее пяти, Psn не менее трех, по-видимому, они могут находиться на разном расстоянии друг относительно друга. На голотипе и паратипе ПИН, № 3840/2607 чаще всего постнодальные (Pn – по 6 на обоих экземплярах) не продолжаются постсубнодальными (Psn - не менее 3 на голотипе и 4 на паратипе ПИН, № 3840/2607), в то же время на паратипе ПИН, № 3840/1699 они расположены попарно без смещения (Pn - 5, Psn - 5; первая Pn расположена



Рис. 1. Кеппеdya suchonensis sp. nov., фотографии остатков: a — голотип ПИН, № 3840/2605; δ — паратип ПИН, № 3840/2607; e — паратип ПИН, № 3840/1699; e — паратип ПИН, № 3840/5003; ∂ — паратип ПИН, № 3840/1306; Россия, местонахождение Исады; северодвинский ярус, полдарсская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм.

слегка проксимальнее первой Psn). Pt узкая, трапециевидной формы, отношение ширины к длине — 1 : 7, передний и задний ее края прямые, параллельные друг другу; базальный и дистальный края наклонены в разных направлениях. Жилка br прямая, перпендикулярная R₁ и R₂, расположена немного проксимальнее уровня середины Pt. По-видимому, в поле между R₁ и передним краем крыла дистальнее Pt могут присутствовать слегка наклоненные поперечные жилки (присутствуют на паратипе ПИН, № 3840/1699). Агс неполный, средней длины, на голотипе равен длине переднего края q (на паратипе ПИН, № 3840/5003 — вдвое длиннее его). На голотипе расстояние между Asn и Arc равно расстоянию между Asn и N (на паратипе ПИН, № 3840/5003 практически вдвое больше его); q закрытая, небольшого размера, треугольная по форме, дистальный ее край (МР) заметно утолщен и наклонен по направлению к основанию крыла. Субдискоидальная ячейка (sq) четырехугольная (так как основание CuP соединено с A слабой поперечной



Рис. 2. Кеппеdya suchonensis sp. поv.: $a - \partial$ – прорисовки остатков: a – голотип ПИН, № 3840/2605; δ – паратип ПИН, № 3840/5003; e – паратип ПИН, № 3840/1699; e – паратип ПИН, № 3840/2607; ∂ – паратип ПИН, № 3840/1306; e-3 – реконструированные крылья (восстановленные элементы жилкования показаны серым): e – голотип ПИН, № 3840/2605; ω – паратип ПИН, № 3840/1699; 3 – паратип ПИН, № 3840/2607; Россия, местонахождение Исады; северодвинский ярус, полдарсская свита. Обозначения названий жилок и ячеек указаны в работе. Масштабный отрезок соответствует 2 мм.

жилкой в месте ответвления R_2). Дистальный край sq (cua) слегка изогнут и наклонен в сторону основания крыла.

Основание R_{4+5} расположено заметно дистальнее N, расстояние между ними практически

вдвое меньше расстояния между Asn и N; основание IR_3 находится между второй и третьей Pn, немного проксимальнее середины расстояния между N и Pt; основание R_3 расположено в дистальной трети того же расстояния. Основание IR_2



Рис. 3. Строение дискоидальной области крыльев триасовых стрекоз рода Kennedya: $a-\partial$ – К. carpenteri, экземпляры типовой серии: a, e – прорисовка и фотография паратипа ПИН, № 2555/616; δ, e – прорисовка и фотография паратипа ПИН, № 2555/616; δ, e – прорисовка и фотография паратипа ПИН, № 2240/1798; ∂ – фотография голотипа ПИН, № 2785/2; Киргизия, местонахождение Джайлоучо; ладинский карнийский ярус; мадыгенская свита; e – фотография К. kedrovkensis, голотип ПИН, № 4887/144; Россия, местонахождение Бабий Камень; индский ярус, мальцевская свита. Обозначения названий жилок и ячеек указаны в работе. Масштабный отрезок соответствует 1 мм.

находится заметно проксимальнее Pt: на голотипе и паратипе ПИН, № 3840/2607 на полторы ячейки проксимальнее Pt, на паратипе ПИН, № 3840/1699 — на одну ячейку. Поле между А и задним краем крыла очень узкое: примерно на уровне N или немного проксимальнее его – в 5 раз уже вышерасположенного поля между А и СиР на голотипе и паратипе ПИН, № 3840/5003; в четыре раза уже того же поля на паратипе ПИН, № 3840/1699; в 6 раз уже на паратипе ПИН, № 3840/2607. Вершина А расположена практически на уровне N: немного проксимальнее его на голотипе и, по-видимому, паратипе ПИН, № 3840/5003, и слегка дистальнее — на паратипах ПИН, №№ 3840/1699 и 2607. Вершина СиР находится немного проксимальнее уровня Pt. Вершина МА расположена под проксимальным концом Рt, кроме паратипа ПИН, № 3840/1306, где она находится под дистальной частью Pt. Вершины остальных основных продольных жилок, по-видимому, расположены дистальнее Pt (на большинстве экз., см. Изменчивость). Между A и задним краем крыла находятся не менее трех поперечных жилок, между вершинами A и CuP находятся не менее 15 ячеек. Между вершинами CuP и MA, MA и R_{4+5} и R_{4+5} и IR_3 число ячеек может быть разным (см. Изменчивость). IR₃, MA и A слегка зигзагообразные в дистальной части, остальные продольные жилки прямые.

Размеры в мм. Размеры представителей типовой серии K. suchonensis sp. nov. указаны в табл. 1.

Изменчивость. На экземплярах типовой серии ПИН, №№ 3840/1699, 2605 и 2607 наблю-

ФЕЛЬКЕР

Таблица 1. Размеры представителей К. suchonensis sp. nov.: 1 – длина сохранившегося остатка (полная длина реконструированного крыла); 2 – максимальная ширина (немного проксимальнее уровня вершины CuP); 3 – узелковая ширина; 4 – расстояние от Arc до N; 5 – расстояние от N до Pt; 6 – расстояние от N до вершины крыла; 7 – длина Pt; 8 – ширина Pt

Экз. ПИН, №	1	2	3	4	5	6	7	8
3840/2605, голотип	24.4 (35.0)	4.5	3.8	6.1	14.3	18.1	2.2	от 0.3 до 0.5
3840/2607	20.2 (30.8)	4.0	2.8	~5.5	12.7	~16.8	~3.1	от 0.2 до 0.5
3840/1699	24.2 (36.7)	4.9	3.9	~7.0	14.8	20.6	3.4	от 0.3 до 0.5
3840/1306	5.5	_	_	_	_	_	3.3	от 0.3 до 0.5
3840/5003	19.6	~4.8	4.1	7.2	_	_	_	—

дается различное количество и положение Pn и Psn жилок. Так, на голотипе имеется 6 Pn и не менее 3 Psn; на паратипе ПИН, № 3840/2607 – 6 Pn и 4 Psn, причем практически все эти поперечные жилки расположены не попарно; без смещения находится только первая Psn, продолжающая вторую Pn. В то же время, на паратипе ПИН, № 3840/1699 наблюдаются 5 Pn и 5 Psn, расположенные попарно, практически без смещения друг относительно друга.

Кроме того, на экземплярах с сохранившейся дистальной частью крыла (паратипы ПИН, №№ 3840/1306, 1699 и частично 3840/2607) замечено различное положение вершин продольных жилок и, следовательно, количество ячеек между ними. Так, на паратипах ПИН, №№ 3840/1699 и 2607 вершины CuP и MA сближены (расположены через одну ячейку) и находятся проксимальнее Pt или под ее проксимальным краем, вершины МА и R_{4+5} заметно удалены друг от друга (между ними расположено не менее шести ячеек), а между вершинами R_{4 + 5} и IR₃ также присутствует только одна ячейка (эта часть сохранилась только на паратипе ПИН. № 3840/1699). В свою очередь, на паратипе ПИН, № 3840/1306, представленном дистальной оконечностью крыла, вершина МА находится под дистальной частью Pt и заметно удалена от вершины CuP (между ними насчитываются не менее пяти ячеек – установить точнее не позволяет сохранность), а расстояние между вершинами MA и R_{4 + 5} (три ячейки) примерно

равно расстоянию между вершинами R_{4+5} и IR_3 (четыре ячейки).

Отметим также, что размеры паратипа ПИН, № 3840/2607 немного меньше, по сравнению с остальными экземплярами типовой серии.

Сравнение. От всех видов рода Kennedva отличается строением дискоидальной области стебелька: закрытой, треугольной q, четырехугольной sq и соединением CuP с дистальным краем Arc. От K. carpenteri отличается меньшим количеством Pn и Psn, от всех остальных видов – большим количеством этих жилок. С К. carpenteri и K. tyulkinensis сходен длиной IR₂, с K. azari и K. kedrovkensis — длиной А. Положением An_2 новый вид сходен с видами К. mirabilis, K. azari, K. carpenteri и K. kedrovkensis, узостью поля между А и задним краем крыла – с К. tillyardi, К. fraseri, K. ivensis. Or K. mirabilis, K. tillyardi, K. fraseri, К. pritykinae и К. azari новый вид отличается меньшими размерами, ОТ Κ. tyulkinensis, K. kedrovkensis и K. gracilis – заметно большими размерами крыла.

Замечание. У всех паратипов, за исключением ПИН, № 3840/5003, отсутствует базальная часть крыла. Дистальная часть крыла хорошо сохранилась на паратипах ПИН, №№ 3840/1699 и 1306.

Материал. Пять изолированных крыльев разной сохранности из местонахождения Исады. Наиболее полную сохранность имеет голотип, на



Рис. 4. Строение дискоидальной области стебелька: a — Kennedya suchonensis sp. nov.; q закрытая, серой стрелкой показана поперечная жилка между CuP и A, преобразующая проксимальный край sq; δ — K. kedrovkensis с типично кеннедиидным строением указанной области: q открытая, sq треугольная. Обозначения названий жилок и ячеек указаны в работе. Масштабный отрезок соответствует 2 мм.

котором отсутствует только основание крыла и часть вершины; у паратипа ПИН, № 3840/2607 сохранилась середина крыла примерно от окончания стебелька до дистального края птеростигмы. Паратип ПИН, № 3840/1699 представляет собой около двух дистальных третей крыла; паратип ПИН, № 3840/5003 сохранился от дистальной части стебелька до узелка; паратип ПИН, № 3840/1306 представлен только вершиной крыла (примерно шестая часть от целого крыла).

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на заметное преобладание кеннедиид среди стрекоз в ориктоценозе местонахождения Исады, большинство из них относится к мелким прогоневроподобным формам, и только пять экз. несут характерные признаки рода Kennedya ("полный" N, длинную Pt, не полностью редуцированную А, относительно длинные жилки IRs и Rs). По облику и размерам крыла исадские кеннедии больше всего похожи на ладин-карнийских представителей K. carpenteri, имея наряду с относительно расширенным задним краем крыла заметный переход от суженного стебелька к основной крыловой пластинке. По жилкованию крыла новый вид. по-видимому, также следует сближать именно с К. carpenteri, так как от других известных видов кеннедий их отличают такие признаки: присутствие длинных Rs, IRs и учащенное поперечное жилкование, в том числе увеличенное количество Pn и Psn.

Однако самым необычным признаком, до этого не наблюдавшимся как у кеннедиид, так и у всех остальных представителей инфраотряда Protozygoptera, является весьма специфичное строение дискоидальной области стебелька. Оно проявляется в присутствии уменьшенной, закрытой и треугольной по форме д. Причем нижележащая sq видоизменена на том же интервале (табл. VII). В обычном для протозигоптер состоянии ее проксимальный край образуется плавным разветвлением ствола Cu+A на продольные жилки CuP и A, так что sq имеет треугольную форму. В случае исадских кеннедий, в указанной области между продольными жилками CuP и A, по-видимому, присутствует слабая поперечная жилка, изменяющая форму sq на четырехугольную (табл. VII, фиг. 1а-1е, фиг. 3а; рис. 4, а – отмечена серой стрелкой).

У известных протозигоптер связь между R + M и CuP представлена в стебельке в виде заметно редуцированной (практически до состояния поперечной) жилки MP. Однако на исадском материале (в особенности на паратипе ПИН, № 3840/2605) происходит двойное соединение CuP и R + M. Причем проксимальная часть этого соединения переходит из R + M, как обычное ответвление продольной жилки от общего ствола, а не путем образования поперечной жилки. Сформированная таким образом закрытая q, по-видимому, является особенностью исадских кеннедий (рис. 4, а). Расположение составляющих ее края продольных жилок (CuP и R + M) может быть объяснено заметным сужением стебелька при переходе к основной крыловой пластинке. Такую конфигурацию структур стебелька нельзя считать артефактом сохранности, так как она присутствует как минимум на трех экземплярах – паратипе ПИН, № 3840/5003 (практически не гофрированная часть стебелька; табл. VII, фиг. 1a-1e), голотипе ПИН, № 3840/2605 (жилки дискоидальной области расположены в разных плоскостях, но при "развертке" образуют сходный с плоским крылом рисунок; табл. VII, фиг. 2a, 2б) и паратипе ПИН, № 3840/2607 (присутствует дискоидальная область, Агс не сохранился; табл. VII, фиг. 3а).

Подобное строение дискоидальной и субдискоидальной областей отмечается на K. carpenteri из среднего-верхнего триаса Киргизии, паратип ПИН, № 2555/616. На указанном экземпляре наблюдаются схожие с исадскими признаки: закрытая q и соединение CuP и R + М в дискоидальной зоне (рис. 3, а, в). Однако здесь они, возможно, обусловлены аберрантностью экземпляра, так как на голотипе того же вида представлено вполне "нормальное" кеннедиидное строение стебелька (рис. 3, д), либо диагенетическими преобразованиями, также прослеживающимися на других экземплярах типовой серии K. carpenteri из этого же местонахождения. Так, на экз. ПИН, № 2240/1798 присутствует видоизмененная sq. дистальный край которой (cua) заметно вытянут и сильно наклонен. Его вид вполне соотносится со слегка сглаженной формой заднего края крыла, указывающей на произошедшую деформацию экземпляра (рис. 3, б, г). Помимо этого, промежуточный по возрасту между исадскими и мадыгенскими формами индский вид K. kedrovkensis Felker. 2021 из сибирского местонахождения Бабий Камень характеризуется типично кеннедиидным строением интересующей области: базально открытой трапециевидной q и треугольной sq с относительно короткой и слегка наклоненной сиа (рис. 3, е; 4, б) (Фелькер, 2021).

Следует отметить, что базально открытая q – один из признаков инфраотряда (при первоописании – подотряда) Protozygoptera, установленный еще Р. Тильярдом и позже подтвержденный Ф. Карпентером на множестве примеров из раннепермских местонахождений формации Веллингтон (Tillyard, 1925; Carpenter, 1931; Tillyard, Fraser, 1939). Открытая дискоидальная ячейка характерна и для настоящих архизигоптер (по-видимому, более продвинутых, чем протозигоптеры) – сем. Protomyrmeleontidae и Batkeniidae (Притыкина, 1981; Nel et al., 2005), Кроме того, именно такое ее строение наблюдается у некоторых раннемеловых Coenagrionidae (Cretacoenagrion alleni Jarzembowski, 1990) и даже на передних крыльях современных Hemiphlebiidae (Hemiphlebia mirabilis Selvs, 1869) и Synlestidae (Chorismagrion risi Morton, 1914) (Jarzembowski, 1990). Основываясь на этих данных, Ф. Фрэзер полагал, что открытая дискоидальная ячейка является плезиоморфным признаком, в основном проявляющимся у ранних форм равнокрылых и остающимся как реликтовый признак только у "живых ископаемых", наподобие H. mirabilis (Fraser, Tillyard, 1957; Jarzembowski, 1990). Противоположного мнения относительно этой структуры придерживался Ф. Карле, который полагал, что открытая q – апоморфный признак, который мог возникать независимо в разных группах зигоптер (Carle, 1982: Jarzembowski, 1990). Учитывая особенности исадских кеннедий, а также доступный для изучения материал, представленный ранне- и среднепермскими формами из Чекарды и Сояны (все крылья с открытой д), мы полагаем толкование открытого строения д в качестве примитивного признака более приемлемым, во всяком случае, для изученных кеннедиид (рис. 4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василенко Д.В. Стрекозы семейства Kennedyidae Tillyard, 1925 (Insecta: Odonata) в пермских одонатофаунах // Гидроэнтомология в России и сопредельных странах: Матер. V Всеросс. симп. по амфибиотическим и водным насекомым. Ярославль: Филигрань, 2013. С. 32–35.

Притыкина Л.Н. Новые триасовые стрекозы Средней Азии // Новые ископаемые насекомые с территории СССР / Ред. Вишнякова В.Н., Длусский Г.М., Притыкина Л.Н. М.: Наука, 1981. С. 5–42.

Синиченкова Н.Д. Новые поденки (Insecta: Ephemerida = Ephemeroptera) из верхнепермского местонахождения Исады, север европейской части России // Палеонтол. журн. 2013. № 2. С. 35–38.

https://doi.org/10.7868/S0031031X13020141

Фелькер А.С. Первые стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Protozygoptera) из пограничных пермо-триасовых отложений Кузнецкого бассейна России // Палеонтол. журн. 2021. № 2. Р. 52–59.

Фелькер А.С., Василенко Д.В. Уникальный комплекс стрекоз местонахождения Исады (верхняя пермь Вологодской области) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. докл. XII Всеросс. науч. школы молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2015. С. 39–40.

Фелькер А.С., Василенко Д.В. К вопросу о систематике пермских и триасовых кеннедиидообразных стрекоз // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. докл. XIV Всеросс. науч. школы молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2017. С. 36.

Arefiev M.P., Golubev V.K., Kuleshov V.N., Pokrovsky B.G. Paleogeographical reorganization of the Moscow syneclise during the Severodvinian (Capitanian–Wuchiapingian) time based on isotopic (δ 13C and δ 18O) and paleontological data, Permian period, East European platform // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 11. P. 1206–1227.

https://doi.org/10.1134/S0031030115110027

Aristov D.S., Bashkuev A.S., Vassilenko D.V. Locality of Late Permian animals and plants Mutovino (=Isady) on the Sukhona River in Vologda Region: 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. N $^{\circ}$ 7).

https://doi.org/10.1134/S003103011307001

Carle F.L. The wing homologies and phylogeny of the Odonata: a continuing debate // Soc. Int. Odonatol. Rapid. Comm. 1982. V. 4. P. 1–66.

Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Part 2. The orders Paleodictyoptera, Protodonta and Odonata // Amer. J. Sci. Ser. 5. 1931. V. 21. P. 97–139. https://doi.org/10.2475/ajs.s5-21.122.97

Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Part 6. Delopteridae, Protelytroptera, Plectoptera and a new collection of Protodonata, Odonata, Megasecoptera, Homoptera and Psocoptera // Proc. Amer. Acad. Arts & Sci. 1933. V. 68. № 11. P. 411–505.

https://doi.org/10.2307/20022959

Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Part 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plectoptera, and Protoperlaria // Proc. Amer. Acad. Arts & Sci. 1939. V. 73. \mathbb{N}_2 3. P. 29–70.

https://doi.org/10.2307/25130151

Carpenter F.M. Lower Permian insects from Oklahoma. Part 1. Introduction and the orders Megasecoptera, Protodonata, and Odonata // Proc. Amer. Acad. Arts & Sci. 1947. V. 76. № 2. P. 25–54.

https://doi.org/10.2307/20023497

Felker A.S. New damselflies of the family Kennedyidae from Permian deposits of European Russia // Paleontol. J. 2020. V. 54. \mathbb{N} 7. P. 734–742.

Fraser F.C., Tillyard R.J. A reclassification of the order Odonata. Sydney: R. Zool. Soc. N.S.W., 1957. 133 p.

Golubev V.K. Locality of Late Permian animals and plants Mutovino (=Isady) on the Sukhona River in Vologda Region: Historical geology // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia / Ed. Aristov D.S. N.Y., 2013. P. 651–658 (Paleontol. J. V. 47. № 7). https://doi.org/10.1134/S003103011307001

Jarzembowski E.A. Early Cretaceous zygopteroids of southern England, with the description of Cretacoenagrion alleni gen. nov., spec. nov. (Zygoptera: Coenagrionidae; "Anisozygoptera": Tarsophlebiidae, Euthemistidae) // Odontologica. 1990. V. 19. № 1. P. 27–37.

Karasev E.V. Locality of Late Permian animals and plants Mutovino (= Isady) on the Sukhona River in Vologda Region: Review of Plants // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia / Ed. Aristov D.S. N.Y., 2013. P. 667–669 (Paleontol. J. V. 47. № 7). https://doi.org/10.1134/S003103011307001

Kopylov D.S. Locality of Late Permian animals and plants Mutovino (=Isady) on the Sukhona River in Vologda Region: History of Studies // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia / Ed. Aristov D.S. N.Y., 2013. P. 649–651 (Paleontol. J. V. 47. № 7). https://doi.org/10.1134/S003103011307001

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2021

Martynov A.V. New Permian insects from Tikhie Gory, Kazan province. 1. Palaeoptera // Тр. Геол. музея АН СССР. 1930. С. 69–86.

Nel A., Petrulevicius Ju.F., Martínez-Delclòs X. New Mesozoic Protomyrmeleontidae (Insecta: Odonatoptera: Archizygoptera) from Asia with a new phylogenetic analysis // J. Syst. Palaeontol. 2005. V. 3. № 2. P. 187–201.

https://doi.org/10.1017/S1477201905001549

Nel A., Bechly G., Prokop J. et al. Systematics and evolution of Paleozoic and Mesozoic damselfly like Odonatoptera of the Protozygopteran grade // J. Paleontol. 2012. V. 86. № 1. P. 81–104.

https://doi.org/10.2307/41409133

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. № 7). https://doi.org/10.1134/S003103011307001

49

Tillyard R.J. Kansas Permian insects. Part 5. The orders Protodonata and Odonata // Amer. J. Sci. Ser. 5. 1925. V. 10. P. 41–73. https://doi.org/10.2475/ajs.s5-10.55.41

Tillyard R.J., Fraser F.C. A reclassification of the order Odonata based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing. Part II. The suborder Zygoptera (continued), and Protanisoptera // Austr. Zool. 1939. V. 9. P. 195–221.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–3. Строение дискоидальной области крыльев Kennedya suchonensis sp. nov.: 1 – паратип ПИН, № 3840/5003: 1а–1г – фотографии сканирующим микроскопом TeScan Vega 3 в режиме детектора BSE; 1д, 1е – снимки стереомикроскопом Leica M165C с камерой Leica DFC425; 1е – на увеличенном фрагменте показана закрытая дискоидальная ячейка; 2 – голотип ПИН, № 3840/2605; 2а – снимок стереомикроскопом Leica M165C с камерой Leica DFC425, 2б – снимок сканирующим микроскопом TeScan Vega 3 в режиме детектора BSE; 3 – паратип ПИН, № 3840/2607, снимок стереомикроскопом Leica M165C с камерой Leica DFC425; 3а – на увеличенном фрагменте показана закрытая дискоидальная ячейка, серая стрелка указывает на положение жилки, закрывающей проксимальный край q. Обозначения названий жилок и ячеек указаны в работе. Масштабный отрезок соответствует 1 мм.

New Damselflies of the Family Kennedyidae (Odonata: Protozygoptera) from the Upper Permian Deposits of the Vologda Region

A. S. Felker

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

A new species of damselflies of the family Kennedyidae: *Kennedya suchonensis* sp. nov. is described from Upper Permian (Severodvinian) deposits of the Isady locality (Vologda Region, Velikoustyugsky District). Despite the continuity of the main features of wing venation, new species has an unusual structure of the stem's discoidal area. This structure is not typical of known Paleozoic damselflies, which allows us to re-consider the morphogenesis of this structure. The evolutionary relationships between damselflies of Isady and other kennedyids are discussed.

Keywords: Odonata, Protozygoptera, Kennedyidae, Upper Permian, Vologda Region, new species

УДК 565.768.1

НОВЫЙ РОД ТРИБЫ COSSONINI (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) ИЗ БАЛТИЙСКОГО ЯНТАРЯ (ПОЛЬША)

© 2021 г. А. А. Легалов^{а, b, c, *}, Я. Куприянович^{d, **}, Е. Э. Перковский^{е, f, ***}

^аИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия ^bАлтайский государственный университет, Барнаул, Россия ^cТомский государственный университет, Томск, Россия ^dЦентр естественных наук им. А. Мирчи, Белостокский университет, Белосток, Польша ^eИнститут зоологии НАН Украины, Киев, Украина ^fПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия ^{*}e-mail: fossilweevils@gmail.com ^{**}e-mail: kuprzool@uwb.edu.pl ^{***}e-mail: perkovsk@gmail.com Поступила в редакцию 01.09.2020 г. После доработки 21.09.2020 г. Принята к публикации 26.10.2020 г.

Из позднеэоценового янтаря, найденного в окрестностях Гданьска, описан Kaszubia wanati gen. et sp. nov., сходный с современным родом Rhyncolosoma Champion, 1914, но отличающийся шестичлениковым жгутиком усиков, довольно толстой прямой головотрубкой, не поперечным вторым члеником жгутика усиков и стволиком усиков, не достигающим середины глаза. Это первый описанный представитель Cossonini из эоцена Европы.

Ключевые слова: Curculionoidea, Cossoninae, поздний эоцен, балтийский янтарь, новые таксоны

DOI: 10.31857/S0031031X21040103

введение

Жуки-долгоносики подсемейства Cossoninae небольшая группа, распространенная повсеместно и насчитывающая в современной фауне 1700 видов (Jordal, 2014). Большинство видов приспособились к обитанию в древесине (Жерихин, Егоров, 1991). Таксономически Cossoninae очень разнообразны и подразделяются на 16 триб (Legalov, 2020b), четыре из которых найдены в ископаемом состоянии (Legalov, 2015). Самая ранняя находка представителя этого подсемейства сделана в позднем палеоцене Аргентины (Cockerell, 1925; Petrulevičius, 2011), но, поскольку вид описан по надкрылью и помещен в современный род Cossonus Clairville, 1798, его систематическое положение требует подтверждения. Несколько видов описано по отпечаткам из эоцена США (Scudder, 1893), а также эоцена, олигоцена и миоцена Европы (Heer, 1847; Meunier, 1916; Zherikhin, 1992); самый ранний достоверно известный европейский вид Cossonini был описан из верхнего олигоцена Ротта (Бавария). Богатая фауна Cossoninae (18 видов) известна из миоценовых доминиканского и мексиканского янтарей (Davis, Engel, 2006, 2007; Poinar, Legalov, 2015; Barrios-Izás, Coty, 2016). Самая поздняя (помимо субфоссильных) находка происходит из позднего миоцена – раннего плиоцена Невады (Sleeper, 1968), где представитель рода Rhyncolus был найден в веточке вымершего вида Pinus. Cossoninae хорошо представлены в балтийском и ровенском янтаре (Назаренко и др., 2011; Legalov, 2016, 2020b; Legalov et al., 2019), но все описанные таксоны относятся к трибе Dryotribini. Трибу Cossonini для балтийского янтаря приводил Р. Клебс (Klebs, 1910), указав экземпляр рода Mesites Schoenherr, 1838, определенный Э. Райттером. В представленной работе впервые из балтийского янтаря описываются новый род с новым видом, относящиеся к трибе Cossonini.

Голотип хранится в Центре естественных наук им. А. Мирчи Белостокского ун-та, Польша (колл. Я. Куприяновича) (UCP UwB).

СЕМЕЙСТВО CURCULIONIDAE LATREILLE, 1802 ПОДСЕМЕЙСТВО COSSONINAE SCHOENHERR, 1825

Триба Cossonini Schoenherr, 1825

Род Kaszubia Legalov, Kupryjanowicz et Perkovsky, gen. nov.

Название рода от Кашубии — западнославянской этнической территории, неофициальной столицей которой называют Гданьск.

Типовой вид – Kaszubia wanati sp. nov.

Диагноз. Небольшой, сильно склеротизованный, умеренно выпуклый жук. Волоски на теле отсутствуют, только булава усиков густо покрыта короткими волосками. Голова не перетянута за глазами. Головотрубка немного длиннее головы, цилиндрическая и прямая. Усиковые бороздки латеральные, направлены под глаза. Вторичные бороздки отсутствуют. Глаза округлые, слабовыпуклые, латеральные. Виски длиннее глаза. Усики довольно короткие, прикреплены перед серединой головотрубки. Стволик заходит за передний край глаза, но не достигает его серелины. Жгутик 6-члениковый. Первый и второй членики жгутика удлиненно-конические. Третийшестой членики коротко-конические, поперечные. Булава компактная, немного короче жгутика. Переднеспинка удлиненная, почти цилиндрическая. Надкрылья удлиненные, с явственными плечами. Бороздки надкрылий с крупными округлыми точками. Промежутки уже бороздок. Переднегрудь без заглазничных лопастей и бороздки для вкладывания головотрубки. Пре- и посткоксальные части переднегруди длинные. Тазиковые впадины переднегруди широко разделенные. Среднегрудь расположена в одной плоскости с заднегрудью. Метэпистерн узкий. Первый-третий и пятый вентриты удлиненные. Четвертый более короткий. Третий членик лапок двухлопастный.

Видовой состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Новый род может быть сравнен с современным родом Rhyncolosoma Champiоп, 1914 с Сейшельских о-вов, Самоа и о-ва Рождества (Alonso-Zarazaga, Lyal, 1999), также характеризующимся двухлопастным третьим члеником лапок и головой, не перетянутой за глазами; стволиком, не достигающим середины глаза и более длинной, чем голова, головотрубкой. Новый род хорошо отличается от него 6-члениковым жгутиком усиков, прямой довольно толстой головотрубкой, не поперечным вторым члеником жгутика усиков и стволиком усиков, не достигающим середины глаза.

З а м е ч а н и я. Новый род принадлежит к подсемейству Cossoninae, поскольку характеризуется голенями с ункусом и без апикального венчика щетинок, а также передними голенями с выемкой и рядом щетинок на внутренней вершинной трети. Сочетание таких признаков, как среднегрудь,



Рис. 1. Kaszubia wanati gen. et sp. nov. из балтийского янтаря, голотип UCP UwB № 263, контур усика. Длина масштабного отрезка соответствует 0.2 мм.

расположенная в одной плоскости с заднегрудью, широко разделенные передние тазики, явственные плечевые бугорки, головотрубка без вторичных усиковых бороздок, бедра без зубцов, глаза, расположенные на боках головы и не соединенные вентрально, переднегрудь без бороздки для вкладывания головотрубки и вершины голеней без зубчиков, позволяют поместить этот род в трибу Cossonini.

Kaszubia wanati Legalov, Kupryjanowicz et Perkovsky, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1-3 (см. вклейку)

Вид назван в честь проф. Марека Ваната (Вроцлавский ун-т), известного польского колеоптеролога, изучающего Curculionoidea.

Голотип – UCP UwB № 263; Польша, Поморское воеводство, окр. Гданьска; балтийский янтарь, поздний эоцен.

О п и с а н и е (рис. 1). Тело черное, блестящее, голое. Головотрубка довольно короткая и цилиндрическая, густо пунктированная. Длина головотрубки почти равна длине переднеспинки, в 2.5 раза больше ширины на вершине, в 2.4 раза больше ширины на середине и в 2.0 раза больше ширины на основании. Усиковые бороздки явственные, латеральные, направлены под глаз. Вторичные бороздки отсутствуют. Глаза округленные,

мелко фасеточные, слабовыпуклые, расположены на боках головы и не соединены вентрально. Виски удлиненные. Длина виска в 1.3 раза больше длины глаза. Лоб широкий, уплощенный, мелко пунктированный. Темя слабовыпуклое, мелко пунктированное. Усики прикреплены перед серединой головотрубки. Стволик длинный, прямой, заходит за передний край глаза. Длина стволика в 3.7 раза больше ширины на вершине. Жгутик шестичлениковый. Первый и второй членики жгутика удлиненно-конические. Длина первого членика жгутика в 1.7 раза больше его ширины и составляет 0.3 длины стволика. Ширина первого членика жгутика составляет 0.7 ширины стволика на вершине. Длина второго членика жгутика равна его ширине и составляет 0.4 длины первого членика. Ширина второго членика составляет 0.8 ширины первого членика. Третий-шестой членики коротко-конические. Длина третьего членика жгутика составляет 0.5 его ширины и 0.5 длины второго членика. Ширина третьего членика жгутика немного меньше ширины второго членика. Четвертый членик жгутика равен третьему членику. Длина пятого членика жгутика составляет 0.3 его ширины и 0.8 длины четвертого членика. Ширина пятого членика жгутика в 1.2 раза больше ширины четвертого членика. Длина шестого членика жгутика составляет 0.5 его ширины и в 1.8 раза больше длины пятого членика. Ширина шестого членика жгутика едва больше ширины пятого членика. Булава компактная, со сросшимися члениками. Длина булавы составляет 1.9 своей ширины и 0.9 длины жгутика. Ширина булавы в 1.5 раза больше ширины шестого членика жгутика. Переднеспинка удлиненная, почти цилиндрическая, густо и довольно грубо пунктированная. Промежутки между точками меньше лиаметра точек. Лиск перелнеспинки уплощенный. Переднеспинка немного уже надкрылий. Надкрылья удлиненные, с явственными плечами. Бороздки надкрылий явственные и довольно глубокие, с крупными округлыми точками. Десятая бороздка не укороченная. Промежутки узкие, выпуклые. Ширина промежутков составляет 0.6-0.9 ширины бороздок. Переднегрудь без заглазничных лопастей, густо пунктированная, без бороздки для вкладывания головотрубки. Пре- и посткоксальные части переднегруди длинные. Длина прекоксальной части переднегруди в 2.2 раза больше длины передних тазиков и в 1.6 раза больше длины посткоксальной части. Длина посткоксальной части переднегруди в 1.4 раза больше длины передних тазиков. Тазиковые впадины переднегруди широко разделенные, расположены почти на середине переднегруди. Среднегрудь расположена в одной плоскости с заднегрудью. Заднегрудь уплощенная, густо пунктированная; ее длина в 4.8 раза больше длины заднего тазика. Метэпистерн узкий, его

длина в 14.6 раза больше его ширины. Брюшко слабовыпуклое, редко пунктированное. Расстояние между точками значительно больше диаметра точек. Длина первого вентрита в 2.2 раза больше длины заднего тазика. Длина второго вентрита равна длине первого. Длина третьего вентрита составляет 0.8 длины второго вентрита. Длина четвертого вентрита составляет 0.8 длины третьего вентрита. Длина пятого вентрита в 1.4 раза больше длины четвертого вентрита. Ноги не длинные. Передние тазики сферические. Бедра довольно широкие и короткие, уплощенные, без зубцов. Голени довольно узкие и короткие, с явственным ункусом, без апикального венчика щетинок и зубчиков. Передние голени с выемкой и рядом щетинок на внутренней вершинной трети. Лапки довольно широкие. Первый членик трапециевидный. Второй членик широко-трапециевидный. Третий членик двухлопастный. Пятый членик удлиненный. Коготки не сросшиеся на основании. Длина второго членика передних лапок составляет 0.8 длины первого членика. Длина третьего членика передних лапок в 1.4 раза больше длины второго членика. Длина пятого членика передних лапок в 1.1 раза больше длины третьего членика. Длина первого членика средних лапок в 1.2 раза больше его ширины на вершине. Длина второго членика составляет 0.7 его ширины на вершине и 0.7 длины первого членика. Ширина второго членика средних лапок в 1.2 раза больше ширины первого членика. Длина третьего членика средних лапок едва меньше его ширины на вершине и примерно в 1.5 раза больше длины второго членика. Ширина третьего членика средних лапок в 1.1 раза больше ширины второго членика. Длина пятого членика средних лапок в 3.5 раза больше его ширины на вершине и в 1.1 раза больше длины третьего членика. Ширина пятого членика средних лапок составляет 0.3 ширины третьего членика. Длина первого членика задних лапок примерно равна его ширине на вершине. Длина второго членика составляет 0.8 его ширины на вершине и почти равна длине первого членика. Ширина второго членика задних лапок в 1.2 раза больше ширины первого членика. Длина третьего членика задних лапок составляет 0.9 ширины на вершине и в 1.2 раза больше длины второго членика. Ширина третьего членика задних лапок в 1.2 раза больше ширины второго членика. Длина пятого членика задних лапок в 3.5 раза больше его ширины на вершине и в 1.2 раза больше длины третьего членика. Ширина пятого членика задних лапок составляет 0.3 ширины третьего членика.

Размеры в мм: длина тела без головотрубки – 3.0; длина головотрубки – 0.5.

Материал. Голотип.

* * *

Долгоносикообразные жуки из янтаря, добываемого в окрестностях Гданьска, слабо изучены. Затрулняет изучение небольшое количество лобываемых образцов и сложность дифференциации янтарей из Гданьска и Янтарного в старых музейных коллекциях. На сегодняшний день из этого янтаря описаны Baltocyba electrinus Legalov, 2018, Toxorhynchus michalskii Legalov, 2021, Bal-tonanophyes crassirostre Legalov, 2018, Tachyerges hyperoche Legalov et Poinar, 2020, Limalophus poinari Legalov, 2020 и Paonaupactus viridis (Wanat et Borowiec, 1986) (Wanat, Borowiec, 1986; Legalov, 2018, 2020a; Legalov, Poinar, 2020). В польском янтаре обнаружены Electrotribus theryi Hustache, 1942 и Paonaupactus sitonioides Voss, 1953, ранее известные из калинингралского янтаря (Legalov. 2020с), где они являются самыми обычными долгоносиками. Интересна находка в польском янтаре Electrotribus henningseni (Voss, 1972), описанного из скандинавского янтаря (Voss, 1972; Legalov, 2020a, 2020c). Вымершими являются шесть родов, отмеченных в польском янтаре. Они известны только из эоценовых янтарей Европы (Legalov, 2020a). Tachyerges - современный голарктический род, распространенный на север до зональной лесотундры и на юг до Центрального Китая (Anderson, 1989; Legalov, 2010; Alonso-Zarazaga et al., 2017), связанный с ивовыми. Род Baltocyba относится к трибе, распространенной в Ориентальной и Австралийской областях (Wanat, 2001). Виды рода Limalophus, помимо находки в польском янтаре, известны из эоцена Грин-Ривер, США (Scudder, 1893). Роды Toxorhynchus и Paonaupactus относятся к группам, распространенным только в Новом Свете. Таким образом, фауна долгоносикообразных польского янтаря демонстрирует связи как с неотропической, так и с ориентальной, австралийской и голарктическими фаунами. Более подробный анализ будет возможен при дальнейшем изучении Curculionoidea этого янтаря.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жерихин В.В., Егоров А.Б. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) Дальнего Востока СССР (обзор подсемейств с описанием новых таксонов). Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 164 с.

Назаренко В.Ю., Легалов А.А., Перковский Е.Э. Новый вид рода Caulophilus Woll. (Coleoptera, Curculionidae: Cossoninae) из ровенского янтаря // Палеонтол. журн. 2011. № 3. С. 49–52.

Alonso-Zarazaga M.A., Barrios H., Borovec R. et al. Cooperative Catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea // Monografías electrónicas. 2017. V. 8. P. 1–729.

Alonso-Zarazaga M.A., Lyal H.C. A World Catalogue of Families and Genera of Curculionoidea (Insecta: Coleop-

tera) (Excepting Scolytidae and Platypodidae). Barcelona: Entomopraxis, 1999. 315 p.

Anderson R.S. Revision of the subfamily Rhynchaeninae in North America (Coleoptera: Curculionidae) // Trans. Amer. Entomol. Soc. 1989. V. 115. № 3. P. 207–312.

Barrios-Izás M., Coty D. A new fossil species of Caulophilus Wollaston, 1854 (Coleoptera: Curculionidae: Cossoninae) from Mexican amber // Col. Bull. 2016. V. 70. № 1. P. 177–179.

Cockerell T.D.A. Tertiary insects from Argentina // Proc. U. S. Nat. Mus. 1925. V. 68. \mathbb{N} 1. P. 1–5.

Davis S.R., Engel M.S. A weevil of the genus Caulophilus in Dominican amber (Coleoptera: Curculionidae) // Polsk. Pismo Entomol. 2006. V. 75. P. 101–104.

Davis S.R., Engel M.S. Cossonine weevils in Dominican amber (Coleoptera: Curculionidae) // Linzer Biol. Beitr. 2007. Bd 39. P. 803–820.

Heer O. Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Oeningen und von Radoboj in Croatien. Erste Abtheilung: Käfer // N. Denkschr. Allgem. Schweiz. Ges. Gesam. Naturwiss. (Leipzig). 1847. Bd 8. № 5. S. 1–230.

Jordal B.H. Cossoninae Schoenherr, 1825 // Handbook of Zoology. Arthropoda: Insecta. Tb. 40: Coleoptera (Beetles). V. 3: Morphology and Systematics (Phytophaga). Göttingen, 2014. P. 629–632.

Klebs R. Über Bernsteinschlüsse im allgemein und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung // Schr. Phys.-ökon. Ges. Königsberg. 1910. Bd 51. № 3. S. 217–242.

Legalov A.A. Annotated checklist of species of superfamily Curculionoidea (Coleoptera) from Asian part of the Russia // Amur. Zool. Zhurn. 2010. V. 2. № 2. P. 93–132.

Legalov A.A. Fossil Mesozoic and Cenozoic weevils (Coleoptera, Obrienioidea, Curculionoidea) // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 13. P. 1442–1513.

Legalov A.A. New weevils (Curculionidae) in Baltic amber // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 9. P. 970–985.

Legalov A.A. Two new weevil genera of the family Brentidae (Coleoptera) in Baltic amber // Entomol. Fennica. 2018. V. 29. № 4. P. 161–168.

Legalov A.A. A review of the Curculionoidea (Coleoptera) from European Eocene ambers // Geosciences. 2020a. V. 10. \mathbb{N} 1(16). P. 1–74.

Legalov A.A. Annotated key to weevils of the World. Pt 4. Subfamilies Erirhininae, Dryophthorinae and Cossoninae (Curculionidae) // Ukr. J. Ecol. 2020b. V. 10. № 2. P. 319–331.

Legalov A.A. Fossil history of Curculionoidea (Coleoptera) from the Paleogene // Geosciences. 2020c. V. 10. N $_{2}$ 9. P. 358.

Legalov A.A., Nazarenko V.Yu., Perkovsky E.E. New weevils (Coleoptera: Curculionidae) from Rovno amber // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 10. P. 1045–1059.

Legalov A.A., Poinar G.O., Jr. Two new species and new findings of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) in Baltic amber // Ukr. J. Ecol. 2020. V. 10. № 2. P. 357–364.

Meunier F. Über einige fossile Insekten aus den Braunkohlenschichten (Aquitanien) von Rott (Siebengebirge) // Z. Dtsch. Geol. Ges. 1916. Bd 67. S. 205–225.

Petrulevičius J.F. Paleogene insects from Maíz Gordo Formation, northwest Argentina: taphonomy, diversity and paleobiogeography // Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina. Salta: SCS Publ., 2011. P. 337–347.

Poinar G.O., Jr., Legalov A.A. New species of the subfamily Cossoninae (Coleoptera: Curculionidae) in Dominican amber // Hist. Biol. 2015. V. 27. № 5. P. 491–502.

Scudder S.H. Rhynchophorus Coleoptera of the United States // Monogr. U.S. Geol. Surv. 1893. V. 21. P. 1–206.

Sleeper E.L. A new fossil weevil from Nevada (Coleoptera: Curculionidae) // Bull. S. California Acad. Sci. 1968. V. 67. № 3. P. 196–198.

Wanat M. Genera of Australo-Pacific Rhadinocybinae and Myrmacicelinae, with Biogeography of the Apionidae (Coleoptera: Curculionoidea) and Phylogeny of the Brentidae (s. lato). Mantis, Olsztyn, 2001. 432 p.

Wanat M., Borowiec L. New genus of weevil (Coleoptera, Curculionidae) from Baltic amber // Pol. Pismo Entomol. 1986. V. 56. P. 243–247.

Zherikhin V.V. Tertiary weevils (Insecta, Coleoptera: Curculionoidea), identified from the collections of the Senckenberg Museum // Senckenb. Lethaea. 1992. V. 72. P. 169–178.

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–3. Kaszubia wanati gen. et sp. nov., голотип UCP UwB № 263: 1, 2 – общий вид: 1 – латерально, слева, 2 – вентролатерально, слева; 3 – голова и головотрубка, латерально, слева; балтийский янтарь. Длина масштабного отрезка на фиг. 1 и 2 соответствует 0.5 мм, на фиг. 3 – 0.2 мм. Объяснения: аs – усиковая бороздка, dpc – расстояние между передними тазиками.

A New Genus of the Tribe Cossonini (Coleoptera: Curculionidae) in Baltic Amber (Poland)

A. A. Legalov^{1, 2, 3}, J. Kupryjanowicz⁴, E. E. Perkovsky^{5, 6}

¹Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia ²Altai State University, Barnaul, Russia ³Tomsk State University, Tomsk, Russia

⁴Uniwersytet w Białymstoku, Białymstok, Poland

⁵Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, Ukraine

⁶Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

A new genus, *Kaszubia* gen. nov. (type species *K. wanati* sp. nov.) is described from Eocene Baltic amber. It is similar to the genus *Rhyncolosoma* Champion, 1914 but differs in the 6-segmented flagellum, rather thick straight rostrum, non-transverse 3rd antennomere, and scapus not reaching the middle of the eye.

Keywords: Curculionoidea, Cossoninae, upper Eocene, Baltic amber, new taxa

УДК 567.3(116.2)(470.44)

НОВЫЙ РОД СЛОНОВЫХ ХИМЕР (HOLOCEPHALI: CALLORHINCHIDAE) ИЗ ПОЗДНЕЙ ЮРЫ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

© 2021 г. Е. В. Попов^{а, b, *}, К. М. Шаповалов^с

^аСаратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, Саратов, Россия ^bКазанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия ^cНезависимый исследователь, Москва, Россия *e-mail: elasmodus 74@gmail.com Поступила в редакцию 02.02.2020 г. После доработки 17.07.2020 г.

После доработки 17.07.2020 г. Принята к публикации 17.07.2020 г.

По отдельным мандибулярным, небным и сошниковой зубным пластинам из двух верхнеюрских местонахождений (средневолжский подъярус, зона virgatus) Москвы и Подмосковья описывается новый род слоновых химер Moskovirhynchus robustus gen. et sp. nov. Озубление нового рода морфологически близко к структуре зубной системы современных слоновых химер рода Callorhinchus Lacepède, 1798, но характеризуется мозаичным сочетанием примитивных (на небных пластинах) и продвинутых (на небных и мандибулярных пластинах) признаков – развитием на мандибулярной пластине асимметричной бифуркации срединного тритора и редуцированными триторами небной пластины (продвинутое состояние для каллоринхид) вместе с сильно развитой аборальной частью небной пластины (примитивное состояние). Это древнейший представитель Callorhinchidae s. s., известный по зубной системе.

Ключевые слова: Chimaeriformes, Chimaeroidei, зубные пластины, волжский ярус, Москва, Московская область

DOI: 10.31857/S0031031X21040127

Первые находки отдельных зубных пластин химеровых рыб (Chimaeroidei) в юрских отложениях Русской плиты были сделаны давно (Боголюбов, 1912), но их целенаправленный сбор и изучение началось лишь с конца XX в. (Аверьянов, 1992). Сейчас на этой территории известно 15 юрских местонахождений (все – в пределах европейской части России) из отложений средней (бат. келловей) и верхней (волжский ярус) юры (Попов, 2003, 2005; Попов, Безносов, 2006; Попов, Шаповалов, 2007). Наиболее многочисленна по числу известных находок и таксономически разнообразна келловейская ассоциация, включающая в себя шесть-семь родовых таксонов каллоринхид и "эдафодонтид" из семи местонахождений (Попов, 2005).

Из отложений бореального волжского яруса рассматриваемой территории известны редкие находки отдельных зубных пластин химероидов "Edaphodontidae" gen. et sp. indet. (возможно, таксон близкий к Elasmodus sp., Е.В. Попов, личн. набл.) и Ischyodus cf. schuebleri Quenstedt, 1858 [оба – (?) нижневолжский подъярус, разрез Каргорт в республике Коми: Попов, Безносов, 2006], Stoilodon sp. (зона nikitini средневолжского подъяру-

са разреза Городищи в Ульяновской обл.: Попов, Ефимов, 2012) и Brachymylus bogolubovi Averianov, 1992 (средневолжский подъярус Москвы: Боголюбов, 1912; Аверьянов, 1992). С территории Москвы и Подмосковья также были описаны отдельные представители комплекса из средневолжского (зона virgatus) подъяруса верхней юры (Попов, Шаповалов, 2007), включающего в себя двух каллоринхид – Callorhinchus sp. и Brachymulus sp. – и двух "эдафодонтид" – Ischyodus cf. townsendi Buckland, 1835 и Elasmodectes sp. (последний таксон может быть теперь переопределен как Stoilodon sp.; см. также: Попов, Ефимов, 2012, с. 74). Происходящий из этого комплекса Callorhinchus sp. переописывается в настоящей статье как новый род слоновых химер (Callorhinchidae s. s.) - Moskovirhynchus robustus gen. et sp. nov.

Изображенные зубные пластины хранятся в региональном музее землеведения Саратовского государственного ун-та (колл. СГУ № 155).

Авторы благодарны М.А. Рогову (ГИН РАН, Москва) за консультации по стратиграфии волжского яруса европейской части России; анонимным рецензентам — за ценные замечания по руко-

ПОПОВ, ШАПОВАЛОВ



Рис. 1. *а* — Схема расположения местонахождений с остатками Moskovirhynchus gen. nov. в Центральной России (Москва и Подмосковье); местонахождения: 1 — Кунцево; 2 — карьер ЛФР 7-2-бис; *б* — схема зонального расчленения волжского яруса европейской части России (по: Rogov, 2010, 2014; Киселев и др., 2018), стратиграфическое распространение нового рода химер показано цветом; *в* — корреляция зоны Virgatitus virgatus со стратиграфическими подразделениями Англии (по: Соре, 1993), Франции и Германии (по: Schweigert, 2007; Bulot et al., 2014).

писи статьи, позволившие ее улучшить. Комплект зубных пластин современного вида Callorhinchus callorhynchus (экз. СГУ 155/103) был любезно предоставлен М.Е. Суаресом (Чили). Работа выполнялась при финансовой поддержке РФФИ (проекты №№ 10-05-00926 и 18-05-01045), а также за счет средств Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ И МАТЕРИАЛ

Описываемые зубные пластины нового рода слоновых химер происходят из двух местонахождений Центральной России в пределах Москвы и Московской области (рис. 1, *a*):

1. Кунцево. Овраги (N 55°44'33.5", Е 37°26'27.6"; 55°44'40.3", Е 37°26'16.8") на правом берегу Ν р. Москвы у Кунцевского городища (Фили-Кунцевский парк) в Москве. Юрские отложения представлены здесь песчанистыми глинами и песками с фосфоритами и большим количеством остатков беспозвоночных средневолжского подъяруса (зоны virgatus и nikitini) (рис. 1, δ). Выше залегают в целом сходные по строению, но более песчаные отложения верхневолжского подъяруса (зоны fulgens, catenulatum и nodiger) и готеривского яруса нижнего мела (Герасимов, 1971: Рогов, 2017; Тесакова, 2017). Близлежащие разрезы (Хорошево, Студеный овраг в Мневниках; оба ныне недоступны) по р. Москве как "классические" разрезы подмосковной юры известны с конца XVIII века (Стародубцева, 2006). Они неоднократно изучались геологами (Рулье, 1845; Trautschold 1861; Траутшольд, 1870; Никитин, 1883; Розанов, 1912; и др.) и были обычными объектами геологических экскурсий (Павлов, 1946; Апродов, Апродова, 1963; Gerasimov, 1967). Зубные пластины химер собраны одним из авторов (К.М. Шаповалов) в 1990-е гг. путем промывки на ситах темно-серых глинистых песков кровли зоны virgatus, переполненных окаменелостями ("ракушняк") (верхняя часть слоя 1 в: Тесакова, 2017).

Кроме нового вида химер, из слоя происходят зубные пластины Brachymylus sp. (экз. СГУ № 155/78) и Stoilodon sp. (экз. СГУ № 155/79). Помимо химер, в этом слое (а также из вышележащих отложений зоны nikitini средневолжского подъяруса и fulgens верхневолжского подъяруса) были собраны многочисленные остатки (зубы, шипы) акул, кости, чешуя и многочисленные отолиты костистых рыб, зубы морских рептилий, разнообразные беспозвоночные – двустворчатые, брюхоногие, лопатоногие и головоногие моллюски, брахиоподы и иглокожие (иглы последних составляют основную массу вмещающего "ракушняка").

Рассматриваемый интервал разреза также описан во временных разрезах, вскрытых при строительных работах близлежащих районов Москвы (Маленкина, Школин, 2009; Школин, Маленкина, 2015) и ряда сохранившихся естественных разрезов Подмосковья (Рогов, 2017).

2. ЛФР 7-2-бис. Заброшенный ныне карьер № 7-2-бис (N 55°23'36", Е 38°51'02.6") Лопатинского месторождения фосфоритового сырья, в Воскресенском р-не Московской области. Волжские отложения (общей мощностью около 3 м) на карьерах месторождения представлены песчаноглинистыми породами небольшой мощностью (1.5–2 м), содержащими фосфориты, средневолжского подъяруса (зоны panderi, virgatus и nikitini), и песчаными (пески, песчаники с фосфоритами) породами верхневолжского подъяруса (Митта, 1993; Герасимов и др., 1995; Рогов, 2017). Подстилаются волжские отложения глинами оксфорда, а перекрываются песчаниками рязанского яруса нижнего мела (Митта, 2005).

Материал по Moskovirhynchus robustus gen. et sp. nov. из местонахождения Кунцево представлен шестью зубными пластинам разной сохранности, в их числе – голотип СГУ № 155/75 и сошниковая пластина (экз. СГУ № 155/74) ювенильной особи; из карьера ЛФР № 7-2-бис – двумя зубными пластинам: сравнительно крупной левой небной пластиной (экз. СГУ № 155/64), а также неполной правой манлибулярной пластиной ювенильной особи (экз. СГУ № 155/73). Из этого местонахождения также определены другие таксоны химер (Попов, Шаповалов, 2007): Brachymylus sp. и "эдафодонтиды" "Ischvodus" cf. townsendi Buckland, 1835 и Elasmodectes sp. [последний таксон был позже переопределен как (?) Stoilodon sp.: см. Попов. Ефимов. 2012)]. Весь материал происходит из отвалов горно-вскрышного комплекса (ex situ) и датируется, наиболее вероятно, средневолжским подъярусом, зоной virgatus, судя по частоте находок аммонитов зонального комплекса в местах сбора пластин химер (К.М. Шаповалов, личн. наблюление, 1990-е гг.). Сборы К.М. Шаповалова, 1997-1999 гг.

Зона virgatus средневолжского подъяруса сейчас сопоставляется (Rogov, 2010, 2014; Киселев и др., 2018) с нижней частью портландского яруса Англии (зона Glaucolithites glaucolithus полностью и зоны Galbanites okusensis и Progalbanites albani частично) (Соре et al., 1980; Соре, 2013), или нижней частью верхнего титона (нижняя часть зоны Micracanthoceras ponti) и верхами нижнего титона Юго-Западной Германии и Юго-Восточной Франции (Schweigert, 2007; Bulot et al., 2014) (рис. 1, ε ; см. также схему зональной корреляции волжского яруса в: Arkhangelsky et al., 2019, рис. 2).

ТЕРМИНОЛОГИЯ ЗУБНЫХ ПЛАСТИН

Описательная терминология и измерения были предложены первым автором (Попов, 1999, 2003; Попов, Безносов, 2006; Попов, Шаповалов, 2007; Popov, Machalski, 2014; Popov et al., 2019), ключ к основным описательным терминам и измерениям приведен на рис. 2 и 3.

При отсутствии на мандибулярных пластинах каллоринхид передне-наружного тритора и отсутствии возможности, таким образом, контролировать положение пластины в онтогенетической серии, как это делается для "эдафодонтид" (Попов, Безносов, 2006; Попов, Шаповалов, 2007; Ророv, Machalski, 2014), использовано измерение длины симфизной площадки (Ls) контакта левых и правых мандибулярных пластин (рис. 2, *a*). В случае небных и сошниковых пластин как относительный показатель использована максимальная медио-дистальная длина (L) образца (рис. 2, *д*), хотя этот показатель и менее надежен.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Система химеровых рыб (уровень надсемейства и выше) приведена по Дж. Нельсону (Nelson, 2006). Состав семейства Callorhinchidae Garman, 1901 дан по представлениям авторов (Попов, 2003; Popov et al., 2019).

КЛАСС CHONDRICHTHYES ПОДКЛАСС HOLOCEPHALI НАДОТРЯД HOLOCEPHALOMORPHA ОТРЯД CHIMAERIFORMES ПОДОТРЯД CHIMAEROIDEI НАДСЕМЕЙСТВО CALLORHINCHOIDEA GARMAN, 1901

СЕМЕЙСТВО CALLORHINCHIDAE GARMAN, 1901

Род Moskovirhynchus Popov et Shapovalov, gen. nov.

Название рода – пор. Москве, на берегах которой был найден материал, и от rhynchus *греч.* – клюв; м.р.

Tиповой вид — Moskovirhynchus robustus gen. et sp. nov.

Диагноз (по зубной системе; знаком (*) обозначены апоморфные признаки). Каллоринхид. известный по некрупным мандибулярным, небным и сошниковой зубным пластинам. Поле базальной перфорации хорошо развито на всех пластинах. Мандибулярные пластины имеют васкулярные триторы: срединный тритор широкий, раздвоенный, его внутренняя ветвь хорошо развита (*). Внутренний тритор развит умеренно. Наружный тритор узкий. Небные пластины робустные и высокие, с сильно развитой аборальной частью, в полтора-два раза превышающей высоту оральной части пластины; единственный округлый внутренний тритор из васкулярного плеромина смещен к симфизному краю (*). Сошниковые пластины субтреугольные, латерально сжатые, с развитым симфизом, развернутым окклюзивно и формирующим симфизный гребень в окклюзии; триторы отсутствуют (*).

Видовой состав. Типовой вид из Центральной России, зона virgatus, средневолжский подъярус верхней юры.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого современного рода Callorhinchus Lacepède, 1798, известного также в ископаемом состоянии (Stahl,



Рис. 2. Морфологическая интерпретация мандибулярных и небных зубных пластин Moskovirhynchus robustus gen. et sp. nov. и терминология, использованная в тексте; *а*−*в*−экз. СГУ, № 155/65, правая мандибулярная (L18, Ls3.2) пластина: *а* – симфизно-окклюзивно, *б* – базально, *в* – лингвальный профиль; Москва, Кунцево; верхняя юра, средневолжский подъярус, зона virgatus; г-е – экз. СГУ, № 155/66, левая небная (L19.8) пластина: г – окклюзивно, д – базально, е – лингвальный профиль; Московская обл., Лопатинский фосфоритовый рудник (ЛФР) № 7-2-бис; верхняя юра, средневолжский подъярус, зона ?virgatus. Обозначения: косой штриховкой показаны поврежденные поверхности или части пластины; точечный крап – васкулярный плеромин триторов; темно-серая заливка – васкулярный плеромин; пунктир – граница между нестертой частью окклюзивной поверхности и поверхностью прикуса; точечный пунктир направления отсутствующих частей зубных пластин. Сокращения: ('), int', out' и др. – тела плеромина соответствующих триторов в лингвальной профиле; abt – аборальная часть пластины; da – дистальный угол; fbp – поле базальной перфорации (светло-серая заливка); ibmt – внутренняя ветвь срединного тритора; int – внутренний тритор; L – медио-дистальная длина; lam — лабиальный край; ldl — латеральная нисходящая пластинка; lgr — линии роста на поверхности "компактной глянцевой ткани", lim – лингвальный край; Ls – длина симфизной площадки мандибулярной пластины: lwf – лабиальная фасетка стирания; та – медиальный угол; obmt – внешняя ветвь срединного тритора; ort – оральная часть пластины; out – наружный тритор; sdl – симфизная нисходящая пластинка; spl – симфизная площадка; sym – симфизный край; uws – нестертая часть окклюзивной поверхности.

1999; Otero et al., 2013; Cicimurri, Ebersole, 2015), новый род отличается выраженной бифуркацией срединного тритора с более развитой внутренней ветвью мандибулярной зубной пластины, большей массивностью небной пластины со слабо развитым единственным мелким тритором, более высокой нисходящей пластинкой и, в целом, более развитой аборальной частью небной пластины; более латерально сжатой сошниковой пластиной с развернутой окклюзивной симфизной поверхностью и полностью лишенной триторов (у каллоринхов обычно присутствует один тритор: Аверьянов, 1997; Herman et al., 2001). От среднеюрского Pachymylus Woodward, 1892 московиринх отличается наличием внутреннего тритора и бифуркации срединного тритора мандибулярной пластины; более мелким внутренним тритором небной пластины, большим удалением этого тритора от симфизного края и отсутствием симфизных отростков плеромина. Сошниковые зубные пластины для Pachymylus не известны.

От среднеюрского Duffinodus Popov, 2003 новый род отличается меньшей высотой симфиза и меньшей робустностью мандибулярной пластины, более выраженной на ней внутренней ветвью срединного тритора (у даффинодуса наиболее



Рис. 3. Зубные пластины ювенильных особей позднеюрского Moskovirhynchus robustus gen. et sp. nov.: $a, \delta - \Im\kappa$ 3. СГУ, № 155/73, неполная правая мандибулярная (L8.3, Ls2.3) пластина: $a - \delta$ азально, $\delta - \delta$ кклюзивно; Московская обл., ЛФР- 7-2-бис; средневолжский подъярус, зона ?virgatus; $e^{-3} - \Im\kappa$ 3. СГУ, № 155/74, правая сошниковая (L 6.7) пластина: $a - \delta$ азально, $e - \delta$ симфизно-окклюзивно, $\partial - \delta$ азально, $e - \pi$ ингвально, $\kappa - \alpha$ парабазально, $s - \alpha$ пикально; Московская обл., ис. в медиально, $e - \alpha$ симфизно-окклюзивно, $\partial - \delta$ азально, $e - \pi$ ингвально, $\kappa - \alpha$ парабазально, $s - \alpha$ пикально; Москва, Кунцево; средневолжский подъярус, зона virgatus. Масштабная линия универсальна для всех фигур. Обозначения: pbs – парабазальная поверхность сошниковой пластины; knb – шишки (без плеромина); остальные см. рис. 2.

выражена наружная ветвь, а внутренняя более короткая и медиально сегментированная), медиальным положением внутреннего тритора; более латерально сжатой сошниковой пластиной с развернутым окклюзивно симфизом, формирующим симфизный гребень, и без окклюзивных триторов. Небные пластины для даффинодуса не известны.

От среднеюрского Brachymylus Woodward, 1892 московиринх отличается отсутствием симфизного тритора на мандибулярной пластине, бифуркацией на ней срединного тритора и лучшим развитием симфизной половины латеральной нисходящей пластинки; наличием только одного тритора небной пластины (у брахимилуса имеются два развитых васкулярных тритора). Сошниковые зубные пластины для Brachymylus не известны.

От раннеюрского "Brachymylus" latus Duffin, 1996, известного только по мандибулярной пластине, новый род отличается меньшей степенью редукции окклюзивных триторов, присутствием наружного тритора и иной структурой бифуркации срединного тритора, с более развитой и глубокой внутренней ветвью, меньшей робустностью мандибулярной пластины, менее редуцированной по высоте симфизной частью латеральной нисходящей пластинки.

От раннеюрских родов Bathytheristes Duffin, 1995 и Eomanodon Ward et Duffin, 1989, известных только по небным зубным пластинам, Moskovirhynchus gen. nov. отличается более робустной структурой небной пластины, отсутствием в структуре тритора пластинчатого плеромина (батитеристес имеет один, а эоманодон — два более крупных пластинчатых тритора), лучше развитой аборальной частью пластины.

Замечания. Мандибулярные пластины московиринха очень близки к таковым каллоринха, отличаясь в основном структурой бифуркации срединного тритора, которая у современных и ископаемых видов последнего отсутствует даже как морфологическая аберрация (Stahl, 1999; Kriwet, Gazdzicki, 2003; Otero et al., 2013). Учитывая, что мандибулярные пластины химер являются наиболее диагностичными структурами озубления у химеровых рыб (Stahl, 1999; Попов, 2003), московиринха и каллоринха можно считать наиболее близкими среди всех родов каллоринхид в принимаемом здесь объеме (Попов, 2003; Popov et al., 2019). Состав семейства Callorhinchidae требует дальнейшей ревизии, которая не входит в задачу настоящей статьи, но указанную пару родов (Callorhinchus и Moscovirhinchus) можно считать таксонами Callorhinchidae sensu stricto. Московиринх, таким образом, является наиболее древним представителем современных слоновых химер, известных по зубным пластинам. Следующим за ним по времени существования является Callorhinchus borealis Nessov et Averianov, 1996 из позднего альба (ранний мел) Центральной России (Несов, Аверьянов, 1996) – древнейший из известных видов слоновых химер рода Callorhinchus.

Moskovirhynchus robustus Popov et Shapovalov, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1-6 (см. вклейку)

Callorhinchus sp.: Попов, Шаповалов, 2007, рис. 3, фиг. а-е, табл. 1, фиг. 1–3; Ророv et al., 2019, рис. 4С.

Название вида robustus *лат.* – крепкий, робустный; характеристика небной пластины в сравнении с таковыми ископаемых и современных слоновых химер рода Callorhinchus.

Голотип – СГУ, № 155/75, левая мандибулярная (L 19.4) пластина; г. Москва, местонахождение Кунцево; верхняя юра, средневолжский подъярус, зона virgatus.

Описание (рис. 2, 3). Для вида известны мандибулярные, небные и сошниковая зубные пластины. Мандибулярные пластины взрослых особей (рис. 2, *a*-*в*; табл. IX, фиг. 1-4) характеризуются выпуклой симфизной поверхностью, с нечеткими краями без развитых гребней; поверхность расширяется медиально за счет симфизной нисходящей пластинки, в медиальной же части несет симфизную площадку, которая развернута окклюзивно. Базальная поверхность поперечно выпуклая, ее большую часть занимают нисходящие пластинки с сопряженным полем базальной перфорации. Нисходящие пластинки невысокие, длинные, смыкаются около медиального угла пластины. Латеральная нисходящая пластинка утолщается дистально, формируя неглубокую дисто-базальную борозду. Поле базальной перфорации хорошо развито и занимает почти всю базальную поверхность, исключая небольшой лингвальный сектор, параллельный латеральной пластинке. Лабиальная поверхность узкой полосой окаймляет латеральную пластинку и несет слабо выраженные линии роста по поверхности "компактной глянцевой ткани". Лабиальный край слабовыемчатый и формирует один (реже – два) асимметричный лингвальный вырез. На окклюзивной поверхности развиты васкулярные триторы: внутренний, наружный и составной срединный. Внутренний тритор узкий, умеренно развитый, смещен к самому медиальному углу пластины; наружный тритор узкий, длинный и сопоставим по ширине с внутренним, он протягивается вдоль лабиального края и заметно отставлен от срединного тритора. Срединный тритор раздвоенный: внутренняя ветвь широкая (в два-три раза шире наружной), длинная и протянутая медиально; наружная ветвь узкая, короткая, не выступает в плане за медиальное окончание наружного тритора. В лингвальном профиле ветви хорошо обособлены, ось внутренней ветви смещена в сторону симфизного края. Граница оральной и аборальной частей пластины проходит вдоль срединного тритора; наружный тритор размещен на аборальной части, которая окклюзивно имеет вид широкой полосы. Между внутренней ветвью срединного тритора и симфизным краем сохранился нестертый участок с глянцевой покровной тканью, линии роста заметны очень слабо.

Мандибулярная пластина ювенильной особи (экз. СГУ, № 155/73; рис. 3, *а-в*) представляет собой сохранившуюся центральную часть пластины с внутренним и срединным тритором. Срединный тритор приострен медиально, бифуркация почти не выражена, но разрушенный васкулярный плеромин показывает, что тритор является составным – с более глубокой и медиально протянутой внутренней ветвью и более мелкой и немного более широкой наружной ветвью. Срединный тритор медиально доходит до внутреннего тритора; последний имеет субтреугольную форму и показывает неясную структуру в виде сохранившихся трех косых и медиально направленных перегородок в пластинчатой структуре, при отсутствии заполнения плеромином. Дистальная часть пластины и наружный тритор не сохранились. На лабиальной поверхности сохранился медиальный фрагмент латеральной нисходящей пластинки. Базальная поверхность в сохранившейся части полностью покрыта полем базальной перфорации.

Небные пластины взрослых особей (рис. 2, *г*-*е*; табл. IX, фиг. 5) массивные и высокие, с сильно развитой аборальной частью, охватывающей в лингвальном профиле в 2-2.5 раза более низкую оральную часть. Симфизная поверхность высокая, с невыраженным симфизно-окклюзивным краем; она скошена окклюзивно и постепенно переходит в нестертую часть окклюзивной поверхности. Около внутреннего тритора симфизная поверхность неровная, осложнена парой слабо выраженных борозд и продольным триторным валиком. В базальной части симфизной поверхности заметны прямые и скошенные медиально линии роста. В базальном плане пластина рельефная с сильно развитыми и хорошо перфорированными нисходящими пластинками. Латеральная пластинка очень высокая (максимум до 4 мм), смыкается с менее развитой симфизной пластинкой в средней части лабиальной поверхности. От места соединения пластинки расходятся по дуге дистально (латеральная пластинка) и к симфизно-базальному углу (симфизная пластинка); в последнем случае дуга более крутая. Поле

базальной перфорации развито хорошо и на всей видимой части базальной поверхности. Лабиальная поверхность несет умеренно развитую борозду и осложнена дугообразными линиями роста пластины. Окклюзивная поверхность прикуса протягивается медио-дистально, равномерно и резко скошена медиально; ее лабиальный край занимает хорошо развитая лабиальная фасетка стирания, расширяющаяся дистально. В средней части пластины, около симфизно-окклюзивного края расположен небольшой, короткий и овальный (круглый в профиле) васкулярный внутренний тритор. Граница оральной и аборальной частей пластины выражена на окклюзивной поверхности швом, медиально огибаюшим внутренний тритор и выходящим к симфизной поверхности.

Единственная сошниковая пластина (экз. СГУ, № 155/74; рис. 3, *в*-з) принадлежит, судя по размеру, ювенильной особи. Пластина субтреугольная при виде на симфизно-окклюзивную поверхность. Лабиальная поверхность выпуклая в дистальной половине и слабо S-образная в профиле. Латеральная нисходящая пластинка хорошо выражена, сплошная, формирует большую часть лабиальной поверхности. В медиальной трети она прижата к базальной поверхности и увеличивает высоту дистально. Поле базальной перфорации хорошо выражено и полностью покрывает всю сохранившуюся часть базальной поверхности. Симфизная поверхность лежит в плоскости окклюзивной и сходится с лабиальной поверхностью под углом около 15°; их контакт формирует выраженный апикальный гребень. Вдоль симфизно-окклюзивного края располагаются две шишки без плеромина, дистальная чуть более крупная; обе не выходят за пределы нестертой части пластины. Парабазальная площадка высокая. Окклюзивные триторы отсутствуют окклюзивно; следов тел плеромина на лингвальной поверхности также не наблюдается.

Размеры в мм¹:

Экз. №	L	Ls	Hpb
СГУ 155/64 [Р]	27.5	_	_
СГУ 155/65 (паратип) [М]	18	3.2	_
СГУ 155/66 (паратип) [Р]	19.8	-	_
СГУ 155/73 [М]	8.3	2.3	_
СГУ 155/74 [V]	6.7	-	2.7
СГУ 155/75 (голотип) [М]	19.4	4.5	_
СГУ 155/76 [М]	13.9	_	_
СГУ 155/77 [М]	10.2	7.2	_

¹ Обозначения измерений пластин (здесь и далее): L – медио-дистальная длина образца; Ls – длина симфизной площадки мандибулярной пластины; Hpb – высота парабазальной поверхности сошниковой пластины. Обозначения типа зубных пластин в таблице: [M] – мандибулярная; [P] – небная; [V] – сошниковая.

Возрастные изменения. Крайние по размерам мандибулярные пластины (экз. СГУ, №№ 155/73 и 77) различаются по промеру Ls в три раза. Самая маленькая пластина (экз. СГУ, № 155/73) показывает при этом хорошо развитый срединный тритор с глубокой внутренней ветвью. Ветвь также хорошо протянута медиально, доходя до дистального окончания внутреннего тритора, в отличие от более крупных пластин, где это не наблюдается. Вместе с тем, бифуркация срединного тритора слабо выражена окклюзивно, а внутренний тритор по структуре более близок к пластинчатому плеромину, чем к васкулярному. Последнее, видимо, связано с очень мелкими размерами зубной пластины, которую можно считать ювенильной, а структуру внутреннего тритора – недоразвитой васкулярной. Более крупные мандибулярные пластины (экз. СГУ, №№ 155/65, 75-77), несмотря на небольшую размерную дифференциацию, выраженных возрастных изменений в структуре не показывают.

Небные пластины (экз. СГУ, №№ 155/64 и 66), несмотря на полуторакратную разницу в размерах, также не показывают серьезных морфологических различий, включая сходную степень развития лабиальной фасетки стирания. Можно предположить, что для этого вида характерна стабильная морфология зубной системы в онтогенезе и, возможно, сходный тип обработки пищи и единый спектр питания для установленных по размеру зубных пластин онтогенетических стадий рыб.

З а м е ч а н и я. Пластины отнесены к озублению одного вида на основании корреляции морфологических признаков (Попов, 2003), размерности пластин, а также сходного развития поля базальной перфорации на всех пластинах, которое полностью отсутствует у другого рода каллоринхид (Brachymylus), известного в средневолжском комплексе химеровых рыб Подмосковья (Попов, Шаповалов, 2007, табл. I, фиг. 5, 6).

Распространение. Верхняя юра, волжский ярус, средневолжский подъярус (зона virgatus) Москвы и Московской обл., Центральная Россия.

Материал: пять мандибулярных, две небных и одна сошниковая пластины разной сохранности из двух разрезов: Кунцево (экз. СГУ, № 155/64-65, 74-77), и ЛФР 7-2-бис (экз. СГУ, № 155/66 и 73). Сб. К.М. Шаповалова, 1997–1999 гг.

ОБСУЖДЕНИЕ

Степень развития аборальной части небной пластины московиринха (в полтора—два раза больше оральной части пластины) аналогична та-ковой для мандибулярной пластины среднеюрского рода Ottangodus из байоса Франции (Ророу



Рис. 4. Схематическая реконструкция левостороннего перекрытия (прикуса) зубных пластин для двух видов каллоринхид, без масштаба: a - Callorhinchus callorhynchus (L., 1758), экз. СГУ, № 155/103; восточная часть Тихого океана, к западу от Сан-Антонио, Чили; современный; δ – Moskovirhynchus robustus gen. et sp. nov.; поздняя юра Московской обл. Обозначения: контуры зубных пластин и префиксы в обозначении триторов: М (М-) – мандибулярная зубная пластина (синий цвет); Р (Р-) - небная зубная пластина (зеленый цвет); V (V-) – сошниковая зубная пластина (красный цвет); контуры триторов: ibmt – внутренняя ветвь срединного тритора (с бифуркацией); int – внутренний тритор; mt – срединный тритор; obmt – внешняя ветвь срединного тритора (с бифуркацией); out – наружный тритор. Точечным крапом показан васкулярный плеромин триторов.

et al., 2019) и больше ни у каких каллоринхид не встречается. Предполагается, что аборальная часть пластин (несущая у мандибулярных пластин каллоринхид также наружный тритор) является примитивной структурой для химероидей и может представлять рудимент альтернативного зуба (Didier et al., 1994). В связи с этим, можно считать, что по этому признаку небные пластины московиринха устроены более примитивно, чем у Callorhinchus и других родов химеровых рыб. С другой стороны, для небных пластин каллоринха типичен крупный составной срединный тритор с двумя медиальными ветвями разной степени выраженности, который присутствует у всех современных и ископаемых видов рода (Stahl, 1999; Kriwet, Gazdzicki, 2003; Otero et al., 2013). Локализация на небной пластине Moskovirhynchus gen. nov. только одного внутреннего тритора (возможно, аналога внутренней ветви срединного тритора каллоринха), но более мелкого и смещенного симфизно, можно также считать продвинутым состоянием (эволюционный тренд на полную редукцию окклюзивных триторов в зубной системе наиболее выражен у современных химер рода Rhinochimaera), равно как и полное отсутствие тритора на сошниковой пластине, что для каллоринхид не характерно (Stahl, 1999; Herman et al., 2001). Это показывает общую редукцию гиперминерализованой ткани (плеромина) в верхнечелюстной части зубной системы Moskovirhynchus и усиление дробящей функции (увеличение площади плеромина за счет бифуркации срединного тритора) в нижнечелюстной части озубления.

Реконструкция функционального перекрытия (окклюзии) зубных пластин для Moskovirhynchus и современного Callorhinchus callorhvnchus показывает (рис. 4), что озубление первого характеризуется меньшим перекрытием окклюзивных срединных триторов. При этом у московиринха развитые ветви срединного тритора мандибулярной пластины контактировали с более развитой и более плотной по структуре аборальной частью небной пластины (что формировало у последней характерно выраженную лабиальную фасетку стирания и медиально сильно скошенную окклюзивную поверхность; см. фиг. 2, г; табл. IX, фиг. 5а, 5б, 6а, 6в). Такая структура окклюзии у Moskovirhynchus могла компенсировать недостаток гиперминерализованной ткани (триторы) и/или являться адаптацией к использованию менее прочных кормов (тонкораковинные беспозвоночные и т.п.).

Аналогичное современному каллоринху функционирование медиальной части зубной системы [захват (?) пищевых объектов] у Moskovirhynchus обеспечивал смещенный на клюв мандибулярной пластины внутренний тритор. У современного каллоринха аналогичный эффект достигается сходным по форме внутренним тритором сошниковой пластины (у ископаемых Callorhinchus функция (?) захвата еще более развита при наличии внутренних триторов и на мандибулярной, и на сошниковой пластинах, чередующихся при окклюзии; Е.В. Попов, личн. набл.). Общая функциональность зубной системы (при отсутствии режущих или чередующихся триторов, иных типов плеромина и т.п.) у двух рассматриваемых родов, видимо, в целом была сходной.

Химерообразные рыбы (Chimaeriformes) конца юрского периода известны в мире в составе всего нескольких ассоциаций (Stahl, 1999). Самая известная из них происходит из литографских известняков Южной Германии (верхний кимеридж Нусплингена, земля Баден-Вюртемберг; верхний кимеридж и нижний титон "архипелага Золенгофен" в Баварии). Эта ассоциация происходит из "консерват-лагерштетта" (Arratia et al., 2015) и известна по многочисленным скелетным остаткам исключительной сохранности химероидов Ischyodus quenstedti Wagner, 1857 и Elasmodectes avitus (von Meyer, 1862) (см. Popov et al., 2013; Kriwet, Klug, 2015). В комплексе также присутствуют единичные находки каллоринхид – Callorhinchidae gen. et sp. indet. (Duffin, 2018), ринохимерид (неописанная мелкая Harriotta sp. в частной коллекции в Германии; Е.В. Попов, личн. наблюдение, 2013; этот же образец изображен как "ювенильный экземпляр химеры Ischyodus sp.": Mäuser, 2015, с. 525, рис. 1013) и химеропсидная рыба Chimaeropsis paradoxa Zittel, 1887 – реликт раннемезозойской группы мириакантовидных цельноголовых (Riess, 1887; Woodward, 1891; Lauer et al., 2018). В Англии из отложений портланда (Portland Beds), а также, в переотложенном состоянии, в базальном горизонте меловой системы (Neocomian Bone-Beds) известны разрозненные зубные пластины лишь одного вида химер – Ischyodus townsendi Buckland, 1835 (Woodward, 1891), отличающиеся, впрочем, очень крупными размерами зубных пластин (Newton, 1878, табл. XI, фиг. 1-7; Woodward, 1891, с. 64–65). В целом, к титону разнообразие химерообразных рыб в Западной Европе сокращается до пяти родов (четыре рода химероидей и один род химеропсид), уменьшаясь с известных максимально для юры девяти родов в келловее (комплекс "оксфордской глины"; Ророу et al., 2012) и позже – шести родов в кимеридже (Popov et al., 2009).

Бореальные отложения волжского яруса Русской плиты содержат более редкий и разрозненный материал по химерам, но он позволяет провести сравнение западно- и восточноевропейских ассоциаций. Бореальный волжский ярус территории европейской части России показывает сходное разнообразие (пять родов), но иное распределение таксонов — отсутствие мириакантовидных цельноголовых и носатых химероидей, демонстрируя при этом большее разнообразие "эдафодонтид" (три рода) и каллоринхид (два рода). Это указывает на возможное проявление палеобиогеографической дифференциации в ассоциациях химерообразных рыб в конце юрского периода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов А.О. Новые юрские химеры России // Палеонтол. журн. 1992. № 3. С. 57–62.

Аверьянов А.О. Редкая находка сошниковой пластинки слоновой химеры (Holocephali, Callorhinchidae) в позднем мелу России // Палеонтол. журн. 1997. № 1. С. 78–80.

Апродов В.А., Апродова А.А. Движения земной коры и геологическое прошлое Подмосковья (Учебные геологические экскурсии в окрестностях Москвы). М.: Изд-во Моск. ун-та, 1963. 268 с.

Боголюбов Н.Н. Следы химер в московском портланде // Ежегодн. по геол. и минералогии России. 1912. Т. 14. № 2. С. 25–28.

Герасимов П.А. Юрская система // Геология СССР. Т. IV. Центр европейской части СССР. Геологическое описание. М.: Недра, 1971. С. 373–416.

Герасимов П.А., Митта В.В., Кочанова М.Д. Ископаемые волжского яруса Центральной России. М.: ВНИГНИ-МосГорСЮН, 1995. 116 с.

Киселев Д.Н., Рогов М.А., Захаров В.А. Зона Volgidiscus singularis терминальной части волжского яруса европейской части России и ее значение для межрегиональной корреляции и палеогеографии // Стратигр. Геол. корреляция. 2018. Т. 26. № 2. С. 87–114.

Маленкина С.Ю., Школин А.А. Новые данные о келловейских и оксфордских отложениях г. Москвы // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Третье Всеросс. совещ.: научные материалы / Ред. Захаров В.А. Саратов: Наука, 2009. С. 133–136.

Митта В.В. Аммониты и зональная стратиграфия средневолжских отложений Центральной России. Киев: Геопрогноз, 1993. 132 с.

Митта В.В. Новые данные о возрасте подошвы рязанского яруса // Стратигр. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. № 5. С. 51–59.

Несов Л.А., Аверьянов А.О. Древние химерообразные рыбы России, Украины, Казахстана и Средней Азии. І. Некоторые экологические особенности химер и обзор местонахождений // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. 1996. Вып. 1. № 21. С. 11–19.

Никитин С.Н. Заметка по вопросу о последовательности волжского яруса московской юры. СПб., 1883. 8 с. Отд. оттиск.

Павлов А.П. Геологический очерк окрестностей Москвы. Пособие для экскурсий и для краеведов. 5-е изд. М.: МОИП, 1946. 84 с.

Попов Е.В. Новые данные по морфологии зубных пластин химеровых рыб рода Ischyodus из мела и палеогена Центральной России и Поволжья // Матер. по истории фаун Евразии / Ред. Даревский И.С., Аверьянов А.О. СПб., 1999. С. 67–82 (Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 277).

Попов Е.В. Новый род слоновых химер (Holocephali: Callorhinchidae) из верхнего келловея Саратовского Поволжья, Россия // Палеонтол. журн. 2003. № 5. С. 59–66.

Попов Е.В. Новые данные по химеровым рыбам (Chondrichthyes, Holocephali) из юры Европейской России // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Тез. докл. Всеросс. совещ. (21–22 ноября 2005 г., Москва). М.: ГИН РАН, 2005. С. 199–200.

Попов Е.В., Безносов П.А. Остатки химер (Holocephali: Chimaeroidei) из верхнеюрских отложений Республики Коми // Современная палеонтология: классические и новейшие методы – 2006: Сборн. науч. статей / Ред. Розанов А.Ю., Лопатин А.В., Пархаев П.Ю. М.: ПИН РАН, 2006. С. 55–64.

Попов Е.В., Ефимов В.М. Новые находки химер рода Stoilodon Nessov et Averianov, 1996 (Holocephali, Chimaeroidei) в поздней юре и раннем мелу европейской части России // Изв. Саратовск. ун-та. Нов. сер. Науки о Земле. 2012. Т. 12. Вып. 1. С. 66–79.

Попов Е.В., Шаповалов К.М. Новые находки химеровых рыб (Holocephali, Chimaeroidei) в юре европейской части России // Современная палеонтология: классические и новейшие методы – 2007: Сборн. науч. статей / Ред. Розанов А.Ю., Лопатин А.В., Пархаев П.Ю. М.: ПИН РАН, 2007. С. 25–47.

Рогов М.А. Аммониты и инфразональная стратиграфия кимериджского и волжского ярусов юга Московской синеклизы // Тр. Геол. ин-та РАН. 2017. Вып. 615. С. 7–160.

Розанов А.Н. О зонах подмосковного портланда и о вероятном происхождении портландских фосфоритных слоев под Москвой // Матер. к познанию геол. строения Росс. Империи. 1912. Вып. 4. С. 17-103.

Рулье К.Ф. О животных Московской губернии. М., 1845.96 c.

Стародубцева И.А. Эволюция взглядов на стратиграфию юры Центральной России (XIX-XX вв.). М.: Научн. мир, 2006. 212 с.

Тесакова Е.М. Остракоды зоны Virgatites virgatus из разрезов Москвы // Тр. Геол. ин-та РАН. 2017. Вып. 615. С. 301-310.

Траутиольд Г.А. Юго-западная часть Московской губернии с картой. Комментарий на специальную геологическую карту этой части России // Матер. для геол. России. СПб., 1870. С. 211-266.

Школин А.А., Маленкина С.Ю. Сравнение типов разрезов верхней юры (волжский ярус) - нижнего мела юго-востока Московского региона // Юрская система России. Проблемы стратиграфии и палеогеографии. VI Всеросс. совещ.: научн. матер. Махачкала: АЛЕФ, 2015. C. 304–308.

Arkhangelsky M.S., Zverkov N.G., Rogov M.A. et al. Colymbosaurines from the Upper Jurassic of European Russia and their implication for palaeobiogeography of marine reptiles // Palaeobiodiv. and Palaeoenviron. 2019. V. 100. P. 197-218. https://doi.org/10.1007/s12549-019-00397-0

Arratia G., Schultze H.-P., Tischlinger H., Viohl G. (eds.) Solnhofen – Ein Fenster in die Jurazeit. Münich: Verl. Dr. F. Pfeil, 2015. V. 1 + 2.

Bulot L.G., Frau C., Wimbledon W.A.P. New and poorly known Perisphinctoidea (Ammonitina) from the Upper Tithonian of Le Chouet (Drôme, SE France) // Volumina Jurassica. 2014. V. 12. № 1. P. 113–128.

Cicimurri D.J., Ebersole J.A. Paleocene chimaeroid fishes (Chondrichthyes: Holocephali) from the eastern United States, including two new species of Callorhinchus // PaleoBios. 2015. V. 32. № 1. P. 1–29

Cope J.C.W. The Bolonian Stage: an old answer to an old problem // Newsletters on Stratigr. 1993. V. 28. № 2/3. P. 151-156.

Cope J.C.W. Stage nomenclature in the uppermost Jurassic rocks of Britain // Geoscience in South-West England. 2013. V. 13. № 2. P. 216-221.

Cope J.C.W., Duff K.L., Parsons C.F. et al. A correlation of Jurassic rocks in the British Isles. Pt 2: Middle and Upper Jurassic // Geol. Soc. London Spec. Rep. 1980. № 15. P. 1-109.

Didier D.A., Stahl B.J., Zangerl R. Development and growth of compound tooth plates in Callorhinchus milii (Chondrichthyes, Holocephali) // J. Morphol. 1994. V. 333. P. 73-89.

Duffin C.J. A callorhynchid chimaeroid (Pisces, Holocephali) from the Nusplingen Plattenkalk (Late Jurassic, SW Germany) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abhandl. 2018. V. 289. № 2. P. 161-175.

Gerasimov P.A. Geological excursion to the Moscow suburbs // Upper Jurassic Stratigraphy. Intern. Symp. in the USSR (June 6–18, 1967). Progr. and guidebooks. Moscow, 1967. 51 p.

Herman J., Hovestadt-Euler M., Hovestadt D.C., Stehmann M. Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of chondrichthyan fishes. Pt C: Holocephali 1: Order Chimaeriformes - Suborder Chimaeroidei // Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg., Biol. 2001. V. 71. P. 5-35.

Kriwet J., Gazdzicki A. New Eocene Antarctic chimeroid fish (Holocephali, Chimaeriformes) // Pol. Polar Res. 2003. V. 24. № 1. P. 29-51.

Kriwet J., Klug S. Knorpelfische (Chondrichthyes) // Solnhofen – Ein Fenster in die Jurazeit / Eds. Arratia G., Schultze H.-P., Tischlinger H., Viohl G. Münich: Verl. Dr. F. Pfeil, 2015. S. 334–359.

Lauer B.H., Popov E.V., Duffin C. et al. A new holomorphic specimen of the rare holocephalian fish, Chimaeropsis paradoxa, from the Late Jurassic Plattenkalk of Germany // SVP 2018 Annual Meeting, October 17-20, 2018. Albuquerque, NM, 2018. P. 165.

Mäuser M. Oberjurassische Fossil-Lagerstätten außefhalb der Südlichen Frankenalb. Die laminierten Plattenkalker von Wattendorf in Oberfranken // Solnhofen – Ein Fenster in die Jurazeit / Eds. Arratia G., Schultze H.-P., Tischlinger H., Viohl G. Münich: Verl. Dr. F. Pfeil, 2015. S. 515-535.

Nelson J.S. Fishes of the World. 4th edn. Hoboken: Wiley, 2006. 601 p.

Newton E.T. The chimaeroid fishes of the British Cretaceous rocks // Mem. Geol. Surv. U. K. 1878. Monogr. 4. 62 p.

Otero R.A., Rubilar-Rogers D., Yury-Yanez R.E. et al. A new species of chimaeriform (Chondrichthyes, Holocephali) from the uppermost Cretaceous of the López de Bertodano Formation, Isla Marambio (Seymour Island), Antarctica // Antarctic Sci. 2013. V. 25. № 1. P. 99-106.

Popov E.V., Delsate D., Felten R. A new callorhinchid genus (Holocephali, Chimaeroidei) from the early Bajocian of Ottange-Rumelange, on the Luxembourg-French border // Paleontol. Res. 2019. V. 23. № 3. P. 220-230. https://doi.org/10.2517/2018PR021

Popov E.V., Duffin C.J., Tischlinger H., Atuchin A. Reconstructions of the German Plattenkalk (Late Jurassic) chimaeroid fishes (Holocephali, Chimaeroidei) // 6th Intern. Meeting on Mesozoic Fishes: Diversification and Diversity Patterns. Abstracts / Eds. Schwarz C., Kriwet J. Münich: Verl. Dr. F. Pfeil, 2013. P. 56.

Popov E.V., Machalski M. Late Albian chimaeroid fishes (Holocephali, Chimaeroidei) from Annopol, Poland // Cret. Res. 2014. V. 47. P. 1–18.

Popov E., Ward D., Lepage G. The diversity and nomenclatural revision of the Holocephalian fishes (Chimaeriformes) from the Kimmeridgian (Late Jurassic) of Western Europe // J. Vertebr. Paleontol. 2009. V. 29. Suppl. to № 3. P. 166A.

Popov E.V., Ward D.J., Matheau-Raven E. A revision of the chimaeroid fishes (Chimaeroidei) from the Lower Oxford Clay (Middle Jurassic, Callovian) of Cambridgeshire, England // 56th Annual Meeting of the Palaeontol. Assoc. (December 16-18). Progr. and Abstracts. Dublin, 2012. P. 85.

Riess J. Ueber einige fossile Chimaeriden-Reste im Münchener palaeontologischen Museum // Palaeontogr. 1887. Bd 34. S. 1–28.

Rogov M.A. A precise ammonite biostratigraphy through the Kimmeridgian-Volgian boundary beds in the Gorodischi section (middle Volga area, Russia), and the base of the Volgian Stage in its type area // Volumina Jurassica. 2010. V. 8. P. 103–130.

Rogov M. Infrazonal subdivision of the Volgian Stage in its type area using ammonites and correlation of the Volgian and Tithonian stages // STRATI 2013. First Intern. Congr. on Stratigr. At the Cutting Edge of Stratigraphy. Springer Geol., 2014. P. 577–580.

Schweigert G. Ammonite biostratigraphy as a tool for dating Upper Jurassic lithographic limestones from South Germany – First results and open questions // N. Jb. Geol. Paläontol. Abhandl. 2007. V. 245. P. 117–125.

Stahl B.J. Chondrichthyes III – Holocephali // Handbook of Paleoichthyology. V. 4. / Ed. Schultze H.-P. Münich: Verl. F. Pfeil, 1999. 164 p.

Trautschold H. Recherches géologiques aux environs d'Moscou. Couche jurassique de Mnevniki // Bull. Soc. Natur. Moscou. 1861. V. 34. № 1. P. 64–94.

Woodward A.S. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part 2. L.: Taylor and Francis, 1891. 567 p.

Объяснение к таблице ІХ

Фиг. 1–6. Зубные пластины Moskovirhynchus robustus gen. et sp. nov.: 1 – голотип СГУ, № 155/75, левая мандибулярная (L19.4) пластина: 1а – симфизно-окклюзивно, 1б – окклюзивно, 1в – базально, 1г – лабиально, 1д – медиально; 2 – паратип СГУ, № 155/65, правая мандибулярная (L18) пластина: 2а – симфизно-окклюзивно, 2б – базально, 2в – лабиально; 3 – экз. СГУ, № 155/77, медиальный фрагмент левой мандибулярной пластины: 3а – базально, 3б – окклюзивно; 4 – экз. СГУ, № 155/76, дистальный фрагмент правой мандибулярной пластины: 4а – базально, 4б – окклюзивно; г. Москва, Кунцево; верхняя юра, средневолжский подъярус, зона virgatus; 5 – паратип СГУ, № 155/66, левая небная (L19.8) пластина: 5а – окклюзивно, 5б – симфизно, 5в – медиально, 5г – базально; Московская обл., ЛФР-7-2-бис; верхняя юра, средневолжский подъярус, зона ?virgatus; 6 – экз. СГУ, № 155/64, неполная левая небная пластина: 6а – базально, 66 – окклюзивно, 68 – медиально; местонахождение то же, что на фиг. 1–4. Масштабная линия универсальна для всех фигур.

A New Genus of Elephant Fish (Holocephali: Callorhinchidae) from the Late Jurassic of Central Russia

E. V. Popov^{1, 2}, K. M. Shapovalov³

¹Saratov State University, Saratov, Russia ²Kazan (Volga Region) Federal University, Kazan, Russia ³Independent scientist, Moscow, Russia

Moskovirhynchus robustus gen. et sp. nov., a new genus of elephant fish from two Upper Jurassic (Boreal middle Volgian substage, virgatus zone) localities of Moscow and Moscow region is described based on isolated mandibular, palatine and vomerine dental plates. The dentition of the new genus shows a morphological resemblance to that of the Recent elephant fish genus *Callorhichus* Lacepède, 1798, but is characterized by a mosaic combination of primitive (on palatine dental plates) and advanced (on both palatine and mandibular plates) dental characters – e.g., a presence of asymmetric bifurcated median tritor on mandibular plates and reduced tritors on palatine plates (an advanced condition for callorhinchids) together with a well-developed aboral area of palatine plate (a primitive condition). The new taxon, known from dental elements only, represents the oldest representative of the Callorhinchidae *sensu stricto*.

Keywords: Chimaeriformes, Chimaeroidei, tooth plates, Volgian stage, Moscow, Moscow Region

65

УДК 567.58:551.782.11

СРЕБРОБРЮШКИ (ACANTHURIFORMES, LEIOGNATHIDAE) ИЗ РАННЕГО МИОЦЕНА КАРПАТСКОГО БАССЕЙНА

© 2021 г. А. Н. Ковальчук^{а, b,} *, Э. Швидницка^b, К. Стефаняк^b

^{*а*} Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, Киев, Украина ^{*b*} Вроцлавский университет, Вроцлав, Польша **e-mail: biologiest@ukr.net* Поступила в редакцию 06.11.2020 г. После доработки 26.11.2020 г.

Принята к публикации 26.11.2020 г.

Сребробрюшки (Leiognathidae) представлены в палеонтологической летописи Европы, Африки и Азии скелетными остатками и изолированными отолитами. Описаны отпечатки скелетов этих рыб из нижнего миоцена (бурдигала) местонахождения Харта (Польша). Эти экземпляры морфологически идентичны и сходны по меристическим параметрам с Leiognathoides minutus (Daniltshenko), известным из Кавказского бассейна. Изученные остатки обладают рядом признаков, позволяющих отнести этот вид к лиогнатидам. Среди них пять остеологических синапоморфий семейства Leiognathidae, а также признаки, дающие основания поместить L. minutus в состав Acanthuriformes. Мы предполагаем, что Западный Тетис мог быть центром происхождения сребробрюшек, откуда они мигрировали в разные части Паратетиса. Используя морской путь между Тетисом и Индийским океаном, лиогнатиды проникли в Индийский и западную часть Тихого океана и стали там разнообразными, а в Паратетисе вымерли в течение среднего миоцена. Наши данные подтверждают гипотезу о связи между ихтиофаунами Карпатского и Кавказского бассейнов и возможности обмена фаунистическими элементами между различными частями Паратетиса в раннем миоцене.

Ключевые слова: Leiognathoides minutus, морфология, распространение, эволюция, Европа **DOI:** 10.31857/S0031031X21040097

введение

Leiognathidae (сребробрюшки) — немногочисленное семейство рыб, включающее около 48 видов, входящих в состав девяти родов (Ikejima et al., 2004; Chakrabarty, Sparks, 2008; Kimura et al., 2008; Abraham et al., 2011; Sparks, Chakrabarty, 2015; Nelson et al., 2016). Для этих небольших рыб со сжатым с боков телом характерны выдвижной рот, наличие запирающего механизма для шипов спинного и анального плавников, а также циркумэзофагеальный (окружающий пищевод) световой орган с бактериальным свечением (Sparks, Dunlap, 2004; Sparks et al., 2005; Chakrabarty et al., 2011).

Сребробрюшки распространены в тропических и субтропических регионах Индийского и западной части Тихого океана, часто встречаются в морской и солоноватоводной среде, где они, как правило, обитают на мелководье, однако некоторые виды могут заходить в пресные воды. Представители этой группы впервые появляются в палеонтологической летописи предположительно в среднем палеоцене, будучи представлены Leiognathidarum tashlikensis — формой, описанной на основании отолитов из местонахождения Лузановка на Украине (Schwarzhans, Bratishko, 2011). Находки ископаемых остатков эоценового и олигоценового возраста, относящихся к лиогнатидам, включают Eoleiognathus dorsalis (Agassiz, 1838) из ипра Италии (Bannikov, 2014), Leiognathoides altapinna (Weiler in Hess et Weiler, 1955) из рюпеля Швейцарии (Hess, Weiler, 1955), Франции (Pharisat, 1991) и России (Данильченко, 1960, 1980; Банников, 2001, 2010; Prokofiev, 2002), L. cf. altapinna из рюпеля Германии (Micklich et al., 2017), а также таксоны, описанные на основании отолитов из Бельгии (Nolf, 1985), Франции (Steurbaut, 1982) и Венгрии (Nolf, Brzobohatý, 1994).

Палеонтологическая летопись сребробрюшек включает также Gazza hilberi (Weinfurter, 1952) из миоцена Австрии (Weinfurter, 1952) и Leiognathoides minutus (Daniltshenko, 1980) из Азербайджана и России (Банников, 2001, 2010). Несколько экземпляров из миоценовых отложений Чехии (бурдигал) и Турции (серравалий) были идентифицированы как Leiognathoides sp. (Rückert-Ülkümen, 1994; Reichenbacher et al., 2018). Ископаемые остатки лиогнатид за пределами Европы представлены Euleiognathus tottori из миоцена (бурдигала—лангия) Японии (Yabumoto, Uyeno, 1994, 2011) и Secutor africanus из бурдигала—тортона Западной Африки (Schwarzhans, 2013).

Э. Гилл и С. Михальски (Gill, Michalski, 2020) рассмотрели остеологические признаки сребробрюшек и объединили их в три группы. Первая группа представляет собой 10 синапоморфий, поддерживающих монофилию семейства Leiognathidae, вторая — 14 признаков взрослых особей, позволяющих поместить лиогнатид в состав отряда Acanthuriformes, а третья группа включает в себя дополнительные признаки, общие для хирургообразных и представителей других групп, однако полезные для идентификации сребробрюшек (Gill, Michalski, 2020). Не все эти признаки могут быть определены на ископаемом материале из-за его обычной неполноты и плохой сохранности. Согласно этим авторам (Gill, Michalski, 2020), только Euleiognathus обладает остеологическими синапоморфиями, позволяющими поместить его в состав семейства Leiognathidae. Систематическое положение других ископаемых родов (в частности, Leiognathoides) проблематично, поскольку ранее они не поддерживались достоверными синапоморфными признаками.

Целью настоящего исследования является детальный морфологический анализ ископаемых остатков сребробрюшек из раннего миоцена Центральной Европы, выяснение их остеологических синапоморфий и уточнение их систематического положения. Кроме того, мы кратко обсуждаем палеонтологическую летопись этой группы рыб и приводим предварительную схему их прошлого распространения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Описанные здесь ископаемые образцы лиогнатид происходят из местонахождения Харта. Оно расположено в центральной части Сколевской толщи, во флишевой зоне Внешних Карпат. Местонахождение было обнаружено в 1976 г. (Rajchel, 1989) в пределах синклинали Харта, заполненной кросненскими слоями (Rajchel, 1989; Jerzmańska et al., 2001). Изучаемые рыбные остатки были собраны на левом берегу руч. Харта (49°51' с.ш., 22°12' в.д.), в обнажении, расположенном вдоль дороги, ведущей в дер. Пекло, в административной зоне Подкарпатского воеводства на юго-востоке Польши (рис. 1). Разрез имеет мошность около 15 м и сложен кросненскими сланцами и песчаниками с прослоями менилитовых сланцев и аргиллитов (Jerzmańska et al., 2001). Ископаемые остатки происходят из пепельно-серых и коричневатых сланцев, расположенных на глубине от 5 м ниже до 2 м выше слоя туфа (Добжанский туфовый горизонт по: Kotlarczyk et al., 2006). Этот уровень соответствует пятому туфовому горизонту, установленному В. Сикорой с соавт. (Sikora et al., 1959). Его возраст (ранний миоцен, бурдигал) был установлен Й. ван Куверингом с соавт. (Van Couvering et al., 1981), а позже определен радиометрически Т. Визером (Wieser, 1985) как соответствующий 20.5 ± 0.9 млн лет (Olszewska, 1982; Rajchel, 1989; Garecka, Olszewska, 1998; Jerzmańska et al., 2001; Rajchel et al., 2001). Слои с ископаемыми остатками рыб (в том числе сребробрюшек) отвечают зоне NN2 известкового наннопланктона по Э. Мартини (Martini, 1971) и зоне N5 по фораминиферам (Blow, 1969). Комплекс INM 1 Харты представляет неритическую ихтиофауну, обитавшую на небольшой глубине.

Описываемый материал представлен сочлененными скелетами, их частями, а также отдельными костями. Всего исследовано 22 экз., хранящихся на каф. палеозоологии Вроцлавского ун-та (Вроцлав, Польша). Число полных, почти полных, частично сохранившихся скелетов и разрозненных костей составляет 2, 5, 12 и 3 соответственно. Серия отпечатков, предварительно идентифицированных как Leiognathus? cf. minutus из Харты, была получена А. Ежманьской, Я. Швидницким и Э. Швидницкой во время полевых исследований в 1982-1984 гг. Их определение проводилось с учетом известных диагностических признаков, детально охарактеризованных в литературе (Данильченко, 1960, 1980; Yabumoto, Uyeno, 1994, 2011; Банников, 2001, 2010; Bannikov, 2014; Sparks, Chakrabarty, 2015; Micklich et al., 2017). Систематика соответствует таковой у Э. Гилла и Дж. Лиса (Gill, Leis, 2019). Фотографии были сделаны с помощью стереомикроскопа Olympus ZSX 12, оснащенного цифровой камерой. Образцы измеряли с помощью штангенциркуля Mitutoyo с точностью до 0.1 мм. Морфометрические признаки приведены по Н. Миклиху и др. (Micklich et al., 2017). Скелетная терминология соответствует таковой для сребробрюшек (James, 1985; Банников, 2001, 2010; Gill, Michalski, 2020).

Морфометрические сокращения: HL — длина головы; IA_{I-III} — длина колючих лучей анального плавника; ID_{I-III} — длина колючих лучей спинного плавника; IV_I — длина шипа брюшного плавника; pu4 — четвертый преуральный позвонок; SL — стандартная длина.

Институциональные сокращения: ПИН – Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН (Москва, Россия); ZPALWr. – каф. палеозоологии Вроцлавского ун-та (Вроцлав, Польша).

Работа выполнена при грантовой поддержке проекта 0121U110402 НАН Украины для исследовательских групп.

Авторы благодарны П. Сохе (Вроцлавский ун-т, Польша) за помощь с подготовкой фотографий исследуемых образцов. Мы искренне признательны А.Ф. Банникову (ПИН РАН) и Н. Миклиху



Рис. 1. Географическое расположение (*a*) и стратиграфическое положение (*б*) местонахождения Харта. Ихтиофаунистическое зонирование и его корреляция со стратиграфическими подразделениями приведены по И. Котлярчику и др. (Kotlarczyk et al., 2006).

(Hessisches Landesmuseum Darmstadt, Германия) за обсуждение отдельных аспектов темы исследования, а также М.В. Назаркину (Зоологический ин-т РАН) и Дж. Карневале (Ун-т Турина, Италия) за важные замечания, качественно улучшившие рукопись настоящей работы.

ОТРЯД ACANTHURIFORMES

СЕМЕЙСТВО LEIOGNATHIDAE GILL, 1893

Род Leiognathoides Bannikov, 2001

Leiognathoides minutus (Daniltshenko, 1980)

Leiognathus minutus: Данильченко, 1980, с. 133, табл. IV, фиг. 2.

Leiognathus? cf. minutus Daniltshenko: Jerzmańska et al., 2001, puc. 5B.

Leiognathoides minutus (Daniltshenko, 1980): Prokofiev, 2002, с. 214, рис. 7; Банников, 2010, с. 66, табл. Х, фиг. 5; Micklich et al., 2017, рис. 9b.

Голотип — ПИН, № 2180/3; Азербайджан, Апшеронский п-ов, Перекишкюль; нижний миоцен, верхний майкоп.

Описание (рис. 2). Исследованные экземпляры характеризуются различной степенью сохранности. Стандартная длина тела этих рыбок колеблется в пределах 14.6—47.9 мм. Тело высокое (45.6—58.3% SL), его дорсальный край плавно закругленный, каудальная часть постепенно сужается. Голова довольно крупная (43.0—45.0% SL), мозговая коробка составляет 74.8—86.9% длины черепа. Затылочный гребень высокий, заостренный. Орбита большая, ее горизонтальный диаметр (2.1-6.6 мм) составляет 31.6-39.4% НL. Нижняя челюсть соединяется с черепом под передней третью орбиты и несет мелкие конические зубы одинаковой величины, расположенные в один ряд. По крайней мере, у одного образца есть клыкообразные зубы, что мы считаем доказательством постеролатеральной замены зубов (Gill, Michalski, 2020). Supramaxillare отсутствует. Praemaxillare имеет расширенную переднюю часть и характеризуется наличием длинного восходящего отростка, ориентированного вверх, и выступающего постмаксиллярного отростка. Maxillare S-образное, со сложной головкой. Вентральный край praeoperculum лишен шипов. Operculum умеренно удлиненное, отношение его длины к ширине составляет 1.7-2.1 (в среднем 1.9). Имеется пять лучей жаберной перепонки. Позвоночный столб состоит из 24 позвонков, в том числе 10 туловищных и 14 хвостовых. Три supraneuralia расположены в первом межневральном промежутке (между невральными отростками первого и второго позвонков). В грудных плавниках имеется по 16 лучей. Брюшной плавник состоит из одного внешнего шипа и пяти мягких лучей. В протяженном неразделенном спинном плавнике имеется девять шипов (один из которых сверхштатный), поддерживаемых восемью сильными птеригиофорами, и 14 мягких лучей. Первый дорсальный птеригиофор располагается в первом межневральном промежутке; он имеет очень сильное шиповидное расширение, ориентированное антеродорсально и нависающее над вторым и тре-



Рис. 2. Leiognathoides minutus (Daniltshenko, 1980): *a* – экз. ZPALWr. H/104; *б* – экз. ZPALWr. H/105; *в* – экз. ZPALWr. H/111; *е* – экз. ZPALWr. H/113; *д* – экз. ZPALWr. H/114; Ю.-В. Польша, местонахождение Харта; нижний миоцен, бурдигал.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2021

Паранотр		H/104-	H/125	ПИН	
Парам	диапазон	среднее	(колл. 2180*)		
Стандартная длина, мм	14.6-47.9	16.2	До 40		
Максимальная высота тела (В	6.4-27.9	7.4	_		
Максимальная высота тела (%	45.6-58.3	47.8	45-52		
Минимальная BD, мм	1.9-5.8	2.1	-		
Минимальная BD (% SL)	12.1-13.8	13.3	-		
Длина головы (HL), мм	6.4-20.9	7.3	-		
Длина головы (% SL)		43.0-45.0	44.1	38-43	
Длина мозговой капсулы, мм	4.8-16.2	5.7	_		
Длина мозговой капсулы (% HL)		74.8-86.9	77.2	_	
Диаметр орбиты, мм		2.1-6.6	2.7	_	
Диаметр орбиты (% HL)		31.6-39.4	37.2	35-40	
	Длина (L), мм	4.4-4.7	4.6	_	
Operculum	Ширина (W), мм	2.1-2.8	2.4	_	
	L/W	1.7-2.1	1.9	_	
	lD _I , мм	0.8-2.4	1.1	-	
Шипы спинного плавника	lD _{II} , мм	3.3-8.3	3.6	_	
	lD _{III} , мм	2.4-6.7	2.6	_	
Шип брюшного плавника (IV _I), мм		4.5-4.7	4.6	_	
Шипы анального плавника	lA _I , мм	0.8-1.8	1.3	-	
	lA _{II} , мм	2.5-3.2	2.9	-	
	lA _{III} , мм	1.7–2.5	2.2	-	

Таблица 1. Меристические параметры Leiognathoides minutus из Харты (ZPALWr. H/104-H/125) и типовой серии

* Данные приведены по П.Г. Данильченко (1980, с. 133).

тьим supraneuralia. Первый шип спинного плавника самый короткий, второй – самый длинный (в 3.3 раза длиннее первого и в 1.4 раза длиннее третьего). Пятый межневральный промежуток вакантный. Анальный плавник расположен напротив мягкой части спинного плавника и содержит три сильных шипа, из которых второй самый длинный (в 2.2 раза длиннее первого шипа анального плавника и лишь в 1.2 раза короче второго шипа спинного плавника), и 14 мягких лучей. Вдоль переднего края шипов спинного и анального плавников есть зазубрины, свидетельствующие о возможном наличии замыкающего механизма (Siegel, 1982). Хвостовой плавник усеченный, содержит 15-17 главных лучей. Хвостовой скелет состоит из одной пары uroneuralia, трех ериralia. а также слитых в две пластинки hypuralia 1-2 и 3-4. Вершины неврального и гемального отростков ри4 лопатовидные. Основания внешних главных лучей хвостового плавника расширены. Тело покрыто циклоидной аксиллярной чешуей.

Размеры. Промеры образцов представлены в табл. 1.

Замечания. Исследованные экземпляры морфологически идентичны Leiognathoides minutus из типовой серии (Данильченко, 1980, с. 133– 134; Prokofiev, 2002, с. 214–216). Они хорошо вписываются в ряд морфометрических признаков этого вида, за исключением более длинной головы, а также более короткого и широкого орегсиlum.

Распространение. Азербайджан (Апшеронский п-ов, Перекишкюль), Россия (Дагестан, р. Уллучай), Польша (местонахождение Харта); нижний миоцен, бурдигал.

Материал. 22 экз. (ZPALWr. H/104–H/125) удовлетворительной сохранности из местонахождения Харта.

ОБСУЖДЕНИЕ

Систематическое положение Leiognathoides minutus по остеологическим признакам. Образцы из нижнего миоцена Польши, отнесенные к Leiognathoides minutus, обладают рядом признаков, позволяющих поместить этот вид в состав лиогнатид. В частности, на исследуемом материале установлено наличие пяти остеологических синапоморфий семейства Leiognathidae (Gill, Michalski, 2020): S1 – ребра перекрывают переднее расширение первого анального птеригиофора; S2 – замыкающий механизм, о чем свидетельствует наличие небольших зазубрин вдоль переднего края третьего и четвертого шипов спинного плавника и второго шипа анального плавника; S8 и S9 — hypuralia 1-2 и 3-4 в виде двух недифференцированных пластинок; S10 – расширение оснований нескольких главных лучей хвостового плавника. Постеролатеральное замещение зубов, отсутствие supramaxillare, наличие вакантного межневрального промежутка под передней частью спинного плавника, расположение первого птеригиофора спинного плавника в первом межневральном пространстве, наличие пары uroneuralia, пяти лучей жаберной перепонки, а также лопатообразных вершин неврального и гемального шипов pu4, т.е., признаки A1, A5, A11, A12 и A14 по Гиллу и Михальски (Gill, Michalski, 2020), позволяют поместить исследуемые экземпляры в состав отряда Acanthuriformes. Что касается дополнительных признаков (O1–O9 по: Gill, Michalski, 2020), все они распознаются на наших образцах. Некоторые из них (наличие трех supraneuralia и девяти шипов в спинном плавнике) примитивны и сближают Leiognathoides minutus с Eoleiognathus dorsalis (Agassiz, 1838), однако большинство других характерны для Euleiognathus и современных лиогнатид (Gill, Michalski, 2020).

Прошлое распространение и палеобиогеография лиогнатид. Самые древние известные находки представителей семейства Leiognathidae (как скелетные остатки, так и отолиты) приурочены к западной части Тетиса. Шельф этого морского бассейна был центром формирования мелководной фауны (Harzhauser et al., 2007; Попов и др., 2009). Принимая во внимание присутствие Eoleiognathus dorsalis в раннем эоцене Италии, а также родов олигоценовых сребробрюшек (Leiognathoides, Gazza) в различных частях Европы и их отсутствие в других регионах в это же время, мы предполагаем, что Западный Тетис можно рассматривать в качестве центра происхождения лиогнатид.

Палеоокеанографические изменения, открытие и закрытие морских путей между океанами влияли на обмен фаунистическими элементами. Ф. Рёгл (Rögl, 1998) считал эти факторы основными движущими силами эволюции морских экосистем. В конце эоцена Тетис был соединен с Индийским океаном и западной частью Тихого океана большим морским путем (Rögl, 1998, 1999). Эта связь была использована рыбами и другими морскими организмами для расселения на запад из Индо-Пацифики (Harzhauser et al., 2007; Банников, 2010). В то же время, сребробрюшки могли использовать этот морской путь, чтобы расселиться в противоположном (восточном) направлении. В раннем олигоцене эти рыбы (напр., Leiognathoides altapinna) были распространены в центральной и восточной частях Паратетиса. Во второй половине олигоцена лиогнатиды, возможно, проникли в Индийский океан (и западную часть Тихого океана), используя морской путь, существовавший до бурдигала (Rögl, 1999; Piller et al., 2007). Мы предполагаем, что видообразование этой группы происходило здесь в миоцене и в последующие эпохи, что привело к высокому разнообразию современных лиогнатид. Представителям этой группы удалось выжить и впоследствии процветать в новом регионе, однако они вымерли в Паратетисе, вероятно, в течение среднего миоцена.

Климатические условия в Карпатском бассейне в раннем миоцене были оптимальными, о чем свидетельствует наличие богатой мелководной теплолюбивой фауны (Kotlarczyk et al., 2006; Попов и др., 2009; Garecka, 2012). Сообщество ископаемых рыб Харты было разнообразным и включало в себя 11 таксонов, относящихся к девяти семействам (Jerzmańska et al., 2001), среди которых преобладающей группой были сельдевые (52.8%). Сребробрюшки находятся на втором месте по обилию остатков, в то время как мерлузовые (Merlucciidae) и тресковые (Gadidae) представлены вдвое меньшим числом особей (Jerzmańska et al., 2001; Kovalchuk et al., 2019). Тесная связь между ихтиофаунами Карпатского и Большого Кавказского бассейнов (Попов и др., 2009; Банников, 2010; Kovalchuk et al., 2019, 2020) подтверждается наличием Leiognathoides minutus в составе сообщества Харты. Полученные данные позволяют значительно расширить известный ранее ареал этого вида в западном направлении и подтверждают возможность обмена фауной между различными частями Паратетиса в раннем миоцене.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банников А.Ф. Новый ископаемый род сребробрюшковых рыб (Perciformes, Leiognathidae) // Вопр. ихтиол. 2001. Т. 41. № 1. С. 122–124.

Банников А.Ф. Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые колючеперые рыбы (Teleostei, Acanthopterygii). М.: ГЕОС, 2010. 243 с.

Данильченко П.Г. Костистые рыбы майкопских отложений Кавказа. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 208 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 78).

Данильченко П.Г. Отряд Perciformes (кроме Percidae) // Ископаемые костистые рыбы СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1980. С. 125–169 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 178).

Попов С.В., Ахметьев М.А., Лопатин А.В. и др. Палеогеография и биогеография бассейнов Паратетиса. Поздний эоцен—ранний миоцен. М.: Научн. мир, 2009. 194 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 292). *Abraham K.J., Joshi K.K., Murty V.S.R.* Taxonomy of the fishes of the family Leiognathidae (Pisces, Teleostei) from the West coast of India // Zootaxa. 2011. V. 2886. P. 1–18.

Agassiz L. Recherches sur les poissons fossiles. T. 4. Neuchâtel: Petitpierre, 1833–1844. 296 p.

Bannikov A.F. The new genus Eoleiognathus for the percoid fish Pygaeus dorsalis Agassiz from the Eocene of Bolca in northern Italy, a putative ponyfish (Perciformes, Leoi-gnathidae) // Studi e Richerche sui Giacimenti Terziari di Bolca. V. 15. Verona, 2014. P. 35–42.

Blow W.H. Late middle Eocene to Recent planktonic foraminiferal biostratigraphy // Proc. of the First Intern. Conf. on Planktonic Microfossils. Leiden: Brill, 1969. P. 199– 422.

Chakrabarty P., Sparks J.S. Diagnoses for Leiognathus Lacépède 1802, Equula Cuvier 1815, Equulites Fowler 1904, Eubleekeria Fowler 1904, and a new ponyfish genus (Teleostei: Leiognathidae) // Amer. Mus. Novit. 2008. V. 3623. P. 1–11.

Chakrabarty P., Davis M.P., Smith W.L. et al. Evolution of the light organ system in ponyfishes (Teleostei: Leiognathidae) // J. Morphol. 2011. V. 272. P. 704–721.

Garecka M. Record of changes in the Oligocene-Miocene sediments of the Menilite-Krosno Series of the Skole Unit based on calcareous nannoplankton studies – biostratigraphy and palaeogeographical implications (Polish Outer Carpathians) // Biul. Państw. Inst. Geol. 2012. V. 453. P. 1–22.

Garecka M., Olszewska B. Biostratigraphy of the Early Miocene of the Southern Poland based on planktic foraminifera and calcareous nannoplankton // Przegl. Geol. 1998. V. 46. № 8/2. P. 712–721.

Gill A.C., Leis J.M. Phylogenetic position of the fish genera Lobotes, Datnioides and Hapalogenys, with a reappraisal of acanthuriform composition and relationships based on adult and larval morphology // Zootaxa. 2019. V. 4680. \mathbb{N}_{2} 1. P. 1–81.

Gill A.C., Michalski S. Osteological evidence for monophyly of the Leiognathidae (Teleostei: Acanthomorpha: Acanthuriformes) // Zootaxa. 2020. V. 4732. № 3. P. 409–421.

Gill T.N. Families and subfamilies of fishes // Mem. Nat. Acad. Sci. Wash. 1893. V. 6. P. 127–138.

Harzhauser M., Kroh A., Mandic O. et al. Biogeographic responses to geodynamics: A key study all around the Oligo-Miocene Tethyan Seaway // Zool. Anz. 2007. V. 246. P. 241–256.

Hess H., Weiler W. Untersuchungen an Fischen aus dem Alttertiär der Umgebung von Basel // Ecl. Geol. Helv. 1955. V. 48. № 9. P. 427–447.

Ikejima K., Ishiguro N.B., Wada M. et al. Molecular phylogeny and possible scenario of ponyfish (Perciformes: Leiognathidae) evolution // Mol. Phylog. Evol. 2004. V. 31. № 3. P. 904–909.

James P.S.B.R. Comparative osteology of the fishes of the family Leiognathidae. Part I. Osteology // Ind. J. Fish. 1985. V. 32. P. 309–358.

Jerzmańska A., Rajchel J., Świdnicka E. Nowe stanowisko ichtiofauny z warstw krośnieńskich jednostki skolskiej (Karpaty fliszowe) // Geologia. 2001. V. 27. № 1. P. 21–37.

Kimura S., Kimura R., Ikejima K. Revision of the genus Nuchequula with descriptions of three new species (Perciformes: Leiognathidae) // Ichthyol. Res. 2008. V. 55. P. 22-42.

Kotlarczyk J., Jerzmańska A., Świdnicka E. et al. A framework of ichthyofaunal ecostratigraphy of the Oligocene–early Miocene strata of the Polish Outer Carpathian basin // Ann. Soc. Geol. Pol. 2006. V. 76. P. 1–111.

Kovalchuk O., Baykina E., Stefaniak K. et al. A systematic revision of herrings (Teleostei, Clupeidae, Clupeinae) from the Oligocene and early Miocene of the Eastern Paratethys and the Carpathian Basin // J. Vert. Paleontol. 2020. V. 40. $N \ge 2$.

https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1778710

Kovalchuk O.M., Świdnicka E., Stefaniak K. A new record of Gobius jarosi (Teleostei, Gobiidae) from the Early Miocene of Poland with inference to palaeogeography and palaeoecology of the Carpathian Basin // Hist. Biol. 2019. V. 31. N 10. P. 1394–1401.

Martini E. Standard Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton zonation // Proc. of the II Planktonic Conference, Roma, 1970. V. 2. Rome: Edizioni Tectoscienza, 1971. P. 739–785.

Micklich N., Bannikov A.F., Yabumoto Y. First record of ponyfishes (Perciformes: Leiognathidae) from the Oligocene of the Grube Unterfeld ("Frauenweiler") clay pit // Paläontol. Z. 2017. V. 91. P. 375–398.

Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. Fishes of the World. 5th ed. Hoboken: Wiley, 2016. 707 p.

Nolf D. Otolithi piscium // Handbook of Palaeoichthyology. V. 10. Stuttgart; N.Y.: Fischer, 1985. 145 p.

Nolf D., Brzobohatý R. Fish otoliths from the Late Oligocene (Eger and Kiscell Formations) in the Eger area (northeastern Hungary) // Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg., Sci. Terre. 1994. V. 64. P. 225–252.

Olszewska B. Otwornice warstw krośnieńskich w pobliżu Vtego horyzontu tufowego w Radziszowie (Polskie Karpaty zewnętrzne) // Kwart. Geol. 1982. V. 26. P. 627–645.

Pharisat A. La paléoichthyofaune du Rupélien marin de Froidefontaine (Territoire de Belfort). Taxinomie et populations, genèse du gisement, implications paléobiogéographiques // Ann. Sci. Univ. Besançon, Géol. 4 sér. 1991. Fasc. 11. P. 13–97.

Piller W.E., Harzhauser M., Mandic O. Miocene Central Paratethys stratigraphy – current status and future directions // Stratigraphy. 2007. V. 4. \mathbb{N} 2/3. P. 151–168.

Prokofiev A.M. New and little known perciform fishes from the Upper Oligocene–Lower Miocene boundary deposits of the Caucasus (Osteichthyes, Perciformes) // Zoosyst. Ross. 2002. V. 11. № 1. P. 209–217.

Rajchel J. Budowa geologiczna doliny Sanu w rejonie Dynów – Dubiecko // Biul. Państw. Inst. Geol. 1989. V. 361. P. 11–53.

Rajchel J., Franus W., Franus M. Mineralogical characteristics of the main tuffite horizon from Harta in the Skole Unit (Flysch Carpathians) // Biul. Państw. Inst. Geol. 2001. V. 396. P. 128–129.

Reichenbacher B., Gregorová R., Holcová K. et al. Discovery of the oldest Gobius (Teleostei, Gobiiformes) from a marine ecosystem of Early Miocene age // J. Syst. Palaeontol. 2018. V. 16. № 6. P. 493–513.

Rögl F. Palaeogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys seaways (Oligocene to Miocene) // Ann. Naturhist. Mus. Wien. Ser. A. 1998. Bd 99. P. 279–310.

72
Rögl F. Mediterranean and Paratethys. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview) // Geol. Carpath. 1999. V. 50. № 4. P. 339–349. *Rückert-Ülkümen N.* Neue Funde von Capros breviventralis Rückert-Ülkümen (Pisces, Zeiformes) aus dem Tertiär von Thrakien, Türkei // N. Jb. Geol. Paläontol. Monatsh. 1994. Nº 7. P. 443–448.

Schwarzhans W. Otoliths from the Miocene of West Africa, primarily from the Mandorové Formation of Gabon // PalaeoIchthyol. 2013. V. 13. P. 151–184.

Schwarzhans W., Bratishko A. The otoliths from the middle Paleocene of Luzanivka (Cherkasy district, Ukraine) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2011. V. 261. № 1. P. 83–110.

Siegel J. Median fin-spine locking in the ponyfishes (Perciformes: Leiognathidae) // Copeia. 1982. P. 202–205.

Sikora W., Wieser T., Żgiet J. et al. Tuff horizons in the Menilite-Krosno Series of the Flysch Carpathians // Bull. Acad. Pol. Sci., Sér. Sci. Chim. Geol. Géogr. 1959. V. 7. P. 497–503.

Sparks J.S., Chakrabarty P. Description of a new genus of ponyfishes (Teleostei: Leiognathidae), with a review of the current generic-level composition of the family // Zootaxa. 2015. V. 3947. \mathbb{N} 2. P. 181–190.

Sparks J.S., Dunlap P.V. A clade of non-sexually dimorphic ponyfishes (Teleostei: Perciformes: Leiognathidae): phylogeny, taxonomy, and description of a new species // Amer. Mus. Novit. 2004. V. 3459. P. 1–21.

Sparks J.S., Dunlap P.V., Smith W.L. Evolution and diversification of a sexually dimorphic luminescent system in ponyfishes (Teleostei: Leiognathidae), including diagnoses for two new genera // Cladistics. 2005. V. 21. P. 305–327.

Steurbaut E. Les otolithes de téléostéens du gisement de Peyrère à Peyrehorade (couches de passage de l'Oligocène au Miocène d'Aquitaine méridionale, France) // Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol. 1982. V. 19. № 2. P. 35–57.

Van Couvering J.A., Aubry M.-P., Berggren W.A. et al. The terminal Eocene event and the Polish connections // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1981. V. 36. P. 321–362.

Weinfurter E. Die Otolithen der Wetzelsdorfer Schichten und des Florianer Tegels (Miozän, Steiermark) // Sitz. Österr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Cl. 1952. Bd 161/7. S. 455–498.

Wieser T. The Teschinite Formation and other evidences of magmatic activity in the Polish Flysch Carpathians and their geotectonic and stratigraphic significance // Fundamental Researches in the Western Part of the Polish Carpathians. Guide to Excursion 1. Carpatho-Balkan Geological Association 13 Congress. Cracow, 1985. P. 23–36.

Yabumoto Y., Uyeno T. A new Miocene ponyfish of the genus Leiognathus (Pisces, Leiognathidae) from Tottori Prefecture, Japan // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo. Ser. C. 1994. V. 20. № 2. P. 66–77.

Yabumoto Y., Uyeno T. Euleiognathus, a new genus proposed for the Miocene ponyfish, Leiognathus tottori Yabumoto and Uyeno, 1994 (Perciformes: Leiognathidae) from Japan // Ichthyol. Res. 2011. V. 58. P. 19–23.

Early Miocene Ponyfishes (Acanthuriformes, Leiognathidae) of the Carpathian Basin

O. Kovalchuk^{1, 2}, E. Świdnicka², K. Stefaniak²

¹National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine ²Wroclaw University, Wroclaw, Poland

The fossil record of ponyfishes (Leiognathidae) is documented by the presence of skeletal remains and otoliths in Europe, Africa and Asia. Here we describe in detail a set of skeletal imprints from the Early Miocene (Burdigalian) of Harta locality (Poland). These specimens are morphologically identical and similar in meristic values to *Leiognathoides minutus* (Daniltshenko) recently known from the Great Caucasian Basin. The studied remains exhibit a number of characters allowing to place this species within leiognathids. Among them, there are five osteological synapomorphies of the family Leiognathidae, as well as characters allowing to nest *L. minutus* within the Acanthuriformes. We suggest that the Western Tethys may have acted as a center of origin for ponyfishes, from which they migrated into different parts of the Paratethys. Using a seaway between the Tethys and Indian Ocean, leiognathids invaded the Indo-West Pacific and became diverse there, however went extinct in the Paratethys during the middle Miocene. Our data additionally corroborate the hypothesis about close connection between the fish faunas of the Carpathian and Greater Caucasian basins, and the possibility of a faunal exchange between different parts of the Paratethys during the Early Miocene.

Keywords: Leiognathoides minutus, morphology, distribution, evolution, Europe

УДК 567.953(47)

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ТРЕМАТОЗАВРОИДНЫМ ЛАБИРИНТОДОНТАМ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ. 5. РОД THOOSUCHUS EFREMOV, 1940

© 2021 г. И.В. Новиков^{а, b, *}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия ^bКазанский федеральный университет, Казань, Россия *e-mail: inovik@paleo.ru

Поступила в редакцию 08.10.2020 г. После доработки 23.11.2020 г. Принята к публикации 23.11.2020 г.

Приведены результаты ревизии и уточнен диагноз трематозавридного рода Thoosuchus Efremov, 1940, являющегося типовым для подсемейства Thoosuchinae. В его составе выделяются ранее установленные из рыбинского горизонта (нижний триас) Т. yakovlevi и Т. tuberculatus, а также описывается новый вид Т. abbasovi sp. nov. Морфотип последнего характеризуется рядом апоморфных признаков, типичных для более поздних подсемейств трематозаврид — Platysteginae и Trematosaurinae (широко расставленные орбиты, отсутствие антеромедиального выступа postorbitale, суженная полость среднего уха, уплощенная депрессорная часть lamina ascendens и хорошая выраженность crista posterior на птеригоиде), что вполне согласуется с более поздним (слудкинским) возрастом нового вида.

Ключевые слова: нижний триас, трематозавроидные лабиринтодонты, Восточная Европа **DOI:** 10.31857/S0031031X21040115

Род Thoosuchus был установлен И.А. Ефремовым (1940) по неполному черепу, описанному ранее А.П. Гартман-Вейнберг и Ф.М. Кузьминым (1936) как Lyrocephalus acutirostris Hartmann-Weinberg et Kusmin, и отнесен к семейству Benthosuchidae. Точные географическая и стратиграфическая привязки этой находки неизвестны. Ефремов указывает, что она была сделана В.А. Теряевым "не в коренном залегании" в "районе г. Устюжны близ с. Мышкино" (Ефремов, 1940, с. 6). Гартман-Вейнберг и Кузьмин также не приводят точные данные по местонахождению: "материал... был открыт... в районе Устюжна – Рыбинск, в конкреции плотного известкового меррозового цвета" (Гартман-Вейнберг, геля Кузьмин, 1936, с. 75–76). Учитывая вышесказанное, представляется вполне очевидным, что указанный череп происходил из рыбинского горизонта (нижний триас), широко распространенного в Ярославском Поволжье и на прилегающих территориях. К сожалению, впоследствии типовой образец Thoosuchus ("Lyrocephalus") acutirostris был утерян. К роду Thoosuchus Ефремовым также были отнесены все описанные ранее из нижнего триаса Европейской России (Рябинин, 1927; Кузьмин, 1935) виды рода Trematosuchus [T. (?) yakovlevi Riabinin и T. weidenbaumi Kusmin]

и фрагмент черепа (Thoosuchus sp.) из местонахождения Вахнево (Вологодская обл.).

Принадлежность Thoosuchus к Benthosuchidae впервые в научной литературе была подвергнута сомнению В.Г. Очевым (1966), который согласился с мнением М.А. Шишкина о принадлежности этого рода к Trematosauridae. Однако в вышедшем в 1968 г. каталоге пермских и триасовых тетрапод СССР (Каландадзе и др., 1968) Thoosuchus все еще был отнесен к бентозухидам, причем было высказано предположение о синонимичности всех трех вышеуказанных видов Thoosuchus. Частично к этому мнению позднее присоединился М.Ф. Ивахненко, который на основании изучения собранного в конце 1960-х гг. черепного материала по темноспондильным амфибиям из рыбинских отложений Ярославского Поволжья пришел к выводу о синонимичности T. acutirostris и T. vakovlevi (Ивахненко, 1971).

Детальному изучению представителей Thoosuchus (и семейства Benthosuchidae, в целом) была посвящена серия работ С.Н. Гетманова, опубликованных в течение десятилетия, начиная с конца 1970-х гг. В одной из первых его публикаций (Гетманов, 1979) приводится описание строения нижней челюсти Т. yakovlevi, а также некоторых видов Benthosuchus [B. sushkini (Efremov) и B. korobkovi Ivachnenko] и Wetlugasaurus (W. angustifrons Riabinin). Было отмечено значительное сходство нижней челюсти Thoosuchus с таковой представителей семейства Trematosauridae, и делается вывод о происхождении этого рода и типичных трематозаврид от "более фетализированных форм, чем Benthosuchus и капитозавроидные лабиринтодонты" (Гетманов, 1979, с. 113).

Следующая статья (Гетманов, 1981) была посвящена выяснению закономерностей роста черепа у бентозухид (включая Thoosuchus yakovlevi). В 1982 г. Гетманов разделяет семейство Benthosuchidae на два подсемейства – Benthosuchinae Efremov и новое Thoosuchinae Getmanov (Гетманов, 1982). В состав последнего, помимо Thoosuchus, были включены Prothoosuchus Getmanov (в качестве nomen nudum) и новый монотипичный род Trematotegmen Getmanov (T. otschevi Getmanov), занимающий, по мнению Гетманова, промежуточное положение между Thoosuchus и Trematosaurus Burmeister. Особый интерес представляет статья по результатам изучения индивидуальной изменчивости черепа бентозухид (Гетманов, 1986). В ней на массовом материале по Thoosuchus yakovlevi, a также Benthosuchus korobkovi и В. sushkini показано, что наиболее часто встречающиеся варианты изменчивости структур черепа у бентозухид относятся к признакам, отличающим капитозавроидов от трематозавроидов и показывающим пути становления плана организации трематозаврид.

В обобщающей монографии (Гетманов, 1989) приводятся новый вариант системы бентозухид в составе трематозавроидов, детальное описание их краниальной морфологии и анализируются эволюционные тенденции группы в целом. В частности, объем подсемейства Thoosuchinae расширен за счет двух новых родов: Angusaurus Getmanov с двумя новыми видами: A. dentatus Getmanov и A. succedaneus Getmanov, а также формой, описанной ранее (Кузьмин, 1935) как Trematosuchus weidenbaumi] и неоднократно ранее упоминавшегося в специальной литературе (Шишкин, Очев, 1967; Гетманов, 1982) рода Prothoosuchus (с двумя новыми видами P. blomi Getmanov и P. samariensis Getmanov). Два новых вида описано и в составе рода Thoosuchus – T. tardus Getmanov и T. tuberculatus Getmanov.

В 1997 и 2000 гг. выходят две очередные сводки, содержащие данные по раннетриасовым амфибиям Восточной Европы. В первой из них (Ивахненко и др., 1997) подсемейство Thoosuchinae было включено в состав Trematosauridae Watson, причем типовой род подсемейства объединял три ранее установленных вида – Thoosuchus yakovlevi, T. tuberculatus и T. tardus. Этого же мнения до недавнего времени придерживался и автор настоящей статьи (Новиков, 2018). В другой монографии (Schoch, Milner, 2000) ранг тоозухин в объеме, принятом ранее Гетмановым (1989), был повышен до уровня семейства, а род Thoosuchus был признан монотипичным (включал в себя только типовой вид). В этой же монографии к Апgusaurus succedaneus был отнесен почти полный череп, происходящий из окрестностей Рыбинска и хранящийся в Государственном музее естественной истории Штутгарта (Германия) под номером SMNS 81782. Позднее этот образец был описан (Fernández-Coll et al., 2019) как Angusaurus cf. tsylmensis Novikov. Однако, по нашему мнению, он принадлежит Thoosuchus (T. yakovlevi), поскольку показывает характерные черты этого рода [относительно слабое посторбитальное удлинение крыши черепа (индекс ро - 2.0; см. ниже), присутствие пяти-шести мелких зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, слабое каудальное распространение frontalia (которые не заходят за уровень задних краев орбит) и др.], причем по ряду других признаков [характеру покровной скульптуры крыши черепа, степени удлинения заглазничной кости, степени каудального распространения frontalia (до уровня задних краев орбит) и др.] рассматриваемый образец обнаруживает наибольшее сходство с T. yakovlevi. Более того, как отмечалось выше, окрестности Рыбинска являются типовой местностью именно для рыбинского по возрасту Т. yakovlevi, тогда как более молодые отложения (слудкинский И устьмыльский горизонты), характеризующиеся присутствием Angusaurus, здесь отсутствуют.

Полученные за последние три десятилетия материалы по роду Thoosuchus из различных раннетриасовых местонахождений Московской синеклизы и Бузулукской впадины (сборы А.Г. Сенникова, М.А. Шишкина и автора), а также переизучение ранее полученного материала (в том числе, типового) из сборов И.А. Ефремова, Г.И. Блома, В.П. Твердохлебова, С.Н. Гетманова, Н.Н. Каландадзе и М.Ф. Ивахненко позволили провести ревизию рода, результаты которой приведены ниже. Ее значение определяется важностью выявления путей морфологических преобразований внутри этого рода (стоящего в основании радиации трематозавридных амфибий) и диверсификации трематозавроидов в целом, а также ролью его представителей для региональной биостратиграфии.

Одним из результатов ревизии является выделение нового представителя рода – Т. abbasovi sp. nov. – на основе почти полного черепа, найденного автором в местонахождении Терновый (басс. р. Таволжанки, Самарская обл.). Находка была сделана в 2017 г. во время экспедиции Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН при поддержке ОАО "Оренбургэнерго". Вмещающие костные остатки отложения здесь представлены аллювиальной толщей красно-бурых косослоистых песчаников с линзами и прослоями конгломератов мощностью до 8 м, относящейся к мечетинской [ранее — кзылсайской (Решение..., 1982)] свите слудкинского горизонта (Кухтинов и др., 2016). Череп был найден в терминальной части разреза свиты, в самом верхнем прослое конгломерата, откуда ранее были определены остатки Angusaurus sp. и Wetlugasaurus angustifrons (Новиков, 2018).

В нижеприведенных диагнозах и описании видового состава рода Thoosuchus, помимо использованных нами ранее (Новиков, 2018, с. 33, рис. 1) характеристик-индексов [chl – удлинение хоаны (отношение длины хоаны к ее ширине), іо – межорбитальное расстояние (отношение расстояния между центрами орбит и ширины черепа на этом уровне), ipv – удлинение межптеригоидных ям (отношение длины ямы к ее максимальной ширине), lw – удлинение черепа (отношение длины черепной крыши по саггитальной линии к максимальной его ширине), ро – посторбитальное удлинение крыши черепа (отношение расстояний: от затылочного вреза до уровня середины орбит и до пинеального отверстия. соответственно), por – удлинение postorbitale (отношение максимальной длины кости к ее максимальной ширине), prn – пренариальное удлинение крыши черепа (отношение длины пренариального отдела к ширине черепа на уровне переднего края ноздрей), pro – преорбитальное удлинение крыши черепа (отношение расстояния от уровня середины орбит до переднего конца черепа к длине черепной крыши по сагиттальной линии), ps – расширенность тела parasphenoideum (отношение максимальной ширины и длины тела кости), stl удлинение supratemporale (отношение длины кости к максимальной ее ширине)], вводятся новые: or – удлинение орбиты (отношение длины орбиты к расстоянию от затылочного вреза до уровня ее середины; fpal – удлинение передненебных отверстий (отношение длины отверстия к его ширине).

В статье упоминаются следующие сокращения организаций и учреждений: ПИН – Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН (Москва); РбМ – Рыбинский историко-архитектурный и художественный музей-заповедник (Рыбинск); СГУ – Саратовский государственный ун-т им. Н.Г. Чернышевского (Саратов); ЦНИГР музей – Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей им. Ф.Н. Чернышева (С.-Петербург); ЯГПУ – Ярославский государственный педагогический ун-т им. К.Д. Ушинского (Ярославль); АМ – Австралийский музей (Сидней, Австралия); SMNS – Государственный музей естественной истории Штутгарта (Штутгарт, Германия); WAM – Музей Западной Австралии (Перт, Австралия).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 20-05-00092), ОАО "Оренбургэнерго", г. Оренбург, а также за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному ун-ту для выполнения государственного задания № 671-2020-0049 в сфере научной деятельности. Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН).

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

СЕМЕЙСТВО TREMATOSAURIDAE WATSON, 1919

ПОДСЕМЕЙСТВО ТНООЅИСНІΝАЕ GETMANOV, 1982

Род Thoosuchus Efremov, 1940

Trematosuchus: Рябинин, 1927, с. 519; Кузьмин, 1935, с. 39. Lyrocephalus: Гартман-Вейнберг, Кузьмин, 1936, с. 76 (part.).

Тhoosuchus: Ефремов, 1940, с. 13; Шишкин, 1964, с. 91; Каландадзе и др., 1968, с. 85; Ивахненко, 1971, с. 45; Шишкин, Лозовский, 1979, с. 202; Гетманов, 1989, с. 20; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12; Shishkin et al., 2000, с. 50; Schoch, Milner, 2000, с. 107; Новиков, 2018, с. 83.

Volgasaurus: Romer, 1947, c. 211; Huene, 1956, c. 84.

Angusaurus: Schoch, Milner, 2000, c. 107 (part.); Fernández-Coll et al., 2019, c. 271 (part.).

Типовой вид – Lyrocephalus acutirostris Hartmann-Weinberg et Kuzmin, 1936; Ярославское Поволжье; нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт.

Диагноз. Череп мелких и средних размеров, удлиненный (индекс lw – более 1.3), относительно высокий. Щечная поверхность выпуклая. Septomaxillare присутствует. Frontalia каудально распространяются не дальше заднего края орбит. Посторбитальное удлинение черепа умеренное (индекс ро – 1.7–2.0). Заглазничная кость с антеролатеральным выступом в виде тупого угла. Хоаны удлиненные (индекс chl – не менее 2.0). Между эктоптеригоидными и палатинными клыками от 5 до 12 мелких зубов. Тело парасфеноида слегка расширено (индекс ps – 1.25–1.6). На теле и небной ветви птеригоида шагрень вдоль края субтемпорального окна замещена покровной скульптурой. Мечевидный отросток парасфеноида лезвиевидный. Вершина межптеригоидного окна приближена к хоане, располагаясь на уровне ее заднего края или первого палатинного клыка. Скульптура покровных костей меняется от бугорчато-ячеистого типа до гребнисто-желобкового.

Медиальный отросток надугловой кости развит в различной степени. Зубной ряд на intercoronoideum отсутствует. Задний отросток межключицы суженный.

Видовой состав. Кроме типового вида, T. tuberculatus Getmanov, 1989 из рыбинского горизонта Общего Сырта и Верхнего Поволжья и T. abbasovi sp. nov. из слудкинского горизонта Общего Сырта.

Сравнение. Отличается от другого рода тоозухин – Prothoosuchus Getmanov – большими размерами, более вытянутым и высоким черепом, выпуклой щечной областью, большей степенью посторбитального удлинения черепа, меньшим количеством зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, присутствием антеролатерального выступа postorbitale, более слабым развитием шагрени на парасфеноиде и птеригоиде, более узким мечевидным отростком парасфеноида, присутствием медиального отростка надугловой кости, отсутствием зубного ряда на intercoronoideum, а также формой заднего отростка межключицы.

З а м е ч а н и я. Ревизия оригинального материала по Thoosuchus tardus, описанного Гетмановым (1989), показала, что приведенные ранее для этой формы диагностичные признаки (Гетманов, 1989, с. 23; Новиков, 2018, с. 88), отличающие ее от "очень близкого" Т. yakovlevi, связаны либо с плохой сохранностью голотипа (узкая небная ветвь птеригоида, сильно выступающий ее наружный фланг, расширенное тело птеригоида), либо вообще не могут быть достоверно установлены (степень посторбитального удлинения крыши черепа и вытянутость postorbitale), либо известны как вариации у Т. yakovlevi (сильно выпуклая депрессорная часть восходящей пластины pterygoideum).

Thoosuchus yakovlevi (Riabinin, 1927)

Trematosuchus (?) yakovlevi: Рябинин, 1927, с. 519, табл. 6, фиг. 1–3.

Lyrocephalus acutirostris: Гартман-Вейнберг, Кузьмин, 1936, с. 76, табл. І, фиг. 1–3; табл. ІІ, фиг. 1–3.

Thoosuchus acutirostris: Ефремов, 1940, с. 9, рис. 1, 2; Шишкин, 1964, с. 93, рис. 52.

Тhoosuchus jakovlevi: Каландадзе и др., 1968, с. 77 (part.); Ивахненко, 1971, с. 45 (part.); 1972, с. 98 (part.); Гетманов, 1989, с. 21, рис. 7, 166, 19, 31; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 21; Shishkin et al., 2000, с. 50, рис. 3.10; Schoch, Milner, 2000, с. 107 (part.), рис. 75, 76, табл. 5с.; Damiani, Yates, 2003, с. 333, рис. 1, 2; Новиков, 2018, с. 85, рис. 13, 14.

Тhoosuchus tardus: Гетманов, 1989, с. 23, рис. 8; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 22, рис. 1; Shishkin et al., 2000, с. 50; Новиков, 2018, с. 88, рис. 15.

Angusaurus succedaneus: Schoch, Milner, 2000, c. 107 (part.).

Angusaurus cf. tsylmensis: Fernández-Coll et al., 2019, c. 271, рис. 1–3.

Голотип — ЦНИГР музей, № 2169/1; фрагмент преорбитальной части черепа; Ярославская обл., Рыбинский р-н, местонахождение Кормица; нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт, рыбинская свита.

Диагноз. Череп средних размеров (до 25 см длиной) с выпуклой дорсальной поверхностью. Индексы: lw – 1.3–1.45; prn – 0.5–0.6; po – 1.9– 2.0; por – 1.1–1.2; io – 0.59–0.62; fpal – 1.5–2.0; chl – 2.5–3.0; ipv – 3.4–3.9; ps – 1.35–1.6; or – 0.34–0.48. Postorbitale имеет антеромедиальный выступ. Parietalia не распространяются в межорбитальный промежуток. Челюстные мыщелки расположены близко к уровню затылочных. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками от 5 до 10 мелких зубов. Передний край межптеригоидного окна несколько отстоит каудально от уровня заднего края хоаны; шов небной кости и сошника ориентирован под углом около 20° к оси черепа. Изгиб дорсального контура восходящей пластины птеригоида хорошо выражен; ее депрессорная часть выпуклая. Полость среднего уха относительно широкая; crista praeotіса развита умеренно. Crista obliqua птеригоида круто ориентирована под углом 50° к горизонтальной плоскости; crista posterior слабо выражена. Флексура подглазничного желобка на слезной кости, как правило, хорошо выражена; скуловой желобок заметно смещается на squamosum; затылочная комиссура присутствует. Скульптура покровных костей состоит из типичных ячей и желобков, разделенных гладкими и высокими гребнями.

Распространение. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт; Верхняя Волга, Волго-Вятское междуречье, Общий Сырт.

Материал. Кроме голотипа, фрагмент посторбитальной части черепа (экз. ПИН. № 3999/1) из местонахождения Шилиха-II (Нижегородская обл.); фрагмент посторбитальной части черепа (экз. ПИН, № 4197/63) из местонахождения Каменный Яр II (Оренбургская обл.); фрагмент крыши черепа (экз. ПИН, № 4197/117) из местонахождения Каменный Яр-Сухушка (Оренбургская обл.); фрагменты преорбитальной (экз. ПИН, № 2429/2) и посторбитальной (экз. ПИН, № 2429/1) частей черепа из местонахождения Алексеевское (Самарская обл.); затылочная часть черепа (экз. ПИН, № 4000/1) и фрагмент посторбитальной части крыши черепа (экз. ПИН, № 4000/2) из местонахождения Горяиновка (Самарская обл.); отпечаток крыши черепа (экз. РМЗ, № НВФ-7031) из местонахождения Кештома (Ярославская обл.); почти полный череп (SMNS 81782) из окрестной г. Рыбинска (Ярославская обл.); фрагмент черепа (экз. ПИН, № 4001/1) из местонахождения Рыбинск (Ярославская обл.) и более 160 образцов (коллекции: ПИН, № 3200; РбМ; СГУ, № 10/34; ЯГПУ, № 1Т; АМ F98271 и WAM 96.8.1) из местонахождения Тихвинское (Ярославская обл.).

Thoosuchus tuberculatus Getmanov, 1989

Тhoosuchus tuberculatus: Гетманов, 1989, с. 25, рис. 9; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 22, рис. 2; Shishkin et al., 2000, с. 50; Новиков, 2018, с. 88, рис. 16.

Thoosuchus yakovlevi: Milner, Schoch, 2000, c. 107 (part.).

Голотип – ПИН, № 4197/1; череп без нариальной области; Оренбургская обл., Сорочинский р-н, местонахождение Каменный Яр VI; нижний триас, рыбинский горизонт, верхняя подсвита каменноярской свиты.

Диагноз. Череп мелких размеров (до 9 см длиной) с выпуклой дорсальной поверхностью. Индексы: po -1.7; por -0.8; io -0.64; ipv -3.4; ps - 1.35 - 1.4; or -0.5. Parietalia распространяются в межорбитальный промежуток почти на треть его длины. Челюстные мыщелки заметно отстоят каудально от уровня затылочных. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками 10-12 мелких зубов. Межптеригоидные окна распространяются вперед до уровня задних краев хоан (в связи с чем шов palatinum и vomer укороченный и ориентирован под углом 45°-50° к оси черепа). Изгиб дорсального контура восходящей пластины птеригоида хорошо выражен: ее депрессорная часть выпуклая. Полость среднего уха относительно широкая; crista praeotica развита умеренно. Crista obliqua птеригоида полого ориентирована под углом 20° к горизонтальной плоскости; crista posterior слабо выражена. Мечевидный отросток парасфеноида лезвиевидный. Смещение sulcus jugalis на squamosum минимально; задняя комиссура не выражена. Ячейки и желобки скульптуры покровных костей очень маленькие и узкие, разделяющие их гребни несут хорошо выраженные бугорки.

Сравнение. Отличается от Т. yakovlevi меньшими размерами, меньшим посторбитальным удлинением черепной крыши, большим передним распространением parietalia, большим каудальным удалением челюстных мыщелков от уровня затылочных, более расширенной формой роstorbitale, более передним положением переднего края межптеригоидных окон (и, соответственно, более коротким и поперечно ориентированным контактом vomer-palatinum), более пологой ориентировкой crista obliqua, более латеральным положением задней части скулового желобка, отсутствием задней комиссуры и характером покровной скульптуры.

Распространение. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт; Общий Сырт и Верхнее Поволжье.

Материал. Кроме голотипа, фрагмент посторбитальной части черепа (экз. ПИН, № 5016/1) из местонахождения Красные Пожни (Костромская обл.).

Thoosuchus abbasovi Novikov, sp. nov.

Табл. Х, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида – в честь кристаллографа Аббасова Эльшада Иншалла оглы.

Голотип – ПИН, № 4362/24, почти полный череп; Самарская обл., Борский р-н, басс. р. Таволжанки, местонахождение Терновый; нижний триас, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

Описание. Череп мелких размеров (до 14 см длиной), сильно вытянутый (индекс lw – не менее 1.7). с заметно удлиненным пренариальным (индекс prn – не менее 1.0) отделом, вогнутыми боковыми краями и уплощенной дорсальной поверхностью; индекс ро – 1.77. Челюстные мыщелки расположены близко к уровню затылочных. Орбиты относительно маленькие (индекс or – 0.38), широко расставлены (индекс io -0.72), со слабо конвергирующими вперед осями и слегка приподнятыми задними краями. Пинеальное отверстие округлое (диаметр -0.4 см), располагается на уровне середины длины parietalia. Система боковой линии развита не полно; затылочная комиссура отсутствует, передняя комиссура слабо выражена. Супраорбитальный желобок прослеживается до центра окостенения postorbitale, где он соединяется с височным. Слезная и скуловая флексуры сглажены. Скуловой желобок на большей части своего протяжения располагается ниже шва squamosum – quadratojugale и достигает его лишь в своей задней части, образуя пологую дугу, обращенную к центру окостенения squamosum. Височный желобок доходит до границы с tabulare. Преобладающая скульптура дорсальной поверхности черепной крыши мелкоячеистая, состоит из округлых и вытянутых ямок с бугорками в местах пересечения разделяющих их гребней. Передненебные отверстия и хоаны сильно вытянуты (индексы: fpal – 3.5; chl – 3.0); ширина разделяющей передненебные отверстия перегородки почти в 1.5 раза превосходит таковую отверстий. Постфенестральные зубные ряды параллельны, состоят из 8 мелких зубов (три – на правой половине черепа и пять – на левой) и незначительно заходят в межхоанальное пространство. Парахоанальные зубные ряды слабоизогнуты в плане, окаймляют внутренние края хоан. Межптеригоидные окна относительно узкие (индекс ipv - 4.4); их вершины располагаются на уровне первого палатинного клыка. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками шесть-восемь мелких зубов.

Ргаетахіllaria сохранились не полностью (отсутствуют их самые передние части), в связи с чем вычислить точную величину индекса пренариального удлинения не представляется возможным. Медиальный и латеральный отростки дорсального отдела praemaxillare, ограничивающие ноздрю спереди, развиты в равной степени и составляют почти половину длины ее края. Дорсальная поверхность кости покрыта ячеисто-бороздчатой скульптурой и несет три желобка сенсорной системы — sulcus supraorbitalis, s. infraorbitalis и соттавляют а аnterior, которые сходятся в центре

окостенения кости, причем последние два желобка выражены слабо. На вентральной поверхности сохранившейся части praemaxillare зубной ряд включает в себя 16 зубов (в том числе альвеолы) со сдавленными продольно основаниями; задние 13 из них – мелкие, одинаковые по размеру; постепенное увеличение размера зубов в ряду отмечено с уровня переднего края передненебного отверстия. Заднемедиальные отростки небной пластины praemaxillaria, образующие переднюю часть относительно широкой перегородки между сильно вытянутыми передненебными отверстиями, удлиненные (их длина составляет 2/3 таковой переднего небного отверстия). Fossa subrostralis media продольно овальная, заходит своей задней четвертью на заднемедиальные отростки. Латерально от этой ямки на каждой из сторон черепа располагается одинарное питающее отверстие, аналогичное описанному у Trematosuchoides africanus Novikov¹ (Shishkin, Welman, 1994, c. 44), двум отверстиям – у Trematosaurus galae Novikov (Новиков, 2010, с. 96) или нескольким (трем-пя- τ и) — y Platystega depressa Wiman (Säve-Söderbergh, 1936, табл. 11, рис. 1).

Махіllare образует на небной поверхности среднюю треть внешнего края хоаны и не расширяется на этом уровне. Зубной ряд кости состоит из постепенно уменьшающихся каудально зубов с вытянутыми поперечно основаниями. В плане nasalia не заходят в пренариальный отдел. Треугольное в плане septomaxillare присутствует на обеих сторонах черепа и образует постеролатеральный край ноздри, составляя около 1/4 длины ее края. Lacrimale несет участки супраорбитального и инфраорбитального желобков; последний — со слабо выраженной flexura lacrimalis. Задний край lacrimale отстоит от уровня переднего края орбиты на расстояние, почти равное длине орбиты.

Парные praefrontalia, frontalia и parietalia pacполагаются асимметрично: левые из них заметно сдвинуты вперед относительно правых. Praefrontale сильно вытянуто продольно (его длина вдвое превышает таковую орбиты), достигает впереди уровень вершины межптеригоидного окна. Участок супраорбитального желобка на дорсальной поверхности кости пересекает ее медиальный край в средней его части. На вентральной поверхности praefrontale в районе центра окостенения располагаются несколько отверстий (foramina supraorbitalia) для сенсорных ответвлений лицевого нерва. Несколько отверстий этого же нерва отмечены на postfrontale и postorbitale. Frontalia не протягиваются каудально дальше уровня задних краев орбит. Латеральная граница postfrontale

(шов с postorbitale) прямолинейна, как у более поздних трематозаврид – платистегина Angusaurus tsylmensis Novikov и трематозаврин Trematosaurus Burmeister и Trematosuchus Watson (Новиков, 1990, рис. 3, a; 2010, рис. 1, e; Shishkin, Welman, 1994, рис. 1А; Schoch, 2019, рис. 2, 4, 5, 6А, В). Задний конец кости слабо вклинивается между parietale и supratemporale, образуя угол, близкий к прямому. Прослеженный на postfrontale участок супраорбитального желобка прерывается на незначительном расстоянии в районе центра окостенения кости. Postorbitale сужено (индекс por – 1.45), с антеролатеральным выступом в виде тупого угла; распространяется каудально за уровень пинеального отверстия. Jugale низкое, с пологой орбитальной вырезкой, расположенной в средней части длины кости; дополнительные желобки системы боковой линии (sulci supramaxillares) на дорсальной поверхности кости не выражены. Раrietalia постепенно суживаются кпереди в плане от уровня пинеального отверстия. Supratemporale сильно вытянуто продольно (индекс stl - 1.8). На вентральной поверхности черепной крыши по теменным и лобным костям проходят два хорошо выраженных продольных гребня (cristae orbitotemporale), ограничивающих отпечаток орбитотемпорального отдела эндокрания.

Squamosum несет слабо развитую crista falciformis, которая выражена только в области депрессорной части кости. Поверхность ушного отдела lamina parapterygoidea, образующего боковую стенку полости среднего уха, ориентирована под прямым углом к дорсальной поверхности кости, что отличает примитивных трематозаврид тоозухин и платистегин – от более продвинутых трематозаврин, у которых эти две поверхности образуют тупой угол. Quadratojugale относительно узкое, крупное параквадратное отверстие целиком находится в его пределах. Postparietale одинаково вытянуто как продольно, так и поперечно. Латеральный край кости (шов с tabulare) ориентирован постеромедиально, показывая слабое сужение кости назад. Супраокципитальный отросток слегка оттянут назад, его затылочная поверхность уплощена. Скульптура на tabularia мелкоячеистая, концы их "рогов" обломаны. Crista tabularis externa на парокципитальном отростке заостренная, но не высокая (как у других тоозухин и платистегин, но в отличие от трематозаврин), a crista terminalis, ограничивающая сзади полость среднего уха, слабо выражена.

Vomer относительно узкое; его ширина на уровне середины хоаны равна ширине последней. Латеральный (processus lateralis) и медиальный (processus fenestralis anterior) отростки, разделенные вырезкой для передненебного отверстия, развиты одинаково. На вентральной поверхности

¹ Первоначально (Shishkin, Welman, 1994) типовой образец этой формы был описан как Trematosuchus sobeyi (Haughton).

кости вдоль межсошникового шва имеется небольшое возвышение, протягивающееся от уровня переднего края хоан до заднего края передненебных отверстий. Задняя треть этого возвышения несет два параллельных постфенестральных зубных ряда. Несколько позади и медиальнее второго сошникового клыка на уровне переднего края хоанальной вырезки располагается выходное отверстие для ветви небного нерва. Парахоанальные зубные ряды на сошниках слегка вогнуты в плане, располагаются близко к краю хоаны; наиболее полно сохранившийся ряд на левом сошнике состоит из 19 (включая ямки) мелких зубчиков. Задние отростки сошников простираются каудально на расстояние трети длины межптеригоидных окон, их основания слегка расширены и уплощены вентрально.

Антеромедиальный (сошниковый) отросток palatinum несет два—три задних зуба парахоанального ряда. Антеролатеральный отросток кости, ограничивающий хоану постеролатерально, хорошо развит, образуя 1/3 длины ее латерального края. Позади двух постхоанальных клыков на palatinum располагаются три—четыре слегка укрупненных (по сравнению с зубами на прилегающей части maxillare) зубчика. Зубной ряд на есtopterygoideum включает (спереди назад) три—четыре мелких зуба, два клыка и 35—40 мелких и уменьшающихся назад зубчиков.

Шагреневое поле занимает три четверти вентральной поверхности небной ветви pterygoideum, распространяясь медиально до края межптеригоидного окна, и переходит каудально на тело кости, где постепенно суживается, протягиваясь вдоль птериго-парасфеноидного шва. Узкие латеральные участки небной ветви и тела кости покрыты ямчато-бороздчатой скульптурой, которая распространяется на квадратную ветвь, образуя на ней четко ограниченную выступающую площадку. Изгиб дорсального контура восходящей пластины птеригоида слабый, ее депрессорная часть уплощена. Полость среднего уха суженная и ограничена антеромедиально сильно развитым и заостренным каудально гребнем (crista praeotica), длина костного дна полости составляет менее половины длины птериго-парасфеноидного шва. Crista posterior на квадратной ветви птеригоида хорошо выражена. Lamina anterior несет относительно глубокую дорсальную вырезку. Crista obliqua ориентирована под углом 40° к горизонтальной плоскости.

Рагаsphenoideum имеет слабо расширенное, трапециевидное тело (индекс ps – 1. 25) со слабовогнутыми боковыми краями. Вентральная поверхность кости поперечно вогнута, шагреневое поле на ней распространяется каудально до уровня задней трети длины тела кости. Мускульные гребни слабо развиты, ориентированы поперечно и не соединяются; lamina posterior хорошо выражена. Шагреневое поле заходит на основание мечевидного отростка в виде приподнятого клина на треть длины межптеригоидного окна. Нескульптированная часть мечевидного отростка относительно широкая, с округлым в сечении вентральным килем. Желобок для небной вены хорошо выражен и протягивается вдоль птеригопарасфеноидного шва.

Тиberculum hyoideum на quadratum умеренно развито. Exoccipitale и basioccipitale неразличимо срастаются. Нижнеушной отросток exoccipitale хорошо выражен, отогнут латерально и не достигает параптеригоидного гребня. В основании парокципитального отростка на границе его латеральной и затылочной поверхностей располагается крупное отверстие яремного канала. Stapes имеет массивное и округлое в сечении основание, хорошо выраженную и заостренную crista obliqua и очень маленькое отверстие для стапедиальной артерии.

Размеры в см. Максимальная ширина черепа – 7.2; расстояние по осевой линии от затылочного вреза до уровня середины орбит – 3.9; расстояние по осевой линии от затылочного вреза до пинеального отверстия – 2.2; длина орбиты – 1.5; максимальная длина передненебного отверстия – 1.1, его ширина – 0.32; длина хоаны – 1.2, ее максимальная ширина – 0.4; максимальная длина межптеригоидной ямы – 5.9, ее максимальная ширина – 1.3.

Сравнение. От всех видов рода отличается уплощенностью черепной крыши, сильно расставленными и маленькими орбитами, строением полости среднего уха, уплощенностью депрессорной части lamina ascendens, лучшей выраженностью crista posterior на птеригоиде, более вытянутыми межптеригоидными окнами (и, соответственно, более вытянутым черепом) и телом парасфеноида, расширенной нескульптированной частью мечевидного отростка и более латеральным положением sulcus jugalis. От T. yakovlevi новый вид также отличается меньшим посторбитальным удлинением черепной крыши, сильно вытянутыми передними небными отверстиями и пренариальным отделом, прямолинейными очертаниями латеральной границы postfrontale, более широким мечевидным отростком парасфеноида, отсутствием затылочной комиссуры и мелкоячеистым характером преобладающей скульптуры дорсальной поверхности черепной крыши, а от T. tuberculatus - положением челюстных мыщелков близко к уровню затылочных, более вытянутой заглазничной костью, более круто ориентированной crista obliqua, меньшим количеством зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками и более каудальным положением вершин межптеригоидных окон.

З а м е ч а н и я. Одними из характерных особенностей новой формы являются относительно маленькие размеры орбит и сильно удлиненный пренариальный отдел. В этой связи следует отметить, что описанный выше череп, судя по размерам и хорошо различимым швам, принадлежал молодой особи, поэтому у более взрослых форм эти признаки, вероятно, будут проявляться сильнее. Основаниями для такого предположения являются известные случаи относительного удлинения пренариального отдела черепа и уменьшения размеров орбит у трематозаврид в онтогенезе, описанные как в ряде публикаций (Новиков, 2007, 2010; Schoch, 2019), так и отмеченные нами при изучения материала по Thoosuchus yakovlevi.

Материал. Голотип.

* * *

В историческом развитии трематозаврид выделяются две радиации (Новиков, 2018). Одна из них – радиация Prothoosuchus–Trematosaurus – объединяет подсемейства Thoosuchinae (роды Prothoosuchus и Thoosuchus), Platysteginae Schoch et Milner (роды Platystega Wiman, Trematotegmen и Angusaurus), Lyrocephaliscinae Kuhn (род Lyrocephaliscus Kuhn) и Trematosaurinae Watson (роды Trematosaurus, Tematosuchus, Inflectosaurus Shishkin и Trematosuchoides Novikov), включает в себя, в числе других, наиболее примитивные морфотипы и известна, в основном, из нижнего триаса Восточной Европы. Эндемичное подсемейство Thoosuchinae, первое появление представителей которого (Prothoosuchus sp.) датируется поздним индом (Новиков, 2018), является наиболее архаичным и ранним в этой радиации (и среди трематозаврид, в целом). Примитивность тоозухин проявляется в таких признаках, как слабо развитая посторбитальная зона роста черепной крыши. длинные постфенестральные зубные ряды, большое количество зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, расширенное тело парасфеноида, изогнутость lamina ascendens в дорсальном плане, слабое развитие (или отсутствие) медиального отростка supraangulare нижней челюсти и др.

Среди тоозухин трематозавровые черты наиболее ярко проявляются у типового рода. Это выражается в таких его отличиях от Prothoosuchus, как более удлиненная посторбитальная область черепной крыши, меньшее количество зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, более узкий мечевидный отросток парасфеноида и присутствие медиального отростка надугловой кости. При этом виды Thoosuchus обнаруживают различную степень выраженности типичных трематозавровых признаков. Наиболее примитивным в этом отношении является Thoosuchus tuberculatus, обнаруживающий ряд черт, сближающих его с капитозавридным морфотипом (относительно слабое посторбитальное удлинение крыши черепа, укороченность заглазничной кости, полого ориентированная crista obliqua, мелкоячеисто-бугорчатый тип скульптуры, слабое развитие системы боковой линии).

Морфотипы двух других видов Thoosuchus (T. vakovlevi и T. abbasovi sp. nov.) являются более продвинутыми в сторону трематозавровой организации, характеризуясь такими апоморфными признаками, как заметно вытянутая форма postorbitale, распространение frontale до уровня задних краев орбит и круто ориентированная crista obligua. Кроме того, каждый из этих видов дополнительно показывает и другие продвинутые черты, многие из которых типичны для более поздних трематозавридных подсемейств Platvsteginae и Trematosaurinae. Так, типовой вид характеризуется дальнейшим удлинением посторбитального отдела и сильной дифференциацией зубной системы (значительным увеличением эктоптеригоидных клыков), а Т. abbasovi sp. nov. широко расставленными орбитами, отсутствием антеромедиального выступа postorbitale, суженной полостью среднего уха, уплощенностью депрессорной части lamina ascendens и хорошим развитием crista posterior на птеригоиде. С другой стороны, новый вид обладает и рядом плезиоморфных признаков (положение задней части sulcus jugalis ниже чешуйчатой кости, отсутствие затылочной комиссуры и мелкоячеистый характер преобладающей скульптуры дорсальной поверхности черепной крыши), которые подчеркивают мозаичный характер его морфотипа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гартман-Вейнберг А.П., Кузьмин Ф.М. Нижнетриасовые стегоцефалы СССР. Lyrocephalus acutirostris nov. sp. // Проблемы палеонтологии. Т. 1. М.: Изд-во МГУ, 1936. С. 75–84.

Гетманов С.Н. О строении нижней челюсти раннетриасовых лабиринтодонтов // Палеонтол. журн. 1979. № 2. С. 106–114.

Гетманов С.Н. О некоторых закономерностях роста черепа у бентозухид // Палеонтол. журн. 1981. № 2. С. 110–116.

Гетманов С.Н. Лабиринтодонт из нижнего триаса Общего Сырта // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 103–108.

Гетманов С.Н. О характере индивидуальной изменчивости черепа у бентозухид в связи с развитием трема-

тозаврового плана организации // Палеонтол. журн. 1986. № 2. С. 81–91.

Гетманов С.Н. Триасовые амфибии Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1989. 102 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 236).

Ефремов И.А. Предварительное описание новых форм пермской и триасовой фауны наземных позвоночных СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 156 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.10. Вып. 2).

Ивахненко М.Ф. Новые данные по раннетриасовым лабиринтодонтам Русской платформы (о видовом составе рода Thoosuchus) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1971. Т. 46. Вып. 6. С. 145–146.

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).

Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринов Л.П. и др. Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 72–92.

Кузьмин Ф.М. Нижнетриасовые стегоцефалы северной части Окско-Цнинского вала // Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва. 1935. Т. 10. С. 39–48.

Кухтинов Д.А., Ярошенко О.П., Шишкин М.А. и др. Актуализированная стратиграфическая схема триасовых отложений Прикаспийского региона. М.: ВНИГНИ, 2016. 36 с.

Новиков И.В. Новые раннетриасовые лабиринтодонты Среднего Притиманья // Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 87–100.

Новиков И.В. Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 1. Род Inflectosaurus Shishkin, 1960 // Палеонтол. журн. 2007. № 2. С. 51–58.

Новиков И.В. Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 2. Trematosaurus galae sp. nov.: морфология черепа // Палеонтол. журн. 2010. № 4. С. 94–104.

Новиков И.В. Раннетриасовые амфибии Восточной Европы: эволюция доминантных групп и особенности смены сообществ. М.: РАН, 2018. 358 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 296).

Очев В.Г. Систематика и филогения капитозавроидных лабиринтодонтов. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1966. 184 с.

Решение Межведомственного стратиграфического совещания по триасу Восточно-Европейской платформы (Саратов, 1979 г.). Л.: ВСЕГЕИ, 1982. 64 с. *Рябинин А.Н.* Trematosuchus (?) yakovlevi nov. sp. из нижнетриасовых отложений окрестностей г. Рыбинска // Изв. Геол. ком-та. 1927. Т. 45. С. 519–528.

Шишкин М.А. Подотряд Stereospondyli // Основы палеонтологии: земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964. С. 83–112.

Шишкин М.А., Лозовский В.Р. Лабиринтодонт из триаса Южного Приморья // Докл. АН СССР. 1979. Т. 246. № 1. С. 201–205.

Шишкин М.А., Очев В.Г. Фауна наземных позвоночных как основа стратификации континентальных триасовых отложений СССР // Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген—неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. Л.: Наука, 1967. С. 74–82.

Damiani R., Yates A. The Triassic amphibian Thoosuchus yakovlevi and the relationships of the Trematosauroidea (Temnospondyli: Stereospondyli) // Rec. Austral. Mus. 2003. V. 55. \mathbb{N} 33. P. 331–342.

Fernández-Coll M., Arbez T., Bernardini F., Fortuny J. Cranial anatomy of the Early Triassic trematosaurine Angusaurus (Temnospondyli: Stereospondyli): 3D endocranial insights and phylogenetic implications // J. Iber. Geol. 2019. V. 45. P. 269–286.

Huene F. von. Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. Jena: G. Fischer Verl., 1956. 716 s.

Romer A.S. Review of the Labyrinthodontia // Bull. Mus. Comp. Zool. 1947. V. 99. № 1. P. 3–368.

Säve-Söderbergh G. On the morphology of Triassic stegocephalians from Spitzbergen and the interpretation of the endocranium in the Labyrinthodontia // Kgl. Svenska vetenskapsakad. handl. Ser. 3. 1936. Bd 16. No 1. P. 1–181.

Schoch R.R. Osteology of the temnospondyl Trematosaurus brauni Burmeister, 1849 from the Middle Buntsandstein of Berburg, Germany // Palaeodiversity. 2019. V. 12. P. 41–63.

Schoch R.R., Milner A.R. Stereospondyli // Encyclopedia of Paleoherpetology. Pt. 3B. München: Pfeil, 2000. P. 1–203.

Shishkin M.A., Novikov I.V., Gubin Yu.M. Permian and Triassic temnospondyls of Russia // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 35–59.

Shishkin M.A., Welman J. A new find of Trematosuchus (Amphibia, Temnospondyli) from the Cynognathus Zone of South Africa // Palaeontol. Afr. 1994. V. 31. P. 39–49.

Объяснение к таблице Х

Фиг. 1. Thoosuchus abbasovi sp. nov., голотип ПИН, № 4362/24, почти полный череп; Самарская обл., Борский р-н, бассейн р. Таволжанки, местонахождение Терновый; нижний триас, слудкинский горизонт, мечетинская свита: 1а – сверху, 16 – снизу, 1в – сзади.

Обозначения: cf – crista falciformis, ch – choana, co – crista obliqua, cp – crista posterior, cpro – crista praeotica laminae ascendens, Ecpt – ectopterygoideum, Ex – exoccipitale, F – frontale, fpa – foramen palatinum anterior, pc – processus cultriformis parasphenoidei, Pf – postfrontale, Pl – palatinum, Pmx – praemaxillare, Po – postorbitale, Pp – postparietale, Prf – praefrontale, Ps – parasphenoideum, Pt – pterygoideum, sio – sulcus infraorbitalis, Smx – septomaxillare, sso – sulcus supraorbitalis, st – sulcus temporalis, T – tabulare, V – vomer.

Длина масштабной линейки 1 см.

New Data on Trematosauroid Labyrinthodonts of Eastern Europe: 5. Genus *Thoosuchus* Efremov, 1940

I. V. Novikov^{1, 2}

¹Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia ²Kazan Federal University, Kazan, Russia

The trematosaurid genus *Thoosuchus* Efremov, 1940, which is the type genus for the subfamily Thoosuchinae, is revised and its diagnosis is emended. This genus includes *T. yakovlevi* and *T. tuberculatus* previously identified from the Rybinskian horizon (Lower Triassic, Lower Olenekian), and a new species *T. abbasovi* sp. nov. The morphotype of the latter is characterized by a number of apomorphic characters typical of the later subfamilies of trematosaurids – Platysteginae and Trematosaurinae (widely spaced orbits, the absence of an anteromedial projection of the postorbital, a narrowed middle ear cavity, a flattened depressive part of the lamina ascendens, and a good expression of the crista posterior on the pterygoid) which is quite consistent with the later (Sludkian) age of the new species.

Keywords: trematosaurid temnospondyls, Early Triassic, Eastern Europe

УДК 551.781.41:568.2:598.2

НОВЫЕ ТАКСОНЫ ПТИЦ (AVES: GALLIFORMES, GRUIFORMES) ИЗ НИЖНЕГО ЭОЦЕНА МОНГОЛИИ

© 2021 г. Н.В. Зеленков*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия *e-mail: nzelen@paleo.ru Поступила в редакцию 03.10.2020 г. После доработки 19.11.2020 г. Принята к публикации 19.11.2020 г.

Описаны новые таксоны птиц из нижнего эоцена пачки бумбан местонахождения Цаган-Хушу в Южной Монголии. Bumbanortyx transitoria gen. et sp. nov. – мелкая курообразная птица, сочетающая морфологическое сходство с ископаемыми семействами Quercymegapodiidae и Gallinuloididae. Несколько более крупный Bumbanipodius magnus gen. et sp. nov. также проявляет сходство с Quercymegapodiidae, но по строению тарсоматетатарсуса близок к Argillipes aurorum из нижнего эоцена Англии. Bumbanipes aramoides gen. et sp. nov. проявляет наибольшее сходство с современными Aramidae (Gruiformes). Bumbaniralla walbeckornithoides gen. et sp. nov. описан по коракоиду, морфологически промежуточному между таковыми Walbeckornis и Messelornithidae (стволовые Gruiformes). Также отмечено присутствие в фауне местонахождения Цаган-Хушу неопределимых представителей Messelornithidae.

Ключевые слова: ископаемые птицы, таксономия, Центральная Азия, эоцен **DOI:** 10.31857/S0031031X21040164

Палеонтологическая летопись птиц палеогена Азии очень фрагментарна. Одними из наименее изученных остаются авифауны раннего эоцена, известные всего по нескольким местонахождениям на континенте (см. Мауг, 2009; Зеленков, Курочкин, 2015; Hood et al., 2019). При этом наиболее репрезентативная фауна птиц этого временного интервала в Азии происходит из пачки бумбан местонахождения Цаган-Хушу в Южной Монголии, откуда установлены Presbyornithidae из Anseriformes, Phoenicopterimorphae, Charadriiformes и Strigiformes (Kurochkin, Dyke, 2010; Kyрочкин, Дайк, 2011; Hood et al., 2019; Зеленков, 2021). Из пачки бумбан также известны мелкие стволовые Galliformes, систематическое положение которых ранее не было установлено (Hwang et al., 2010; Hood et al., 2019). В настоящей статье описываются новые диагностичные материалы по мелким Galliformes из нижнего эоцена местонахождения Цаган-Хушу, собранные в 1980-х гг. отрядами Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции (ССМПЭ) (подробнее см.: Lopatin, 2006) и позволяющие установить присутствие двух новых таксонов родового ранга. Также приведено описание новых таксонов Gruiformes из этого же местонахождения. Эти данные существенно расширяют имеющиеся представления о таксономическом разнообразии раннеэоценовых птиц Центральной Азии.

Настоящая работа следует традиционной линнеевской номенклатуре; стволовые представители включаются в состав современных отрядов. Ориентация сторон костей принята по Nomina Anatomica Avium (Baumel et al., 1993). В соответствии с этим, extremitas omalis коракоида формирует краниальную вершину кости, а его extremitas sternalis — каудальную. Данные по геологии и фауне местонахождения суммированы в ряде предыдущих публикаций (Бадамгарав, Решетов, 1985; Lopatin, 2006; Zelenkov, 2018; Зеленков, 2021 и ссылки в этих работах).

ОТРЯД GALLIFORMES

GALLIFORMES INCERTAE FAMILIAE

Род Bumbanortyx Zelenkov, gen. nov.

Название родаот Bumban – нижнеэоценовая пачка в местонахождении Цаган-Хушу, и Ortyx *лат.* – перепел; ж. р.

Типовой вид – Bumbanortyx transitoria sp. nov.

Д и а г н о з. В коракоиде cotyla scapularis крупная, неясно-овальная, ориентирована преимущественно дорсально; медиальный край стержня на уровне facies articularis humeralis ориентирован субпараллельно длинной оси кости (слабо наклонен медиально) и формирует неглубокую вырезку

вблизи processus acrocoracoideus; pr. acrocoracoideus сильно выступает краниально относительно вершины facies articularis humeralis и медиально – относительно медиального края стержня (за счет медиального сдвига impressio bicipitis); краниальная часть (вершина) impressio lig. acrocoracohumeralis ориентирована дорсокраниально и видна при виде с дорсальной стороны, каудальная часть impressio ориентирована краниально; facies articularis clavicularis расширена краниокаудально; impressio bicipitis заметно выдается вентрально относительно прилегающей вентральной поверхности стержня; facies articularis humeralis короткая (ее длина примерно вдвое превышает ширину), широкая и с тупым краниальным концом: labrum glenoidale сильно выдается вентрально и выпуклая; processus procoracoideus умеренно развит (его ширина примерно соответствует половине ширины cotyla scapularis).

В плечевой кости caput humeri узкая краниокаудально и не формирует вентрального расширения; костный мостик, соединяющий вентральную часть caput и tuberculum ventrale, отсутствует; tuberculum dorsale удлиненный; fossa tricipitalis dorsalis имеется, но не глубокая, caput humeri несильно нависает над ней; fossa tricipitalis не пневматизирована.

В тарсометатарсусе fossae parahypotarsales слабо выражены (латеральная практически не заметна), sulcus extensorius довольно глубокий, огорожен тонким медиальным краем и утолщенным латеральным краем, проксимально переходит в глубокую fossa infracotylaris dorsalis; гипотарсус проксимодистально короткий, дорсоплантарно низкий и по ширине составляет около 2/3 от ширины проксимального эпифиза; канал m. flexor digirotum longus располагается вблизи плантарного края гипотарсуса (не утоплен дорсально); желоба для сухожилий мускулов-сгибателей II пальца и m. flexor hallucis longus ориентированы плантарно, желоб для m. flexor hallucis longus располагается несколько дорсальнее первого. При виде с дорсальной стороны латеральный край кости ориентирован субпараллельно длинной оси кости, в то время как медиальный край формирует перегиб на уровне fossa infracotylaris dorsalis.

Видовой состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е (рис. 1, *в*, *г*, *е*, *к*; 2, *a*, *в*, *д*, *ж*, *u*; 3, *a*, δ). Коракоид Витвапогух общими очертаниями сходен с таковым Quercymegapodius Mourer-Chauviré, 1992, но отличается от него довольно крупным processus procoracoideus (полностью редуцирован у Quercymegapodius: Mourer-Chauviré, 1992), наличием неглубокой, но отчетливой вырезки в медиальном крае стержня кости непосредственно вблизи processus асгосогасоideus (рис. 1, inc), а также тем, что стержень кости не расширяется медиально в краниальном направлении (у Bumbanortyx медиальный край стержня субпараллелен длинной оси кости на уровне facies articularis humeralis). Витвапоттух отличается от родов Gallinuloides Eastman, 1900 и Paraortygoides Mayr, 2000 (Gallinuloididae) более округлой cotyla scapularis (отчетливо овальная у Gallinuloides и Paraortygoides: Mayr, 2000; Mayr, Weidig, 2004), утоньшенным и более поперечно ориентированным crista acrocoracoidea (утолщенный валикообразный и более продольно ориентированный у Gallinuloides и Paraortygoides; рис. 1, са) и несколько укороченным extremitas omalis (часть кости, расположенная краниальнее cotyla scapularis, удлинена у Gallinuloides и Paraortygoides; рис. 1, a, δ). Витbanortyx отличается от Paraortygidae более округлой cotyla scapularis (у Paraortygidae, включая Хоrazmortyx Zelenkov et Panteleyev, 2019, длинная ось cotyla ориентирована косо по отношению к длинной оси кости: Mourer-Chauviré, 1992; Zelenkov, Panteleyev, 2019; Stidham et al., 2020). Bumbanortyx отличается от типового рода Paraortyx Gaillard, 1908 также тем, что impressio lig. acrocoracohumeralis ориентирован дорсально при виде с дорсальной стороны, и весь processus acrocoracoideus выступает краниально при виде с дорсальной стороны. От Xorazmortyx и Scopelortyx Mourer-Chauviré, Pickford et Senut, 2015, имеющих морфологически отличающийся от Paraortyx коракоид, Bumbanortyx отличается медиально расширенным processus acrocoracoideus при виде с дорсальной стороны (см. Mourer-Chauviré et al., 2015; Zelenkov, Pantelevev, 2019).

Плечевая кость Bumbanortyx отличается от таковой всех других семейств курообразных узкой (не расширенной краниокаудально) сариt humeri (состояние не известно для Gallinuloides). От раннезоценового Paraortygoides (Gallinuloididae) также отличается мелкой fossa tricipitalis dorsalis.

Тарсометатарсус Bumbanortyx отличается от такового Paraortygoides более центрально расположенным гипотарсусом (у Paraortygoides он смещен латерально: Mayr, 2016, рис. 2E); от представителей семейств Quercymegapodiidae и Paraortygidae – дорсоплантарно низким гипотарсусом. От Argillipes aurorum Harrison et Walker, 1977 отличается медиолатерально более широким гипотарсусом за счет преимущественно плантарной ориентации желоба для m. flexor hallucis longus (y Argillipes aurorum гипотарсус более узкий за счет того, что желоб для m. flexor hallucis longus ориентирован в значительной степени латерально: Harrison. Walker, 1977; Mayr, Smith, 2019). Помимо этого, медиальный край тарсометатарсуса не формирует расширения при переходе на проксимальный эпифиз у Argillipes aurorum, в то время как перегиб на ypoвне fossa infracotylaris dorsalis отчетливо выражен у Bumbanortyx. От Percolinus Harrison et Walker, 1977 отличается дорсоплантарно низким



Рис. 1. Коракоиды избранных представителей ископаемых Galliformes: a – Gallinuloides wyomingensis Eastman, 1900, экз. Wyoming Dinosaur Center (Термополис, США), № CGR-012; США; нижний эоцен, формация Грин Ривер (по: Mayr, Weidig, 2004, с изменениями); δ – Paraortygoides messelensis Mayr, 2000, голотип Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum (Франкфурт-на-Майне, Германия), № ME 1303a (фото автора); Германия, местонахождение Мессель; нижний эоцен; θ , e, k – Bumbanortyx transitoria gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 3104/265, краниальный фрагмент левого коракоида; ∂ , w, n – Bumbanipodius magnus gen. et sp. nov., экз. ПИН, 3104/195, краниальный фрагмент левого коракоида; ∂ , w, n – Bumbanipodius magnus gen. et sp. nov., экз. ПИН, 3104/195, краниальный фрагмент левого коракоида; ∂ , w, n – Bumbanipodius magnus gen. et sp. nov., экз. ПИН, 3104/195, краниальный фрагмент левого коракоида; ∂ , w, n – Bumbanipodius magnus gen. et sp. nov., экз. ПИН, 3104/195, краниальный фрагмент левого коракоида; Монголия, местонахождение Цаган-Хушу; нижний эоцен; s – Quercymegapodius brodkorbi Mourer-Chauviré, 1992, экз. в колл. Ун-та наук и техник Лангедока (Монпелье, Франция), № BFI 1849, краниальный фрагмент левого коракоида; Франция, местонахождение la Bouffie; верхний эоцен; u – Хогаzmortyx turkestanensis Zelenkov et Panteleyev, 2019, голотип Зоол. ин-т РАН (С.-Петербург), № 4991, краниальный фрагмент правого коракоида (отражен); Узбекистан, местонахождение Джерой 2; средний эоцен. a-a – вид с дорсомедиальной стороны, e, d – вид с латеральной стороны; e-u – вид с дорсальной стороны; κ , n – вид с вентральной стороны. Обозначения: са – crista acrocoracoidea; сs – соtyla scapularis; fah – facies articularis humeralis; ib – impressio bicipitis; ila – impressio lig. acrocoracohumeralis; inc – вырезка в медиальном крае стержня; pp – processus procoracoideus.

гипотарсусом и наличием перегиба в медиальном крае при переходе на проксимальный эпифиз.

Замечания. Витвапотух представляет стволовых курообразных, поскольку имеет сильновогнутую округлую cotyla scapularis, как у трех ископаемых семейств – Paraortygidae, Gallinuloididae и Quercymegapodiidae (Mourer-Chauviré, 1992; Mayr, 2000). При этом общими очертаниями и морфологией Bumbanortyx ближе всего к Quercymegapodius, с которым он сближается крупной округлой и расположенной строго дорсально cotyla scapularis (у Paraortygidae и Gallinuloididae cotyla scapularis овальная и несколько смещена латерально), сильно выдающимся краниально ргосезѕия асгосогасоіdеия, а также короткой, широкой и сильно выступающей вентрально (формирующей высокую labrum glenoidale) facies articularis humeralis (см. Mourer-Chauviré, 1992; Alvarenga, 1995). У Quercymegapodius полностью редуцирован processus procoracoideus, однако этот отросток имеется у Ameripodius silvasantosi Alvarenga, 1995 из олигоцена Бразилии, который также сближается с Bumbanortyx прямым стержнем в краниальной части кости (см. Alvarenga, 1995). Ранее отсутствие processus procoracoideus pacсматривалось как характерная черта Quercymegapodiidae (Mourer-Chauviré, 1992), однако присутствие выраженного processus procoracoideus y



Рис. 2. Проксимальные фрагменты тарсометатарсусов избранных представителей ископаемых Galliformes: *a*, *b*, *d*, *ж*, *u* – Bumbanortyx transitoria gen. et sp. nov., экз. ПИН, № 3104/663; *b*, *c*, *e*, *s*, *k* – Bumbanipodius magnus gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 3104/183; Монголия, местонахождение Цаган-Хушу; нижний эоцен; *n* – Argillipes aurorum Harrison et Walker, 1977, голотип Муз. естественной истории в Лондоне, № А 3130; Англия, о-в Шеппи, местонахождение Лондон Клэй; нижний эоцен (по: Mayr, Smith, 2019, с изменениями); *м* – Ameripodius alexis Mourer-Chauviré, 2000 (Quercymegapodiidae), экз. Нац. муз. Естественной истории в Париже, № SG 9342; Франция, местонахождение Сан-Жеранле-Пюи; нижний моцен (фото автора). *a*, *b* – вид с дорсальной стороны; *s*, *e* – вид с латеральной стороны; *d*, *e* – вид с плантарной стороны; *ж*, *s* – вид с медиальной стороны; *u*–*m* – вид с проксимальной стороны (не в масштабе). Обозначения: cl – cotyla lateralis; cm – cotyla medialis; fdl – канал для сухожилия m. flexor digitorum longus; fhl – борозда для сухожилия m. flexor hallucis longus; fp2 – борозда для сухожилий m. flexor perforatus digiti II и/или m. flexor perforans et ligamentum collaterale mediale.

Ameripodius silvasantosi и в меньшей степени у A. alexis Mourer-Chauviré, 2000 указывает на изменчивость этого признака у Quercymegapodiidae.

Наличие неглубокой, но отчетливой вырезки в медиальном крае стержня коракоида вблизи ргоcessus acrocoracoideus и относительно крупного processus procoracoideus позволяет сближать Bumbanortyx c Gallinuloididae при общем структурном сходстве с Quercymegapodiidae. Таким образом, коракоид Bumbanortyx демонстрирует морфологическую мозаику признаков Gallinuloididae и Quercymegapodiidae и может рассматриваться как промежуточное звено между этими двумя семействами. При этом Gallinuloididae известны из раннего эоцена, a Quercymegapodiidae – только начиная с позднего эоцена (Mourer-Chauviré, 1992; Mayr, 2009), поэтому морфологические черты, общие между Bumbanortyx и Gallinuloididae, могут представлять собой плезиоморфии, а сходство между Bumbanortyx и Quercymegapodiidae, очевидно, является продвинутым. Тем не менее, промежуточная морфология Bumbanortyx указывает на то, что морфологический тип коракоида Quercymegapodiidae сформировался на основе такового Gallinuloididae.

Ранее еще один коракоид из пачки бумбан (экз. IMG, № 100/1371) был описан как предполагаемый представитель семейства Quercymegapodiidae (Hood et al., 2019). Экз. IMG, № 100/1371 в целом характеризуется сходной морфологией, но отличается от описываемого в этой работе несколько более крупными размерами и отсутствием вырезки в медиальном краю стержня, и может представлять отдельный вид.

Наиболее характерной морфологической чертой Bumbanortyx является узкая (не имеющая вентрального расширения) сариt humeri плечевой кости, не характерная ни для каких других известных представителей Galliformes. Эта особенность ранее отмечалась для неназванного представителя отряда из пачки бумбан (Hwang et al., 2010), которого я здесь отношу к Bumbanortyx. Наличие такой же сариt humeri недавно было отмечено для мелкой фазановой птицы из нижнего эоцена Бельгии, предположительно отнесенной к Argilliреs (Mayr, Smith, 2019). Проявление данного признака у ряда раннеэоценовых курообразных может свидетельствовать о том, что они представляют отдельную группу уровня семейства. В то же время, необходимо отметить, что строение сарит humeri не известно для Gallinuloides, однако с этим родом Bumbanortyx сближается в строении коракоида — таким образом, нельзя исключить, что Bumbanortyx представляет Gallinuloididae. С другой стороны, общее структурное сходство с коракоидом более молодого рода Quercymegapodius может быть апоморфным — в таком случае Bumbanortyx может оказаться примитивным представителем Quercymegapodiidae.

Тарсометатарсусы, относимые к Bumbanortyx transitoria, общими пропорциями сходны с таковым Argillipes aurorum, но отличаются формой гипотарсуса и наличием перегиба в медиальном крае кости при переходе на проксимальный эпифиз (см. рубрику "Сравнение"). Мелкая курообразная птица, сходная с Argillipes aurorum по строению тарсометатарсуса и также имеющая узкую caput humeri, известна из раннего эоцена Бельгии (Mayr, Smith, 2019). Для бельгийской птицы также характерен указанный перегиб, как у Bumbanortyx, но иная форма гипотарсуса. Таким образом, неназванный бельгийский таксон и Argillipes aurorum, по-видимому, представляют собой формы, близкие к Bumbanortyx transitoria. При этом отличия в строении тарсометатарсуса от Paraortygoides не позволяют сближать Bumbanortyx c Gallinuloididae. "Argillipes" paralectoris Harrison et Walker, 1977, скорее всего, представляет отдельный род, и его отнесение к Galliformes требует подтверждения (Mayr, Smith, 2019).

По общей организации проксимального эпифиза тарсометатарсуса и, в частности, гипотарсуса, Bumbanortyx сближается с современными Cracidae, от которых отличается плантарным положением и небольшим диаметром канала m. flexor digitorum longus, а также почти не выраженными fossae parahypotarsales. Последнее свидетельствует о слабо развитых коротких мускулах стопы и, следовательно, иной локомоторной специализации Bumbanortyx в сравнении с современными Cracidae.

Bumbanortyx transitoria Zelenkov, sp. nov.

Название вида от transitorius *лат.* – переходный.

Голотип – ПИН, № 3104/265, краниальный фрагмент левого коракоида; Монголия, местонахождение Цаган-Хушу; нижний эоцен, пачка бумбан. Сборы ССМПЭ, 1980 г.

Описание (рис. 1, *в*, *г*, *е*, κ ; 2, *a*, *в*, *д*, *ж*, *u*; 3, *a*, δ). Совпадает с диагнозом рода (который также составляет диагноз нового вида).

Размеры в мм. Коракоид: длина от краниальной вершины кости до каудального края cotyla scapularis 5.6; дорсовентральная высота на уровне cotyla scapularis 2.2. Плечевая кость: ширина проксимального эпифиза 7.8; краниокаудальная высота caput humeri 2.5. Тарсометатарсус: ширина проксимального эпифиза 4.4.

Сравнение. В роде Bumbanortyx один вид.

Замечания. К В. transitoria на основании сходных относительных размеров я отношу плечевую кость и тарсометатарсус. Дорсовентральная ширина caput humeri у экз. ПИН, № 3104/663 и длина гленоидной части коракоида (от вершины facies articularis humeralis до вершины processus procoracoideus) у голотипа соответствуют некрупным экз. современного Coturnix coturnix. Вторая курообразная птица из Цаган-Хушу (Bumbanipodius magnus gen. et sp. nov.) имеет отчетливо большие размеры.

Материал. Кроме голотипа, из типового местонахождения: экз. ПИН, № 3104/128, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; экз. ПИН, № 3104/663, проксимальный фрагмент левого тарсометатарсуса.

Род Bumbanipodius Zelenkov, gen. nov.

Название рода от Bumban – нижнеэоценовая пачка в местонахождении Цаган-Хушу, и Megapodius – современный род Galliformes; м. р.

Типовой вид – Bumbanipodius magnus sp. nov.

Диагноз. В коракоиде cotyla scapularis крупная, округлая, ориентирована преимущественно дорсально; processus acrocoracoideus короткий и очень незначительно выступает краниально относительно вершины facies articularis humeralis; impressio lig. acrocoracohumeralis ориентирован в значительной степени дорсально и отчетливо виден при виде с дорсальной стороны; facies articularis clavicularis расширена краниокаудально: impressio bicipitis несущественно выдается вентральотносительно прилегающей вентральной HO поверхности стержня и слабо выдвинут медиально относительно прилегающей части стержня; facies articularis humeralis короткая (ее длина примерно вдвое превышает ширину), широкая и с тупым краниальным концом; labrum glenoidale сильно выдается вентрально и выпуклая.

В тарсометатарсусе fossa parahypotarsalis medialis умеренно выражена, fossa parahypotarsalis lateralis едва заметна; sulcus extensorius довольно глубокий, огорожен тонким медиальным краем и утолщенным латеральным краем, проксимально переходит в глубокую fossa infracotylaris dorsalis; hypotarsus проксимодистально короткий, умеренно высокий дорсоплантарно, по ширине составляет около 2/3 от ширины проксимального эпифиза; канал m. flexor digitorum longus крупный и несколько утоплен дорсально; желоб для сухо-



Рис. 3. Ископаемые Galliformes и Gruiformes: a, δ – Bumbanortyx transitoria gen. et sp. nov., экз. ПИН, № 3104/128, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; $e-\partial$ – Bumbanipes aramoides gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 3104/665, дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса; e-3 – Bumbaniralla walbeckornithoides gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 3104/264, краниальный фрагмент левого коракоида; u – Messelornithidae indet.; экз. ПИН, № 3104/567, фрагмент левого коракоида; Монголия, местонахождение Цаган-Хушу; нижний эоцен; κ, a – Itardiornis hessae Mourer-Chauviré, 1995, экз. Ун-т наук и техник Лангедока (Монпелье, Франция), № ITD 679, краниальный фрагмент левого коракоида; Франция, местонахождение Итардиес; нижний олигоцен (фото автора). a – Вид с каудальной стороны; δ – вид с краниальной стороны; e, w, u, κ – вид с дорсальной стороны; z – вид с плантарной стороны; d – вид с дистальной стороны; (не в масштабе); e – вид с медиальной стороны; z, n – вид с свентральной стороны; d – вид с саритальный кораи стороны (не в масштабе); e – вид с медиальной стороны; z, n – вид с свентральной стороны; d – вид с саритальной стороны; fah – facies articularis humeralis; fd – fossa tricipitalis dorsalis; fns – foramen n. supracoracoidei; h – крючок processus acrocoracoideus; in с – вырезка в медиальном крае стержня; lg – labrum glenoidale; pa – processus acrocoracoideus; tm2–4 – trochleae metatarsorum II–IV; tv – tuberculum ventrale. Длина масштабной линейки – 5 мм.

жилия длинных сгибателей второго пальца (m. flexor perforatus digiti II и/или m. flexor perforans et perforatus digiti II) ориентирован плантарно и расположен заметно плантарнее, чем желоб m. flexor hallucis longus; желоб m. flexor hallucis longus ориентирован латероплантарно; желоб для m. fibularis longus отчетливо выражен. При виде с дорсальной стороны стержень равномерно расширяется проксимально при переходе на проксимальный эпифиз.

Видовой состав. В роде Bumbanipodius один вид.

С р а в н е н и е (рис. 1, ∂ , ж, л; 2, δ , ϵ , e, 3, κ). Коракоид Bumbanipodius отличается от всех других палеогеновых курообразных коротким и слабо выдающимся краниально processus acrocoracoideus, который при этом слабо выдается медиально относительно медиального края стержня. От Paraortygoides и Gallinuloides (сем. Gallinuloididae) помимо этого отличается округлой и дорсально ориентированной cotyla scapularis; от Bumbortyx и Gallinuloides также отличается отсутствием вырезки в медиальном крае стержня непосредственно у processus acrocoracoideus (рис. 1, inc); от Quercymegapodius – также расширенным ргосезsus procoracoideus (степень развития отростка у Bumbanipodius не ясна).

Тарсометатарсус Bumbanipodius отличается от всех других палеогеновых курообразных коротким и медиоплантарно ориентированным бугорком для крепления lig. collaterale mediale при виде с проксимальной стороны (у других представителей этот бугорок или не виден, или имеет вид удлиненной площадки; рис. 2, lcm). От Paraortygoides также отличается более центральным расположением гипотарсуса; от Ameripodius – более широким и несколько более низким гипотарсусом с более плантарно расположенным желобом длинных сгибателей второго пальца, а также наличием желоба для m. fibularis longus; от Quercymegapodius – заметно более низким гипотарсусом и дорсальным смещением желоба длинных сгибателей второго пальца. От Argillipes aurorum также ровным латеральным краем кости при виде с проксимальной стороны и маленьким желобом длинных сгибателей второго пальца (у Argillipes aurorum плантарная часть cotyla lateralis выдается латерально, в результате чего латеральный край кости формирует выступ при виде с проксимальной стороны). От Percolinus также отличается более симметричным гипотарсусом (у Percolinus латеральный край гипотарсуса редуцирован). От Bumbanortyx – также высоким гипотарсусом, расширенным в своей плантарной половине cotyla medialis (у Bumbanortyx плантарная часть cotyla усечена), более плантарно располагающимся желобом длинных сгибателей второго пальца, а также равномерно расширяющимся стержнем при переходе на эпифиз при виде с дорсальной стороны.

З а м е ч а н и я. Коракоид Bumbanipodius сочетает черты Quercymegapodiidae и Gallinuloididae, при этом с последними он сходен утолщенным crista acrocoracoidei. Однако в целом строение плечевой части коракоида не позволяет однозначно сближать Bumbanipodius ни с одним из семейств.

Тарсометатарсус Bumbanipodius в общих чертах сходен с таковым Argillipes aurorum (Harrison, Walker, 1977) и представляется более близкой к Argillipes формой, чем Bumbanortyx. Bumbanipodius и Argillipes aurorum сближаются строением гипотарсуса, сходным уровнем развития fossae parahypotarsales, а также формой стержня при переходе на эпифиз при виде с дорсальной стороны. При этом Bumbanipodius отличается от Argillipes aurorum формой cotyla lateralis, геометрией гипотарсуса и укороченным бугорком для lig. collaterale mediale. Короткий бугорок также имеется у современных Megapodius Gaimard, 1823 (семейство Megapodiidae), где он располагается дорсальнее и ориентирован строго латерально.

Bumbanipodius magnus Zelenkov, sp. nov.

Название вида magnus лат. – крупный.

Голотип – ПИН, № 3104/183, проксимальный фрагмент левого тарсометатарсуса; Монголия, местонахождение Цаган-Хушу; нижний эоцен, пачка бумбан. Сборы ССМПЭ, 1980 г.

Описание (рис. 1, ∂ , \mathcal{K} , n; 2, δ , ϵ , e, 3, κ). Совпадает с диагнозом рода (который также составляет диагноз нового вида).

Размеры в мм. Тарсометатарсус: ширина проксимального эпифиза 5.2. Коракоид: длина от краниальной вершины кости до каудального края cotyla scapularis 6.6; дорсовентральная высота на уровне cotyla scapularis 2.8.

Сравнение. В роде Bumbanipodius один вид.

З а м е ч а н и я. Bumbanipodius magnus — более крупная форма по сравнению с Bumbanortyx transitoria (размером с современного Ptilopachus petrosus Gmelin, 1789). На этом основании к В. magnus отнесен относительно крупный фрагментарный коракоид из типового местонахождения, подтверждающий обособленный родовой статус этого вида.

Материал. Кроме голотипа, из типового местонахождения экз. ПИН, № 3104/195, краниальный фрагмент левого коракоида.

ОТРЯД GRUIFORMES

GRUIFORMES INCERTAE FAMILIAE

Род Bumbanipes Zelenkov, gen. nov.

Название рода от Bumban – нижнезоценовая пачка в местонахождении Цаган-Хушу, и pes *лат*. – стопа; м. р.

Типовой вид – Bumbanipes aramoides sp. nov.

Д и а г н о з. Стержень тарсометатарсуса широкий, дистальный эпифиз несущественно расширен относительно стержня; trochlea metatarsi III медиолатерально широкий; trochlea metatarsi IV узкий медиолатерально (заметно уже trochlea metatarsi III), его дорсальный край располагается примерно на одном уровне с дорсальным краем trochlea metatarsi III; trochlea metatarsi II сдвинут заметно проксимальнее относительно trochlea metatarsi IV и умеренно смещен плантарно (его дорсальный край располагается на уровне середины trochlea metatarsi III).

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение (рис. 3, $e-\partial$). От всех представителей Gruiformes, кроме Heliornithidae, отличается медиолатерально суженным trochlea metatarsi IV при виде с дистальной стороны. Кроме того, trochlea metatarsi IV очень несущественно отставлен латерально, в результате чего дистальный эпифиз слабо расширен (близкое состояние характеризует некоторых Rallidae s.l.). От Parvigruidae также отличается тем, что при виде с дистальной стороны trochlea metatarsi IV располагается примерно на одном уровне с trochlea metatarsi III (смещен плантарно у Parvigruidae) и его дорсальный край асимметричен (латеральный валик сочленовной поверхности выступает несколько сильнее, чем медиальный), а также тем, что trochlea metatarsi II несильно смещен плантарно.

Замечания. Общими пропорциями дистального эпифиза тарсометатарсуса Bumbanipes сходен с примитивными гусеобразными Presbyornis, но отличается от этого рода и других Anseriformes тем, что trochlea metatarsi III медиолатерально широкий при виде с дистальной и дорсальной сторон (у гусеобразных и Presbyornis сужен), а при виде с плантарной стороны его суставная поверхность субквадратная (у гусеобразных и Presbyornis - субтреугольная с проксимальным заостренным концом). Также, в отличие от Presbyornis и гусеобразных, стержень кости довольно широкий, поэтому дистальный эпифиз практически не выглядит расширенным по отношению к нему. У Presbyornis и большинства гусеобразных trochlea metatarsi III формирует отчетливую дорсальную выпуклость при виде с медиальной или латеральной стороны, что не выражено у Bumbanipes.

Характерный для Bumbanipes широкий trochlea metatarsi III с субквадратной плантарной сочленовной поверхностью характеризует большинство Gruiformes (за исключением Aramidae и части Rallidae, у которых плантарная поверхность бывает треугольной). При этом из Gruiformes по общим пропорциям Bumbanipes ближе всего к Aramidae и ископаемому семейству Parvigruidae, от которых отличается в первую очередь практически не расширенным дистальным эпифизом и узким trochlea metatarsi IV (от Aramidae – также субквадратной плантарной суставной поверхностью trochlea metatarsi III). Сходство с Aramidae проявляется и в положении trochlea metatarsi II (у Aramidae и Bumbanipes умеренно сдвинут плантарно, у Parvigruidae – сильно). Среди журавлеобразных узкий trochlea metatarsi IV характерен для Heliornithidae, что, несомненно, представляет собой адаптацию к плаванию у этих специализированных птиц, имеющих сильно преобразованный тарсометатарсус. Parvigruidae и некоторые Rallidae имеют относительно зауженный trochlea metatarsi IV, но он все равно шире, чем у Bumbanipes. В то же время, дорсальный край trochlea metatarsi IV располагается дорсальнее у Bumbanipes, чем у Parvigruidae. Крупное плантарное пневматическое отверстие характеризует ряд различных представителей журавлеобразных. Таким образом, положение Bumbanipes в системе Gruiformes пока не ясно и требует новых материалов. При этом узкий trochlea metatarsi IV характеризует разнообразных плавающих птиц и указывает на вероятно сходный образ жизни у Bumbanipes.

Bumbanipes aramoides Zelenkov, sp. nov.

Название вида — от современного рода Aramus Vielillot, 1816.

Голотип — ПИН, № 3104/665, дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса; Монголия, местонахождение Цаган-Хушу; нижний эоцен, пачка бумбан. Сборы ССМПЭ, 1984 г.

Описание (рис. 3, e-d). Совпадает с диагнозом рода (который также составляет диагноз нового вида).

Размеры в мм. Ширина дистального эпифиза тарсометатарсуса 10.6, ширина trochlea metatarsi III 4.6, максимальная высота trochlea metatarsi III 6.1.

Сравнение. В роде Bumbanipes один вид.

Материал. Голотип.

Род Bumbaniralla Zelenkov, gen. nov.

Название рода от Bumban – нижнеэоценовая пачка в местонахождении Цаган-Хушу, и rallus *лат.* – пастушок; ж. р. Tи повой вид – Bumbaniralla walbeckorni-thoides sp. nov.

Д и а г н о з. Коракоид имеет стройные очертания, медиальный край стержня при виде с вентральной стороны прямой, дорсальная поверхность стержня уплощенная; processus acrocoracoideus существенно выдвинут медиально, крючок практически не выражен; наиболее расширенная часть facies articularis humeralis pacnoлагается вблизи cotyla scapularis; cotyla scapularis медиолатерально расширена и глубоковыямчатая: processus procoracoideus с умеренно расширенным основанием, crista procoracoidei (sensu Livezey, Zusi, 2006) оканчивается в средней части стержня; foramen n. supracoracoidei некрупное, расположено вблизи cotyla scapularis.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение (рис. 3, e-3). От Walbeckornis Mayr, 2007 отличается расширенным основанием processus procoracoideus (рис. 3, bpp), слабо выраженным крючком (рис. 3, h) processus acrocoracoideus и краниокаудально удлиненным facies articularis humeralis, вершина которого (рис. 3, ар) располагается на уровне cotyla scapularis (y Walbeckornis вершина facies сдвинута краниально относительно cotyla: Mayr, 2007). От родов Messelornis Hesse, 1988, Pellornis Bertelli, Chiappe et Mayr, 2011 и Itardiornis Mourer-Chauviré, 1995 (семейство Messelornithidae) отличается краниально смещенным foramen n. supracoracoidei, которое у Bumbaniralla приближено к cotyla scapularis; от Messelornis и Itardiornis - также отсутствием вырезки на медиальном крае стержня коракоида вблизи processus acrocoracoideus (заметно при виде с вентральной стороны: рис. 3, inc); от Pellornis – также менее выдающейся латерально labrum glenoidale при виде с вентральной стороны; от Itardiornis – также тем, что вершина facies articularis humeralis сдвинута каудально и находится на уровне cotyla scapularis (у Itardiornis – сдвинута краниально относительно cotyla). От Songzia Hou, 1990 отличается более широким processus procoracoideus.

З а м е ч а н и я. Общими пропорциями и морфологией коракоид Bumbaniralla сходен с таковым Walbeckornis и Messelornithidae (см. Hesse, 1990; Mourer-Chauviré, 1995; Mayr, 2004, 2007, 2016; Bertelli et al., 2011; Wang et al., 2012). C Walbeckornis новый род сближается краниально расположенным foramen n. supracoracoidei (у Messelornithidae отверстие сдвинуто заметно каудальнее), в то время как расширенное основание processus procoracoideus, напротив, сближает Bumbaniralla с Messelornithidae. Таким образом, коракоид Bumbaniralla демонстрирует в некоторой степени промежуточную морфологию и подтверждает возможную близость Walbeckornis к Messelornithidae (Mayr, 2007, 2017). При этом примечательно, что в сборах из Цаган-Хушу также присутствуют кости неопределимых Messelornithidae (рис. 3, u), что впервые показывает сосуществование этих двух групп примитивных Gruiformes.

Bumbaniralla walbeckornithoides Zelenkov, sp. nov.

Название вида от Walbeckornis, морфологически близкого к новому таксону ископаемого рода птиц.

Голотип – ПИН, № 3104/264, краниальный фрагмент левого коракоида; Монголия, местонахождение Цаган-Хушу; нижний эоцен, пачка бумбан. Сборы ССМПЭ, 1980 г.

О п и с а н и е (рис. 3, e-3). Совпадает с диагнозом рода (который также составляет диагноз нового вида).

Размеры в мм. Общая длина сохранившегося фрагмента коракоида 9.7, длина от краниальной вершины до каудального края cotyla scapularis 4.2, минимальная ширина стержня 1.7.

Сравнение. В роде Bumbaniralla один вид.

Материал. Кроме голотипа, из типового местонахождения экз. ПИН, №№ 3104/266, 267, краниальные фрагменты правых коракоидов.

* * *

Автор благодарен Г. Майру (Франкфурт-на-Майне), М. Флоренсу (Вашингтон), Р. Аллану (Париж) и Б. Марандат (Монпелье) за возможность изучения материалов по ископаемым птицам, а также Н.В. Мартыновичу (Калининград) за рецензию. Работа поддержана грантом РФФИ 20-04-00975.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бадамгарав Д., Решетов В.Ю. Палеонтология и стратиграфия палеогена Заалтайской Гоби. М.: Наука, 1985. 104 с. (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 25).

Зеленков Н.В. Ревизия палеоцен—эоценовых монгольских Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) // Палеонтол. журн. 2021. № 3. С. 83–91.

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.

Курочкин Е.Н., Дайк Г.Дж. Первые ископаемые совы (Aves: Strigiformes) из палеогена Азии и обзор палеонтологической летописи отряда совообразных // Палеонтол. журн. 2011. № 4. С. 85–97.

Alvarenga H.M. Um primitive membro de ordem Galliformes (Aves) do Terciário médio de Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil // An. Acad. Bras. Ciênc. 1995. V. 67. P. 33–44. *Baumel J.J., King A.S., Breazile J.E. et al.* Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithological Club, 1993. 779 p.

Bertelli S., Chiappe L.M., Mayr G. A new Messel rail from the Early Eocene Fur Formation of Denmark (Aves, Messelornithidae) // J. Syst. Palaeontol. 2011. V. 9. P. 551–562. Harrison C.J.O., Walker C.A. Birds of the British Lower Eocene // Tert. Res. Spec. Pap. 1977. № 3. P. 1–52.

Hesse A. Die Beschreibung der Messelornithidae (Aves: Gruiformes: Rhynocheti) aus dem Alttertiär Europas und Nordamerikas // Cour. Forsch. Senckenb. 1990. Bd 128. S. 1–176.

Hood S.C., Torres C.R., Norell M.A., Clarke J.A. New fossil birds from the earliest Eocene of Mongolia // Amer. Mus. Novit. 2019. N_{0} 3934. P. 1–24.

Hwang S.H., Mayr G., Bolortsetseg M. The earliest record of a galliform bird in Asia, from the late Paleocene–early Eocene of the Gobi desert, Mongolia // J. Vertebr. Paleontol. 2010. V. 30. P. 1642–1644.

Kurochkin E.N., Dyke G.J. A large collection of Presbyornis (Aves, Anseriformes, Presbyornithidae) from the late Paleocene and early Eocene of Mongolia // Geol. J. 2010. V. 45. P. 375–387.

Livezey B.C., Zusi R.L. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. I. // Bull. Carn. Mus. Natur. Hist. 2006. \mathbb{N} 37. P. 1–544.

Lopatin A.V. Early Paleogene insectivore mammals of Asia and establishment of the major groups of Insectivora // Paleontol. J. 2006. V. 40. Suppl. 3. P. 205–405.

Mayr G. A new basal galliform bird from the middle Eocene of Messel (Hessen, Germany) // Senckenb. Leth. 2000. Bd 80. P. 45–57.

Mayr G. Phylogenetic relationships of the early Tertiary Messel rails (Aves, Messelornithidae) // Senckenb. Leth. 2004. Bd 84. P. 317–322.

Mayr G. The birds from the Palaeocene Fissure filling of Walbeck (Germany) // J. Vertebr. Paleontol. 2007. V. 27. P. 394–408.

Mayr G. Paleogene fossil birds. Berlin, Heidelberg: Springer, 2009. 262 p.

Mayr G. Variations in the hypotarsus morphology of birds and their evolutionary significance // Acta Zool. 2016. V. 97. P. 196–210.

Mayr G. Avian Evolution. The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance. Chichester, West Sussex: J. Wiley & Sons, 2017. 293 p.

Mayr G., Smith T. A diverse bird assemblage from the Ypresian of Belgium furthers knowledge of early Eocene avifaunas of the North Sea Basin // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2019. Bd 291. P. 253–281.

Mayr G., Weidig I. The early Eocene bird Gallinuloides wyomingensis – a stem group representative of Galliformes // Acta Palaeontol. Pol. 2004. V. 49. P. 211–217.

Mourer-Chauviré C. The Galliformes (Aves) from the Phosphorites du Quercy (France): systematics and biostratigraphy // Natur. Hist. Mus. Los Angeles Cty Sci. Ser. 1992. $N \supseteq 36$. P. 67–95.

Mourer-Chauviré C. The Messelornithidae (Aves: Gruiformes) from the Paleogene of France // Cour. Forsch. Senckenb. 1995. Bd 181. P. 95–105.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2021

Mourer-Chauviré C., Pickford M., Senut B. Stem group galliform and stem group psittaciform birds (Aves, Galliformes, Paraortygidae, and Psittaciformes, family incertae sedis) from the Middle Eocene of Namibia // J. Ornithol. 2015. V. 156. P. 275–286.

Stidham T.A., Townsend K.E.B., Holroyd P.A. Evidence for wide dispersal in a stem galliform clade from a new small-sized middle Eocene pangalliform (Aves: Paraortygidae) from the Uinta Basin of Utah (USA) // Diversity. 2020. V. 12: 90.

https://doi.org/10.3390/d12030090

Wang M., Mayr G., Zhang J., Zhou Z. Two new skeletons of the enigmatic, rail-like avian taxon Songzia Hou, 1990 (Songziidae) from the early Eocene of China // Alcheringa. 2012. V. 36. P. 487–499.

Zelenkov N.V. A swan-sized anseriform bird from the late Paleocene of Mongolia // J. Vertebr. Paleontol. 2018. V. 38: e1531879.

Zelenkov N.V., Panteleyev A.V. A small stem-galliform bird (Aves: Paraortygidae) from the Eocene of Uzbekistan // C.R. Palevol. 2019. V. 18. P. 517–523.

New Bird Taxa (Aves: Galliformes, Gruiformes) from the Early Eocene of Mongolia

N. V. Zelenkov

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

New taxa of birds are described from the early Eocene Bumban Member of the Tsagan-Khushu locality in southern Mongolia. *Bumbanortyx transitoria* gen. et sp. nov. is a small galliform bird that combines morphological similarity with the fossil families Quercymegapodiidae and Gallinuloididae. A somewhat larger *Bumbanipodius magnus* gen. et sp. nov. also shows similarities with Quercymegapodiidae, but is close to *Argillipes aurorum* from the early Eocene of England in the structure of the tarsomatetarsus. *Bumbanipes aramoides* gen. et sp. nov. shows the greatest similarity with modern Aramidae (Gruiformes). *Bumbaniralla walbeckornithoides* gen. et sp. nov. is described based on a coracoid, morphologically intermediate between those of *Walbeckornis* and Messelornithidae (stem Gruiformes). The presence of unnamed Messelornithidae in the fauna of the Tsagan-Khushu locality is also noted.

Keywords: fossil birds, taxonomy, Central Asia, Eocene

УДК 56.01.012:551.71/72+553.31

БАКТЕРИАЛЬНЫЕ ОСТАТКИ В НИЖНЕПРОТЕРОЗОЙСКИХ КРАСНОЦВЕТНЫХ КВАРЦИТАХ

© 2021 г. М. М. Астафьева^{*е*}, С. Б. Фелицын^{*b*}, *, Н. А. Алфимова^{*е*}, **

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия ^bИнститут геологии и геохронологии докембрия РАН, Санкт-Петербург, Россия ^cСанкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия *e-mail: felitsynsergev@gmail.com

***e-mail: n.alfimova@spbu.ru* Поступила в редакцию 16.11.2020 г. После доработки 20.11.2020 г. Принята к публикации 20.11.2020 г.

Обнаружение многочисленных бактериальных остатков (включая морфологически сходных с современными железобактериями) в нижнепротерозойских красноцветных кварцитах Карелии — Шокшинского п-ова Онежского озера и о-ва Большой Тютерс Финского залива — указывает на значительную роль бактериальных сообществ в формировании гематитового пигмента в изученных породах.

Ключевые слова: красноцветные кварциты, Шокша, о-в Большой Тютерс, нижний/ранний протерозой, гематит, пигмент

DOI: 10.31857/S0031031X21040024

Красноцветные кварцевые песчаники издавна привлекали внимание своими непревзойденными качествами как материала для строительства и облицовки наиболее важных и ценных объектов. Причина – высокие строительные качества и красота. То, что красноцветность этих кварцитов обусловлена железистыми пленками, покрывающими кварц, известно давно и сомнений не вызывает (Туре, Булах, 2017). Но сама природа железистых пленок оставалась неизвестной. Поэтому мы поставили целью своей работы выявление признаков бактериального происхождения гематитового пигмента пленок и сопоставление полученных данных с изотопно-геохимическими сигнатурами пигмента. Основной задачей исследований явилось обнаружение бактериальных структур в хогландской и шокшинской свитах и в ожелезненных кварцитах (~1.6 млрд лет).

МАТЕРИАЛ

В нашем распоряжении были образцы красноцветных пород (кварцитов) различного возраста из нижнего протерозоя Карелии – Шокшинского п-ова Онежского озера и о-ва Большой Тютерс Финского залива.

Исторические каменоломни шокшинских кварцитов расположены в Прионежском р-не, на Шокшинском п-ове на Онежском озере в 50 км от Петрозаводска. Географические координаты 61°30' N; 35°03' Е. Месторождение приурочено к толще красноцветных пород шокшинской свиты вепсия, венчающей разрез нижнего протерозоя Карелии. Кварциты и кварцитовые песчаники свиты налегают с размывом на песчаники петрозаводской свиты. Для пород характерен чисто кварцевый состав обломочного материала и широкая фациальная изменчивость (Медведев и др., 2011). Красноцветные отложения шокшинской свиты интрудированы силлами ропручейского комплекса. Сиенитовые сегрегации габброперидотитов комплекса датированы уран-свинцовым методом по циркону, возраст 1770 ± 12 млн лет (Бибикова и др., 1990), что является верхним пределом для возраста пород шокшинской свиты. Шокшинский кварцит состоит в основном из кварца, сопутствующие минералы халцедон и серицит. Красноцветность (от темно-малинового до серовато-розового цвета) кварцитов вызвана гематитом (Зискинд, 1989; Туре, Булах, 2017). Причем темный малиновый сорт камня настолько красив, что его использовали при создании саркофага Наполеона в Доме Инвалидов в Париже.

БАКТЕРИАЛЬНЫЕ ОСТАТКИ



Рис. 1. Кристаллы кварца из образца нижней пачки шокшинской свиты, покрытые биопленкой, и химический анализ. Изображение на электронном микроскопе ZEISS № 9182 от 11.04.2019 г. Шокшинский п-ов Онежского озера, ~50 км от Петрозаводска, карьер у пос. Шокша; нижний протерозой, шокшинская свита вепской серии, 1-ая нижняя пачка, 1.65–1.8 млрд лет.

О-в Большой Тютерс находится недалеко от ова Гогланд в Финском заливе Балтийского моря. Образцы были отобраны на западном побережье острова. Крупнозернистые кварциты слагают значительную часть обнаженных коренных пород о-ва Б. Тютерс. Эти кварциты считают вторичными, образовавшимися за счет кислотного выщелачивания углекислыми растворами при температуре 375°С подстилающих биотитовых плагиогнейсов (Терехов и др., 2017; Щербакова, Терехов, 2019). Подобные РТ условия (330-375°С, 152-210 MPa) свидетельствуют о высокотемпературной фации образования вторичных кварцитов, сформировавшихся на большой глубине. Тогда как прочие кварциты Балтийского щита считаются низкотемпературными образованиями, кристаллизовавшимися в условиях зеленосланцевой фации (Лютоев и др., 2016). Верхний рубеж формирования вторичных кварцитов оценивается как 1.68 млрд лет (Терехов и др., 2017). В некоторых обнажениях кварцитов на о-ве Б. Тютерс наблюдаются признаки ожелезнения в виде близких к изометричным пятен диаметром до 2 м интенсивно мясо-красного цвета в центре, к периферии интенсивность окраски снижается. Образец ПИН РАН происходит из центральной части такого наложенного ожелезнения из обнажения в южной части о-ва Б. Тютерс. Координаты места отбора образца 59°50'20.1" N; 27°11'31.8" Е.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Поскольку проблема происхождения и условий образования красношветного пигмента железистых кварцитов представляет значительный интерес, для ее решения были привлечены микропалеонтологические, в частности, бактериально-палеонтологические методы исследования. Для изучения были выбраны красноцветные кварциты Шокши и о-ва Тютерс, имеющие, по данным геологов, разное происхождение. Все бактериально-палеонтологические исследования проводились на сканирующем электронном микроскопе системы Zeiss EVO 50 с рентгеновским микроанализатором Inca Oxford (350); TESCAN VEGA II ZMU с системой рентгеновского энерголисперсионного микроанализа INCA ENERGY 450 и TESCAN VEGA 3. Исследовались только свежие сколы образцов, напыление - золотом.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В образцах из **нижней пачки** шокшинской свиты вепской серии кварц представлен чаще всего хорошо оформленными кристаллами (рис. 1), а также округлыми (диаметр менее 100 мкм) и аморфными частицами (рис. 2).

Кристаллы кварца часто покрыты пленкой (рис. 2, 3), в которой иногда можно проследить отдельные нити и кокки, сцементированные



Рис. 2. Зерна кварца из образца нижней пачки шокшинской свиты, покрытые биопленкой. Изображение на электронном микроскопе ZEISS № 9250 от 25.04.2019 г. Местонахождение и возраст см. рис. 1.

уплотненным гликокаликсом, что дает возможность предположить биогенную природу гематитовых пленок, т.е., считать их биопленками. Иногда биопленки покрывают сразу несколько кристаллов, как бы объединяя их (рис. 4).

Изредка встречаются длинные нитевидные формы диаметром около 1.5 мкм (рис. 5). Однако доказать их инситность невозможно, не исключено, что это более поздние образования. Эта форма напоминает покрытый оксидами железа "стебелек" галионеллы — железобактерии, существование которой в раннепротерозойское время сомнений не вызывает, и присутствие подобной формы в железистом красноцветном пигменте только подтверждает нашу гипотезу о биогенном происхождении красноцветного пигмента кварцитов Шокши. Хотя напоминаем, что это, возможно, более позднее засорение.

Химический элементный состав биопленок непостоянен, железо в основном приурочено к биопленкам.

В образцах из **верхней пачки** шокшинской свиты вепской серии кварц представлен крупными окатанными зернами диаметром ≥100 мкм (рис. 6), довольно часто покрытыми биопленками. Объединения нескольких кристаллов биопленкой не наблюдалось.

В кварцитах о-ва Тютерс картина принципиально иная. Ни кристаллы, ни крупные окатанные зерна и округло-овальные формы кварца не встречены. Кроме аморфного (скрытокристаллического) кварца наблюдаются фрагменты пород, практически полностью состоящие из спрессованных биопленок, в которых зачастую превалирует кремний (рис. 7, 8). О том, что эти пленки имеют биогенное происхождение, говорит характер их строения, напоминающий спрессованные коккоидные структуры, сцементированные гликокаликсом.

В образцах с доминированием кремния обнаружена интересная крупная (65 × 6.5 мкм) форма с довольно толстой и плотной оболочкой (рис. 9). О ее систематическом положении судить не представляется возможным. Однако, судя по размерам (длина >100 мкм, ширина ≈15 мкм) и довольно сложному внутреннему строению – предполагаемому наличию толстой стенки, можно предположить ее цианобактериальную или даже эвкариотную природу, или, нельзя исключить, что эта форма является частью какого-то крупного организма.

Железистый пигмент в красноцветных кварцитах о-ва Б. Тютерс также присутствует в виде биопленок. Иногда кажется, что биопленки сложены коккоидными формами, погруженными в гликокаликс. Изредка встречаются и нитевидные формы. Нитевидные формы могут быть широкими (иногда >10 мкм) (рис. 10). Нити могут быть и тонкими, покрытыми чехлом.



Рис. 3. Обломок кварца, покрытый биопленкой, из образца нижней пачки шокшинской свиты, и химический анализ. Изображение на электронном микроскопе ZEISS № 9249 от 25.04.2019 г. Местонахождение и возраст см. рис. 1.



Рис. 4. Обломки минералов, покрытые биопленкой, объединяющей несколько кристаллов из образца нижней пачки шокшинской свиты, и химический анализ. Изображение на электронном микроскопе ZEISS № 9187 от 12.04.2019 г. Местонахождение и возраст см. рис. 1.



Рис. 5. Нитевидные формы, покрытые оксидами железа, из образца нижней пачки шокшинской свиты. Одна из них разорвана в центральной части и напоминает "стебелек" современных железобактерий Gallionella spp. Изображение на электронном микроскопе ZEISS № 9164 от 11.04.2019 г. Местонахождение и возраст см. рис. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По характеру биогенных пленок кварциты Шокши и о-ва Тютерс принципиально отличаются.

На основе взаимоотношения биогенных структур и кварца основной массы красноцветные песчаники шокшинской свиты можно разделить на две группы. Первая группа соответствует нижней пачке шокшинской свиты вепской серии. Кварц в этих кварцитах встречается в виде хорошо оформленных кристаллов размером до 10–20 мкм и их обломков, которые покрыты железистой биопленкой. Причем часто биопленка охватывает сразу несколько кристаллов.

Вторая группа представлена кварцитами верхней пачки шокшинской свиты, где каждое окатанное зерно кварца покрыто биопленкой; объединения кристаллов не наблюдается.

Судя по сохранности кристаллов и зерен кварца и биопленок, их покрывающих, по всей видимости, железистые биопленки Шокши образовались в водной среде непосредственно после образования осадка, и их можно считать практически одновозрастными с процессом седиментации.

Железистые биопленки кварцитов о-ва Тютерс имеют совершенно другой характер. Отдельных зерен или кристаллов кварца, как ни странно, в этих образцах наблюдать не удалось, поскольку кварц присутствует в виде криптокристаллических сливных агрегатов. Железистые биопленки образуют скопления, не связанные с кристаллами кварца (которых наблюдать не удалось). Вероятно, рекристаллизация и образование железистых биопленок были разорваны во времени, т.е., время образования пигмента определить трудно. Можно сказать лишь, что для образования биопленок необходима водная среда.

Соответственно, можно говорить о биогенности красноцветного пигмента, представленного железистыми биопленками, в красноцветных кварцитах Шокши и кварцитах о-ва Тютерс, хотя способ образования пигмента в разных местонахождениях может различаться.

Соотношение микрофоссилий, биопленок и кварца в изученных образцах полностью соответствует природе изученных кварцитов: осадочные континентальные и/или прибрежные отложения шокшинской свиты резко отличаются от продукта углекислотного метасоматоза – вторичных кварцитов о-ва Б. Тютерс. Шокшинская свита представляет собой классический пример осадочных красноцветных формаций позднего протерозоя (Негруца, 2011) суммарной мощностью до 100 м, тогда как развитые на гранитоидах белые вторичные кварциты о-ва Б. Тютерс имеют мощность не более 20 м (Лютоев и др., 2016; Терехов и др., 2017); участки ожелезнения в них проявлены в виде локальных зон с разной интенсивностью красной пигментации площадью первые м². Подобная форма ожелезнения сливных кварци-



Рис. 6. Крупные окатанные зерна кварца из образца верхней пачки шокшинской свиты, диаметр >100 мкм. Изображение на электронном микроскопе ZEISS № 9363 от 30.05.2019 г. Местонахождение и возраст см. рис. 1; 3-я пачка шокшинской свиты.



Рис. 7. Биопленки в кварцитах о-ва Тютерс и их химический состав. Изображение на электронном микроскопе ZEISS № 9416 от 13.06.2019 г. Зап. побережье о-ва Б. Тютерс; нижний протерозой.



Рис. 8. Биопленки в кварцитах о-ва Тютерс и их химический состав. Изображение на электронном микроскопе ZEISS № 9429 от 13.06.2019 г. Местонахождение и возраст см. рис. 7.



Рис. 9. Крупная форма сложного строения неясного систематического положения (см. стрелки). Изображение на электронном микроскопе ZEISS № 9412 от 13.06.2019 г. Местонахождение и возраст см. рис. 7.

тов явно свидетельствует о наложенном характере ожелезнения, установление возраста которого не представляется возможным. В отличие от ожелезненных вторичных кварцитов, гематитовый пигмент кварцитов шокшинской свиты имеет конседиментационную природу, установленную ранее (Голдобина, Михайлова, 1966). Крайне важным результатом является обнаружение биопленок, облегающих кварц в образцах из нижней пачки шокшинской свиты. Кристаллический кварц регенерационного цемента образован при растворении и рекристаллизации кварца в условиях глубинного катагенеза (Сочава, 1979). Сохранность биоструктур на таких кри-



Рис. 10. Широкая нить в кварцитах о-ва Тютерс и химический состав. Изображение на электронном микроскопе ZEISS № 9481 от 20.06.2019 г. Местонахождение и возраст см. рис. 7.

сталлах свидетельствует об устойчивости морфологии объектов биогенного (бактериального) происхождения минералов железа даже в условиях метаморфогенного минералообразования.

выводы

Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы:

– гематитовый пигмент изученных кварцитов имеет биогенное происхождение. В случае шокшинских красноцветов возрастом 1.65–1.8 млрд лет пигмент имеет первичную природу, и наличие биопленок подтверждает гипотезу А. Чухрова (1975) о бактериальном ферригидрите как прекурсоре гематита красноцветных отложений. Находки морфологически сходных с современными железобактериями форм в шокшинских кварцитах однозначно указывают на важную роль этой группы бактерий в формировании гематитового пигмента красноцветов. Время появления гематитового пигмента вторичных кварцитов о-ва Б. Тютерс установить невозможно, но оно явно моложе возраста кварцитов (~1.7 млрд лет).

– различное происхождение кварцевого субстрата, на котором развиты биопленки, определяет характер взаимоотношения кварца и биопленок. В случае шокшинской свиты биопленки облекают зерна песчаной размерности и кристаллический кварц регенерационного цемента. В случае метасоматических кварцитов о-ва Б. Тютерс биопленки не связаны со сливным криптокристаллическим кварцем.

 биогенные образования сохраняют морфологические признаки их происхождения даже в условиях растворения и рекристаллизации кварца основной массы, что позволяет рассматривать гематитовый пигмент красноцветных отложений в качестве подходящего объекта для бактериальной палеонтологии.

* * *

Авторы признательны всем, кто помогал в проведении этой работы, за обсуждение результатов и ценные советы, особенно Е.А. Жегалло, О.С. Самылиной и Г.Т. Ушатинской, а также Л.В. Зайцевой и Р.А. Ракитову за помощь при работе на электронных сканирующих микроскопах.

Работа выполнена в рамках Госзадания № АААА-А18-118011590190-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бибикова Е.В., Кирнозова Е.И., Лазарев Ю.Н. и др. U-Рь изотопный возраст вепсия Карелии // Докл. АН СССР. 1990. Т. 310. № 1. С. 212–216.

Голдобина Л.П., Михайлюк Е.М. Литогенез иотнийских образований Онежской синеклизы // Проблемы осадочной геологии докембрия. Вып. 1. М.: Недра, 1966. С. 54–60. Зискинд М.С. Декоративно-облицовочные камни. Л.: Недра, 1989. 258 с.

Лютоев В.П., Терехов В.Н., Макеев А.Б., Лысюк А.Ю. Первые данные о составе и спектроскопии кварцсодержащих пород острова Большой Тютерс // Изв. ВУЗов. Геол. и разведка. Минералогия, петрография, литология. 2016. № 3. С. 19–27.

Медведев П.В., Голубев А.И., Куликова В.С. Вепсий // Онежская палеопротерозойская структура (геология, тектоника, глубинное строение и минерагения) / Ред. Л.В. Глушанин, Н.В. Шаров, В.В. Щипцов. Петрозаводск: Карельский науч. центр, 2011. С. 119–123.

Негруца В.З. Проблемы стратиграфии нижнего докембрия России (историко-методологический анализ) // Литосфера. 2011. № 1. С. 3–19.

Сочава А.В. Красноцветные формации докембрия и фанерозоя. Л.: Наука, 1979. 207 с.

Терехов Е.Н., Макеев Д.А., Панфилов И.П. и др. О природе вторичных кварцитов острова Большой Тютерс (Финский залив), Россия // Литосфера. 2017. № 6. С. 34–56.

Туре Ж., Булах А.Г. Цветной камень гробницы Наполеона в Париже: искусство, геология, география // Вестн. СПбГУ. Науки о земле. 2017. Т. 62. Вып. 1. С. 20–30.

Чухров А.Ф. Проблема образования железистого пигмента красноцветных пород // Гипергенные окислы железа / Ред. Н.В. Петровская. М.: Наука, 1975. С. 126– 133.

Шербакова Т.Ф., Терехов Е.Н. Геохимия силлиманиткаолинитовых метасоматитов острова Большой Тютерс (Финский залив, Россия) // Геохимия. 2019. Т. 64. № 6. С. 605–617.

Bacterial Remains in the Lower Proterozoic Red-Colored Quartzites

M. M. Astafieva¹, S. B. Felitsyn², N. A. Alfimova³

¹Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia ²Institute of Precambrian Geology and Geochronology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia ³St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

The discovery of numerous bacterial remains (including those morphologically similar to modern iron oxidizing bacteria) in the lower Proterozoic red-colored quartzites of Karelia – the Shokshinsky Peninsula of the lake Onega and the Bolshoy Tyuters island of the Gulf of Finland indicates a significant role of bacterial communities in the formation of hematite pigment in the studied rocks.

Keywords: red-colored quartzites, Shoksha, Bolshoy Tyuters, lower/early Proterozoic, hematite, pigments

102

УДК 582.28+551.72(571.56)

ГРИБЫ УНИКАЛЬНОЙ СОХРАННОСТИ В ВЕНДЕ (ЭДИАКАРИИ) ЯКУТИИ

© 2021 г. П. Н. Колосов*

Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, Россия *e-mail: petrkolosov36@mail.ru Поступила в редакцию 15.10.2018 г. После доработки 26.11.2020 г.

Принята к публикации 01.12.2020 г.

В бюкской свите венда (эдиакария) Берёзовского прогиба на юго-востоке Сибирской платформы (юго-запад Якутии) в окремненных столбчатых строматолитах обнаружены остатки микроорганизмов уникальной сохранности. В результате биологической интерпретации этих остатков установлено систематическое (грибы) положение микроорганизмов: клетки, находящиеся в мицелиальнодрожжевой форме, паразитирующие на слоевищах зеленых водорослей. Сохранились: клетки (особи), мицелии, гифы, почки, веточки мицелий, выросты (выгибания наружу клеточной стенки). Установлены картины: апикального роста гиф; не отделившихся от матери дочерних клеток; паразитирования грибов на водорослях, осмотрофного типа их питания. Описаны новый род и вид Sakhi solomonovi gen. et sp. nov.

Ключевые слова: грибы, дрожжевые клетки, зеленые водоросли, венд (эдиакарий), Берёзовский прогиб, Сибирская платформа

DOI: 10.31857/S0031031X21040085

введение

Исследования ранних (докембрийских), весьма продолжительных этапов развития жизни на Земле представляют огромное научное значение, так как в периодах докембрия кроются корни фанерозойской и современной жизни, а также начало развития палеоэкосистем. Обнаружение и установление систематического положения остатков грибов в венде (эдиакарии) может способствовать выяснению эволюции фанерозойских и рецентных грибов (Мейен, 1987; Каратыгин, 2007; Колосов, 2016а, б). Точная идентификация таксономической принадлежности ископаемых низших грибов затруднена. Палеомикологи в систематизации в основном используют их морфологию, вегетативные структуры и экологические особенности, дополнительно используемые в систематике современных грибов (Wijayawardene et al., 2020). Отмечу, что выделяемый мицелиальнодрожжевой гриб Sakhi solomonovi gen. et sp. nov., как и ранее описанный мицелиальный гриб Surninia implicata Kolosov, 2016 (Колосов, 2016а), в окремненном строматолите столбчатой формы (рис. 1) имеет исключительно хорошую сохранность. Так, у Sakhi solomonovi сохранились: клетки (особи), мицелии, гифы разной формы, почки, веточки мицелий (возможно, гаустории – боковые ответвления гиф), выросты (выгибания наружу клеточной стенки), картины апикального роста гиф, не отделившихся от матери дочерних клеток, паразитирования на водорослях и осмотрофного типа питания (рис. 2—4), а также бурного роста (вся горная порода, слагающая строматолит, представлена преимущественно минерализованными дрожжевыми грибами).

Древнейшие существа, обладающие похожим на грибное строением (различимы гифы и споры) и, предположительно, биологией, обнаружены в Южной Африке в осадочных слоях возрастом 2.4 млрд лет, сформировавшихся в окрестностях подводных вулканов и геотермальных источников (Bengtson et al., 2017). Гифоподобные структуры обнаружены и в позднем докембрии: в венде европейской части России были найдены грибы с ризоидами (Бурзин, 1995, 2003); в неопротерозойских отложениях возрастом около 600 млн лет (Yuan et al., 2005): тот же возраст имеют трубчатые структуры и темноокрашенные клетки, найденные в Намибии и Китае, интерпретируемые как остатки лишайников (Retallack, 1994); в отложениях эдиакария из Ньюфаундленда известны многоклеточные или многоядерные неподвижные организмы, обитавшие в океане ниже световой зоны, относимые некоторыми исследовате-



Рис. 1. Столбчатой формы строматолит, экз. ИГАБМ СО РАН, № 87/150; Западная Якутия, бассейн р. Токко; верхний венд, бюкская свита.

лями к грибам (Peterson et al., 2003). В частности, считается, что грибы отдела или класса Ascoтусоtа (аскомицеты) предположительно произошли примерно 650—550 млн лет назад (Lücking et al., 2009).

Настоящая статья посвящена биологической интерпретации и описанию микрофоссилий, обнаруженных в окремненных столбчатых строматолитах бюкской свиты венда (эдиакария) Берёзовского прогиба на юго-востоке Сибирской платформы (рис. 1), из которых были описаны Surninia implicata Kolosov, 2016 (Колосов, 2016а). В цитированной статье указано место (географическое и стратиграфическое) сбора образцов: среднее течение руч. Торго в бассейне р. Токко (правый приток р. Чары в бассейне р. Олёкмы). Характеризуемые микрофоссилии – остатки микроорганизмов, несомненно, захоронены in situ (рис. 2-4). Это хорошо видно потому, что строматолит сложен ими, вся порода очень плотная, возле микрофоссилий нет микротрещин. На поверхности некоторых остатков сохранились (когда они еще были мягкими) следы кристаллов в виде углублений ромбической формы (рис. 3, *a*).

Автор весьма признателен проф. У. Шопфу (W.J. Schopf) из Калифорнийского ун-та (США) за творческое сотрудничество в изучении докембрийских микроорганизмов.

МЕТОДИКА

Для поиска и изучения микроскопических органических остатков на СЭМ из образца столбчатого строматолита было вырезано несколько тонких пластин, ориентированных вертикально. Их пришлифовали тонким порошком, затем промыли дистиллированной водой, высушили и напылили золотом, соблюдая стерильность. Это общепринятый прием. Использовался СЭМ JEOL JSM-6480LV в режиме высокого вакуума, ускоряющее напряжение 10 кВ, размер диафрагмы – 2, сигнал SEI, рабочее расстояние – 10 мм, изображения во вторичных электронах.



Рис. 2. Зеленые водоросли пластинчатой формы, экз. ИГАБМ СО РАН, № 87/166: *а* – слоевище с паразитами – клетками (дрожжевых и мицелиально-дрожжевых?) грибов, общий вид; *б* – слоевище, пораженное грибами (часть фиг. *а*): 1 – пластины; 2 – грибы, поселившиеся на поверхность таллома водоросли; 3 – трубки, пронизывающие пластины, из которых состоит таллом водоросли; 4 – почки грибов; 5 – гифа гриба (гаустория), внедрившаяся в таллом водоросли; 6 – гифы (?).

Описываемые в статье микрофоссилии исследованы классическим сравнительно-морфологическим методом. Их биологическая интерпретация и систематическая идентификация проведены с использованием самого распространенного и эффективного в научных исследованиях (Методология ..., 1988) приема — аналогии. Все морфологические элементы, структуры микрофоссилий оказались почти идентичными таковым рецентных микроорганизмов (водорослей и грибов), от которых отличаются, в основном, микроскопическими, даже нано-размерами.

СОХРАННОСТЬ МИКРОФОССИЛИЙ И ОБОСНОВАНИЕ ИХ СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

Исключительно хорошая сохранность приводимых в статье грибов, как и грибов Surninia implicata (Колосов, 2016а), в окремненных строматолитах столбчатой формы бюкской свиты Берёзовского прогиба, по-видимому, связана: с их микроскопическими размерами, обуславливающими полную сохранность особей, т.е., таксоны не гипотетические, реконструированные из от-



Рис. 3. Sakhi solomonovi gen. et sp. nov., голотип ИГАБМ СО РАН, № 87/164: *а* – мицелиально-дрожжевые (?) клетки, существующие как отдельные организмы (особи): 1 – лентовидный мицелий особи (клетки), имеющей мицелиально-дрожжевую структуру; 2 трубчатой формы мицелий особи (клетки); 3 – вмятина (след) на поверхности гриба от кристалла; 4 гифы грибов; 5 – почки особей многочисленных дрожжевых (?) грибов; 6 – рост гриба апикальной клеткой в форме веточки; б – мицелиально-дрожжевые (?) грибы, те же, что и на фиг. а: 1 – гриб с лентовидным мицелием из весьма тонких гиф (2); 3 - основание лентовидного мицелия; 4 - трубковидный мицелий; 5 – трубковидный мицелий, основание которого - 6; 7 - одна из почек; 8 - веточка мицелия или гаустория, которая представляет собой боковое ответвление гифы, проникающее внутрь клетки другого организма для добывания пищи; 9 – органы бесполого размножения - споры в виде конидий, образующихся экзогенно.

дельных сохранившихся элементов морфологии тел (объектов); с особыми тафономическими условиями, вызванными совпадением времени и места действия ряда биотических и абиотических факторов. По-видимому, при образовании строматолитов не происходило взаимодействие органики водорослей и грибов с кислородом (окислителем), т.е., органика не разлагалась быстро, как это часто бывает. В рассматриваемом факте сохранности водорослей и грибов в строматолитах мог быть кислородный "голод" из-за его интенсивного потребления бурно растущими грибами; водоросли, возможно, образовывали коллоидный раствор, который мог способствовать окремнению микроорганизмов за счет их собственного кремния; и, наконец, быстрое захоронение илом части строматолитов в результате хорошо известной на Сибирской платформе поздневендской (эдиакарской) трансгрессии моря.

Из исследованного материала видно, что грибы обитали в строматолите в водорослевом субстрате. Поэтому сначала коротко рассмотрим обнаруженные водоросли, обоснуем отнесение их к сифоновым (зеленые водоросли). Слоевище у них пластинчатой формы (рис. 2, *a*, *б*). Пластины, слагающие слоевища, пронизаны трубками (рис. 2, б). По этим, характерным для представителей семейства Anchicodiaceae Shuysky, 1987 (Шуйский, 1987) признакам (слоевища в виде тонких изгибающихся пластин, пронизанных трубками, по-видимому, скрепляющими между собой пластины), водоросли относятся к сифоновым (Chlorophyta). Сифоновые семейства Anchicodiaceae Shuysky известны в девоне – перми. В их числе род Calcifolium Schvetzov et Birina. 1935 – наиболее примитивная форма семейства (Гниловская, 1972; Шуйский, 1987). Слоевище Calcifolium пронизано трубками. Род известен из нижнего карбона Подмосковья, Урала, Средней Азии и Англии (Гниловская, 1972). Приведенные на рис. 2, *а*, *б* водоросли сходны с Calcifolium.

Далее о грибах (рис. 2-4). В столбчатом строматолите (рис. 1) почти вся окремненная карбонатная порода состоит из минерализованных органических остатков (рис. 4, *в*) – одиночных поч-кующихся особей (клеток). Возможно, это свидетельство того, что микроорганизмы росли быстро. "...В благоприятных условиях, на сахаристых субстратах, происходит взрывоподобный рост биомассы дрожжей" (Дьяков, 2013, с. 39). По-видимому, подобный рост дрожжей или похожих на них грибов в бюкское время привел к образованию упомянутых строматолитов (рис. 1). В материале наблюдаются многочисленные, преимущественно округлой формы тельца микроскопических размеров, расположенные на поверхности особей (рис. 2, б; 4, г). По форме, размерам и расположению они более всего похожи на почки рецентных дрожжей – одноклеточных грибов, размножающихся вегетативно, исключительно почкованием. Наблюдается размножение путем деления клеток (особей): клеточная стенка материнской клетки выгибается наружу и дает начало клеточной стенке дочерней (рис. 4, б). Имеются материнские клетки с не отделившимися дочерними клетками, как, например, у рецентных аскомицетных дрожжей родов Canada и Pichia



Рис. 4. Sakhi solomonovi gen. et sp. nov., экз. ИГАБМ СО РАН, № 87/165, гриб с мицелиально-дрожжевой структурой среди дрожжевых (?) грибов: a – общий вид (1 – гриб с мицелиально-дрожжевой структурой; 2 – мицелии; 3 – гифы грибов; 4 – почки многочисленных особей дрожжевых (?) грибов, минерализованными остатками которых в основном представлена кремнистая порода, слагающая данный участок столбчатой формы строматолита, приведенного на рис. 1); δ – средняя часть клетки (особи): 1 – вырост (выгибание наружу клеточной стенки), увеличивающий размер особи; 2 – перемычка, связывающая две особи (возможно, материнскую и дочернюю); 3 – почки дрожжевых (?) грибов; a – левая часть клетки (особи): 1 – мицелии с видимыми гифами (на снимке светлые тонкие нити); 2 – основание мицелий, т.е., откуда они растут; 3 – выросты особей; 4 – апикальный рост особи; 5 – почки дрожжевых (?) грибов, у которых не наблюдаются мицелиальные структуры; 6 – дочерняя клетка, не отделившееся от матери; a – правая часть клеточных грибов: 1 – лентовидной формы мицелий с видимыми гифами (светлые параллельно расположенные нити наноразмеров); 2 – гифа, которая внедрилась в тело другого организма в поисках пищи; 3 – трубкообразные мицелии двух других клеток; 4 – почки дрожжевых (?) грибов; 5 – почки гиф, посредством которых вететино размножалась особь.

(рис. 4, *в*). Размножение таким способом также характерно для современных дрожжей (Дьяков, 2013). Многие дрожжи могут образовывать мицелий (Ботаника, 2007; Kirk et al., 2008; Дьяков, 2013; Мухин, Третьякова, 2013). Трубко- и лентовидные образования (рис. 3, *a*; 4, *г*) аналогичны мицелиям грибов. Они состоят из весьма тонких гиф, хорошо видимых как нити (рис. 3, *б*; 4, *г*). Как известно, гифы слагают мицелии. Учитывая то, что мицелий – самостоятельное тело, то в случае, когда мицелиальная форма (образование) — часть дрожжевой клетки, употребляется термин "мицелиальная структура (образование)". Эти структуры вполне сходны с гифами рецентных мицелиальных грибов. Их рост происходит только на концах нитей (гиф), в отличие от нитчатой формы цианобактерий и водорослей, у которых деление, рост клетки может происходить не только на конце нити (рис. 3, *a*). Как известно, рост (удлинение) кончиков гиф характерен для мицелиальных грибов (Дьяков, 2013). Факт такого роста, а он есть в описываемом материале (рис. 3, *a*; 4, *в*) – доказательство грибной природы докембрийских организмов (Bartnicki-Garcia, 1987, 1996; Каратыгин, Снигиревская, 2004). Тельца, расположенные по одному или цепочками на ветвях и выростах мицелий, аналогичны органам бесполого размножения — спорам в виде конидий, характерным для грибов (рис. 3, *б*). По сравнению с рецентными низшими грибами, описываемые грибы имеют очень мелкие размеры. Например, диаметр гиф рецентных "колеблется от 5 до 50 мкм и более" (Емцев, Мишустин, 2012, с. 75), тогда как у вендских – от сотых до десятых долей мкм.

Расположение характеризуемых микроорганизмов на слоевищах водорослей пластинчатой формы, разъедание их, используя гифы, свидетельствует, что они были осмотрофами (рис. 2, б). Такой тип питания характерен для дрожжевых грибов. Некоторые мицелиальные грибы в бескислородной среде превращаются в дрожжи (Дьяков, 2013). У одноклеточных дрожжей "каждая дрожжевая клетка – отдельная особь" (Дьяков, 2013, с. 46). У них рост диффузный, может произойти в любом месте (рис. 3, *a*; 4, *в*). Возникают почки, происходит выпячивание оболочки с образованием растущей припухлости (рис. 4, б). Исключительно почкованием в богатой питательной (водорослевой в описываемом случае) среде размножаются сахаромицетные дрожжи (Дьяков, 2013).

Приводимый в настоящей статье фактический материал свидетельствует, что в венде (эдиакарии) на юго-востоке Сибирской платформы около 550—600 млн лет назад в водной среде существовали паразитирующие на водорослях (рис. 2, a, δ) грибы, имеющие дрожжевую и мицелиально-дрожжевую формы, то есть обитавшие в таких обликах (рис. 3, a). По-видимому, их эволюционное развитие шло посредством паразитирования на водорослях, как предполагал Б.В. Громов (1976).

На основании всего изложенного выше, рассматриваемые микрофоссилии следует считать грибами, имеющими мицелиально-дрожжевую форму. Они описываются как Sakhi solomonovi gen. et sp. nov. и, по В.А. Мухину и А.С. Третьяковой (2013), немного похожи на таксоны отдела Asсотусота (аскомицеты), подотдела или класса Saccharomycotina (сахаромицеты). Возможно, они являются примитивными представителями этого подотдела или класса.

Кроме грибов мицелиально-дрожжевой формы, в аншлифах из строматолита всюду наблюдаются интенсивно размножающиеся (судя по многочисленности органов размножения и вытягиванию оболочки клеток) дрожжевые грибы без мицелиальных структур (рис. 3, *a*; 4, *a*), а также остатки зеленых водорослей (Chlorophyta). Определимых хлорофит мало, так как по мере нарастания отлагаемой ими извести они постепенно отмирали, становились пищей грибов. В основном из минерализованных остатков одноклеточных дрожжеподобных грибов состоит столбчатый строматолит (рис. 1). Грибы осаждали карбонат кальция, в результате происходила минерализация их органического вещества. В этом заключалось участие грибов в образовании строматолита столбчатой формы в гидродинамически спокойной (судя по тонкости высоких столбов) водной среде. Рост и размножение современных дрожжей происходит очень быстро; осаждение CaCO₃ – одна из основных их функций, выполняемых в биосфере (Ботаника, 2007).

Изученная коллекция № 87 хранится в Геологическом музее Ин-та геологии алмаза и благородных металлов СО РАН (г. Якутск). Исследование выполнено за счет финансирования госзаказа.

ПАЛЕОМИКОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ FUNGI INCERTAE SEDIS

Род Sakhi Kolosov, gen. nov.

Название родаот слова саха (народа Якутии); м.р.

Типовой вид – Sakhi solomonovi sp. nov.

Д и а г н о з. Одиночные дрожжевые грибы, имеющие мицелиально-дрожжевую форму. Особи (клетки) разной формы и размера. Размножаются посредством почек и выгибанием наружу клеточной стенки материнской клетки, в результате чего закладывается начало клеточной стенки дочерней. Дочерние клетки разной формы и размеров. Мицелиально-дрожжевая форма грибов образована в результате приобретения клетками мицелиальных структур (образований) нитевидной и лентовидной формы, разного количества и размера. Рост апикальный. Грибы в строматолитах, паразитирующие на зеленых водорослях, питающиеся при помощи несептированных гиф, слагающих мицелиальные структуры.

D i a g n o s i s. Single yeast fungi, having mycelium-yeast form. Individuals (cells) of different shapes and dimensions. They propagate themselves by gemmation and bending mother cell wall outside, causing formation of cell wall in daughter cells. Daughter cells are of different form and dimensions. The myceliumyeast form of fungi was formed because cells acquired thread-like and ribbon-like mycelium structures (formations) of different amounts and dimensions. The growth is apical. Fungi in stromatolites parasitizing on green algae feed using non-septated hyphae, composing mycelium structures.

Видовой состав. Типовой вид.

Sakhi solomonovi Kolosov, sp. nov.

Название вида в честь видного ученогобиолога Н.Г. Соломонова.

Голотип – ИГАБМ СО РАН, № 87/164; Восточная Сибирь, Западная Якутия, бассейн р. Токко (правый приток р. Чары в бассейне р. Олекмы); неопротерозой, верхний венд (эдиакарий), бюкская свита.
D i a g n o s i s. The mycelial structures are no more than five, long, and their base is not much thicker (wider) than the rest of this element. Mycelial structures grow by lengthening of hyphae. The reproductive organs on the mycelial structures are small, weakly expressed.

Описание (рис. 2, δ -4). Общая характеристика вида дана в диагнозах рода и вида. Поэтому. не повторяя ее, отметим составляющие особи элементы/структуры. Клетки слегка вытянутые или округлые, интенсивно почкуются (размножаются). На фото голотипа № 87/164 (рис. 3, *a*, *б*) наблюдаются две клетки, имеющие мицелиальные структуры. Одна клетка (особь) расположена выше, другая ниже (рис. 3, б). Расположенная ниже имеет две трубкообразные мицелиальные структуры (рис. 3, *a*, *б*). Одна клетка длиной 5.95, утончающаяся от 0.35 до 0.16 (здесь и далее размеры в мкм), на месте раздува (по-видимому, подготовка к вегетативному размножению) толщиной 0.51; другая короче (3.20), толщиной 0.08 (в средней части 0.19). Из этих двух структур первая (более длинная) оканчивается утончением и удлинением, показывая апикальный (верхушечный) рост особи (рис. 3, а). У этой длинной мицелиальной структуры вблизи основания есть пара гаусторий (боковые ответвления гиф) или веточек мицелиальной структуры. Они короткие (0.12-0.24), весьма тонкие (0.06). На мицелиальных структурах наблюдаются органы бесполого размножения – споры в виде конидий.

Расположенная выше клетка (длина 1.73; толщина 0.80) имеет одну мицелиальную структуру лентовидной формы (длина 5.40, ширина 0.43). Слагающие эту структуру гифы имеют толщину 0.03–0.04. Они наблюдаются как весьма тонкие (как у Surninia implicata Kolosov) нити, расположенные параллельно друг другу (рис. 3, δ). На поверхности клеток имеются шаровидные и овальной формы почки разных размеров (рис. 3, δ). На поверхности клетки кристаллы (кальцит?) оставили (когда она еще была мягкой) вмятины ромбической и прямоугольной формы (рис. 3, a).

На рис. 4, a-e видна слегка вытянутая клетка (особь) с мицелиальными структурами. Ее длина 45.9, толщина 1.62–2.40. Имеются единичные дочерние клетки в виде отростков размерами 1.54 × × 0.64; 2.02 × 0.64–0.81 (рис. 4, δ). Мицелиальные структуры лентовидные, изогнутые, направлены в разные стороны (на снимке налево и направо). Они отличаются друг от друга размерами (рис. 4, δ). Мицелиальная структура, расположенная справа от клетки, имеет длину 1.18, ширину 0.58. Она имеет более четкую лентовидную форму (рис. 4, e), чем мицелиальные структуры, расположенные слева от клетки. Эти структуры довольно узкие, в основном видна их боковая часть; поэтому они кажутся нитевидными (рис. 4, e). Из них одна короткая, длиной 1.94, шириной 0.10–0.16, другие длинные, размеры соответственно 6.49 и 0.13–0.26. Основания нескольких упомянутых структур срослись боковыми сторонами слагающих их гиф (рис. 4, *в*). Такое срастание известно среди рецентных грибов (Ботаника, 2007, с. 262). Справа от характеризуемой клетки видны тонкие трубкоподобные мицелии (толщиной 0.11–0.16, длиной от 0.8–1.98 до 2.98) других особей (клеток).

Сравнение. Единственный вид рода.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагменты пяти клеток.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Микрофоссилии, обнаруженные в окремненных столбчатой формы строматолитах бюкской свиты венда (эдиакария) Берёзовского прогиба на юго-востоке Сибирской платформы, имеют исключительно хорошую сохранность. По-видимому, она связана: с их микроскопическими размерами; с особыми тафономическими условиями, вызванными совпадением времени и места действия ряда биотических и абиотических факторов, в результате чего органика не разлагалась быстро, как это часто бывает; водоросли, возможно, образовывали коллоидный раствор, который мог способствовать окремнению микроорганизмов за счет их собственного кремния; наконец, быстрое захоронение илом части строматолитов в результате хорошо известной на Сибирской платформе поздневендской (эдиакарской) трансгрессии моря.

Микрофоссилии идентифицированы как микроскопические грибы, похожие на представителей отдела или класса Ascomycota (аскомицеты). Описанный фактический материал свидетельствует, что около 600 млн лет назад в экосистеме столбчатых строматолитов существовали такие грибы. Они имели разветвленную мицелиальную структуру, которая позволяла им адаптироваться к условиям, близким к наземным, и добывать органические вещества.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ботаника: Курс альгологии и микологии / Ред. Дьяков Ю.Т. М.: Изд-во МГУ, 2007. 559 с.

Бурзин М.Б. Древнейшие организмы — источники нефти на Русской платформе // Природа. 1995. № 2. С. 38–44.

Бурзин М.Б. Микроорганизмы в ископаемой летописи. М.: МАКС-Пресс, 2003. 27 с.

Гниловская М.Б. Известковые водоросли среднего и позднего ордовика Восточного Казахстана. Л.: Наука, 1972. 196 с.

Громов Б.В. Микроорганизмы – паразиты водорослей. Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. 160 с.

Дьяков Ю.Т. Занимательная микология. М.: Книжный дом "Либроком", 2013. 240 с.

Емцев В.Т., Мишустин Е.Н. Микробиология: учебник для бакалавров. М.: Изд-во Юрайт, 2012. 445 с.

Каратыгин И.В. Микрофоссилии грибов: современное состояние и проблемы // Микология сегодня. Т. 1 / Ред. Дьяков Ю.Т., Сергеев Ю.В. М.: Нац. акад. микологии, 2007. С. 10–28.

Каратыгин И.В., Снигиревская Н.С. Палеонтологические свидетельства о происхождении основных таксономических групп грибов // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38. Вып. 5. С. 15–31.

Колосов П.Н. Новые микроорганизмы из венда (эдиакария) Березовского прогиба (юг Сибирской платформы) // Палеонтол. журн. 2016а. № 6. С. 11–18.

Колосов П.Н. Грибы в венде Якутии // Материалы IX Чтений памяти А.Н. Криштофовича. СПб.: БИН РАН, 2016б. С. 11–12.

Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.

Методология науки: проблемы и решения // Вопр. философии. 1988. № 3. С. 120–123.

Мухин В.А., Третьякова А.С. Биологическое разнообразие: водоросли и грибы. Ростов-на-Дону: Феникс, 2013. 269 с.

Шуйский В.П. Зеленые водоросли (Chlorophyta) // Ископаемые известковые водоросли (морфология, систематика, методы изучения). Новосибирск: Наука, 1987. С. 38–109.

Bartnicki-Garcia S. The cell wall: a crucial structure in fungal evolution // Evolutionary Biology of the Fungi. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1987. P. 389–403.

Bartnicki-Garcia S. The hypha: unifying thread of the fungal kingdom // A Century of Mycology. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1996. P. 105–133.

Bengtson S., Rasmussen B., Ivarsson M. et al. Fungus-like mycelia fossils in 2.4 billion-year-old vesicular basalt // Nature Ecology & Evolution, online: 2017. 6 p.

Kirk P.M., Cannon P.F., Joost S., Minter D.W. Ainsworth and Bisbys Dictionary of the Fungi. CAB International, 2008. 771 p.

Lücking R., Huhndorf S., Pfister D.H. et al. Fungi evolved right on track // Mycologia. 2009. V. 101. P. 810–822.

Peterson K.J., Waggoner B., Hagadorn J.W. A fungal analog for Newfoundland Ediacaran fossils? // Integrative and Compar. Biol. 2003. V. 43. P. 127–136.

Retallack G. J. Were the Ediacaran fossil lichen? // Paleobiology. 1994. V. 20. P. 523–544.

Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Al-Ani L.K.T. et al. Outline of Fungi and fungus-like taxa // Mycosphere. 2020. V. 11. \mathbb{N}_2 1. P. 1060–1456.

https//doi.org//10.5943/mycosphere/11/1/8

Yuan X., Xiao S., Taylor T.N. Lichen-like symbiosis 600 million years ago // Science. 2005. V. 308. P. 1017–1020.

Uniquely Preserved Fungi in the Vendian (Ediacaran) of Yakutia

P. N. Kolosov

Diamond and Precious Metal Geology Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russia

Remains of uniquely preserved microorganisms are found in silicified columnar stromatolites in the Byukskaya suite (formation) of the Vendian (Ediacaran) Beryozovsky trough, south-east of the Siberian platform (south-west of Yakutia). As a result of biologic explanation of these remains, systematic (fungi) position of microorganisms is determined: yeast cells, being in mycelium-yeast form, parasitizing on green algae thalluses. New genus and species *Sakhi solomonovi* gen. et sp. nov. is identified and described.

Keywords: fungi, yeast cells, green algae, Vendian (Ediacaran), Beryozovsky trough, Siberian platform

Nº 4

2021

УДК 56.072

НОВЫЙ МЕТОД ЦИФРОВОГО ОТБЕЛИВАНИЯ ИЗОБРАЖЕНИЙ МАКРОФОССИЛИЙ

© 2021 г. Д. Н. Киселев*

Педагогический университет им. К.Д. Ушинского, Ярославль, Россия *e-mail: dnkiselev@mail.ru Поступила в редакцию 02.11.2020 г. После доработки 09.11.2020 г. Принята к публикации 09.11.2020 г.

Новый метод цифрового отбеливания (напыления) изображений макрофоссилий основан на обработке пакета фотографий окаменелости и является разновидностью преобразовательной фотограмметрии. Он не требует создания трехмерных моделей, использования специализированных и дорогостоящих ресурсов, отличается технической простотой и высокой скоростью получения отбеленного изображения. Он апробирован в изображении крупных и средних макрофоссилий, но может применяться и при фотографировании мелких окаменелостей, в том числе и микрофоссилий.

Ключевые слова: цифровое отбеливание, напыление, фотограмметрия, аммониты **DOI:** 10.31857/S0031031X21040073

ВВЕДЕНИЕ

В практике создания палеонтологических описаний и фотографирования макрофоссилий широко используется метод напыления или отбеливания (whitening), который позволяет создать изображения экземпляров с однородной окраской. Благодаря этому удается наилучшим образом показать форму и рельеф поверхности изображаемого образца и лимитировать неоднородности ее текстуры и отражательной способности, которые обусловлены особенностями сохранности фоссилии. В настоящее время применяется несколько методик отбеливания, объединяемые в две группы – химические и цифровые. При химическом напылении образец макрофоссилии покрывается тонким налетом оксида магния или хлорида аммония, который дает относительно равномерную белую окраску по всей поверхности напыления (Teichert, 1947; Kier et al., 1965; Feldmann, 1989; Parsley et al., 2018). Основное преимущество такого метода – высокая скорость подготовки оригинала для фотографирования. К недостаткам относится зависимость исследователя от реактивов и оборудования, наличия специальных условий для напыления и помещения с вытяжкой. Также химический метод не годится для напыления крупных экземпляров (размером более 30 см), поскольку он не дает эффективную равномерную окраску поверхности. И, наконец, химическое напыление попросту загрязняет поверхность фоссилии, поэтому оно не всегда может быть применено, в особенности для номенклатурных типов с плохой сохранностью.

Цифровые способы отбеливания (whitening), заменяющие собой химическое напыление образцов, основаны на создании трехмерных моделей с помощью разнообразных методов: лазерного сканирования (Bates et al., 2010), фотограмметрии (Breithaupt, Matthews, 2001; Falkingham, 2012 и др.), полиномиального наложения текстуры (polynomial texture mapping, PTM) (Hammer, Spoсоуа, 2013). Общей особенностью этих методов является создание цифровой 3-D модели путем лазерного сканирования образца или наложения серии фотографий. Последние могут быть получены при фотографировании из разных положений фотокамеры вокруг образца или при стационарном положении фотокамеры, но с различным положением источников освещения. Не вдаваясь глубоко в сравнительный анализ этих методов, отметим, что они имеют ряд существенных недостатков, не позволяющих эффективно проводить массовое фотографирование образцов с цифровым отбеливанием. Это связано с тем, что методы трехмерного моделирования с высоким разрешением технически громоздки, поскольку требуют дорогостоящих стационарного оборудования и программного обеспечения (при лазерном сканировании или томографии) и (или) весьма трудоемки на всех этапах создания трехмерного файла, включая постобработку. Так, для получения готового изображения с цифровым осветлением методом фотограмметрии требуется от 24 до 207 фотографий объекта (в среднем 41–68), а процесс получения 3-D модели может занимать до 40 минут (Falkingham, 2012). РТМ-метод более оперативен в постобработке, но также требует получения большого числа фотоизображений (не менее 50) для создания качественной трехмерной модели (Hammer, Spocova, 2013). Следует признать, что вышеперечисленные методы мало оперативны, требуют много времени (или на начальном этапе, или во время постобработки), что не позволяет их использовать в ситуации, когда необходимо обработать большую выборку экземпляров в сжатые сроки.

Описываемый в настоящей работе метод позволяет получить изображение окаменелости с цифровым отбеливанием за более короткий срок, поскольку требует лишь минимальных временных и технических затрат на начальной стадии его создания. Это связано с тем, что новый метод не нуждается в программном создании трехмерной модели образца. Он, как и РТМ-метод, основан на наложении текстур, но отличается на стадии постобработки.

ОПИСАНИЕ МЕТОДА

Новый метод включает два этапа — начальный и постобработки.

Начальный этап состоит в создании комплекта фотоизображений экземпляра окаменелости, предназначенного для последующей обработки. Для фотографирования подходит цифровая фотокамера с любым разрешением, фотоштатив и мобильный источник освещения любого уровня (от настольной лампы до профессиональных фотоосветителей). Фотографирование макрофоссилий производится на ровном фоне из стационарного положения фотокамеры, изменяется только положение осветителя. Спуск затвора производится при полной неподвижности фотокамеры с помощью пульта, фототросика или с задержкой спуска. Для конечного изображения с цифровым отбеливанием одного образца необходимо создание нескольких (2-10) фотографий любого формата (raw, tif, jpeg) с разным освещением.

Этап постобработки производится в любом редакторе растровой графики, где возможна работа с несколькими слоями (в данной работе вся последовательность обработки показана на примере Adobe Photoshop). Цифровое отбеливание завершается на этом этапе, производится вручную и включает в себя следующие стадии:

1. Создание слоев. Все фотографии, полученные с разным освещением, объединяются в многослойный файл, в котором число слоев соответствует числу фотографий. В качестве первого (нижнего) слоя необходимо использовать фотоизображение, которое наилучшим образом отражает рельеф экземпляра. Фотографии из нижних слоев служат основой, или матрицей для цифрового отбеливания, а из верхних – используются как текстурный материал для наложения.

2. Очистка фона. Прежде чем отбеливать изображение, необходимо произвести очистку фона

до белого цвета, поскольку при последующем наложении текстур граница между фоном и изображением образца становится неотчетливой. В редакторе Adobe Photoshop это производится автоматическим выделителем (инструмент magic wand tool) с чувствительностью от 10 до 30. Для полного выделения фона достаточно выделить освещенные участки фона на нескольких слоях (они располагаются в разных местах фона при различном положении осветителя) при нажатой клавише Shift. При автоматическом выделении нередко сохраняются мелкие детали контура, обусловленные разными причинами (загрязнение фона, микрорельеф, зависящий от сохранности образца, и др.), поэтому после полного выделения фона желательно произвести сглаживание контура (алгоритм Select-Modify-Smooth, с радиусом 1-6).

3. Сохранение многослойного файла в формате psd. Он состоит из нескольких фотографий образца с обрезанным фоном. В дальнейшем этот файл может использоваться для создания нескольких вариантов цифрового отбеливания.

4. Регулировка инверсий. Все или большинство фотографий, кроме выбранной в качестве основы для отбеливания, поочередно инвертируются (алгоритм Image-Adjustment-Invert) до состояния негатива, при этом после инвертирования очередного слоя необходимо увеличить его прозрачность (опция Opacity на панели слоев) до нескольких процентов. Норма прозрачности определяется количеством слоев: чем больше слоев. тем выше прозрачность. Тем не менее, прозрачность каждого слоя может быть неравномерной и регулируется опытным путем для создания более выразительного изображения формы и рельефа поверхности образца. На таком изображении не должно быть заметно текстуры исходной, неотбеленной, поверхности образца. В среднем, величина прозрачности каждого слоя в файле из 10 слоев составляет 3-9%, а в файле из трех слоев - 20-30%. После инвертирования очередного слоя изображение становится все более серым и в конце операции должно стать максимально серым. Результат следует сохранить отдельным файлом в формате tif или jpeg. Все последующие операции производятся с этими файлами.

5. Полное отбеливание. Сохраненные изображения, полученные в результате регулировки инверсий, имеют цвет, близкий к серому, но сохраняют спектральные цвета в разных его частях. Для полного отбеливания необходимо перевести изображение в серую гамму. Простейшими способами перевода в серый цвет являются алгоритм смены цветового режима Image–Mode–Grayscale или алгоритм обесцвечивания Image–Adjustment–Desaturate. Для получения отбеленного изображения с более качественной проработкой рельефа лучше использовать алгоритм обесцвечивания с обработкой тона/насыщенности: Image– Аdjustment—Hue/Saturation. В последнем случае (опция Hue/Saturation) необходимо понижать насыщенность каждого цвета (красного, желтого, зеленого, голубого, синего и фиолетового) по отдельности через изменение яркости (Lightness) путем осветления или затемнения. Это достигается опытным путем до создания нужного эффекта, при котором полностью исчезает текстура, не связанная с рельефом поверхности образца. Полученное изображение является полностью отбеленным и может быть в дальнейшем доведено до нужного состояния яркости и контраста в том же редакторе.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рассмотрим результаты цифрового напыления на примере аммонитов.

Первый пример – образец с матовой поверхностью: аммонит Kosmoceras medea Callomon. средний келловей г. Елатьма. Экземпляр представлен конечной жилой камерой, заполненной карбонатным песчаником, и фрагмоконом, сохранившим раковинный слой. Для создания изображения с цифровым напылением сделано две фотографии без отбеливания с разным освещением – боковым (рис. 1, а) и фронтальным (рис. 1, б). Первая фотография послужила матрицей для отбеливания, вторая — текстурой с инвертированием и регулировкой инверсии (прозрачность 42%). Первичный результат отбеливания представлен изображением желтовато-серого цвета с повышенным содержанием синего в тени (рис. 1, в). Конечный результат получен преобразованием предыдущего через алгоритм обесцвечивания с обработкой тона/насыщенности (опция Hue/Saturation) (рис. 1, г). Это наиболее простой и благоприятный для отбеливания случай, потребовавший минимальное число операций и около двух-трех минут чистого времени на фотосъемку и постобработку.

Второй пример – образец с глянцевой поверхностью: Funiferites patruus (Eichwald) emend. Nikitin, верхний келловей разреза у д. Горенка. Экземпляр представлен пиритизированным фрагмоконом, сохранившим раковинный слой. Этот более сложный для отбеливания случай потребовал создания 11 фотографий (рис. 2), из которых первые три (рис. 2, *а*-*в*) послужили матрицей для отбеливания, остальные (рис. 2, г-л) использованы как инвертированные текстуры с прозрачностью 9-10%. Первичный результат отбеливания представлен красновато-серым изображением со слабыми бликами и повышенным содержанием синего в тени (рис. 2, м). При полном отбеливании блики и оттенки спектральных цветов удалены с помощью обесцвечивания с обработкой тона/насыщенности (рис. 2, н). Для создания окончательного результата было потрачено, в общей сложности, около шести минут.

ОБСУЖДЕНИЕ

Положительными особенностями данного метода являются:

1. Относительная простота начального этапа. Метод не требует большого количества фотографий образца из одного положения, поэтому экономит время, увеличивает производительность работы с коллекциями и дает возможность обработки массового материала. что особенно удобно в форс-мажорных обстоятельствах. Качественный результат методика часто дает при минимальном количестве фотографий с разным освещением (три, а иногда даже две). Оптимальное число фотографий из одного ракурса находится в интервале 6-8 и только в сложных случаях (при особой сохранности фоссилии) требуется больший объем фотографий (до 10-15). Создание пакета фотографий для одного экземпляра занимает чаще всего не больше минуты.

2. Метод не требователен к технике и узкопрофильному программному обеспечению, как на начальной стадии, так и на стадии постобработки. Он не нуждается в специальном помещении и может быть применен даже в крайне неудобных условиях.

3. Высокая пластичность при постобработке, что позволяет создать несколько вариантов отбеливания, в результате чего на изображении может проявиться различный рельеф поверхности образца. В качестве матрицы отбеливания может быть использовано любое фотоизображение с разным освещением, которое при необходимости перемещается в основание многослойного файла. В отдельных случаях матрица может быть создана при наложении нескольких фотографий с удачным, но различным освещением, благодаря чему в рельефе поверхности проявятся детали, не заметные при одностороннем освещении.

4. Потенциальный размер образца может быть любым — от самых крупных (до нескольких метров), до очень мелких (меньше миллиметра). Метод может быть использован даже при изображении микрофоссилий, полученных под световым микроскопом или бинокуляром.

5. Качество изображения зависит только от разрешения матрицы цифрового фотоаппарата, которым пользуется исследователь, поэтому может быть любым, в том числе очень высоким.

К недостаткам метода можно отнести:

1. Отсутствие автоматизма в постобработке, что отличает новый метод от других способов цифрового отбеливания. Этап постобработки требует навыка обработки растровой графики в графических фоторедакторах, а описанная выше работа со слоями требует самообучения и экспериментирования. Тем не менее, в случае овладения всеми навыками постобработки, цифровое отбеливание одного образца редко занимает интервал времени больше 10 минут.



Рис. 1. Результат цифрового отбеливания фотографии Kosmoceras medea Callomon на основе матрицы отбеливания (*a*) и текстурной фотографии (*б*): *в* – результат отбеливания без обесцвечивания, *г* – полностью отбеленное изображение.

2. Метод чувствителен к микрорельефу и отражательной способности поверхности образца. Лучше всего для фотографирования подходят экземпляры с матовой поверхностью, которые требуют минимального числа фотографий и слоев при создании отбеленных изображений, что, как следствие, экономит время. Образцы фоссилий с глянцевой поверхностью на фотографиях образуют блики, которые необходимо устранять при постобработке. Для таких экземпляров на начальном этапе необходимо создание большего числа фотографий (и, соответственно, слоев при постобработке), чем для образцов с матовой поверхностью. Это необходимо, чтобы сформировать сложную матрицу отбеливания из нескольких слоев, наложение которых в режиме контролируемой прозрачности позволяет устранить блики на каждом фотоизображении. Такая работа при по-



Рис. 2. Результат цифрового отбеливания фотографий Funiferites patruus (Eichwald) emend. Nikitin на основе матрицы отбеливания из трех фотографий (*a*-*θ*) и текстурных фотографий (*г*-*л*): *м* – результат отбеливания без обесцвечивания, *н* – полностью отбеленное изображение.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2021

КИСЕЛЕВ

		*							
Этапы и стадии цифрового напыления		Количество фотоизображений (матрица + текстурные слои)							
		2	3	4	5	6	7	8	9
Начальный этап		10	15	20	25	30	35	40	45
Создание слоев		5	10	15	20	25	30	35	40
Очистка фона		5	10	15	20	25	30	35	40
Сохранение многослойного файла		5	5	5	5	5	5	5	5
Регулировка инверсий		10	20	30	40	50	60	70	80
Полное отбеливание		60	60	60	60	60	60	60	60
Сумма затрачен-	c	97	123	149	175	201	227	253	279
ного времени	МИН	1.6	2	2.5	3	3.5	3.8	4.2	4.5
							-	-	

Таблица 1. Время, затраченное на обработку фотографий для создания изображения с цифровым напылением одного образца (в секундах) в зависимости от количества слоев и сложности обработки

стобработке также требует опыта и не может быть произведена автоматически.

Общее время, затраченное на отбеливание по данному методу (включая начальный этап и постобработку), может занимать от 5 до 40 минут на один образец. Это время зависит от количества созданных фотографий на начальном этапе и уровня владения исследователя данным методом. При полном владении методом время создания изображения с цифровым напылением одного образца с матовой поверхностью может составлять от 1.6 до 5 мин (табл. 1).

В сложных условиях, например, при отбеливании изображений образцов с глянцевой поверхностью, время обработки может увеличиться за счет дополнительных операций.

Данный метод можно считать разновидностью фотограмметрии на двухмерном уровне (2-D), что отличает его от других методик на основе построения 3-D моделей. Он используется уже несколько лет для изображения фоссилий в палеонтологических и биостратиграфических работах автора и апробирован на аммонитах различной сохранности и размера, от мелкоразмерных (Kiselev, Rogov, 2018) до гигантских (Киселев, Рогов, 2018).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 18-05-01070).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Киселев Д.Н., Рогов М.А. Аммониты и стратиграфия терминальной части средневолжского подъяруса верхней юры (зона Epivirgatites nikitini и ее аналоги) Панбореальной надобласти. Статья 2. Titanites и Glaucolithites // Стратигр. Геол. корреляция. 2018. Т. 26. № 1. С. 34–82.

Hammer Ø., Spocova J. Virtual whitening of fossils using polynomial texture mapping // Palaeontol. Electronica. 2013. V. 16. I. 2. 10 p.

Falkingham P.L. Acquisition of high resolution three-dimensional models using free, open-source, photogrammetric software // Palaeontol. Electronica. 2012. V. 15. I. 1. 15 p.

Feldmann R.M. Whitening fossils for photographic purposes // Paleotechniques / Eds. Feldmann R.M., Chapman R.E., Hannibal J.T. Knoxville, TN, 1989. P. 342–346 (Paleontol. Soc. Spec. Publ. № 4).

Kier P.M., Grant R.E., Yochelson E.L. Whitening fossils // Handbook of Paleontological Techniques. San Francisco: W.H. Freeman and Co., 1965. P. 453–456.

Kiselev D.N., Rogov M.A. Detailed biostratigraphy of the Middle Callovian–lowest Oxfordian in the Mikhaylov reference section (Ryazan region, European part of Russia) by ammonites // Volumina Jurassica. 2018. V. 16. P. 73–186. *Parsley R.L., Lawson M.H., Pojeta J.* A practical and historical perspective of the how and why of whitening fossil specimens and casts as a precurser to their photography // Fossil Imprint. 2018. V. 74. № 3–4. P. 237–244.

Teichert C. A simple device for coating fossils with ammonium chloride // J. Paleontol. 1947. V. 22. P. 102–104.

The New Method of Digital Whitening of Macrofossil Images

D. N. Kiselev

Ushinsky Pedagogical University, Yaroslavl, Russia

The new method of digital whitening (sputtering) of macrofossil images is based on the processing of a package of photographs of a fossil and is a kind of conversion photogrammetry. It does not to form three-dimensional models and to use specialized and expensive resources, is distinguished by its technical simplicity and high speed of obtaining a whitening image. It has been tested in the imaging of large and medium-sized macrofossils, but it can also be used in photographing small fossils, including microfossils.

Keywords: digital whitening, sputtering, photogrammetry, ammonites

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2021

МАЙЯ ВЛАДИМИРОВНА ОШУРКОВА (1932–2020)

DOI: 10.31857/S0031031X21040139



30 ноября 2020 г., не дожив двух дней до своего 88-летия, скончалась одна из выдающихся палинологов и активнейших членов палинологического сообщества России, доктор геолого-минералогических наук Майя Владимировна Ошуркова.

Майя Владимировна родилась 2 декабря 1932 г. в Ленинграде. В 1956 г. она окончила кафедру биогеографии географического факультета ЛГУ по специальности "Ботаническая география", защитив дипломную работу по изучению пыльцы берез, которая стала ее первой публикацией. После окончания университета Майя Владимировна работала сначала старшим лаборантом (1956 г.), затем младшим научным сотрудником (1957–1961) в Лаборатории геологии угля АН СССР (с 1962 г. – Отдел геологии угля ВСЕГЕИ). Во ВСЕГЕИ Майя Владимировна работала с 1962 г. сначала младшим научным сотрудником, позднее (1980-1987 гг.) старшим научным сотрудником и с 1988 г. ведущим научным сотрудником в Отделе геологии угля. В 1964 г. защитила кандидатскую диссертацию по палеоботаническому обоснованию

стратиграфии верхних свит карбона Карагандинского угольного бассейна, в 1982 г. — докторскую диссертацию по теме "Фациально-палеоэкологический метод фитологических исследований для целей детальной стратиграфии и корреляции (на примере угленосного карбона Центрального Казахстана)". С 2000 г. и до последних дней жизни Майя Владимировна трудилась в Отделе стратиграфии и палеонтологии ВСЕГЕИ в должности ведущего научного сотрудника.

Майя Владимировна внесла большой вклад в изучение микроспор, мегаспор и макроскопических остатков растений из отложений карбона и нижней перми угольных бассейнов и месторождений Казахстана, Минусинского бассейна России, Донецкого и Львовско-Волынского бассейнов Украины, Добруджанского и Свогенского бассейнов Болгарии. Ею были разработаны принципы и метод фациально-палеоэкологических исследований в палеоботанике, введен термин "фитоориктоценоз" и дано его определение. Майя Влалимировна провела типизацию фитоориктоценозов угленосного карбона Центрального Казахстана, установила возможность использования их палеоэкологических сукцессий для экостратиграфических построений.

В 2001 г. Майя Владимировна опубликовала справочник по изучению ископаемых мегаспор, в котором описаны основные принципы изучения ископаемых мегаспор с целью использования их для расчленения, корреляции и возрастной датировки отложений.

В 2003 г. ею была опубликована работа по изучению ископаемых микроспор, в которой рассмотрена морфология ископаемых спор и пыльцевых зерен, уточнены понятия и термины, даны унифицированные описания диагнозов формародов, приведен основной видовой состав рода. Монография получила высокую оценку среди отечественных и зарубежных коллег (в 2004 г. ей была присуждена премия Ханса Раусинга III степени за лучшую палеонтологическую работу 2003 г.).

За годы профессиональной деятельности Майи Владимировны вышли в свет более 120 публикаций; эти работы широко используются палинологами и геологами при биостратиграфических исследованиях отложений позднего палеозоя, а также в качестве учебных пособий.

С 1993 г. М.В. Ошуркова занималась созданием компьютерных баз данных по палинологии и стратиграфии. В их числе база данных "Номенклатура миоспор позднего палеозоя" (LPMN), содержащая информацию по систематике и номенклатуре миоспор девона, карбона и перми; информационная система "Монографическое описание миоспор", позднее база данных "Монографическое описание миоспор позднего палеозоя России", предназначенная для накопления и хранения информации по систематике и описанию ископаемых дисперсных миоспор; электронный биографо-библиографический справочник "Палинологи России". До последнего дня Майя Влалимировна осуществляла редактирование и ввод авторских стратонов в разработанную и созданную ею (при поддержке Отдела отраслевых информационных систем и банков данных ВСЕГЕИ) базу данных "Электронный стратиграфический словарь фанерозоя России" (изначально – информационно-поисковая система "Стратиграфия фанерозоя России"), предназначенную для хранения, поиска и обработки многоаспектных данных по описанию стратонов.

С 2001 г. под редакцией Майи Владимировны осуществлялось издание и широкое распространение среди палинологов России и зарубежных коллег информационного бюллетеня "ПАЛИНИНФОРМ", благодаря которому российские палинологи и зарубежные коллеги узнавали о прошедших и предстоящих событиях и мероприятиях. В нем освещались новые публикации коллег и успешно завершенные защиты диссертаций, сообщалось о потерях палинологического сообщества.

Майя Владимировна вела активную научнообщественную деятельность в качестве члена бюро Палинологической комиссии России (с 1980 г.), бюро комиссии Межведомственного стратиграфического комитета по каменноугольной системе (1982), совета Международной федерации палинологических обществ – IFPS (1988–1996), Межведомственного стратиграфического комитета России (с 1992 г.), редакционной коллегии журнала "Региональная геология и металлогения" (с 1993 г.), члена Совета (1995) и Почетного члена (1996) Палеонтологического общества при РАН, члена ученого и диссертационного советов ВСЕГЕИ.

Высокие заслуги и научные достижения Майи Владимировны были отмечены профессиональным знаком "Отличник разведки недр" Мингео СССР (1985), медалью "Ветеран труда" (1986).

Майя Владимировна Ошуркова отличалась необыкновенной внутренней дисциплиной, системностью в любом виде деятельности, четкостью мысли и верным словом. Интеллигентный, скромный, исключительно порядочный и внимательный человек. В ее присутствии всегда невольно хотелось выпрямить спину и сделать максимум возможного.

Ученый совет ВСЕГЕИ, Центральный совет Палеонтологического общества, коллеги, друзья