

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 5, 2020

Морфология, палеобиология и систематическое положение кембрийских зоопроблематик – мобергеллид <i>Ю. Е. Демиденко, П. Ю. Пархаев</i>	3
Новая находка иноцерамоподобных двустворок рода <i>Atomodesma</i> в Южном Верхоянье и инвазии внебореальных моллюсков в перми Северо-Востока Азии <i>А. С. Бяков, Р. В. Кутыгин</i>	20
Новые аммоноидеи из разреза пограничных отложений девона и карбона в Берчогуре (Западный Казахстан) <i>С. В. Николаева</i>	26
О новых находках челюстей цефалопод в верхнем байосе (средняя юра) Северного Кавказа (Карачаево-Черкесия) <i>А. А. Мироненко, В. В. Митта</i>	38
Микроструктура раковины у древних патеринид (брахиоподы) и ее преобразования в ходе захоронения <i>Г. Т. Ушатинская</i>	49
Микроструктура раковины представителей рода <i>Lingulipora Girty</i> из франских отложений (верхний девон) Южного Тимана <i>Т. Н. Смирнова, Е. А. Жегалло</i>	62
О систематическом положении рода <i>Ferganotoechia Rzhonsnitskaia</i> (Rhynchonellida, Brachiopoda) <i>А. В. Пахневич</i>	69
Новый вид мшанок рода <i>Dianulites Eichwald</i> из ордовика Горного Алтая и Российской Арктики <i>А. В. Коромылова, Н. В. Сенников</i>	75
Новые и малоизвестные гриллоновые насекомые (Insecta: Gryllones: Cnemidolestida, Reculida) из триаса Евразии <i>Д. С. Аристов</i>	84
Ревизия <i>Plioperdix</i> (Aves: Phasianidae) из плио-плейстоцена Украины <i>Н. В. Зеленков, Л. В. Горобец</i>	90
Нитчатые цианобактерии из вендских отложений непского горизонта внутренних районов Сибирской платформы <i>Е. Ю. Голубкова, Б. Б. Кочнев</i>	102
Находки диатомовых водорослей в содержимом хобота и ротовой полости мамонта из позднего плейстоцена Якутии <i>С. И. Генкал, В. А. Габышев, А. В. Протопопов</i>	111
* * *	
Александр Васильевич Каныгин (1936–2020) <i>Т. В. Гонта, А. В. Дронов, Е. А. Жегалло и др.</i>	119

Contents

No. 5, 2020

Morphology, Paleobiology and Systematic Position of the Cambrian Zooproblematics—Mobergellids <i>Yu. E. Demidenko, P. Yu. Parkhaev</i>	3
New Find of <i>Inoceramus</i> -Like Bivalves of the Genus <i>Atomodesma</i> in the Southern Verkhoyansk Region and Invasions of Extra-Boreal Mollusks in the Permian of Northeast Asia <i>A. S. Biakov, R. V. Kutygin</i>	20
New Ammonoids from the Devonian-Carboniferous Boundary Section in Berchogur (Western Kazakhstan) <i>S. V. Nikolaeva</i>	26
On the New Records of Cephalopod Jaws from the Upper Bajocian (Middle Jurassic) of Northern Caucasus (Russia, Karachai-Cherkesia) <i>A. A. Mironenko, V. V. Mitta</i>	38
Shell Microstructure of the Oldest Paterinids (Brachiopods) and Types of Its Alternation during Fossilization <i>G. T. Ushatinskaya</i>	49
The Shell Microstructure of the Genus <i>Lingulipora</i> Girty from the Frasnian Deposits (Upper Devonian) of South Timan <i>T. N. Smirnova, E. A. Zhegallo</i>	62
Systematic Position of a Genus <i>Ferganotoechia</i> Rzhonsnitskaia, 1978 (Rhynchonellida, Brachiopoda) <i>A. V. Pakhnevich</i>	69
New Bryozoan Species of the Genus <i>Dianulites</i> Eichwald from the Ordovician of Gorny Altai and the Russian Arctic <i>A. V. Koromylova, N. V. Sennikov</i>	75
New Gryllones Insects (Insecta: Gryllones: Cnemidolestida, Reculida) from Triassic of the Eurasia <i>D. S. Aristov</i>	84
Revision of <i>Plioperdix</i> (Aves: Phasianidae) from the Plio-Pleistocene of Ukraine <i>N. V. Zelenkov, L. V. Gorobets</i>	90
Filamentous Cyanobacteria from the Vendian Deposits of the Nepa Regional Stage of Interior Areas of the Siberian Platform <i>E. Yu. Golubkova, B. B. Kochnev</i>	102
Findings of Diatom Algae in the Trunk and Buccal Cavity Content of a Mammoth from Sediments of the Late Pleistocene of Yakutia <i>S. I. Genkal, V. A. Gabyshev, A. V. Protopopov</i>	111
* * *	
Alexander Vasilyevich Kanygin (1936–2020) <i>T. V. Gonta, A. V. Dronov, E. A. Zhegallo et al.</i>	119

УДК 56.016.3:551.732.257.012.3

МОРФОЛОГИЯ, ПАЛЕОБИОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ КЕМБРИЙСКИХ ЗООПРОБЛЕМАТИК – МОБЕРГЕЛЛИД

© 2020 г. Ю. Е. Демиденко^а*, П. Ю. Пархаев^а

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

*e-mail: juliad@paleo.ru

Поступила в редакцию 11.11.2019 г.

После доработки 25.02.2020 г.

Принята к публикации 25.02.2020 г.

Проанализированы возможные варианты систематического положения кембрийских зоопроблематик сем. Mobergellidae. Впервые обсуждается предполагаемое родство склеритов мoberгеллид с сипункулидами (Sipuncula) – типом морских червеобразных бентосных лофотрохозой, вероятно, родственных кольчатым червям. Предлагается интерпретация склеритов мoberгелл как каудальных щитков сипункулид.

Ключевые слова: кембрий, зоопроблематики, морфология, систематическое положение, сипункулиды

DOI: 10.31857/S0031031X20050049

ВВЕДЕНИЕ

Палеонтологическая летопись раннего кембрия наряду с широко известными ископаемыми – археоциатами, трилобитами, брахиоподами – представлена множеством морфологически разнообразных, преимущественно мелких склеритов (отдельные элементы скелета), реже – склеритомами (комплект склеритов, принадлежащих одному организму), а также мелкими цельными скелетами (раковины, трубки). Все они описываются в литературе под общим названием – мелко-раковинные ископаемые, или SSF (small shelly fossils) (Matthews, Missarzhevsky, 1975; Bengtson et al., 1990). Комплекс этих таксономически разнородных фоссилий – результат широко используемой методики препарирования кембрийских микроископаемых – извлечения скелетных элементов из образцов карбонатных пород путем растворения пород в уксусной кислоте, промывки нерастворенного осадка от глинистой фракции и последующего отбора из него интересующего материала. Значительная часть кембрийских мелко-раковинных ископаемых – проблематики (Розанов и др., 1969; Matthews, Missarzhevsky, 1975; Rozanov, Zhuravlev, 1992; Dzik, 1994), т.е., таксоны неясного систематического положения, в силу отсутствия морфологически близких организмов среди современных беспозвоночных животных.

В последние годы наблюдается заметный прогресс в решении вопросов функциональной морфологии и интерпретации систематического положения многих групп кембрийских зоопроблематик, которые долгое время являлись загадочными.

Например, после находок сочлененных склеритов (склеритомов) томмотиид родов *Paterimitra* и *Eccentrothesa* и изучения их морфологии и микроструктуры стенки склеритов, стало возможным поместить эти таксоны в основание ствола брахиопод. Также было показано, что ископаемые *Microdyction* могут рассматриваться как базальные представители стволовой группы онихофор (Skovsted et al., 2008, 2009, 2011, 2014; Balthasar et al., 2009; Murdock et al., 2012, 2014).

Однако, систематическое положение многих кембрийских таксонов, представленных в ископаемой летописи только склеритами, остается невыясненным. К таким группам относятся склериты представителей стволовой группы *Mobergellidae* Missarzhevsky, 1989. Это семейство, выделенное В.В. Миссаржевским (1989) и условно отнесенное к типу *Mollusca*, первоначально включало в себя три рода – *Mobergella* Hedström, 1923, *Brastadella* Missarzhevsky, 1989 и *Discinella* Hall, 1872. К данной группе Миссаржевский (1989) отнес мелкие многослойные фосфатные “раковины” блюдцевидной или низкоконической формы с концентрическими линиями нарастания на наружной поверхности и парными мускульными отпечатками (далее – м.о.) – на внутренней (рис. 1; табл. I, II, см. вклейку). Миссаржевский (1989, с. 187) отмечал, что “раковины” мoberгеллид по форме и характеру мускульных отпечатков сходны с раковинами некоторых представителей моллюсков класса моноплакофор, но отличаются от них химическим составом. Кроме Миссаржевского, мoberгеллид к моллюскам относили еще некоторые

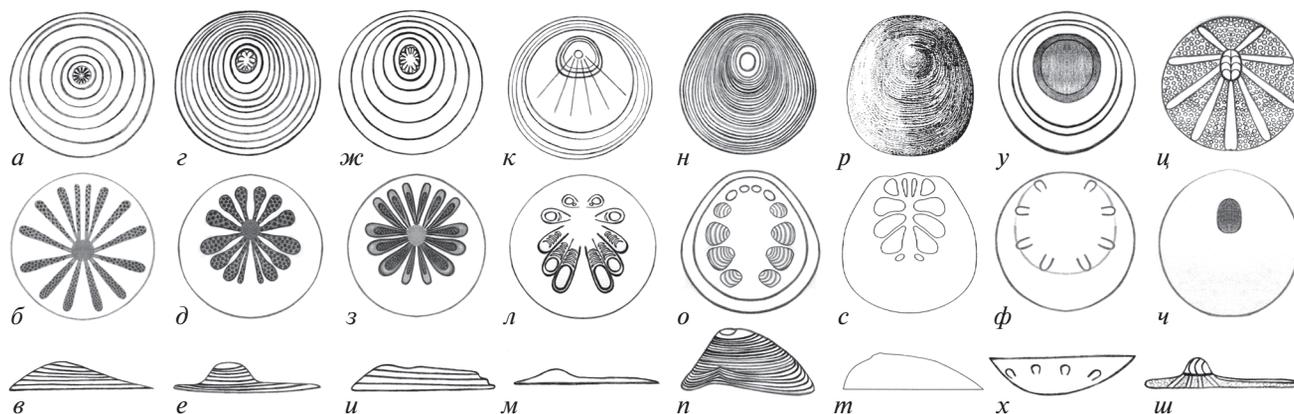


Рис. 1. Морфология склеритов видов мобергеллид: *a–в* – *Mobergella radiolata*: *a* – снаружи, *б* – изнутри, *в* – сбоку; *г–е* – *M. holsti*: *г* – снаружи, *д* – изнутри, *е* – сбоку; *ж–и* – *M. turgida*: *ж* – снаружи, *з* – изнутри, *и* – сбоку; *к–м* – *Discinella micans*: *к* – снаружи, *л* – изнутри, *м* – сбоку; *н–п* – *Aktugaia triangula*: *н* – снаружи, *о* – изнутри, *п* – сбоку; *р–т* – *A. duodecifoliata*: *р* – снаружи, *с* – изнутри, *т* – сбоку; *у–х* – *Tateltella ranocolata*: *у* – снаружи, *ф* – изнутри, *х* – сбоку; *ц–ш* – *Hippoklosma mongolica*: *ц* – снаружи, *ч* – изнутри, *ш* – сбоку.

палеонтологи (Hedström, 1923, 1930; Poulsen, 1932; Nyers, 1987; Conway Morris, Chapman, 1997); реже эти проблематики рассматривались как створки фосфатных брахиопод (Hall, 1872; Moberg, 1892; Dzik, 2010). Большинство же авторов склонялись к оперкулярной гипотезе, полагая что склериты мобергеллид являются крышечками хиолительминтов (Billings, 1871; Walcott, 1886, 1890; Knight, 1941; Lochman, 1956; Fisher, 1962) или неизвестного трубчатого организма (Bengtson, 1968; Rozanov, Zhuravlev, 1992; Topper, Skovsted, 2017; Skovsted, Topper, 2018). В данной статье впервые обсуждается возможность отнесения мобергеллид к сипункулидам и предлагается интерпретация их склеритов как щитков сипункулид.

МОРФОЛОГИЯ МОБЕРГЕЛЛИД

Вслед за Миссаржевским (1989), мы рассматриваем мобергеллид в ранге семейства *Mobergellidae*, включающего следующие роды – *Mobergella*, *Discinella*, *Aktugaia* Missarzhevsky, 1976, *Hippoklosma* Conway Morris et Chapman, 1997 и *Tateltella* Streng et Skovsted, 2006. Род *Brastadella* является младшим объективным синонимом рода *Discinella*, так как его типовой вид *B. brastadi* (Poulsen, 1932) оказался (Skovsted, 2003) синонимом типового вида рода *Discinella* – *D. micans* (Billings, 1871). Род *Thorslundella* Nyers, 1984 является младшим субъективным синонимом рода *Aktugaia*, так как его типовой вид *T. duodecifoliata* Nyers, 1984 помещен в состав рода *Aktugaia* (Skovsted, 2003). Кратко остановимся на характеристиках валидных родов мобергеллид.

Род *Mobergella* Hedström, 1923 (рис. 1, *a–и*) характеризуется дисковидными (уплощенными, вогнутыми или выпуклыми) склеритами милли-

метровой размерности. Наружная поверхность склерита несет отчетливые концентрические линии нарастания. Макушечное поле и сама макушка склерита сдвинуты к краю склерита, который назван апикальным. Внутренняя поверхность склерита несет 10–16 радиально расходящихся и билатерально расположенных м.о. с пористой поверхностью (табл. II), сгруппированных попарно (Bengtson, 1968; Миссаржевский, 1989; Демиденко, 2016).

Род *Discinella* Hall, 1872 (рис. 1, *к–м*) представлен толстостенными уплощенными, либо сильно выпуклыми, либо сильно вогнутыми склеритами с радиальными ребрами на наружной поверхности; на внутренней поверхности присутствуют 8–10 непористых м.о. в виде углублений грушевидной формы с дуговидными линиями роста (Миссаржевский, 1989; Skovsted, 2003; Демиденко, 2016).

Род *Aktugaia* Missarzhevsky, 1976 (рис. 1, *н–т*) представлен массивными сильно выпуклыми колпачковидными склеритами, на внутренней поверхности которых расположены 12 непористых м.о. в виде неглубоких каплевидных углублений с дуговидными линиями роста (Миссаржевский, 1976; Skovsted, 2003).

Род *Tateltella* Streng et Skovsted, 2006 (рис. 1, *у–х*) включает в себя вогнутые склериты с нечеткой радиальной ребристостью на наружной поверхности и 4–8 выпуклыми м.о. на внутренней поверхности, дистально приподнятыми, гладкими или с нечеткими дуговидными линиями роста (Streng, Skovsted, 2006).

Род *Hippoklosma* Conway Morris et Chapman, 1997 (рис. 1, *ц–ш*) представлен тонкими вогнуто-выпуклыми склеритами, на наружной поверхности которых отчетливо видны пять пар радиально

расходящихся зон, несущих многочисленные фиброплакоды – дисковидные углубления в стенке склерита, заполненные тонкими плотно упакованными фибрами и закрытые гладкой крышечкой (Conway Morris, Chapman, 1997). Подобные структуры могут проявляться и на внутренней поверхности склеритов (Skovsted, 2003).

Ювенильная часть склеритов *Mobergella* по морфологическим признакам напоминает (Демиденко, 2016; Skovsted, Topper, 2018) личиночные раковины некоторых представителей лофотрохозой – брахиопод и хиолитов (крышечки), и, возможно, представляет собой раннюю минерализованную стадию роста склерита, по времени соответствовавшую метаморфозу личинки и ее переходу от планктонного к бентосному образу жизни (Skovsted, Topper, 2018). Изучение вида *Discinella micans* (Billings, 1871) из нижнего кембрия Сев. Гренландии показало наличие шапочковидной личиночной стадии с внутренними м.о. (Skovsted, Topper, 2018).

МОРФОГЕНЕЗ МОБЕРГЕЛЛИД

Проанализировав время существования родов и видов мoberгеллид, можно наметить ряд эволюционных преобразований в морфологии их склеритов. Самый древний представитель группы – вид *Mobergella radiolata* Bengtson, 1968 – имеет дисковидные (уплощенные, вогнутые, выпуклые или вогнуто-выпуклые) тонкостенные склериты диаметром от 0.4 до 1.7 мм с 10–14 пористыми узкими м.о. (Bengtson, 1968; Демиденко, 2016). Он появляется на Сибирской платформе на рубеже томмотского–атдабанского веков и продолжает существовать до середины атдабана в Сибирском регионе и в Европе (Пархаев и др., 2020). В первой половине атдабана происходит расселение вида на территории Казахстана и Европы (Швеция, Норвегия, Дания, Польша, Великобритания).

Вместе с *M. radiolata* в раннем кембрии Европы встречаются еще два вида мoberгелл. Один из них – это появившийся в середине атдабана *M. holsti* (Moberg, 1892), известный из Швеции (Moberg, 1892), Норвегии (Åhman, Martinsson, 1965; Brasier, 1989), Польши (Lendzion, 1983). Также предполагаются находки этого вида в ботомских? толщах Центрального Казахстана (Конева, 1983). *M. holsti* имеет более крупные склериты (диаметр до 4.4 мм) с сильно выпуклой макушкой, мускульное поле сильно сдвинуто к апикальному краю, отчетливые м.о. (как правило 14–16 шт.) пористые, расширяются дистально. Второй вид – *M. turgida* Bengtson, 1968 – известен из атдабана Швеции (Bengtson, 1968), Сев. Польши (Lendzion, 1983) и Англии (Bengtson, 1977). Он отличается от *M. radiolata* толстостенными склеритами от 0.96 до 2.1 мм в диаметре и большим количеством м.о. (14–16 шт.). Мускульные отпечат-

ки вытянутые, сильно утолщенные в дистальных частях, непористые.

Далее развитие мoberгеллид идет по пути уменьшения числа м.о. и одновременного увеличения их относительного размера и площади. В позднем атдабана Казахстана появляется новый вид *Aktugaia triangula* Missarzhevsky, 1976. Это форма с сильно выпуклой раковиной, 12 м. о. в виде гладких неглубоких углублений с аркообразными линиями роста (Skovsted, 2003). Несомненно близкий вид *A. duodecifoliata* (Nyers, 1984), немного отличающийся от типового вида рода *Aktugaia* конфигурацией мускульных отпечатков, известен из ранней ботомы Центральной Швеции (Nyers, 1984, 1987; Skovsted, 2003).

Во второй половине ботомы востока Лаврентии (северо-восток США, Гренландия, Квебек, Лабрадор и запад Ньюфаундленда Канады) появляется вид *Discinella micans* (Billings, 1871). Это различной степени выпуклости склериты (от сильно выпуклой через уплощенную до сильно вогнутой) с 8–10 м. о. лепестковидной формы в виде гладких неглубоких углублений с дуговидными линиями роста (Skovsted, 2003).

В ранней ботоме Монголии появляется вид *Hippoklosma mongolica* (Missarzhevsky, 1989). Он представлен тонкими вогнуто-выпуклыми склеритами, наружная поверхность которых несет пять пар радиальных зон со сложно устроенной микроструктурой. Предполагается (Conway Morris, Chapman, 1997), что эти зоны гомологичны м.о. мoberгелл.

На рубеже раннего–среднего кембрия (поздний тойон–ранняя амга) в Западной Гондване (Марокко) появляется последний вид мoberгеллид – *Tateltella ranoculata* Streng et Skovsted, 2006. Склериты вогнутые, с нечеткой радиальной ребристостью, несут 4–8 выпуклых м.о., их поверхность гладкая или с нечеткими дуговидными линиями роста.

Таким образом, можно обозначить три основных морфогенетических тренда в эволюции мoberгеллид на протяжении раннего – начала среднего кембрия. Во-первых, отчетливо наблюдается редукция числа м. о. от 12–16 у видов рода *Mobergella*, встречающихся в первой половине раннего кембрия (поздний томмот – ранний атдабан) до 12 у *Aktugaia* (поздний атдабан – ранняя ботомы), 10 у *Hippoklosma mongolica* (ранняя ботомы), 8–10 у *Discinella micans* (поздняя ботомы) и 4–8 у *Tateltella ranoculata* (поздний тойон – ранняя амга). Вместе с уменьшением числа м. о. растет их относительная ширина (рис. 1): у *M. radiolata* – м. о. в виде узких полосок, у *M. holsti* и *M. turgida* м.о. заметно расширяются к периферии склерита, у *Aktugaia* м.о. субокруглые, у *Hippoklosma* – очень широкие, у *Discinella* м. о. лепестковидные, сильно расширенные дистально, у

Tateltella м. о. заметно расширяются к периферии склерита и располагаются на выпуклых валиках. Также следует отметить изменение в характере микроскульптуры поверхности м. о.: у *M. radiolata* и *M. holsti* она ноздреватая; у *M. turgida*, *Aktugaia triangula*, *Discinella micans* и *Tateltella ranocolata* — гладкая, иногда несущая лишь дуговидные следы роста; у *Hippoklosma mongolica* состоящая из сложно устроенных округлых структур — фиброплакод. Пока преждевременно говорить о причинах подобных морфогенетических изменений у мoberгеллид, возможно, это следует связывать с адаптациями к различным условиям обитания конкретных видов.

ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ МОБЕРГЕЛЛИД

Для реконструкции образа жизни мoberгеллид важно проанализировать фациальную приуроченность находок (табл. 1). Наиболее репрезентативную информацию мы имеем по виду *Mobergella radiolata*, который встречается в десятках разрезов различных структурно-фациальных регионов обширного палеобассейна Сибирской платформы, а также широко распространен на территории Северной и Восточной Европы и, возможно, Казахстана (Пархаев и др., 2020, рис. 1, 4, 6).

В сибирских разрезах *M. radiolata* встречается в отложениях пестроцветной свиты (Лено-Алданский, Учуро-Майский р-ны), краснопорожской свиты (Игарский р-н), средней подсвиты тусэрской свиты (хр. Хараулах), эмяксинской и сыгдахской свит (внутренние р-ны). Эти толщи представлены преимущественно известняками с различным содержанием терригенной примеси. Предполагается (Сухов и др., 2016), что данные осадки формировались в мелководных условиях внешнего карбонатного шельфа платформы (пестроцветная, краснопорожская, эмяксинская свиты), реже — в зоне перехода от шельфа к склону (сыгдахская свита) или в верхней части континентального склона (средняя подсвита тусэрской свиты) (табл. 1). Можно сделать вывод, что представители вида на территории Сибирского палеобассейна были приурочены к карбонатным илам, накапливавшимся в различных мелководных обстановках открытого моря. Следует отметить отсутствие находок *M. radiolata* в лагунных частях бассейна запада платформы, а также в межбиогермных фациях как на юге (наши полевые наблюдения), так и на севере платформы (Репина и др., 1974; Пархаев и др., 2020). В связи с последним обстоятельством, данные Т. Топпера и К. Сковстеда, указывающие на распространение мoberгелл в межбиогермных слоях нижнего кембрия Сибири (Torper, Skovsted, 2017, табл. 1), не вполне точны. Исключительно хорошая сохранность тончайших склеритов *M. radiolata* в

изученных образцах с территории Сибирской платформы исключает сколь-нибудь значимый перенос или переотложение ископаемых, поэтому их находки можно считать автохтонными.

На территории Балтийского палеобассейна находки *M. radiolata* приурочены к разнообразным терригенным фациям — от глин до конгломератов (табл. 1). Накопление большей части этих формаций происходило в крайне мелководных прибрежно-морских условиях, часто в зоне активной гидродинамики: отмечаются перемывы и переотложение материала. Можно предположить, что представители вида на территории Балтии обитали на песчано-глинистых грунтах мелководья. Находки в крупно-обломочных литологических разностях (конгломераты, гравелиты и крупно-зернистые песчаники) являются, по-видимому, аллохтонными, что подтверждается значительно худшей сохранностью материала в этих толщах (Bengtson, 1968).

Таким образом, вид *M. radiolata* следует рассматривать как обитателя разнообразных по составу мягких грунтов мелководных участков морских бассейнов как в низких широтах (Сибирская платформа, Палеонезия), так и в более высоких широтах (Балтия). Учитывая крайне широкое географическое распространение и пестроту литологического состава вмещающих отложений, данный вид мoberгеллид, вероятно, являлся наиболее эврибионтным по сравнению с остальными представителями группы.

Другие виды мoberгелл — *M. turgida* и *M. holsti* — встречаются совместно с *M. radiolata* в терригенных отложениях Балтии. *M. turgida* также отмечен в Авалонии (Англия), а *M. holsti* — на территории Палеонезии (Казахстанский террейн) (табл. 1). Везде данные виды приурочены к мелководным терригенным формациям (песчаники, алевролиты, аргиллиты), только лишь для находок *M. holsti* в Казахстане можно предположить чуть более глубоководные условия обитания (или захоронения?), так как накопление керимбайской свиты, в которой отмечены находки этого вида, связывается со склоновыми условиями в зоне распространения островных вулканических дуг.

Discinella micans широко распространен в разрезах востока Лаврентии (табл. 1) и приурочен, в основном, к карбонатным фациям (известняки, карбонатные сланцы). Условия осадконакопления этих формаций интерпретируются как мелководные, располагавшиеся на внешнем шельфе платформы (Лабрадор и Гренландия) или чуть более глубоководные, располагавшиеся в верхней части континентального склона в проксимальной зоне разгрузки турбидитовых потоков (Нью-Йорк, США; Квебек, Канада). Скорее всего, дисцинеллы в отложениях турбидитов аллохтонны.

Таблица 1. Литологическая и фашиальная приуроченность видов мoberгеллид

Вид	Стратон	Литология	Обстановки осадконакопления	Источник
<i>Mobergella radiolata</i>	Средняя часть пестроцветной свиты (Сибирская платформа)	Известняки различно-глинистые (до мергелей), вишнево-красные, розовые, желтые, сиреневые, зеленовато-серые	Зона перехода от внешнего карбонатного шельфа к склону открытого бассейна	Кембрий Сибири, 1992; Сухов и др., 2016
	Средняя часть краснопорожской свиты (Сибирская платформа)	Пестроцветные, неравномерно глинистые и детритистые известняки	Зона перехода от внешнего карбонатного шельфа к склону открытого бассейна	Кембрий Сибири, 1992; Сухов и др., 2016
	Тюсэрская свита, средняя подсвита (Сибирская платформа)	Пестрые алевро-аргиллиты, известковистые алевролиты и сильноглинистые известняки	Склон мелководного бассейна	Кембрий Сибири, 1992; Сухов и др., 2016
	Средняя часть мякисинской свиты (Сибирская платформа)	Известняки глинистые, красноцветные	Внешний карбонатный шельф	Кембрий Сибири, 1992; Сухов и др., 2016
	Сыдакская свита (Сибирская платформа)	Пестроцветные доломиты, глинистые до мергелистых, доломиты и известняковые песчаники	Зона перехода от внешнего карбонатного шельфа к склону открытого бассейна	Сухов и др., 2016
	Низы формации Норреторпи (Швеция)	Алевролиты с прослоями песчанников и глауконитом	Мелководные обстановки	Bengtson, 1968; Bergström, 1981; Nielsen, Schovsbo, 2007, 2011
	Низы формации Филе-Хайдар, песчаники Mickwitzia (Швеция)	Тонкослоистые песчаники и алевролиты с глинистыми прослоями (темпеститы)	Мелководные обстановки на удалении от береговой линии обширного эпиконтинентального бассейна	Jensen, 1997
	Формация Филе-Хайдар, конгломераты Вененяс (Швеция)	Среднезернистый песчаник, с хорошо окатанными зернами кварца, карбонатным цементом и кварцевой галькой	Мелководные обстановки с активной гидродинамикой и переотложением осадка	Almpan, Martinsson, 1965; Bengtson, 1968; Brasier, 1989; Topper, Skovsted, 2017
	Люкатские слои (Эстония)	Переслаивание зеленовато-серых песчаных аргиллитов и светлого-серых алевролитов	Мелководные обстановки на фоне крупной доминирующей трансгрессии	Mens, Pirrus, 1977; Mens et al., 1990; Nielsen, Schovsbo, 2011
	Низы тискрских слоев (Эстония)	Грубозернистые алевролиты с линзами разнозернистых песчанников и конгломератов	Мелководные обстановки на фоне крупной доминирующей трансгрессии	Mens, Pirrus, 1977; Mens et al., 1990; Nielsen, Schovsbo, 2011
	Завишинские слои (Польша)	Серые и серо-зеленые мелко- и среднезернистые кварц-глауконитовые песчаники с редкими прослоями и линзами песчаных аргиллитов	Мелководные обстановки на фоне крупной доминирующей трансгрессии	Lendzion, 1972, 1975, 1983; Арень, Лендзён, 1974; Dzik, Lendzion, 1988; Mens et al., 1990; Nielsen, Schovsbo, 2011
	Мoberгелловые слои (Польша)	Мелко- и среднезернистые песчаники с прослоями аргиллитов	Мелководные обстановки на фоне крупной доминирующей трансгрессии	Lendzion, 1972, 1975, 1983; Арень, Лендзён, 1974; Dzik, Lendzion, 1988; Nielsen, Schovsbo, 2011
	Глебовские слои (Московская синеклиза)	Светло-зеленые и зелено-серые аргиллитоподобные глины с редкими прослоями и линзами кварцевых алевролитов	Мелководные обстановки на фоне крупной доминирующей трансгрессии	Розанов, 1973; Кирсанов, 1974; Rozanov, Zhuravlev, 1992; Nielsen, Schovsbo, 2011
	Мoberгелловые слои, керимбайская свита (Казахстан)	Алевролиты и известковистые песчаники	Склоновые терригенные отложения в зоне распространения островных вулканических дуг	Конева, 1983; Дергунов и др., 1986; Гридина, 1990; Ившин и др., 1993; Коробкин, Смирнов, 2006; Дегтярев, 2012
<i>Mobergella turrida</i>	Формация Филе-Хайдар, конгломераты Вененяс (Швеция)	Среднезернистый песчаник, с хорошо окатанными зернами кварца, карбонатным цементом и кварцевой галькой	Мелководные обстановки с активной гидродинамикой и переотложением осадка	Almpan, Martinsson, 1965; Bengtson, 1968; Brasier, 1989; Topper, Skovsted, 2017
	Мoberгелловые слои (Польша)	мелко- и среднезернистые песчаники с прослоями аргиллитов	Мелководные обстановки на фоне крупной доминирующей трансгрессии	Lendzion, 1972, 1975, 1983; Арень, Лендзён, 1974; Dzik, Lendzion, 1988; Nielsen, Schovsbo, 2011
	Низы песчанников Комли (Англия)	Карбонатные песчаники с глауконитом и блокластами	Мелководный шельф	Rushton, 1974, 2000; Bengtson, 1977; Brasier, 1989; Brasier et al., 1992; Rushton, Molyneux, 2011

Таблица 1. Окончание

Вид	Страгон	Литология	Обстановки осадконакопления	Источник
<i>Mobergella holsti</i>	Формация Филе-Хайдар, конгломераты Вененяе (Швеция)	Среднезернистый песчаник, с хорошо окатанными зернами кварца, карбонатным цементом и кварцитовой галькой	Мелководные обстановки с активной гидродинамикой и пересотложением осадка	Ahman, Martinsson, 1965; Bengtson, 1968; Brasier, 1989; Topper, Skovsted, 2017
	Мобертелловые слои (Польша)	Мелко- и среднезернистые песчаники с прослоями аргиллитов	Мелководные обстановки на фоне крупной доминирующей трансгрессии	Lendzion, 1972, 1975, 1983; Nielsen, Schovsbo, 2011
<i>Discinella micans</i>	Мобертелловые слои, керимбайская свита (Казахстан)	Алевролиты и известковистые песчаники	Склоновые терригенные отложения в зоне распространения островных вулканических дуг	Конева, 1983; Дергунов и др., 1986; Гридина, 1990; Ившин и др., 1993; Коробкин, Смирнов, 2006; Дегтярев, 2012
	Средняя сланцева пачка, формация Форти (Лабрадор, Канада)	Органогенно-обломочные известняки, межбигермовые фаши	Шelfовые мелководные обстановки с активной гидродинамикой	Spencer, 1980; Skovsted, Topper, 2018
	Пачка Дэвилз-Коув, формация Форти (Зап. Ньюфаундленд, Канада)	Розовые, зеленовато-серые, известняки с прослоями пурпурных песчаников	Мелководные трансгрессивные обстановки внешнего шельфа с археоциатовыми патч-рифами	Skovsted et al., 2017; Skovsted, Topper, 2018
	Верхняя часть формации Бастион (СВ Гренландия)	Темноцветные карбонатные сланцы с прослоями известняков	Мелководные обстановки внешнего шельфа ниже уровня волнового воздействия	Skovsted, 2003, 2004, 2006
	Формация Элла-Айленд (СВ Гренландия)	Известняки, местами с оолитами	Мелководные обстановки внешнего шельфа с активной гидродинамикой	Skovsted, 2003, 2004, 2006
<i>Aktugata</i>	формация Ансе-Моранда (Квебек, Канада)	Серые сланцы и известняки	Турбидиты на верхней части континентального склона	Landing et al., 2002
	формация Браунз-Понд (шт. Нью-Йорк, США)	Темно серые алевролиты с прослоями органогенно-обломочных известняков	Проксимальные фаши турбидитовых потоков на верхней части континентального склона	Landing, Bartowski, 1996
	Гересская пачка, шабактинская свита (Казахстан)	Слоистые органогенно-обломочные доломитизированные известняки с прослоями ракушнякав	Шelfовые мелководные обстановки с активной гидродинамикой	Миссаржевский, 1976; Миссаржевский, Мамбетов, 1981; Skovsted, 2003
<i>Aktugata</i>	Пачка Ломвикен, формация Васбо (Швеция)	Базальные конгломераты	Мелководные осадки	Nyers, 1984, 1987; Nielsen, Schovsbo, 2011
<i>Tateella</i>	Пачка Bresche a Миссасса, формация Джебель-Ваармаст (Марокко)	Органогенно-обломочные известняки слоистые и нодулярные с прослоями песчаников и ракушнякав	Мелководные осадки со следами перемыва и осушения, формировавшиеся в ходе трансгрессивно-регрессивных событий	Streng, Skovsted, 2006; Geyer, Landing, 2006
<i>Hippokosmia</i>	Хайранская свита (Западная Монголия)	Песчаники и сланцы с линзами и прослоями пачка-нистых с глауконитом известняков	Моласса — мелководно-морские и затем континентальные отложения, заполняющие крайнюю прогиб на завершающей стадии развития морского бассейна	Коробов, Миссаржевский, 1977; Воронин и др., 1982; Conway Morris, Chapman, 1997; Smith et al., 2016

Следует особо отметить находки *D. micans* в межбиогермных органогенно-обломочных известняках формации Форти (Spencer, 1980; Skovsted et al., 2017; Topper, Skovsted, 2017).

Оставшиеся четыре вида мoberгеллид — *Aktu-gaia triangula*, *A. duodecifoliata*, *Tateltella ranoculata* и *Hippoklosma mongolica* — имеют локальное распространение (табл. 1), и информации по их фациальной приуроченности у нас не много. Но можно утверждать, что три вида из четырех приурочены к карбонатным, преимущественно органогенно-обломочным толщам, формирование которых происходило в мелководных обстановках низких широт (кроме вида *A. duodecifoliata*, известного из терригенных толщ Центральной Швеции).

Подводя итог анализа фациальной приуроченности мoberгеллид, можно сделать следующий вывод. Виды рода *Mobergella*, вероятно, были широко распространены на мягких грунтах верхней сублиторали, возможно, иногда проникали в нижние горизонты сублиторали и даже чуть ниже — в батияль, на верхнюю часть континентального склона. *Discinella* также связаны с мелководными участками сублиторали, где могли селиться как на мягких грунтах, так и в водорослево-археоциатовых постройках типа патч-риф.

ОПЕРКУЛЯРНАЯ ПРИРОДА МОБЕРГЕЛЛИД

Гипотеза о том, что мoberгеллиды — это крышечки организмов, обитающих в трубчатых “домиках”, обсуждается очень давно — со времен описания Э. Биллингсом склеритов *Discinella micans* (Billings, 1871) как крышечек хиолигельминтов *Hyolithellus micans* Billings, 1871 (Billings, 1871; Walcott, 1886, 1890; Knight, 1941; Lochman, 1956; Fisher, 1962). Однако до сих пор не найдено убедительных доказательств в пользу этого предположения, и не установлены подходящие по размеру “домики-трубки”.

С. Бенгтсон указывал на важные замечания Дж. Мoberга (Moberg, 1892) о том, что в тех породах, где есть *Mobergella*, находки форм, близких к *Hyolithellus micans*, крайне редки и, наоборот, там, где обычны трубки хиолигельминтов, *Mobergella* отсутствует (Bengtson, 1968, с. 347–348). Только в одном образце из местонахождения Стора-Пер Швеции, наряду со склеритами мoberгелл, найдено как минимум три хиолигельмоидных трубки (Moberg, 1892). Единственным местонахождением, где в значительном количестве совместно найдены склериты мoberгелл и трубки хиолигельминтов, является Аспелунд (Åspelund) в Норвегии (Åhman, Martinsson, 1965). С.П. Конева (1983) при изучении склеритов рода *Mobergella* из

мoberгелловых слоев нижнего кембрия Селетинского синклинория подчеркивает их многочисленность, указывая при этом на довольно редкие находки хиолигельминтов *Hyolithellus* sp.

Тестируя оперкулярную гипотезу, Топпер и Сковстед провели анализ процентного соотношения участков, занимаемых м.о. у *Mobergella holsti* и *Discinella micans*, по отношению к остальной части склерита, и сравнили полученные данные с другими беспозвоночными (Topper, Skovsted, 2017). На долю м.о. мoberгеллид приходится около 20%, это значение довольно высоко по сравнению с остальными группами и соизмеримо лишь с крышечками брюхоногих моллюсков сем. *Neritidae*. Ссылаясь на это, авторы считают оперкулярную гипотезу наиболее подходящей для склеритов мoberгеллид, хотя отмечают, что сложно подобрать подходящие по размеру и форме сечения трубчатые окаменелости из встречающихся совместно таксонов. Так, несмотря на встречаемость склеритов *D. micans* с фосфатными трубками *Hyolithellus*, хиолитами и различными известковыми трубками в Северо-Восточной Гренландии и на Лабрадоре (Skovsted, 2006; Skovsted, Peel, 2007, 2010; Skovsted, Topper, 2018), размер и морфология этих трубок не соответствуют размерам и морфологии *D. micans* (Skovsted, Topper, 2018).

Мы проанализировали встречаемость склеритов мoberгеллид со всеми известными видами хиолигельминтов — ископаемыми, представленными фосфатными трубками с округлым сечением, стратиграфическое и географическое распространение которых приведено на рис. 2. Анализируя временную встречаемость мoberгеллид и хиолигельмусов, легко заметить, что стратиграфический диапазон распространения мoberгеллид существенно уже, чем у хиолигельминтов. Как отмечалось выше, самые древние мoberгеллы известны из базального атдабана, тогда как первые хиолигельминты появляются на полтора века раньше — в середине немакит-далдынского времени, и в интервале немакит-далдын — поздний томмот известно уже более 10 видов рода *Hyolithellus*. Аналогичная, но обратная картина наблюдается и с исчезновением мoberгеллид из геологической летописи — самые поздние их представители известны с рубежа раннего-среднего кембрия, тогда как несколько видов хиолигельминтов продолжают существовать в среднем и даже позднем кембрии (рис. 2).

Рассматривая встречаемость мoberгеллид и хиолигельмусов в географическом аспекте, также отмечается несопоставимость широты распространения данных групп. Во многих регионах, где обнаружены хиолигельмусы, мoberгеллиды не

Возраст	Регионы	Палеонезия				Балтия						Авалония					Вост. Лаврентия					Гондвана			
		Монголия	Казахстан	Киргизия	Узбекистан	БЕЛ	Швеция	Норвегия	Польша	Эстония	Германия	Финляндия	Дания	Центр. Англия	Ренландия	Канада	СВ США	Сев. Иран	Марокко	Антарктида	Австралия	Китай	Индия		
Сибирская платформа	Средний Позанний кембрий																								
			1 3																						
		20		3 14 15 16 17 18 19 3																				1	
		1 2	4																						
		1 2	4																						
		1 2	4																						
		1 1	4																						
		1 1	4																						
		1 1	4 5	1 2 11																					
		1 1	4 5	1 2 11																					
Ранний кембрий	Ранний аттабан																								
		1 2 3 4																							
		1 2 3 4 5	1 2 11																						
		1 2 3 4 5	1 2																						
		1 2 3 4 5	1 2																						
		1 2 3 4 5	1 2																						
		1 2 3 4 5	1 2																						
		1 2 3 4 5	1 2																						
		1 2 3 4 5	1 2																						
		1 2 3 4 5	1 2																						
Венд	Немакт- паллий																								
		1 2 3 4 7 12 22																							
		1 2 3 6 7 12 22	7																						
		1 2 4 7 22	10 1 2																						
		2 2 2	10 1 2																						
		2 2 2	10 1 2																						
		2 2 2	10 1 2																						
		2 2 2	10 1 2																						
		2 2 2	10 1 2																						
		2 2 2	10 1 2																						

- ① Mobergella radiolata
- ② Mobergella turgida
- ③ Mobergella holsti
- ④ Discimella micans
- ⑤ Aktugaia triangulara
- ⑥ Aktugaia duodecifoliata
- ⑦ Tateltella ranoculata
- ⑧ Hippoklosma mongolica
- ⑨ Hyolithellus limbatus
- ⑩ Hyolithellus rectus
- ⑪ Hyolithellus vitreus
- ⑫ Hyolithellus ? infundibuliformis
- ⑬ Hyolithellus sinuosus
- ⑭ Hyolithellus acutus
- ⑮ Hyolithellus longulus
- ⑯ Hyolithellus multifarius
- ⑰ Hyolithellus singularis
- ⑱ Hyolithellus aravanicus
- ⑲ Hyolithellus aequalis
- ⑳ Hyolithellus botomaensis
- ㉑ Hyolithellus minutus
- ㉒ Hyolithellus tschushunensis

←

Рис. 2. Географическое и стратиграфическое распространение видов мoberгеллид (①–⑩) и видов рода *Hyolithellus* (1–22); интервал распространения мoberгеллид залит светло серым. Обозначения: ① – *Mobergella radiolata* Bengtson, 1968: нижний – средний атдабан, Сибирская платформа; нижний атдабан, Московская синеклиза, средний атдабан, Швеция, Норвегия, Польша, Эстония; ? нижний атдабан, Юж. Китай; ? ботома, Казахстан (Пархаев и др., 2020); ② – *M. turgida* Bengtson, 1968: средний атдабан, Швеция (Bengtson, 1968, 1977), Польша (Lendzion, 1972, 1975, 1983; Арень, Лендзён, 1974), Центр. Англия (Bengtson, 1977; Brasier, 1989; Brasier et al., 1992); ③ – *M. holsti* (Moberg, 1892): средний атдабан, Швеция (Bengtson, 1968), Польша (Lendzion, 1972, 1975, 1983; Арень, Лендзён, 1974); ? ботома, Казахстан (Гридина, 1990); ④ – *Discinella micans* (Billings, 1871): средняя – верхняя ботома, С.-В. США (Landing, Bartowski, 1996), Квебек, Лабрадор, Зап. Ньюфаундленд, Канада (Spencer, 1980; Landing et al., 2002; Skovsted, Torper, 2018), Вост. Гренландия (Skovsted, 2003, 2004, 2006); ⑤ – *Aktugaia triangula* Missarzhevsky, 1976: верхний атдабан, слои с *Adyshevithesa*, хр. Малый Каратау, Казахстан (Миссаржевский, Мамбетов, 1981); ⑥ – *A. duodecifoliata* Nyers, 1987: нижняя ботома, Швеция (Nyers, 1984, 1987; Nielsen, Schovsbo, 2011); ⑦ – *Tateltella ranoculata* Streng et Skovsted, 2006: тойон – амга, Марокко (Streng, Skovsted, 2006); ⑧ – *Hippoklosma mongolica* (Missarzhevsky, 1989): нижняя ботома, Зап. Монголия (Коробов, Миссаржевский, 1977; Воронин и др., 1982; Conway Morris, Chapman, 1997); 1 – *Hyolithellus tenuis* Missarzhevsky, 1966: томмот, Магаданская обл.; томмот – тойон, Красноярский край (Миссаржевский, 1966; Хоментовский, Карлова, 1989); томмот, слои с *Tianzhushania tetramera*; ботома, зона *Mongolitulubulus squamifer*, Зап. Монголия; ботома, С.-З. Монголия (Воронин и др., 1982; Есакова, Жегалло, 1996); нижний – верхний кембрий, Казахстан (Есакова, Жегалло, 1996); мейшучунь – чунчуси, Юж. Китай (Есакова, Жегалло, 1996); ср. кембрий, серия Дамао, о. Хайнань, Китай (Jiang, Huang, 1986); средний атдабан, формация Лоуер Тэл, Гималаи, Индия (Brasier, Singh, 1987); 2 – *H. vladimirovae* Missarzhevsky, 1966: томмот, слои с *Tianzhushania tetramera* и ботома, зона *Mongolitulubulus squamifer*, Зап. Монголия (Есакова, Жегалло, 1996); томмот и низы атдабана, ср. течение р. Лены, Сибирская платформа (Миссаржевский, 1966); нижний томмот, зона *Pseudorthotheca costata* – верхний атдабан, слои с *Adyshevithesa*, Казахстан (Миссаржевский, Мамбетов, 1981); томмот, зона *Protohertzina anabarica* – ботома, низы зоны *Bonnina-Olenellus*, Юкон и Северо-Западные Территории, Канада (Есакова, 1987); мейшучунь, пров. Юньнань, Хубей, Китай (Qian, 1989); томмот, средняя доломитовая пачка, Сев. Иран (Hamdi et al., 1989); средний атдабан, формация Лоуер Тэл, Гималаи, Индия (Brasier, Singh, 1987); атдабан, пачка Хом Фам, Англия (Brasier, 1984); 3 – *H. insolitus* Grigorieva, 1982: томмот, слои с *Halkieria amphoga* и *Tianzhushania tetramera*, ботома?, Зап. Монголия, С.-З. Монголия (Воронин и др., 1982; Есакова, Жегалло, 1996); томмот, зона *D. regularis* и низы атдабана, Сибирская платформа (Ярусное расчленение..., 1983; Есакова, Жегалло, 1996); амга, Узбекистан (Есакова, Жегалло, 1996); амга и сакс, Казахстан (Конева и др., 1990); средний атдабан, формация Лоуер Тэл, Гималаи, Индия (Brasier, Singh, 1987; Есакова, Жегалло, 1996); чунчуси, зона *Microcognus – Rhombocorniculum*, пров. Хубей, Китай (Qian, 1989); амга, Туркестанский хр., Киргизия (Мешкова, 1985); 4 – *H. isiticus* Missarzhevsky, 1969: томмот, зона *N. sunnaginicus*, Сибирская платформа (Розанов и др., 1969; Ярусное расчленение..., 1983); мейшучунь, формация Майдипин, пров. Сычуань, Китай (Qian, 1989); средний атдабан, формация Лоуер Тэл, Гималаи, Индия (Brasier, Singh, 1987); ботома, слои с *Strenuella*, Англия (Hinz, 1987); ботома, эратические валуны, о-в Кинг-Джордж, Антарктида (Wrona, 1989); 5 – *H. micans* Billings, 1871: ботома, слои с *Elliptoserphala asarphoides*, США (Lochman, 1956); ботома, Зап. Монголия; чунчуси, пров. Сычуань, Китай (Yin et al., 1980); средний – верхний атдабан, зоны *Mobergella* и *Holmia*, Польша (Lendzion, 1972); ботома, слои с *Serrodiscus*, Германия (Есакова, Жегалло, 1996); атдабан, зоны “*Obolella*” *groomi*, *Coleoloides typicalis* и *Callavia*, ботома, зона *Protolenus-Strenuellida*, Центр. Англия (Cobbold, Poscock, 1934; Brasier, 1984); атдабан, зона *Holmia kjerulfi*, Ю.-З. Финляндия (Есакова, Жегалло, 1996), атдабан, зона *Holmia kjerulfi* – ботома, зона *Ornamentaspis linnarssoni*, о. Борнхольм, Дания (Poulsen, 1964); ботома, сланцы с *Serrodiscus*, *Callodiscus* и *Olenellus*, юг Шпицбергена (Majör, Winsnes, 1955); атдабан, зона *Fallotaspis*, пров. Северо-Западные Территории, Канада (Есакова, 1987); атдабан, формация Веймауз, Массачусетс, США (Landing, 1988); атдабан и ботома, известняки Кулпара, Парара, Аякс, Юж. Австралия (Bengtson et al., 1990; Gravestock et al., 2001); 6 – *H. annulatus* Meshkova, 1969: томмот, ср. течение р. Лены, Сибирская платформа (Мешкова, 1969); 7 – *H. grandis* Missarzhevsky, 1969: томмот, зоны *N. sunnaginicus* – *D. lenaicus*, ср. течение р. Лены, Сибирская платформа (Розанов и др., 1969); томмот, зона *D. regularis*, хр. Малый Каратау, Казахстан (Миссаржевский, 1989); 8 – *H. filiformis* Bengtson, 1990: атдабан и ботома, известняки Парара, Аякс, Юж. Австралия (Bengtson et al., 1990; Gravestock et al., 2001); 9 – *H. limbatus* Yue in Xing et al., 1984: мейшучунь, формация Куаньчуаньпу, пров. Шаньси, Китай (Xing et al., 1984); 10 – *H. rectus* Mambetov, 1981: нижний–средний томмот, зона *Pseudorthotheca costata*, чулактауская свита, каратауская пачка, хр. Малый Каратау, Казахстан (Миссаржевский, Мамбетов, 1981); 11 – *H. vitricus* Mambetov, 1981: верхний томмот, зона *Bercutia cristata*, р. Коксу; верхний атдабан, слои с *Adyshevithesa*, хр. Малый Каратау, Казахстан (Миссаржевский, Мамбетов, 1981); 12 – *H. ? infundibuliformis* Meshkova, 1969: томмот, хр. Хараулах, Сибирская платформа (Мешкова, 1969); 13 – *H. sinuosus* Cobbold, 1921: атдабан, зона “*Obolella*” *groomi*, гр. Шропшир, Англия (Cobbold, 1921); 14 – *H. acutus* Meshkova, 1985: амга, ур. Араван, Алайский хр., Киргизия (Мешкова, 1985); 15 – *H. longulus* Meshkova, 1985: амга, ур. Мадыген, Туркестанский хр., Киргизия (Мешкова, 1985); 16 – *H. multifarious* Meshkova, 1985: амга, ур. Араван, Алайский хр., Киргизия (Мешкова, 1985); 17 – *H. singularis* Meshkova, 1985: амга, р-н Сулюкты, Туркестанский хр., Киргизия (Мешкова, 1985); 18 – *H. aravanicus* Meshkova, 1985: амга, ур. Араван, Алайский хр., Киргизия (Мешкова, 1985); 19 – *H. aequalis* Meshkova, 1985: амга, ур. Араван, Алайский хр. и р-н Сулюкты, Туркестанский хр., Киргизия (Мешкова, 1985); 20 – *H. botomaensis* Meshkova, 1985: амга, еланская свита, ср. течение р. Лены и р. Ботома, Сибирская платформа (Мешкова, 1985); 21 – *H. minutus* (Qian et Jiang, 1980): мейшучунь, пров. Юньнань, Китай (Qian, Jiang, 1980); 22 – *H. tschushunensis* Valkov, 1968: томмот, слои с *Alla-thesa sana*, Оленекское поднятие, Сибирская платформа (Вальков, 1968); ВЕП – Восточно-Европейская платформа.

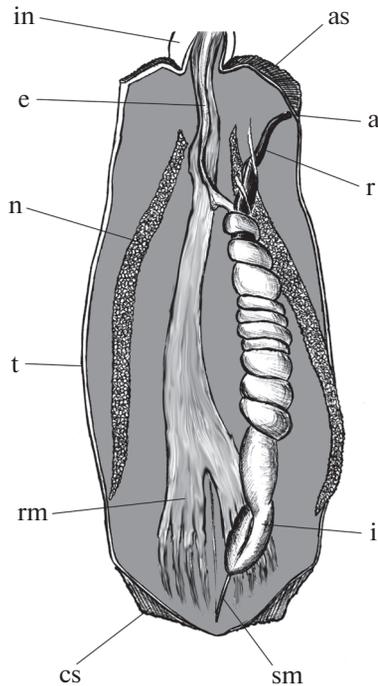


Рис. 3. План внутреннего строения сипункулид на примере рода *Aspidosiphon* Diesing, 1851 (по: Rice, 1993, рис. 15). Обозначения: а – анус, as – анальный щиток, cs – каудальный щиток, е – пищевод, i – спирально-завитый кишечник, in – основание интроверта, n – нефридий, r – прямая кишка, gm – мускул-ректрактор интроверта, sm – веретеновидный мускул, t – туловище.

встречаются: Австралия, Антарктида, Индия, Иран, Германия, Финляндия, Дания, Киргизия.

Таким образом, проведенный нами анализ также не подтверждает связь между представителями сем. *Mobergellidae* и хиолительминтами, что ослабляет позиции сторонников оперкулярной природы мoberгеллид и заставляет искать другую функциональную и систематическую гипотезу данным зоопроблематикам. Внешнее сходство со склеритами мoberгеллид наблюдается у щитков современных сипункулид, морфологию, биологию и систематическое положение которых мы кратко рассмотрим ниже.

СОВРЕМЕННЫЕ СИПУНКУЛИДЫ

Сипункулиды – группа морских червеобразных бентосных лофотрохозой, характеризующихся билатеральной симметрией, отсутствием сегментации, наличием интроверта и венчика щупалец вокруг терминально расположенного рта (рис. 3, 4). Размер тела – от 1–3 мм до 500–700 мм, большая часть – 15–50 мм длиной. Большинство современных сипункулид населяет мягкие грунты на различных глубинах (от литорали до абиссали), где зарываются в осадок, либо обитают под

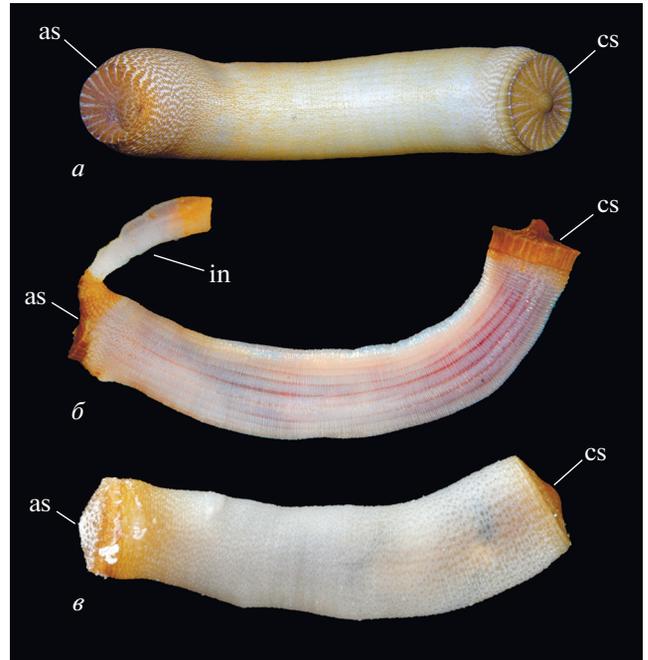


Рис. 4. Современные сипункулиды рода *Aspidosiphon* Diesing, 1851 (сем. *Aspidosiphonidae* Quatrefages, 1865) с каудальными и анальными щитками: а – *Aspidosiphon laevis* Quatrefages, 1865; современный, Красное море, Египет (© Arthur Anker, печатается с разрешения автора фото); б, в – *Aspidosiphon* sp.; современный, Тихий океан, Мурее, Французская Полинезия: б – (© 2010 Moorea Biocode, печатается с разрешения Biocode MINV Team); в – (© 2012 Moorea Biocode, печатается с разрешения Biocode MINV Team). Обозначения: as – анальный щиток, cs – каудальный щиток, in – интроверт.

камнями, в расщелинах скал и ризоидах водорослей, заселяют пустые раковины моллюсков, домики седентарных полихет; некоторые виды сверлят кораллы (Pancucci-Paradopolou et al., 1999). По типу питания сипункулиды – микрофаги, потребляющие либо детрит, заглатывая осадок, либо сестон, улавливая его из толщи воды щупальцами; также в качестве пищи выступают мейобентосные животные и диатомовые (Вестхайде, Ригер, 2008).

У современных представителей группы покровы тела обычно не минерализованы, но эластичная покровная кутикула часто несет различной формы протеиновые (но не хитиновые) крючья, шипики и папиллы (Voss-Foucart et al., 1977), используемые для фиксации в субстрате. Некоторые формы (представители сем. *Aspidosiphonidae*) имеют особые эпидермальные утолщения на туловище – каудальный (хвостовой) и анальный (передний) щитки (рис. 4). Округлый в плане каудальный щиток, уплощенный или конический, расположен на заднем конце туловища. Анальный щиток обычно колпачковидной формы, располагается дорсально в верхней части туловища,

вблизи его границы с интровертом. У видов рода *Aspidosiphon* анальный щиток роговой, у *Lithacosiphon* – минерализован карбонатом кальция. Анальный щиток *Cloeosiphon* состоит из отдельных пластинок, окружающих основание интроверта (Cutler, 1994; Schulze et al., 2005). Функция щитков различна: анальный щиток блокирует вход в норку животного после того, как интроверт вытягивается в туловище; каудальный щиток используется для закоривания в субстрате и/или участвует в процессе засверливания в субстрат (Rice, 1969, 1970). При этом радиальные ребра, гранулы или острые шипы на щитке действуют как фреза. Для некоторых видов рода *Aspidosiphon* отмечено (Rice, 1993; Pansucci-Papadopoulou et al., 1999), что парные мускулы-ретракторы интроверта крепятся вблизи каудального щитка (рис. 3), поэтому можно предположить, что каудальный щиток выполняет также и опорную функцию для мощной ретракторной мускулатуры. Морфология щитков имеет важное систематическое значение (Мурина, 1977).

Развитие у сипункулид прямое, либо со стадией планктонной личинки – лецитотрофной трохофоры, затем – лецитотрофной или планктотрофной пелагосферы, которая трансформируется в ювенильную особь (Вестхайде, Ригер, 2008). Личиночная стадия довольно продолжительная, что позволяет расселяться сипункулидам на значительные расстояния, как результат – многие современные виды – космополиты.

Систематическое положение сипункулид дискуссионно. В XIX в. их сближали с голотуриями, затем они были обособлены в “промежуточную” группу между первичноротыми “червями” и вторичноротыми иглокожими – *Gephyrea*. В конце XX в. стало очевидно, что сипункулиды – представители клады *Lophotrochozoa* и близкие родственники аннелид и, возможно, моллюсков (Schulze et al., 2005). С аннелидами их сближает схожая по микроструктуре кутикула и наличие трохофорной личинки, с моллюсками – наличие трохофорной личинки и характер дробления яйца с формированием так называемого “моллюскового креста” из особых микромеров в апикальной части яйца (Scheltema, 1993). Однако отсутствие сегментации и щетинок, характерных для кольцецов, мантии и раковины в каком-либо выражении, заставляют рассматривать сипункулид в качестве отдельного типа *Sipuncula Rafinesque, 1814*. В его пределах выделяют 2 класса, 4 отряда, 6 семейств и 17 родов (Schulze et al., 2005). Число видов современных сипункулид оценивается от 147 (Schulze et al., 2005) до 162 (Cutler, 1994). Отметим, что по последним данным молекулярной (анализ рибосомальных протеинов) и генетической (анализ митохондриальной ДНК) филогенетики (Shen et al., 2009; Struck et al., 2011), сипункулиды являются аннелидами, при кладистическом ана-

лизе признаков попадая внутрь различных клад кольцецов.

ИСКОПАЕМЫЕ СИПУНКУЛИДЫ

Из-за долгого отсутствия надежных ископаемых палеонтологических находок сипункулид интерпретация их происхождения и эволюции была затруднительна (Мурина, 1977). На рубеже XX–XXI вв. в ходе активного изучения раннекембрийских лагерштеттов Китая были описаны многочисленные новые таксоны, представленные мягкотелыми или слабоминерализованными ископаемыми. В знаменитых нижнекембрийских сланцах Маотяньшань (лагерштетт Ченьцзянь, уезд Аньнин, пров. Юньнань) были обнаружены червеобразные организмы, интерпретированные как ископаемые сипункулиды (Huang et al., 2004). Находки приурочены к толще сланцев, сформированной в ходе схода микротурбидита из близлежащего мелководья. О близости описанных форм к сипункулидам свидетельствует как внешняя морфология обнаруженных отпечатков (колбасообразное тело с тонким удлинённым интровертом и более широким туловищем, периоральная коронка щупалец, крючки, сосочки и складки на поверхности тела), так и отдельные элементы внутреннего строения (U-образный кишечник, положение анального отверстия вблизи зоны соединения интроверта и туловища). Описанные ископаемые таксоны *Archaeogolfingia caudata* Huang, Chen, Vannier et Salinas, 2004 и *Cambrosipunculus tentaculatus* Huang, Chen, Vannier et Salinas, 2004 имеют поразительное сходство с современными представителями *Golfingiidae*. Авторы статьи делают вывод, что основные морфологические черты сипункулид сформировались уже в раннем кембрии, и с тех пор группа находится в эволюционном стазисе. U-образный кишечник описанных форм свидетельствует об инфанном образе жизни кембрийских сипункулид.

Другая кембрийская находка сипункулид происходит из среднекембрийской формации Стэфен, Британская Колумбия, Канада (Caron et al., 2010), где в местонахождении бёрджеского типа (Burgess Shale-Type, BST) обнаружены разнообразных организмов с неминерализованными покровами, в том числе не получившая еще названия сипункулида – *Sipunculan A worm* (Caron et al., 2010, рис. 3H, DR4-G, DR4-H), представленная пятью экземплярами различной сохранности. Авторы воздержались от описания нового таксона, отметив лишь, что морфология ископаемого в целом близка к материалу из нижнего кембрия Китая.

В более молодых палеозойских отложениях известны еще две находки ископаемых, интерпретируемые как сипункулиды – *Lecthaylus gregarius* Weller, 1925 из силура Иллинойса, США

(Weller, 1925; Roy, Croneis, 1931; Fisher, 1962) и L. briggsi Muir et Botting, 2007 из нижнего карбона окрестностей Эдинбурга, Шотландия (Muir, Botting, 2007). В мезозое отмечены три находки: *Valvasoria camiolica* Kolar-Jurkovsek et Jurkovsek, 1997 из триаса Словении (Kolar-Jurkovsek, Jurkovsek, 1997), *Epirachys rugosus* Ehlers, 1869 из известных позднеюрских литографских сланцев Зольнгофен Германии (Ehlers, 1869) и *Rondeletia scutata* Alessandrello, Bracchi et Riou, 2004 из среднеюрского лагерштетта Ла-Вульт-сюр-Рон Франции (Alessandrello et al., 2004). Отличительными чертами всех этих находок являются червеобразная форма тела с более толстым (туловище) и более тонким (интроверт) отделами и характерная продольная складчатость переднего отдела, которая формируется при сжатии и последующей фоссильзации мощной мускулатуры интроверта.

Как справедливо отмечают Л. Мюир и Дж. Боттинг (Muir, Botting, 2007), скорее всего палеонтологическая история сипункулид сильно “недооценена”, так как сипункулиды, как и многие “черви”, не обладают минерализованными покровами, но в добавок, именно у этой группы “червей” присутствует наименьшее число внешних диагностических признаков, по которым можно было бы определять ископаемые находки. Поэтому не исключено, что значительная часть ископаемых сипункулид пропущена исследователями.

ЭВОЛЮЦИЯ СИПУНКУЛИД

Вопросы эволюции группы поднимались еще с конца XIX—начала XX вв. (Selenka et al., 1883). Важно понять, какие признаки являются исходными (архаичными). По данным многих исследователей, наиболее древние сипункулиды могли иметь сплошной слой мускулатуры, несколько пар ретракторов интроверта, простой венчик щупалец, в один ряд окружающих центральное ротовое отверстие. Потом эволюция сипункулид могла идти по двум различным направлениям, именуемым катаморфозом (редукция ряда органов и упрощение организации) и алломорфозом (усовершенствование и усложнение организации) (Мурина, 1977; Догель, 1981). Например, упрощение организации проявляется в редукции щупалец с уменьшением числа лопастей, или их полной редукции; в редукции ретракторов и нефридиев путем уменьшения их количества. Усложнение организации проявляется в развитии сосудистой системы как сложного щупальцевого аппарата с дихотомическим ветвлением (щупальцевый венчик), так и сложного сократительного сосуда с длинными развилками или развилками, закрученными в спираль. Разветвленный щупальцевый венчик частично берет на себя функцию дыхания. Еще один алломорфоз в раз-

витии сипункулид – усиление, а именно, утолщение мускулатуры и ее разделение на продольные ленты. Приобретение щитков на одном или обоих концах туловища некоторых сипункулид – еще один крупный алломорфоз в их развитии. Твердые протеиновые или известковые щитки служат для разрушения субстрата при бурении мертвых коралловых рифов, рыхлых и твердых известковых пород, тем самым способствуя усилению активности сипункулид и коренному изменению их образа жизни; главным образом, это относится к представителям класса Phascolomatidea.

КЕМБРИЙСКИЕ МОБЕРГЕЛЛИДЫ – ДРЕВНЕЙШИЕ СИПУНКУЛИДЫ?

Неубедительность оперкулярной гипотезы для мобергеллид (см. выше) заставляет нас искать другие варианты возможного расположения склеритов этой группы на теле организмов. Наиболее близкими к склеритам мобергеллид морфологически оказались щитки на туловище современных сипункулид. Действительно, уплощенный каудальный и выпуклый анальный щитки рода *Aspidosiphon* напоминают склериты данной группы (рис. 4). Выше отмечалось, что у сипункулид каудальные щитки могут выполнять опорную функцию для мощной ретракторной мускулатуры, парные тяжи которой крепятся как раз в хвостовой части туловища. Тогда парные мускульные отпечатки на внутренней поверхности склеритов мобергеллид можно интерпретировать как место крепления мускулатуры данного организма. У современных сипункулид основных ретракторов одна-две пары, но нельзя исключать, что это результат олигомеризации мускулатуры – обычного явления в эволюции различных групп беспозвоночных, например, моллюсков. Важно отметить, что число м. о. на склеритах мобергеллид оставалось неизменным на протяжении его роста (т.е. неизвестны ювенильные склериты с меньшим числом м. о., чем на взрослых экземплярах того же вида), что соответствует модели прикрепления мускулов-ретракторов, число которых также было постоянно в ходе всего онтогенеза организма. Число м. о. лишь варьирует у разных таксонов этих зоопроблематик.

Отсутствие развитой ретракторной мускулатуры в районе анального щитка у современных сипункулид заставляет рассматривать все склериты мобергеллид с развитыми м.о. в качестве именно каудальных щитков, несмотря на тот факт, что некоторые склериты (напр., *Aktugaia*) довольно выпуклые и внешне близки к анальным щиткам сипункулид.

Если мы сопоставляем склериты мобергеллид с каудальными щитками сипункулид, то функция склеритов может быть реконструирована соответственно: (1) крепление мускулатуры ретро-

ров интроверта; (2) приспособление для закоренения в рыхлом субстрате; (3) приспособление для сверления в уплотненном субстрате.

Таким образом, по сравнению с оперкулярной гипотезой, склерит занимает обратное положение — не сверху тела, а снизу. Отсутствие находок следов каких-либо эпибионтов на склеритах мoberгеллид косвенно подтверждает идею о положении склерита внутри осадка. Предполагаемые следы сверления, обнаруженные на некоторых склеритах *M. holsti* (Bengtson, 1968; Conway Morris, Bengtson, 1994), не могут свидетельствовать в пользу какого-либо образа жизни жертвы, так как нам ничего не известно о самом хищнике, который мог оставлять следы сверления на склеритах — был ли он инфаунным и нападал на жертву внутри осадка, либо он был эпифаунным и охотился в придонном слое воды или на поверхности осадка.

Образ жизни, экология и характер географического распространения современных сипункулид не противоречат данным, которые мы реконструируем для кембрийских мoberгеллид. Сипункулиды — обитатели мягких грунтов морского мелководья, но есть и более глубоководные представители. То же самое мы предполагаем и для кембрийских мoberгеллид на основе анализа их фациальной приуроченности (см. выше). Некоторые современные сипункулиды — обитатели коралловых рифов, где они засверливаются в твердый субстрат. Сходный биотоп мы предполагаем для *Discinella micans*, находки которого отмечены в фациях, прилегающих к водорослево-археосоциативным постройкам. В связи с длительной личиночной стадией, географическое распространение некоторых современных сипункулид практически космополитное, то же можно сказать по крайней мере для одного кембрийского вида — *Mobergella radiolata*, который встречается как в низких широтах Сибирского палеобассейна, так и в умеренно высоких широтах Балтии и Авалонии. Такое сходство в экологии кембрийских и современных форм лишь укрепляет аргументы в пользу эволюционного стазиса, в котором находится группа последние 520–530 млн лет (Huang et al., 2004).

Основными аргументами против сипункулидной природы мoberгеллид могут быть следующие наблюдения. Во-первых, считается, что первичный химический состав склеритов мoberгеллид — фосфат кальция, тогда как щитки у современных сипункулид органические или из карбоната кальция. Здесь можно только лишь сделать допущение, что на протяжении длительной эволюционной истории у сипункулид, как и у некоторых других лофотрохозой, например, брахиопод, возникла способность не только к карбонатной, но и к фосфатной биоминерализации. Кроме того, некоторые склериты мoberгеллид, например, *M. radiolata*, настолько изменчивы по степени выпуклости (см. Демиденко, 2016), что нельзя исклю-

чить предположение, что при жизни они были органическими и пластичными, а их фосфатизация проходила уже посмертно.

Во вторых, следует отметить, что ни анальный, ни каудальный щитки пока не были обнаружены ни у одного из известных видов ископаемых сипункулид. Действительно, сложно объяснить, почему некоторые кембрийские сипункулиды обладали каудальными щитками, а затем палеозойские и мезозойские представители их утратили, и гомологичные структуры появились вновь лишь у рецентных форм. Возможно, это результат слабо известной палеонтологической летописи группы, и в будущем “щитковые” сипункулиды будут распознаны в ископаемом состоянии.

Таким образом, для кембрийских зоопроблематик — мoberгеллид мы предлагаем новую гипотезу, альтернативную традиционной — оперкулярной. Мы полагаем, что склериты мoberгеллид — это каудальные щитки сипункулид, и кембрийское семейство *Mobergellidae* Missarzhevsky, 1989 следует относить к типу *Sipuncula*, классу *Phascolosomatidea* и, возможно, отряду *Aspidosiphonida*.

* * *

Авторы благодарны к. б. н. Р.А. Ракитову за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе TESCAN VEGA II кабинета приборной аналитики ПИН РАН.

Коллекция хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН, № 5279. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 19-04-01027\19 и по Программе Президиума РАН № 17 “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов” (подпрограмма I “Развитие жизненных и биосферных процессов”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арень Б., Лендзён К.* Распространение и стратиграфия климонтовского яруса нижнего кембрия на платформе в Польше // Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Европы и Северной Азии. М.: Наука, 1974. С. 30–35.
- Вальков А.К.* К фауне кессюсинской свиты нижнего кембрия Оленевского поднятия // Тектоника, стратиграфия и литология осадочных формаций Якутии. Якутск, 1968. С. 115–119.
- Варламов А.И., Розанов А.Ю., Хоментовский В.В. и др.* Кембрий Сибирской платформы. Книга 1: Алдано-Ленский регион. М.: ПИН РАН, 2008. 300 с.
- Вестхайде В., Ригер Р.* (ред.) Зоология беспозвоночных в двух томах. Том 1: от простейших до моллюсков и артропод. М.: КМК, 2008. С. 344–349.
- Воронин Ю.И., Воронова Л.Г., Григорьева Н.В. и др.* Граница докембрия и кембрия в геосинклинальных областях (опорный разрез Салааны-Гол, МНР). М.: Наука, 1982. 152 с. (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 18).

- Гридина Н.М.* Фосфатные проблематики в отложениях нижнего кембрия реки Селеты (Центральный Казахстан) // Тез. докл. 3-го Междунар. симпозиума по кембрийской системе. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1990. С. 25.
- Дегтярёв К.Е.* Тектоническая эволюция раннепалеозойских островодужных систем и формирование континентальной коры каледонид Казахстана. М.: ГЕОС, 2012. 289 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 602).
- Демиденко Ю.Е.* Морфология, систематическое положение и стратиграфическое распространение раннекембрийских скелетных проблематик *Mobergella radiolata* Bengtson, 1968 // Палеонтол. журн. 2016. № 5. С. 10–22.
- Дергунов А.Б., Моссаковский А.А., Самыгин С.Г., Хераскова Т.Н.* Закономерности формирования палеозойд Центральной Азии (Алтае-Саянская область, Западная Монголия) и Казахстана // Закономерности формирования структур континентов в неогее / Ред. Пущаровский Ю.М. М.: Наука, 1986. С. 53–67.
- Догель В.А.* Зоология беспозвоночных: Учебник для ун-тов. 7-е изд. / Ред. Ю.И. Полянский. М.: Высш. школа, 1981. 606 с.
- Есакова Н.В.* Мелкие раковинчатые проблематики // Ископаемые нижнего кембрия гор Маккензи (Канада). М.: Наука, 1987. С. 52–56.
- Есакова Н.В., Жегалло Е.А.* Фауна и биостратиграфия нижнего кембрия Монголии. М.: Наука, 1996. 216 с. (Тр. Совм. Росс.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 46).
- Ившин Н.К., Булыго Л.В., Гридина Н.М. и др.* Стратиграфия и фаунистическое обоснование возраста осадочно-вулканогенных толщ нижнего кембрия северо-востока Центрального Казахстана // Проблемы геологии и металлогении Центрального Казахстана. М.: Наука, 1993. С. 33–38.
- Кембрий Сибири / Ред. Репина Л.Н., Розанов А.Ю. Новосибирск: Наука, 1992. 135 с.
- Кирсанов В.В.* К вопросу о стратиграфии пограничных слоев венда и кембрия в центральных районах Восточно-Европейской платформы // Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Европы и Северной Азии. М.: Наука, 1974. С. 5–21.
- Конева С.П.* *Mobergella* из нижнего кембрия Селетинского синклинали // Стратиграфия и палеонтология нижнего палеозоя Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1983. С. 110–112.
- Конева С.П., Попов Л.Е., Ушатинская Г.Т., Есакова Н.В.* Беззамковые брахиоподы (акротретиды) и микропроблематики из верхнего кембрия Северо-Восточного Казахстана // Биостратиграфия и палеонтология кембрия Северной Азии. Новосибирск: Наука, 1990. С. 166–170 (Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. Вып. 765).
- Коробкин В.В., Смирнов А.В.* Палеозойская тектоника и геодинамика вулканических дуг Северного Казахстана // Геол. и геофиз. 2006. Т. 47. № 4. С. 462–474.
- Коробов М.Н., Миссаржевский В.В.* О пограничных слоях кембрия и докембрия Западной Монголии (хребет Хасагт-Хайрхан) // Беспозвоночные палеозоя Монголии. М.: Наука, 1977. С. 7–9.
- Менс К., Пиррус Э.* Стратотипические разрезы кембрия Эстонии. Таллин: Валгус, 1977. 68 с.
- Мешкова Н.П.* К вопросу о палеонтологической характеристике нижнекембрийских отложений Сибирской платформы // Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 158–174.
- Мешкова Н.П.* Новые трубчатые проблематики среднего кембрия Сибири и Средней Азии // Проблематики позднего докембрия и палеозоя. М.: Наука, 1985. С. 127–133 (Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. Вып. 632).
- Миссаржевский В.В.* Гастроподы, хиолиты и группы неясного систематического положения нижних горизонтов кембрия // Биостратиграфия и фауна нижних горизонтов кембрия. М.: Наука, 1966. С. 81–111 (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 148).
- Миссаржевский В.В.* Новые данные о раннекембрийских моноплакофорах // Палеонтол. журн. 1976. № 2. С. 129–131.
- Миссаржевский В.В.* Древнейшие скелетные окаменелости и стратиграфия пограничных толщ докембрия и кембрия. М.: Наука, 1989. 237 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 443).
- Миссаржевский В.В., Мамбетов А.М.* Стратиграфия и фауна пограничных слоев кембрия и докембрия Малого Каратау. М.: Наука, 1981. 92 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 326).
- Мурина Г.-В.В.* Морские черви сипункулиды арктических и бореальных вод Евразии. Л.: Изд-во Наука, 1977. 283 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим ин-том АН СССР. Т. 111).
- Пархаев П.Ю., Демиденко Ю.Е., Кульша М.А.* Зоопроблематики *Mobergella radiolata* как вид-индекс ярусных подразделений нижнего кембрия // Стратигр. Геол. корреляция. 2020. Т. 28. № 2. С. 33–54.
- Репина Л.Н., Лазаренко Н.П., Мешкова Н.П. и др.* Биостратиграфия и фауна нижнего кембрия Хараулаха. М.: Наука, 1974. 300 с. (Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. Вып. 235).
- Розанов А.Ю.* Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука, 1973. 164 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 241).
- Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В., Волкова Н.А. и др.* Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. М.: Наука, 1969. 380 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 206).
- Сухов С.С., Шабанов Ю.Я., Пегель Т.В. и др.* Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Кембрий Сибирской платформы. Т. 1. Стратиграфия. Новосибирск: ИНГГ СО АН СССР, 2016. 498 с.
- Хоментовский В.В., Карлова Г.А.* Венд-кембрийские слои р. Джанды и их аналоги в опорных разрезах Восточной Сибири // Поздний докембрий и ранний палеозой Сибири: Актуальные вопросы стратиграфии. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1989. С. 23–61.
- Ярусное расчленение нижнего кембрия. Атлас окаменелостей / Ред. Соколов Б.С., Журавлева И.Т. М.: Наука, 1983. 216 с.
- Ярусное расчленение нижнего кембрия. Стратиграфия / Ред. Розанов А.Ю., Соколов Б.С. М.: Наука, 1984. 184 с.
- Åhman E., Martinsson A.* Fossiliferous Lower Cambrian at Äspelund on the Skäggenäs Peninsula // Geol. Fören. Stockholm Förhandl. 1965. V. 87. P. 139–151.
- Alessandrello A., Bracchi G., Riou B.* Polychaete, sipunculan and enteropneust worms from the Lower Callovian (Middle Jurassic) of La Voulte-sur-Rhone (Ardeche, France) //

- Mem. Soc. Ital. Sci. Natur. Museo Civ. Stor. Natur. Milano. 2004. V. 32. № 1. P. 1–16.
- Balthasar U., Skovsted C.B., Holmer L.E., Brock G.A.* Homologous skeletal secretion in tomotiids and brachiopods // *Geology*. 2009. V. 37. P. 1143–1146.
- Bengtson S.* The problematic genus *Mobergella* from the Lower Cambrian of the Baltic area // *Lethaia*. 1968. V. 1. P. 325–351.
- Bengtson S.* Aspects of problematic fossils in the early Palaeozoic // *Acta Univ. Upsal. Abstr. Uppsala Dissert. Faculty of Sci.* 1977. V. 415. P. 1–71.
- Bengtson S., Conway Morris S., Cooper B.J. et al.* Early Cambrian fossils from South Australia // *Mem. Assoc. Australas. Palaeontol.* 1990. № 9. P. 1–364.
- Bergström J.* Lower Cambrian shelly faunas and biostratigraphy in Scandinavia // *Short Pap. 2nd Int. Sympos. Cambrian system*. Golden: Colorado School of Mines, 1981. P. 22–25.
- Billings E.* On some new species of Paleozoic fossils // *Cambrian Naturalist*. 1871. № 6. P. 213–223, 240.
- Brasier M.D.* Microfossils and small shelly fossils from the Lower Cambrian Hyolithes Limestone at Nuneaton, English Midlands // *Geol. Mag.* 1984. V. 121. № 3. P. 229–253.
- Brasier M.D.* Towards a biostratigraphy of the earliest skeletal biotas // *The Precambrian-Cambrian Boundary* / Eds. Cowie J.W., Brasier M.D. Oxford: Clarendon Press, 1989. P. 117–165.
- Brasier M.D., Anderson M.M., Corfield R.M.* Oxygen and carbon isotope stratigraphy of Early Cambrian carbonates in southeastern Newfoundland and England // *Geol. Mag.* 1992. V. 129. P. 265–279.
- Brasier M.D., Singh P.* Microfossils and Precambrian–Cambrian boundary stratigraphy at Maldeota, Lesser Himalaya // *Geol. Mag.* 1987. V. 124. № 4. P. 323–345.
- Caron J.-B., Gains R.R., Mángano G.M. et al.* A new Burgess Shale–type assemblage from the “thin” Stephen Formation of the southern Canadian Rockies // *Geology*. 2010. V. 38. № 9. P. 811–814.
- Cobbold E.S.* The Cambrian horizons of Comley (Shropshire) and their Brachiopoda, Pteropoda, Gastropoda, etc. // *Quart. J. Geol. Soc. Lond.* 1921. V. 76. № 304. P. 325–386.
- Cobbold E.S., Pocock R.W.* The Cambrian area of Rushton (Shropshire) // *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B.* 1934. V. 223. P. 305–411.
- Conway Morris S., Bengtson S.* Cambrian predators: possible evidence from boreholes // *J. Paleontol.* 1994. V. 68. № 1. P. 1–23.
- Conway Morris S., Chapman A.J.* Mobergellans from the lower Cambrian of Mongolia, Sweden, and the United States: molluscs or opercula of incertae sedis // *J. Paleontol.* 1997. V. 71. № 6. P. 968–985.
- Cutler E.B.* The Sipuncula: their biology, systematics and evolution. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1994. 453 p.
- Dzik J.* Evolution of ‘small shelly fossils’ assemblages of the Early Paleozoic // *Acta Palaeontol. Pol.* 1994. V. 39. № 3. P. 247–313.
- Dzik J.* Brachiopod identity of the alleged monoplacophoran ancestors of cephalopods // *Malacol.* 2010. V. 52. P. 97–113.
- Dzik J., Lendzion K.* The oldest arthropods of the East European Platform // *Lethaia*. 1988. V. 21. P. 29–38.
- Ehlers E.* Ueber fossile Wurmer aus dem lithographischen Schiefer in Bayern // *Palaeontogr.* 1869. Bd 17. S. 145–175.
- Fisher D.W.* Small conoidal shells of uncertain affinities // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt W. Miscellaneous. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1962. P. 98–143.
- Geyer G., Landing E.* Morocco-2006: Ediacaran–Cambrian depositional environments and stratigraphy of the western Atlas regions // *Beringeria*. 2006. Spec. № 6. P. 1–121.
- Gravestock D.I., Alexander E.M., Demidenko Yu.E. et al.* The Cambrian Biostratigraphy of the Stansbury Basin, South Australia. Moscow: MAIK Nauka/Interperiodica, 2001. 344 p.
- Hall J.* Notes on some new or imperfectly known forms among the Brachiopoda // *Ann. Rep. Regents of the Univ. State of New York*. 1872. Rep. 23. Appendix G. P. 244–247.
- Hamdi B., Brasier M.D., Jiang Zhiwen.* Earliest skeletal fossils from Precambrian–Cambrian boundary strata, Elburz Mountains, Iran // *Geol. Mag.* 1989. V. 126. № 3. P. 283–289.
- Hedström H.* On “*Discinella holsti* Mbg” and *Scapha* & *Archaeophiala* (some questions on nomenclature) // *Sver. Geol. Unders.* 1923. V. 314. P. 1–26.
- Hedström H.* *Mobergella* versus *Discinella*; *Paterella* versus *Scapha* & *Archaeophiala* (some questions on nomenclature) // *Sver. Geol. Unders.* 1930. V. 362. P. 1–8.
- Hinz I.* The Lower Cambrian microfauna of Comley and Rushton, Shropshire, England // *Palaeontogr. A.* 1987. Bd 198. № 1/2. S. 41–100.
- Huang D.-Y., Chen J.-Y., Vannier J., Saiz Salinas J.I.* Early Cambrian sipunculan worms from southwest China // *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 2004. V. 271. P. 1671–1676.
- Jensen S.* Trace fossils from the Lower Cambrian Mickwitzia sandstone // *Fossil and Strata*. 1997. V. 42. P. 1–111.
- Jiang Zhiwen, Huang Zhaobi.* Middle Cambrian small shelly fauna in Yaxian county, Hainan island // *Geol. Rev.* 1986. V. 32. № 4. P. 317–324.
- Knight J.B.* Paleozoic gastropod genotypes // *Geol. Surv. Amer.* 1941. Spec. pap. 32. P. 1–510.
- Kolar-Jurkovsek T., Jurkovsek B.* *Valvasoria carniolica* n. gen. n. sp., a Triassic worm from Slovenia // *Geol. Croatica*. 1997. V. 50. P. 1–5.
- Landing E.* Lower Cambrian of Eastern Massachusetts: stratigraphy and small shelly fossils // *J. Paleontol.* 1988. V. 62. № 5. P. 661–695.
- Landing E., Bartowski K.E.* Oldest shelly fossils from the Taconic allochthon and Late Early Cambrian sea-levels in Eastern Laurentia // *J. Paleontol.* 1996. V. 70. № 5. P. 741–761.
- Landing E., Geyer G., Bartowski K.E.* Latest Early Cambrian small shelly fossils, trilobites, and Hatch Hill dysaerobic interval on the Quebec continental slope // *J. Paleontol.* 2002. V. 76. № 2. P. 287–305.
- Lendzion K.* Kambr subholmiowy w polnocowschodniej Polsee // *Kwart. Geol.* 1972. W. 16. № 13. S. 557–568.
- Lendzion K.* Fauna of the *Mobergella* zone in the Polish Lower Cambrian // *Kwart. Geol.* 1975. T. 19. № 2. S. 237–244.
- Lendzion K.* *Mobergella* // *Upper Precambrian and Cambrian Palaeontology of the East-European Platform* / Eds. Urbaneck A., Rozanov A.Yu. Warszawa: Publ. House Wydawnictwa Geol., 1983. P. 121–123.
- Lochman Ch.* Stratigraphy, paleontology and paleogeography of the Elliptocephala asahoides strata in Cambridge

- and Hoosick quadrangles, New York // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1956. V. 64. № 10. P. 1331–1396.
- Major H., Winsnes T.S.* Cambrian and Ordovician fossils from Sorkapp Land, Spitsbergen // *Norsk Polarinst. Skr.* 1955. № 106. P. 1–47.
- Matthews S.C., Missarzhevsky V.V.* Small shelly fossils of late Precambrian and early Cambrian age: A review of recent work // *J. Geol. Soc.* 1975. V. 131. P. 289–304.
- Mens K., Bergström J., Lendzion K.* The Cambrian System on the East European Platform. Correlation chart and explanatory notes // *Int. Union Geol. Sci. Spec. Publ.* 1990. № 25. P. 1–74.
- Moberg J.C.* Om en nyupptäckt fauna i block af kambrisk sandsten, insamlade av Dr. N.O. Holst // *Geol. Fören. Stockholm Förhandl.* 1892. V. 14. P. 103–120.
- Muir L.A., Botting J.P.* A Lower Carboniferous sipunculan from the Granton Shrimp Bed, Edinburgh // *Scottish J. Geol.* 2007. V. 43. P. 51–56.
- Murdock D.J., Bengtson S., Marone F. et al.* Evaluating scenarios for the evolutionary assembly of the brachiopod body plan // *Evol. & Developm.* 2014. V. 16. P. 13–24.
- Murdock D.J., Donoghue P.C.J., Bengtson S., Marone F.* Ontogeny and microstructure of the enigmatic Cambrian tomotiid *Sunnaginia* Missarzhevsky, 1969 // *Palaeontol.* 2012. V. 55. P. 661–676.
- Nielsen A.T., Schovsbo N.H.* Cambrian to basal Ordovician lithostratigraphy in southern Scandinavia // *Bull. Geol. Soc. Denmark.* 2007. V. 53. P. 47–92.
- Nielsen A.T., Schovsbo N.H.* The Lower Cambrian of Scandinavia: depositional environment, sequence stratigraphy and palaeogeography // *Earth Sci. Rev.* 2011. V. 107. P. 207–310.
- Nyers A.* Fauna of the basal conglomerate of the Vassbo lead mine (L. Cambrian; NW Dalecarlia, Sweden) // *N. Jb. Geol. Paläontol. Monats.* 1984. P. 291–299.
- Nyers A.* Thorslundella: a proposed Early Cambrian protogastropod that secreted a phosphatic shell due to environmental constraints // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 1987. V. 174. P. 171–192.
- Pancucci-Papadopoulou M.A., Murina G.-V.V., Zenetos A.* The Phylum Sipuncula in the Mediterranean Sea // *Monogr. Mar. Sci.* 1999. № 2. P. 1–109.
- Poulsen C.* The lower Cambrian faunas of East Greenland // *Medd. Grønland.* 1932. V. 87. P. 1–66.
- Poulsen C.* Fossils from the Lower Cambrian of Bornholm // *Mat. Fys. Medd. Dan. Vidensk. Selsk.* 1964. V. 36. № 2. P. 5–48.
- Qian Yi.* Early Cambrian small shelly fossils of China with special reference to the Precambrian-Cambrian boundary // *Stratigraphy and Palaeontology of Systemic Boundaries in China: Precambrian-Cambrian Boundary.* Nanjing: Univ. Publ. House, 1989. P. 27–278.
- Qian Yi, Jiang Zhiwen.* The small shelly fossils from Meshucun stage and stratigraphy of the Lower Cambrian in Yunnan // *Acta geol. sin.* 1980. V. 54. № 2. P. 150–158.
- Rice M.E.* Possible boring structures of sipunculids // *Amer. zool.* 1969. V. 9. P. 803–812.
- Rice M.E.* A sexual reproduction in a sipunculan worm // *Science.* 1970. V. 167. P. 1618–1620.
- Rice M.E.* Chapter 7 – Sipuncula // *Microscopic Anatomy of Invertebrates.* Vol. 12: Onychophora, Chilopoda, and Lesser Protostomata / Eds. Harrison F.M., Rice M.E. Hoboken: Wiley, 1993. P. 237–325.
- Roy S.K., Croneis C.* A Silurian worm and associated fauna // *Manual of Natural History: Geology IV.* Chicago: Field Museum Press, 1931. P. 229–242.
- Rozanov A.Yu., Zhuravlev A.Yu.* Lower Cambrian fossil records of the Soviet Union // *Origin and Early Evolution of the Metazoa* / Eds. Lipps J.H., Signor P.W. N.Y.: Plenum Press, 1992. P. 205–281.
- Rushton A.W.A.* The Cambrian of Wales and England // *Cambrian of the British Isles, Norden and Spitsbergen* / Ed. C.H. Holland. L.: Wiley, 1974. P. 42–122.
- Rushton A.W.A.* Chapter 1. General introduction // *British Cambrian to Ordovician Stratigraphy* / Eds A.W.A. Rushton, A.W. Owen, R.M. Owens, J.K. Prigmore. Peterborough: Joint Nature Conservation Committee, 2000. P. 3–12.
- Rushton A.W.A., Molyneux S.G.* 7. Welsh Basin // *A Revised Correlation of the Cambrian Rocks in the British Isles* / Eds A.W.A. Rushton, P.M. Brück, S.G. Molyneux et al. *Geol. Soc. L. Spec. Rep.* 2011. V. 25. P. 21–27.
- Scheltema A.H.* Aplacophora as progenetic aculiferans and the coelomate origin of molluscs as the sister taxon of Sipuncula // *Biol. Bull.* 1993. V. 184. P. 57–78.
- Schulze A., Cutler E.B., Giribet G.* Reconstructing the phylogeny of the Sipuncula // *Hydrobiologia.* 2005. V. 535. № 277.
<https://doi.org/10.1007/s10750-004-4404-3>
- Selenka E., Man J.G. de, Bulow C.* Die Sipunculiden., eine systematische Monographie 2. Wiesbaden, 1883. P. 1–131 (Reisen in Archipel der Philippinen von Dr. C. Semper. V. 4).
- Shen X., Ma X., Ren J., Zhao F.* A close phylogenetic relationship between Sipuncula and Annelida evidenced from the complete mitochondrial genome sequence of *Phascolosoma esculenta* // *BMC Genomics.* 2009. V. 10. № 136.
<https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-136>
- Skovsted C.B.* Mobergellans (Problematica) from the Cambrian of Greenland, Siberia and Kazakhstan // *Paläontol. Z.* 2003. V. 77. № 2. P. 429–443.
- Skovsted C.B.* Mollusc fauna of the Early Cambrian Bastion Formation of North-East Greenland // *Bull. Geol. Soc. Denmark.* 2004. V. 51. P. 11–37.
- Skovsted C.B.* Small shelly fauna from the Upper Lower Cambrian Bastion and Ella Island formations, North-East Greenland // *J. Paleontol.* 2006. V. 80. № 6. P. 1087–1112.
- Skovsted C.B., Brock G.A., Paterson J.R. et al.* The scleritome of *Eccentrotheca* from the lower Cambrian of South Australia: Lophophorate affinities and implications for tomotiid phylogeny // *Geology.* 2008. V. 36. P. 171–174.
- Skovsted C.B., Brock G.A., Topper T.P. et al.* Scleritome construction, biofacies, biostratigraphy and systematics of the tomotiid *Eccentrotheca helenia* sp. nov. from the early Cambrian of South Australia // *Palaeontol.* 2011. V. 54. P. 253–286.
- Skovsted C.B., Clausen S., Álvaro J.J., Ponlevé D.* Tomotiids from the early Cambrian (Series 2, Stage 3) of Morocco and the evolution of the tannuolinid scleritome and setigerous shell structures in stem group brachiopods // *Palaeontol.* 2014. V. 57. P. 171–192.
- Skovsted C.B., Holmer L.E., Larsson C.M. et al.* The scleritome of *Paterimitra*: An early Cambrian stem group brachiopod from South Australia // *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 2009. V. 276. P. 1651–1656.
- Skovsted C.B., Knight I., Balthasar U., Boyce W.D.* Depth related brachiopod faunas from the lower Cambrian Forteau Formation of southern Labrador and western Newfound-

- land, Canada // *Palaeontol. Electron.* 2017. 20.3.54A. P. 1–52. <https://doi.org/10.26879/775>
- Skovsted C.B., Peel J.S.* Small shelly fossils from the argillaceous facies of the Lower Cambrian Forsteu Formation of western Newfoundland // *Acta Palaeontol. Pol.* 2007. V. 52. № 4. P. 729–748.
- Skovsted C.B., Peel J.S.* Early Cambrian brachiopods and other shelly fossils from the basal Kinzers Formation of Pennsylvania // *J. Paleontol.* 2010. V. 84. P. 754–762.
- Skovsted C.B., Topper T.P.* Mobergellans from the early Cambrian of Greenland and Labrador: new morphological details and implications for the functional morphology of mobergellans // *J. Paleontol.* 2018. V. 92. № 1. P. 71–79.
- Smith E.F., Macdonald F.A., Petach T.A. et al.* Integrated stratigraphic, geochemical, and paleontological late Ediacaran to early Cambrian records from southwestern Mongolia // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 2016. V. 128. № 3–4. P. 442–468.
- Spencer L.M.* Paleoecology of a Lower Cambrian archaeocyathid interreef fauna from Southern Labrador. M.Sc. thesis. N.Y.: Univ. N.Y. Stony Brook, 1980. 163 p.
- Streng M., Skovsted C.B.* A new mobergellan (small shelly fossils) from the early Middle Cambrian of Morocco and its significance // *Palaeontol. Z.* 2006. V. 80. № 3. P. 209–220.
- Struck T.H., Paul Ch., Hill N. et al.* Phylogenomic analyses unravel annelid evolution // *Nature.* 2011. V. 471. P. 1–6. <https://doi.org/10.1038/nature09864>
- Topper T.P., Skovsted C.B.* Keeping a lid on it: Muscle scars and the mystery of the Mobergellidae // *Zool. J. Linn. Soc.* 2017. V. 180. P. 717–731. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlw011>
- Voss-Foucart M.F., Barzin S., Jeuniaux C., Bussers J.C.* Étude comparée de la composition chimique des régions souples et durcies de la cuticule de quatre espèces de sipunculien // *Cahiers Biol. Marine.* 1977. V. 18. P. 135–145.
- Walcott C.D.* Second Contribution to the Studies on the Cambrian Faunas of North America // *Bull. US Geol. Surv.* 1886. V. 30. P. 1–369.
- Walcott C.D.* The fauna of the Lower Cambrian or Olenellus Zone // 10th Ann. Rep. US Geol. Surv. 1890. Pt 1. P. 509–774.
- Weller S.* A new type of Silurian worm // *J. Geol.* 1925. V. 33. № 5. P. 540–544.
- Wrona R.* Cambrian Limestone erratics in the Tertiary glacio-marine sediments of King George Island, West Antarctica // *Pol. Polar Res.* 1989. V. 10. № 4. P. 533–553.
- Xing Yusheng, Ding Qixiu, Luo Huilin et al.* The Sinian-Cambrian boundary of China and its related problems // *Geol. Mag.* 1984. V. 121. № 3. P. 155–170.
- Yin Jicheng, Ding Lianfang, He Tinggui et al.* The Paleontology and Sedimentary Environment of the Sinian System in Emei-Ganluo Area, Sichuan, Yunnan. Sichuan: People's Publ. House, 1980. 230 p.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1–4. *Mobergella radiolata* Bengtson, 1968, склериты, видны линии нарастания и ювенильная стадия: 1 – экз. ПИН, № 5279/5064: 1а – вид сверху, 1б – наклонный вид сверху, 1в – увеличенный фрагмент фиг. 1а, видна ювенильная стадия; 2, 3 – экз. ПИН, №№ 5279/5067, 5279/5059, наклонные виды сверху; Сибирская платформа, среднее течение р. Лена, разрез Журицкий мыс; нижний кембрий, атдабанский ярус, зона R. zegebarti, пестроцветная свита, 4,5 м выше подошвы слоя 4 (Варламов и др., 2008, рис. 27); 4 – экз. ПИН, № 5279/5258, среднее течение р. Лены, разрез Негюрчене; нижний кембрий, атдабанский ярус, зона R. zegebarti, пестроцветная свита, 0,3 м выше подошвы слоя 4; все экз. даны с одинаковым увеличением, кроме 1в, 4.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1–3. *Mobergella radiolata* Bengtson, 1968, склериты с пористыми мускульными отпечатками: 1, 2а – косой вид изнутри; 3а – вид изнутри; 1 – экз. ПИН, № 5279/5052; среднее течение р. Лена, разрез Журицкий мыс; нижний кембрий, атдабанский ярус, зона R. zegebarti, пестроцветная свита, 4,5 м выше подошвы слоя 4 (Варламов и др., 2008, рис. 27); 2а, 2б – экз. ПИН, № 5279/5146, 2б – увеличенный фрагмент 2а, видны три мускульных отпечатка с порами; 3 – экз. ПИН, № 5279/5270: 3б, 3в – увеличенные фрагменты фиг. 3а, видны поры на мускульных отпечатках; среднее течение р. Лены, разрез Негюрчене; нижний кембрий, атдабанский ярус, зона R. zegebarti, пестроцветная свита, 7 м выше подошвы слоя 4 (2) и 0,3 м выше подошвы слоя 4 (3); все экз. даны с одинаковым увеличением, кроме 2б, 3б, 3в.

Morphology, Paleobiology and Systematic Position of the Cambrian Zooproblematics—Mobergellids

Yu. E. Demidenko, P. Yu. Parkhaev

The alternative variants of systematic position of Cambrian zooproblematics of the family Mobergellidae are discussed. The mobergellid affinity to Sipuncula, the phylum of marine benthic worm-like lophotrochozoans possibly related to annelids, are proposed for the first time. The mobergellid discoidal sclerites are interpreted as caudal shields of sipunculids.

Keywords: Cambrian, zooproblematica, sclerites, morphology, systematic position, *Mobergella*, sipunculids

УДК 564.1:551.736(571.56+571.65)

НОВАЯ НАХОДКА ИНОЦЕРАМОПОДОБНЫХ ДВУСТВОРОК РОДА АТОМОДЕСМА В ЮЖНОМ ВЕРХОЯНЬЕ И ИНВАЗИИ ВНЕБОРЕАЛЬНЫХ МОЛЛЮСКОВ В ПЕРМИ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

© 2020 г. А. С. Бяков^{a, b, *}, Р. В. Кутыгин^c

^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 11.11.2019 г.

После доработки 22.11.2019 г.

Принята к публикации 24.11.2019 г.

Впервые в Южном Верхоянье в верхнепермских (вучапинских) отложениях найдены и точно привязаны к разрезу иноцерамоподобные двустворки биполярного вида *Atomodesma variabile* Wanner. Появление этого экзотического для бореальных бассейнов таксона связывается с кратковременным проникновением ряда тетических таксонов в высокобореальные бассейны вследствие трансгрессии. Сделан вывод, что сходство пермской морской биоты Бореальной и Нотальной палеобиогеографических надобластей во многом было обусловлено периодическими инвазиями нотальных элементов в бореальные бассейны. Дано описание вида *A. variabile* и приведены его изображения.

Ключевые слова: иноцерамоподобные двустворки, инвазии внебореальных моллюсков, пермь, Южное Верхоянье, Северо-Восток Азии

DOI: 10.31857/S0031031X20050037

Иноцерамоподобные двустворчатые моллюски являются ярким элементом бентосных сообществ Северо-Востока Азии на протяжении почти всей пермской истории (Бяков, 2008, 2010). Особенно они характерны для Верхоянского бассейна, где часто образуют мощные прослои ракушечников, состоящие в средней перми преимущественно из представителей родов *Aphanaia* и *Kolumia*, а в верхней — *Maitaia* и *Intomodesma*. Практически все они являются эндемичными высокобореальными таксонами.

В Нотальной (Гондванской) палеобиогеографической надобласти (главным образом, в бассейнах Австралии и Новой Зеландии) также известны находки иноцерамоподобных двустворок, преимущественно родов *Atomodesma*, *Aphanaia* и *Maitaia*, хотя и не столь многочисленные (Dickins, 1956, 1963; Waterhouse, 1959, 1979; и др.). Таким образом, эта группа обладает биполярным распространением, феномен которого до сих пор слабо изучен.

Виды рода *Atomodesma* Beirich были впервые описаны из Нотальной палеобиогеографической надобласти (Beirich, 1864), где они известны, начи-

ная, по крайней мере, с ранней перми, и представлены несколькими видами (Waterhouse, 2008).

Следует заметить, что этот характерный таксон до сих пор понимается некоторыми специалистами, особенно изучающими триасовые двустворки (Hautmann et al., 2015; Foster et al., 2019), в первоначальном, широком смысле, что, на наш взгляд, неправильно. Кроме того, присутствие бореально–нотальных таксонов в типично тетических тепловодных сообществах, в частности, Южного Китая, представляется весьма дискуссионным, тем более с учетом неважной сохранности южно-китайского материала. Не понятно, относятся ли эти формы вообще к иноцерамоподобным двустворкам, поскольку остается неясным, имела ли их раковина развитый призматический слой — один из основных диагностических признаков группы.

Впервые четкие родовые отличия атомодесм (небольшая тонкая равностворчатая раковина с несколькими радиальными депрессиями) отметил Б. Уотерхауз (Waterhouse, 1979). До этого все специалисты, изучавшие пермских иноцерамоподобных двустворок, рассматривали атомодесм

в качестве очень широко понимаемого рода *Atomodesma* s. l. (Waterhouse, 1959; Dickins, 1956, 1960, 1963; Kauffman, Runnegar, 1975).

На Северо-Востоке Азии находки атомодесм очень редки и ранее достоверно были отмечены только в Северном Верхоянье на трех стратиграфических уровнях — в средней и верхней частях деленжинского горизонта средней перми и, как предполагалось, в нижней части хальпирского горизонта верхней перми (Бяков, 2010). В.А. Муромцевой в середине 1970-х годов атомодесмы были приведены и в списках определений из имтачанской свиты Южного Верхоянья. Однако точное стратиграфическое положение находок атомодесм известно не было. Поэтому любая новая информация по этим экзотическим для Бореальной надобласти ископаемым представляет большой научный интерес как для стратиграфии, так и для восстановления биогеографических связей между пермскими зоохориями.

Ранее нами указывалась находка *Atomodesma* cf. *variabile* Wanneg в основании хальпирской свиты в верховьях р. Барайы Западного Верхоянья (Кутыгин и др., 2003). Переизучение плохо сохранившегося хальпирского экземпляра “*A. cf. variabile*” (Кутыгин и др., 2003, табл. 2, фиг. 18) показало его принадлежность к роду *Maitaia*.

Согласно нашим исследованиям, представители рода *Atomodesma* являются чужеродными элементами пермской биоты Северо-Восточной Азии (Бяков, 2008), периодически проникавшими в бореальные бассейны в определенные моменты пермской истории. Их инвазии связываются нами с крупными трансгрессиями, которые способствовали вселению в регион ряда тетических и нотальных видов двустворок (Бяков, 2008; Bяkov, 2015).

В 2017 г. нами проведено комплексное изучение разрезов верхней перми Южного Верхоянья, включавшее послыное их описание и тщательные поиски остатков фауны (рис. 1). В результате впервые в Южном Верхоянье были найдены и точно “привязаны” к разрезу несколько мелких экземпляров иноцерамоподобных двустворок *Atomodesma variabile* Wanneg (рис. 2). Представители этого вида первоначально были описаны с о. Тимор из так называемых “слоев Баслео” кепитенско-вучапинского возраста (Wanneg, 1922). Позднее этот вид был найден и в Северном полушарии — в Северном Верхоянье и на Новой Земле (Муромцева, Гуськов, 1984) (см. рис. 1).

В изученном разрезе по руч. Уступный имтачанская свита отчетливо делится на три подсвиты (рис. 1; пачки 6—29, 30—52 и 53—69), каждая из которых характеризуется трансгрессивно-регрессивным строением. Нижние (трансгрессивные) части подсвиты представлены морскими разнотермными алевролитами, содержащими карбо-

натно-глинистые конкреции и алевропелитовые стяжения, тогда как в верхних (регрессивных) частях преобладают прибрежно-морские песчаники, в которых отмечаются неопределимые углефицированные растительные остатки. Представители вида *A. variabile* обнаружены в нижней (трансгрессивной) части средней подсвиты (пачка 36) имтачанской свиты. Эта часть разреза на основании находок *Intomodesma* ex gr. *evenicum* Kuznetsov может быть достаточно уверенно отнесена к низам подзоны *Intomodesma evenicum*, третьей подзоне бивальвиевой зоны *I. costatum* (Бяков, 2012). По существующим представлениям (Бяков и др., 2017), этот стратиграфический интервал примерно соответствует верхней части вучапинского яруса Международной стратиграфической шкалы пермской системы.

В начале 1950-х гг. в 30 км юго-восточнее рассмотренного местонахождения М.Г. Зиновьев в поле распространения отложений верхнепермских чамбинской и имтачанской свит обнаружил раковину гониатита, описанного Ю.Н. Поповым (1970) как *Paramexicoceras aldanense* Popov. Это единственная на Северо-Востоке Азии находка пермских аммоноидей послеродского возраста. Род *Paramexicoceras* относится к семейству *Cyclolobidae*, которое распространено преимущественно в Тетической и Нотальной надобластях. Обнаружение циклолобид в Южном Верхоянье позволяет предположить существование в поздней перми кратковременных биогеографических связей южного сектора Верхоянского бассейна с Тетической и Нотальной надобластями (Кутыгин, 2004). Однако отсутствие стратиграфической привязки обсуждаемого экземпляра не позволяло установить положение рода *Paramexicoceras* в пермском разрезе региона, что создавало сложности в определении момента инвазии тепловодных позднепермских аммоноидей в Верхоянское море. Многочисленные попытки повторить находку циклолобид в бассейнах рек Восточная Хандыга и Тыры успехом не увенчались (Ermakova, Kutygin, 2000).

Новые данные по разрезу Уступный позволяют сделать предположение о том, что выявленный в имтачанской свите Южного Верхоянья уровень распространения двустворок биполярного вида *A. variabile* может ассоциироваться с моментом проникновения циклолобид в южную (в современных координатах) часть Верхоянского бассейна. Не исключено, что именно к этому уровню может быть приурочена и находка правильного морского ежа “*Cidaris*” sp. в бассейне р. Сунтар (Домохотов, 1960), также весьма экзотического элемента для пермских бореальных сообществ. Нигде более, за исключением нижней перми Охотского массива (Умитбаев, 1963), остатки пермских морских ежей на Северо-Востоке Азии не известны.

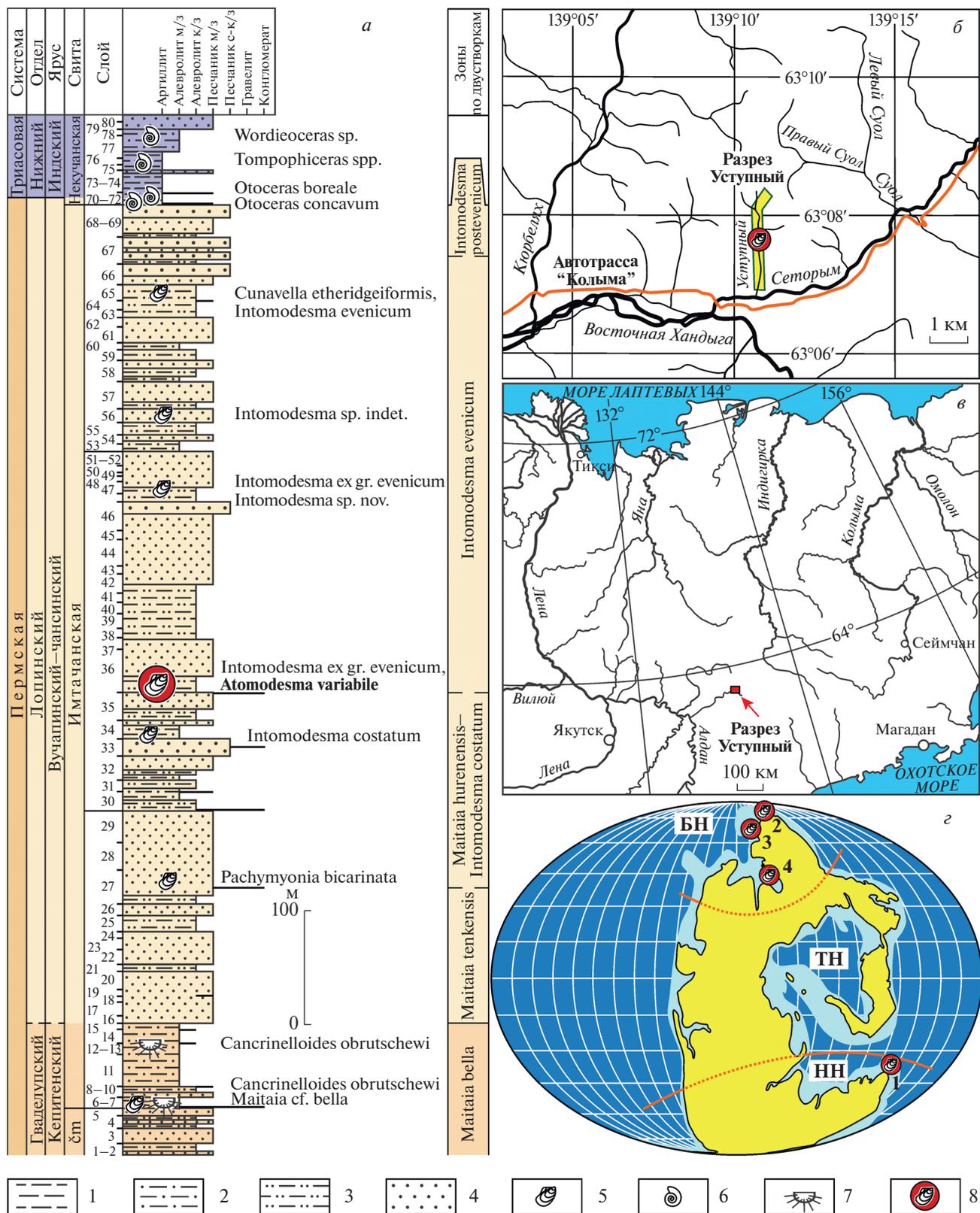


Рис. 1. Новая находка *Atomodesma variabile* Wanner, 1922 на Северо-Востоке Азии: *а* – стратиграфическая колонка разреза верхней перми руч. Уступный; обозначения: 1 – аргиллиты, 2 – алевролиты, 3 – песчаные алевролиты, 4 – песчаники; 5 – двустворчатые моллюски, 6 – аммоидеи, 7 – брахиоподы, 8 – *A. variabile*; *б, в* – расположение местонахождения на картах; *г* – распространение находок *A. variabile* на палеогеографической карте поздней перми: 1 – Тимор, 2 – Южное Верхоянье (настоящая работа), 3 – Северное Верхоянье, 4 – Новая Земля; БН – Бореальная надобласть, ТН – Тетическая надобласть, НН – Нотальная надобласть.

Таким образом, новая находка иноцерамоподобных двустворок рода *Atomodesma* позволяет зафиксировать стратиграфический уровень проникновения тепловодной фауны в высокобореальные акватории, связав его с трансгрессивным эпизодом, и подтвердить, что сходство пермской морской биоты Бореальной и Нотальной палеобиогеографических надобластей во многом обусловлено периодическими инвазиями нотальных элементов в бореальные бассейны.

Ниже приведено описание найденных экземпляров *A. variabile*. Сокращения: В — высота раковины, Вп — выпуклость створки, ГД — длина раковины по главной диагонали, Д — длина раковины, ДЗК — длина замочного края раковины, МУ — макушечный угол, УС — угол скоса створки.

Изученный материал хранится в музее ФГБУН Северо-Восточный комплексный научно-исследовательский ин-т им. Н.А. Шило ДВО РАН, г. Магадан, колл. № 02-06.112.

Авторы признательны А.Н. Наумову, С.С. Бурнатному, И.Л. Ведерникову, И.В. Брынько, А.Н. Килясову, В.И. Макошину и М.Ф. Третьякову за помощь при проведении полевых работ. Исследования выполнены при поддержке грантов РФФИ №№ 17-05-00109, 18-05-00191 и частично в рамках Государственной программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального ун-та среди ведущих мировых научно-образовательных центров и РНФ (климатические и палеогеографические выводы).

СЕМЕЙСТВО КОЛЫМПИДАЕ KUSNEZOV, 1973

ПОДСЕМЕЙСТВО ATOMODESMATINAE WATERHOUSE, 1976

Род *Atomodesma* Beyrich, 1864

Atomodesma: Beirich, 1864, с. 43; Wanner, 1922, с. 60; Kauffman, Runnegar, 1975, с. 43 (part.); Waterhouse, 1979, с. 1; Муромцева, Гуськов, 1984, с. 46 (part.); Астафьева, 1993, с. 79.

Типовой вид — *Atomodesma exarata* Beyrich, 1864 (обозначен Wanner, 1922, с. 63); верхняя пермь, слои Баслео, о. Тимор.

Диагноз. Раковина от мелких до средних размеров, чаще небольшая, до 50 мм по ГД, равностворчатая или слабо неравностворчатая, как правило, треугольно-овоидная, в виде слегка неправильного параллелограмма. Переднее ушко отсутствует. Умбональная септа развита в различной степени. Присутствует радиальная скульптура в виде одной или нескольких депрессий, протягивающихся от нижнего края раковины, которым на противоположной створке соответствуют округлые ребра-складки. Концентрическая скульптура раковины представлена равномерными низкими складками и морщинами роста. Призматический слой очень тонкий (менее 1 мм).

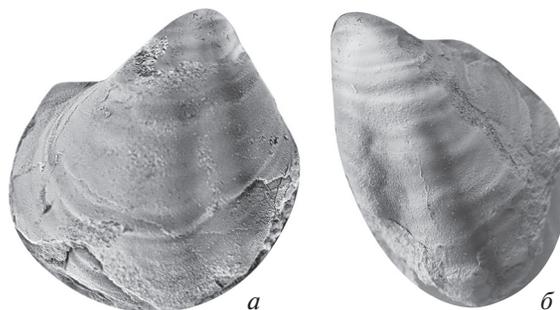


Рис. 2. *Atomodesma variabile* Wanner, 1922: *a* — экз. СВКНИИ, № 1/02-06.112, ядро раковины со стороны правой створки (×2); *б* — экз. СВКНИИ, № 2/02-06.112, ядро левой створки (×2).

Видовой состав. Из перми Нотальной надобласти описаны многочисленные виды. В Бореальной надобласти известны *A. guskovi* Astafieva, 1993, нижняя пермь, артинский ярус Печорского бассейна; *A. exaratum* Beyrich, 1864, средняя пермь, роудский ярус Северного Верхоянья; *A. ex gr. exaratum* Beyrich, средняя пермь, вордский ярус Северного Верхоянья; *A. variabile* Wanner, 1922, верхняя пермь, вучапинский ярус Верхоянья и Новой Земли.

С р а в н е н и е. Своеобразной формой раковины и наличием радиальных депрессий и соответствующих им ребер-складок отличается от всех других родов подсемейства.

***Atomodesma variabile* Wanner, 1922**

Atomodesma variabile: Wanner, 1922, с. 64, табл. 153 (3), фиг. 2–4; Попов, 1958, с. 140, табл. 1, фиг. 2, 3; Муромцева, Гуськов, 1984, с. 47, табл. 7, фиг. 9, табл. 8, фиг. 3, 4, табл. 21, фиг. 5, табл. 23, фиг. 24б; Астафьева, 1993, с. 81, табл. 1, фиг. 7.

Atomodesma bisulcatum (non Dickins, 1960): Астафьева, 1993, с. 80, табл. I, фиг. 6.

Л е к т о т и п — экз., изображенный К. Ваннер (Wanner, 1922, табл. 153, фиг. 2) (обозначен: Waterhouse, 1978).

О п и с а н и е (рис. 2, *a, б*). Раковина маленькая, до 20 мм по ГД, почти равностворчатая, от треугольно-овоидной до треугольно-трапециевидной ($D : B = 0.81–1.03$), умеренно скошенная ($УС = 50°–60°$). Замочный край прямой, относительно длинный, несколько превышает половину длины раковины ($ДЗК : Д = 0.54–0.57$). Передний край относительно короткий, почти прямой, по дуге большого радиуса переходит в длинный выпуклый нижний край, очерченный неправильной дугой, который постепенно переходит в длинный выпуклый задний край. Последний под тупым углом около $130°$ соединяется с замочным краем, образуя небольшое заднее крыло, не обособленное от остальной части раковины. Выпуклость створок от умеренной до значительной ($Вп : В =$

= 0.38–0.52), точка наибольшей выпуклости расположена в верхней четверти створки на равном удалении от переднего и заднего краев. Макушки крупные, довольно широкие, умеренно нависающие над замочным краем, соприкасающиеся, повернутые вперед, слабо приостренные.

Скульптура наружной поверхности створок представлена двумя радиальными широкими депрессиями, протягивающимися от нижнего края створки примерно до ее верхней трети; ширина

этих депрессий постепенно уменьшается, сходя на нет. На противоположной створке депрессиям соответствуют округлые широкие ребра-складки. Концентрическая скульптура створок представлена относительно равномерными сглаженными низкими складками и морщинами роста. Призматический слой на наших экземплярах не сохранился, но, судя по выщелоченным остаткам раковины, был очень тонким, до 0.1–0.2 мм.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Вп	ГД	ДЗК	УС	МУ	Д : В	Вп : В	ДЗК : Д
1/02-06.112	17.5	~17	8.9	~19	~10	50°	75°	1.03	0.52	0.57
2/02-06.112	~13	~16	6	16.9	~7	60°	70°	0.81	0.38	0.54

Изменчивость вида связана с изменением степени выраженности и числа радиальных депрессий на раковине, а также формы самой раковины. У ювенильных форм (размером менее 15 мм по ГД) эти складки фактически отсутствуют. Форма раковины у молодых и ювенильных экземпляров треугольно-овоидная. В более зрелом возрасте она становится треугольно-трапециевидной и позже приобретает вид слегка неправильного параллелограмма.

Сравнение. От всех других представителей рода отличается характерной треугольно-овальной раковиной со сглаженной скульптурой и присутствием двух–четырех радиальных депрессий на зрелых стадиях развития.

Замечание. На экз. № 1/02-06.112 можно наблюдать типичное для семейства строение вогнутой связочной площадки, покрытой очень тонкими, едва заметными даже с помощью 10-кратной лупы, продольными бороздками. Остальные детали строения не сохранились.

Распространение. Верхняя пермь, вучапинский ярус, слои Баслео, о. Тимор; верхняя часть вучапинского яруса, низы бивальвиевой подзоны *Intomodesma evenicum* Северного и Южного Верхоянья и Новой Земли.

Материал. Одно неполное ядро раковины, три ядра левых створок и два отпечатка удовлетворительной сохранности из разреза нижней части средней подсветы имтачанской свиты руч. Уступный, Южное Верхоянье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астафьева М.М. Пермские иноцерамоподобные двустворчатые моллюски России. М.: Наука, 1993. 128 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 246).

Бяков А.С. Новые представления о системе пермских иноцерамоподобных двустворок востока Бореальной зоны // Палеонтол. журн. 2008. № 3. С. 12–23.

Бяков А.С. Зональная стратиграфия, событийная корреляция, палеобиогеография перми Северо-Востока Азии (по двустворчатым моллюскам). Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 2010. 262 с.

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

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.

Домохотов С.В. О татарском ярусе Восточного Верхоянья // Матер. геол. и полезн. ископ. Северо-Востока СССР. 1960. Вып. 14. С. 27–33.

Кутыгин Р.В. Ареалы распространения пермских комплексов аммоноидей Верхоянья // Отечеств. геол. 2004. № 4. С. 75–81.

Кутыгин Р.В., Будников И.В., Бяков А.С. и др. Опорный разрез дулгалахского и хальпирского горизонтов (верхнетатарский подъярус) Западного Верхоянья // Тихоокеанск. геол. 2003. № 6. С. 82–97.

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

Попов Ю.Н. Некоторые пермские пеллециподы, гастроподы и аммониты Верхоянья // Матер. геол. и полезн. ископ. Северо-Востока СССР. 1958. Вып. 12. С. 137–150.

Попов Ю.Н. Аммоноидеи // Стратиграфия каменноугольных и пермских отложений Северного Верхоянья. Л.: Недра, 1970. С. 113–140.

Умитбаев Р.Б. Стратиграфия верхнепалеозойских отложений центральной части Охотского срединного массива // Уч. зап. НИИГА. Сер. палеонтол. и биостр. Л.: НИИГА, 1963. Вып. 2. С. 5–15.

Beirich E. Ueber eine Kohlenkalk-Fauna von Timor // Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1864. S. 61–98.

Biakov A.S. Permian marine fauna of Northeastern Asia // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 12. P. 1229–1234.

- Dickins J.M.* Permian pelecypods from the Carnarvon Basin, Western Australia // *Bull. Bur. Miner. Res. Geol. Geophys. Australia*. 1956. № 29. P. 1–42.
- Dickins J.M.* Permian pelecypods newly recorded from Eastern Australia // *Palaeontol.* 1960. V. 4. Pt 1. P. 119–130.
- Dickins J.M.* Permian pelecypods and gastropods from Western Australia // *Bull. Bur. Miner. Res. Geol. Geophys. Australia*. 1963. № 63. P. 1–203.
- Ermakova S.P., Kutugin R.V.* The Induan Stage in the Eastern upper Yana region // *Russ. Geol. Geophys.* 2000. V. 41. № 5. P. 649–656.
- 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 // *Pap. Palaeontol.* 2019. V. 5. Pt 4. P. 613–656.
- Hautmann M., Bagherpour B., Brosse M. et al.* Competition in slow motion: the unusual case of benthic marine communities in the wake of the end-Permian mass extinction // *Palaeontol.* 2015. V. 58. P. 871–901.
- Kauffman E.G., Runnegar B.* *Atomodesma* (Bivalvia) and Permian species of the United States // *J. Paleontol.* 1975. V. 49. № 1. P. 23–51.
- Wanner C.* Die Gastropoden und Lamellibranchiaten der Dyas von Timor // *Paläontol. Timor*. 1922. Bd 11. № 18. S. 1–82.
- Waterhouse J.B.* Note on New Zealand species of *Atomodesma* Beirich // *New Zealand J. Geol. Geophys.* 1959. V. 2. № 2. P. 259–261.
- Waterhouse J.B.* Permian Brachiopoda and Mollusca from Nepal // *Palaeontogr. Ser. A*. 1978. V. 160. P. 1–178.
- Waterhouse J.B.* New members of the *Atomodesminae* (Bivalvia) from the Permian of Australia and New Zealand // *Pap. Dep. Geol. Univ. Queensl.* 1979. V. 9. № 1. P. 1–22.
- Waterhouse J.B.* Aspects of the evolutionary record for fossils of the bivalve subclass Pteriomorpha Beurlen // *Earthwise*. 2008. V. 8. P. 1–220.

New Find of *Inoceramus*-Like Bivalves of the Genus *Atomodesma* in the Southern Verkhoyansk Region and Invasions of Extra-Boreal Mollusks in the Permian of Northeast Asia

A. S. Biakov, R. V. Kutugin

For the first time *Inoceramus*-like bivalves of bipolar species *Atomodesma variabile* Wanner were found in the Upper Permian (Wuchiapingian) and precisely attached to the section in the Southern Verkhoyansk Region. The appearance of this exotic for Boreal basins taxon is associated with the short-term invasion of a number of tethyan taxa into highly Boreal basins due to transgression. It is concluded that the affinity of Permian marine biota of the Boreal and Notal (Gondwanan) paleobiogeographic Superrealms was largely due to periodic invasions of notal elements into the Boreal basins. A description of the species *A. variabile* and its images are given.

Keywords: *Inoceramus*-like bivalves, bipolarity, Permian, Southern Verkhoyansk region, Northeast Asia

УДК 564.53:551.735.1(574)

НОВЫЕ АММОНОИДЕИ ИЗ РАЗРЕЗА ПОГРАНИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ДЕВОНА И КАРБОНА В БЕРЧОГУРЕ (ЗАПАДНЫЙ КАЗАХСТАН)

© 2020 г. С. В. Николаева^{a, b, *}

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

^bКазанский государственный университет, Казань, Россия

*e-mail: 44svnikol@mail.ru

Поступила в редакцию 25.11.2019 г.

После доработки 12.12.2019 г.

Принята к публикации 12.12.2019 г.

Изучены новые и переизучены старые коллекции аммоноидей из пограничных отложений девона и карбона разреза Берчогур в Западном Казахстане. Аммоноидеи происходят из генозоны *Acutimitoceras*, из слоев одновозрастных со штоккунской фауной Германии. Комплекс в основном включает виды родов *Imitoceras* и *Acutimitoceras*, с разнообразной формой начальных оборотов. Описаны новые виды *Acutimitoceras alabasense* и *A. dzhanganense*.

Ключевые слова: аммоноидеи, граница девона и карбона, Берчогур, Казахстан, *Acutimitoceras*

DOI: 10.31857/S0031031X20050116

ВВЕДЕНИЕ

Разрез Берчогур на территории Западного Казахстана — один из немногих разрезов пограничных отложений девона и карбона с аммоноидеями на Южном Урале, включая его южное окончание — Мугоджарские горы. Аммоноидеи из этого местонахождения изучали Л.С. Либрович (1940), Е.А. Балашова (1953), Л.Ф. Кузина (Barskov et al., 1984; Кузина, 1985; Барсков и др., 1988) и Б.И. Богословский (Фауна и биостратиграфия..., 1987). Все исследователи отмечали высокую ценность разреза в решении вопроса о границе девона и карбона, поскольку, помимо аммоноидей, в отложениях разреза Берчогур были собраны конодонты, фораминиферы, споры и пыльца, брахиоподы, кораллы, конулярии, гастроподы, трилобиты (Симаков и др., 1985; Фауна и биостратиграфия..., 1987; Барсков и др., 1988). Изучение комплексов этих организмов показало, что аммоноидеи из пограничных слоев девона и карбона в этом разрезе следует относить к самым низам карбона (Фауна и биостратиграфия..., 1987), поскольку здесь установлена генозона *Acutimitoceras*. Разрез Берчогур интенсивно изучался в 80-х гг. прошлого века, но после принятия в 1991 г. границы девона и карбона по первому появлению конодонтов вида *S. sulcata* со стратотипом в разрезе La Serge (Франция), работы на нем были приостановлены. С 2009 г. граница девона и карбона вновь пересматривается, потому что в стратотипическом разрезе конодонты *S. sulcata* были обнаружены ниже установленного уровня, непосредственно

выше литологической границы (Kaiser et al., 2009). Поскольку в подстилающих отложениях La Serge конодонтов нет, установить там уровень границы невозможно. В настоящее время ведутся поиски нового маркера и нового стратотипа, и переизучаются опорные разрезы всех регионов. Кроме того, нужно отметить, что изменения в биоте и в палеообстановках в пограничном интервале лучше всего изучены в бассейнах Западной Европы и Марокко (Walliser, 1984; Becker et al., 2016). Наряду с этим, имеется много сведений и по разрезам в Казахстане и Средней Азии (Симаков, 1985; Барсков и др., 1988) и Китае (Ruan, 1981; Sheng in Ji, 1989; Qie et al., 2015; Zhang et al., 2019).

В связи с этим начато переизучение западно-казахстанского разреза Берчогур, в ходе которого задокументировано точное положение находок аммоноидей и других ископаемых и проведены палеонтологические и седиментологические исследования. В течение двух полевых сезонов (2018 и 2019 гг.) мы проводили сборы ископаемых на разрезе и собрали новую коллекцию аммоноидей совместно с конодонтами, фораминиферами, кораллами, брахиоподами и криноидеями. Первые результаты переизучения аммоноидей изложены в этой статье.

МАТЕРИАЛ

Материалом для изучения послужили коллекции аммоноидей из Западного Казахстана, со-

бранные в 1981–1983 гг. отрядом Палеонтологического ин-та АН СССР под руководством Б.И. Богословского и геологического фак-та МГУ под руководством И.С. Барскова, а также сборы экспедиций Университета им. К.И. Сатпаева под руководством С.Н. Мустапаевой, в 2018–2019 гг. Все материалы собраны в левом борту сухого руч. Буртыбай (другое название Джангансай), в его меридиональном верхнем течении, в 1 км севернее нового карьера Алабас в Шалкарском р-не Актюбинской области. Материал происходит из нескольких близко расположенных местонахождений в джангантинской свите, которые традиционно именуются “Берчогур”, по соседнему пос. Берчогур (Биршогыр) и железнодорожной станции с тем же названием. Основные сборы происходят из пачки 3 разреза 3 (=ВК-3) в левом борту сая Буртыбай (Джангансай) (координаты 48°34′08″ N, 58°40′23″ E), который в литературе и на полевых этикетках 1981–1983 гг. также называется “точка 3”, “канавка БК-3”, “обр. 1”, “обр. 2”. Дополнительный материал собран из точки 5 в 10 м к северу от разреза 3 (поверхность кровли пачки 3), точки 6 в 300 м к северу и вверх по ручью от разреза по левому борту, в его широтном течении (координаты 48°34′15.77″ N, 58°40′26.01″ E), а также из осыпи пачки 4 разреза 3 (координаты 48°34′09.77″ N, 58°40′22.3″ E). Изученные коллекции хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН (Москва), №№ 1266, 4005, 5643.

АММОНОИДЕИ НА РУБЕЖЕ ДЕВОНА И КАРБОНА

В конце девонского периода богатые и разнообразные фауны аммоноидей существовали в бассейнах Урала, Тянь-Шаня, Китая, Западной Европы, Северной Африки и Северной Америки. Они были представлены отрядами *Clumeniida*, *Agoniatitida* и *Goniatitida*. Особенно выделялись клименииды, которые обладали дорсальным сифоном и имели самую разнообразную форму раковины. Агониатитиды, напротив, находились в стадии угасания. Гонииатитиды были представлены в основном одним или двумя морфотипами раковины с очень инволютными оборотами и лопастной линией с неразделенной вентральной и простой боковой лопастями. Умбиликальная лопасть располагалась на умбиликальном шве. В самом конце девона все отряды аммоноидей испытали глубокий кризис, в результате которого исчезли клименииды и агониатитиды, и сильно сократилось разнообразие гонииатитид. Аммоноидеи пограничных слоев девона и карбона лучше всего изучены в Германии, Австрии и Франции (Schindewolf, 1937; Vöhringer, 1960; Walliser, 1984; Korn, 1992; Becker, 1996; Bartsch, Weyer, 1996; Korn, Weyer, 2003; Korn, Feist, 2007 и др.), где они встречаются в характерной последовательности

циклических отложений, включающих хангенбергские сланцы, песчаники и известняки. Эти отложения отвечают последовательности трансгрессивных и регрессивных событий в истории Рейнского бассейна (Price, House, 1984; Becker, 1993, 1996; House, 1993; Korn, 1993, 2000; Becker et al., 2016 и др.), которые отражались на разнообразии населяющих его организмов. Основное событие в развитии биоты (крупное вымирание в конце девона, так называемое “хангенбергское событие”) связывают с затоплением шельфа и развитием малоокислородных и бескислородных обстановок, которые сопровождалось отложением черных сланцев Хангенберг в аммоноидной фазе UD VI-E (=середина фаменской конодонтовой фазы *praesulcata*). В черных сланцах встречаются гонииатитиды семейства *Prionoceratidae* и последние клименииды. Это событие фиксируется и в других регионах мира, например, в Южном Китае и в Северной Америке (Becker et al., 2016). В целом сообщество аммоноидей и черных сланцев Хангенберг, и их аналогов крайне обедненное (роды *Mimimitoceras*, ?*Sporadoceras*, *Postclymenia*, *Cumaclymenia*) (Zhang et al., 2019). Этот уровень можно считать завершением девонского периода развития аммоноидей. За затоплением последовало резкое обмеление и новая трансгрессия (соответственно, песчаники Хангенберг и известняки Штоккум и Хангенберг), с новым комплексом аммоноидей, причем ни один из видов аммоноидей из черных сланцев не встречается в вышележащих отложениях (Walliser, 1984, 1996). В песчаниках Хангенберг найдены первые представители рода *Acutimitoceras*, и на этом уровне в Рейнском бассейне в настоящее время проводится нижняя граница одноименной генозоны. Массовое появление *Acutimitoceras* приходится на интервал известняков Штоккум (=нижней части известняков Хангенберг) и их аналогов (верхняя часть UD VI-F до LC-I A1) (Becker et al., 2016; Zhang et al., 2019). Сообщество генозоны, состоящее исключительно из прионоцератид (роды *Imitoceras*, *Nicimitoceras* и *Acutimitoceras*), отличается присутствием раковин с эволютными начальными оборотами, которые, вероятно, дали начало основным раннетурнейским морфотипам (напр., родам *Gattendorfia*, *Zadelsdorfia*, *Voehringerites* и новому отряду *Prolecanitida*) (Korn, Weyer, 2003 и др.). Утвержденная граница девона и карбона (D/C) (по появлению конодонтов вида *Siphonodella sulcata*) проходит внутри аммоноидной генозоны *Acutimitoceras*, выше уровня главного события вымирания (Becker et al., 2016) и, вероятно, внутри видовой зоны *A. prosum* (Korn, Weyer, 2003). Новый уровень границы, который, с большой вероятностью, будет выбран по первому появлению конодонтов *Protognathodus kockeli*, тоже проходит внутри этой зоны, вблизи основания известняка Штоккум.

КОМПЛЕКС АММОНОИДЕЙ ГЕНОЗОНЫ ACUTIMITOCERAS ИЗ КАЗАХСТАНА

Древнейшие каменноугольные аммоноидеи известны в пограничных отложениях девона и карбона Карагандинской и Актюбинской областей Казахстана. Более древние позднефаменские сообщества аммоноидей включали представителей трех отрядов (Clumeniida, Goniatitida, Agoniatitida). Эти сообщества были очень разнообразными, и в них ведущую роль играли клименииды. В конце фамена (до конодонтовой фазы *S. sulcata*) все эти аммоноидеи вымерли, и их место заняли сообщества прионоцератид генозоны *Acutimitoceras* (роды *Acutimitoceras*, ?*Nicimitoceras*, *Imitoceras*). В Карагандинской обл. Либрович (1940) указывал разрезы с видами, ныне относимыми к роду *Acutimitoceras*: (1) р. Айна-Су (лев. приток р. Нуры), обн. 553 [? *Nicimitoceras* cf. ?*carinatum* (Schmidt, 1924), *A. subbilobatum* (Münster, 1839) = вероятно, *A. dzhanganense* sp. nov.], обн. 1375 [*A. subbilobatum* (Münster, 1839) = вероятно, *A. dzhanganense* sp. nov.], (2) в басс. р. Шерубай-Нура (руч. Сулу), обн. 2126 [*A. intermedium* (Schindewolf, 1923)], (3) в окрестностях сопки Тюгельбай (обн. 1046) [*A. "rotiforme"* (Librovitch, 1940)], (4) Карамайсолган, обн. 1349 [*A. intermedium* (Schindewolf, 1923)], (5) сопка Майузек, южный клон г. Теректы (обн. 926) [*A. subbilobatum* (Münster, 1839) = вероятно *A. dzhanganense* sp. nov.], обн. 103 [*A. intermedium* (Schindewolf, 1923)].

В Шалкарском р-не Актюбинской обл. известны два района с аммоноидеями в пограничных отложениях девона и карбона — на востоке и на западе Берчогурской мульды. Балашова (1953) изучала аммоноидей из западной части мульды, а Кузина (1985) из северо-восточной, в районе истоков руч. Буртыбай (в его меридиональном течении, разрез 3 и осыпь). Балашова (1953) указывала следующие местонахождения аммоноидей в пределах Берчогурской мульды: (1) сухие реки Актан и Кусть-Кара — *A. intermedium*, *A. cf. rotiforme*, *A. dzhanganense* sp. nov. (определен Балашовой как *Imitoceras subbilobatum*), (2) среднее течение р. Сарысай — *A. cf. rotiforme*, *A. dzhanganense* sp. nov. (определен Балашовой как *I. subbilobatum*), (3) на запад от хребта Джан-Гана, балка Тунгулык-Булак — *A. alabasense* sp. nov. (определен Балашовой как *I. substriatum*), *I. bertchogurense*, *A. dzhanganense* sp. nov. (определен Балашовой как *I. subbilobatum*); (4) р. Кабаксай — *A. dzhanganense* sp. nov. (определен Балашовой как *I. subbilobatum*). Большинство этих сухих рек показано на рис. 1.

Изученное нами местонахождение "Берчогур" в восточной части мульды находится в борту сухого ручья Буртыбай (другое название Джангансай), к востоку от пос. Берчогур и Алабас (Балашова, 1953; Barskov et al., 1984; Кузина, 1985; Фауна и

биостратиграфия ..., 1987; Барсков и др., 1988). Разрез находится примерно в 1 км севернее нового отделения карьера "Алабас", в левом борту сухого ручья, который пересекается дорогой, соединяющей старый и новый карьеры (рис. 1). Аммоноидеи происходят из пачек 3 и 4 разреза [см. описание разреза в: Барсков и др. (1988)].

Комплекс из пачки 3 в целом соответствует фауне, описанной Кузиной (1985), и содержит *Imitoceras bertchogurense* (Balashova, 1953); *Acutimitoceras dzhanganense* sp. nov. [вид, определенный Кузиной как "*I. (A.) subbilobatum*" (Münster, 1839)], *A. alabasense* sp. nov. [относимый Кузиной к "*I. (A.) substriatum*" (Münster, 1840)], *A. mugodzharense* Kusina, 1984, ?*Nicimitoceras carinatum* (Schmidt, 1924), *Sulcimitoceras yatskovi* Kusina, 1985. Этот комплекс относится к генозоне *Acutimitoceras* на основании находок рода-индекса. Видовую зону определить сложнее. Комплекс содержит прионоцератид с инволютными начальными оборотами, *I. bertchogurense*, и ?*N. carinatum*. Кроме того, вид *A. dzhanganense* похож на *A. subbilobatum*, который в типовой местности и в Марокко найден в отложениях зоны *prosum* (Becker et al., 2016). Поэтому, вероятнее всего, комплекс из пачки 3 можно коррелировать с зоной *prosum*.

Положение этой фауны относительно конодонтовой зональности в настоящее время переизучается. На сегодняшний день известно, что уровень находок конодонтов *S. graesulcata* на Берчогуре находится в пачке 26, примерно в метре ниже пачки 3 с аммоноидеями, а сам интервал с фауной аммоноидей охарактеризован конодонтами *S. sulcata* (Barskov et al., 1984; Фауна и биостратиграфия ..., 1987; Барсков и др., 1988), которые появляются в пачке 3, непосредственно ниже находок аммоноидей. Таким образом, утвержденная граница D/C, вероятно, находится в основании слоев с аммоноидеями (пачка 3). Если это действительно так, то пачку 3 можно сопоставить с верхней частью зоны *prosum*, поскольку в Западной Европе вид конодонтов *S. sulcata* впервые появляется внутри зоны *prosum* (Clausen, Korn, 2008). Известняки пачки 3 перекрываются глинистыми сланцами пачки 4 с *Acutimitoceras pulchrum* Kusina, 1985 [прежде определенные как *A. aff. "rotiforme"* (Barskov et al., 1984)] и *A. alabasense* (см. Кузина, 1985; Барсков и др., 1988). Возможно, слои пачки 4 можно сопоставить с более высокими горизонтами турне, но пока для этого недостаточно данных.

Сообщество аммоноидей имитоцерасовой фауны Берчогура схоже с одновозрастными сообществами других регионов тем, что включает три основных морфотипа взрослой раковины (широкую, относительно узкую, и узкую килеватую формы). Первый морфотип представлен *A. alaba-*

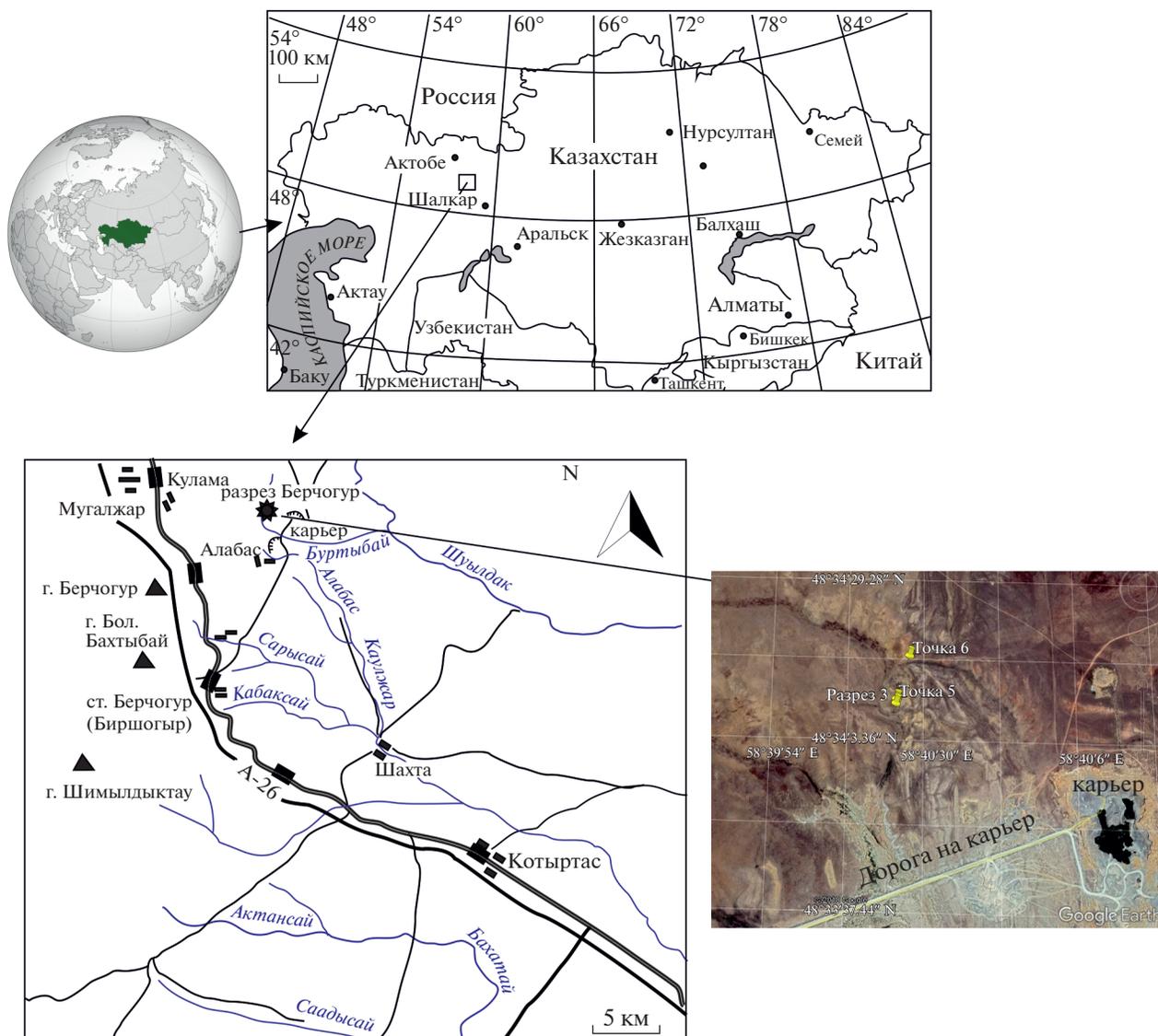


Рис. 1. Положение разреза Берчогур (Актюбинская обл., Шалкарский р-н) на карте Казахстана.

sense, второй – *I. bertchogurense* и *A. dzhanganense*, третий – ?*N. carinatum*. При этом, за исключением *I. bertchogurense* Balashova, 1953 и *A. pulchrum* Kusina, 1985, раковины лишены пережимов (у последнего вида пережимы развиты только на ядре). Ювенильные раковины отличаются несколько большим разнообразием. Среди них найдены шарообразные формы с относительно широким умбиликом (*A. alabasense*), пахионовые формы с широким и относительно широким умбиликом (*A. mugodzharense*, *A. dzhanganense*, *S. yatskovi*), пахионовые формы с узким умбиликом (?*N. carinatum*), узко дискоидальные раковины с приоткрытым умбиликом (*A. pulchrum*). Эти основные морфотипы подразделяются на более мелкие морфотипы ювенильных форм, например, с вентральным желобком (*S. yatskovi*), с грубой скульп-

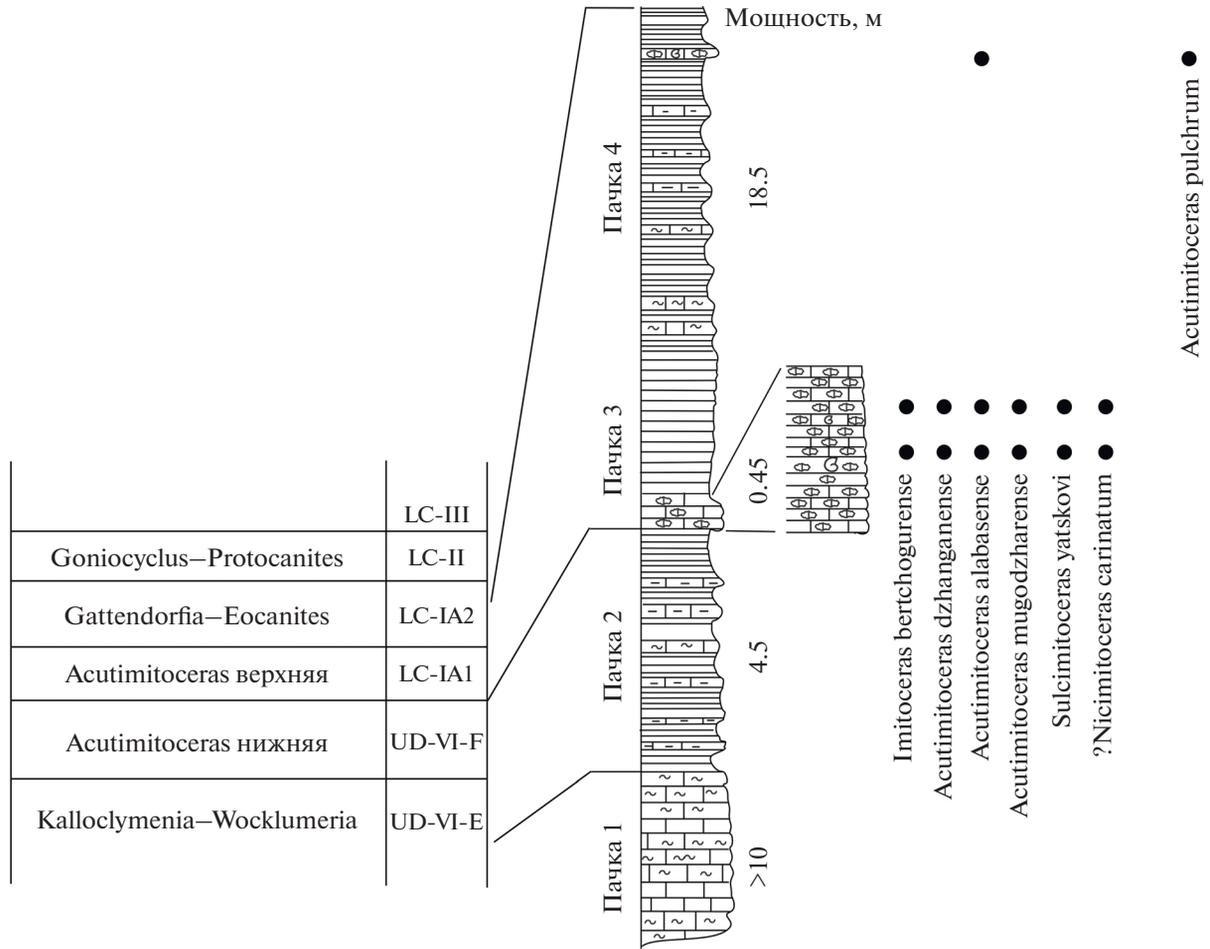
турой (*A. mugodzharense*) и так далее. Кроме того, Кузина (1985) указала на находку оксиконовой раковины 15 мм в диаметре (которую, к сожалению, не удалось повторить). М. Хаус (House, 1996, с. 182) оценил разнообразие ювенильных форм из известняка Штоккум (Германия), как результат значительного давления отбора на самых ранних стадиях развития аммоноидей вслед за крупными биотическими кризисами, связанными с бескислородными обстановками в девонских бассейнах. Интересно, что схожее высокое разнообразие морфотипов ранних стадий аммоноидей генозоны *Acutimitoceras* наблюдается в таких удаленных регионах, как Штоккум (Рейнские Сланцевые Горы), Грюн Шнейд (*Grüne Schneid*, Карнийские Альпы, Австрия) и Западный Казахстан. В частности, можно отметить присутствие схожих юве-

нильных форм, напр., с вентральным желобком (Кузина, 1985, табл. III, фиг. 10; House, 1996, рис. 23А), субсфероконовых с полностью закрытым умбиликом (Кузина, 1985, рис. 1д; Schönlaub et al., 1988, табл. 2, фиг. 4), субсфероконовых и пахиконовых с частично открытым умбиликом (здесь, экз. 4005/115; Korn, 1984, табл. 2, фиг. 9, 15). Разнообразие ранних стадий скорее было связано с приспособлением к различным условиям питания и защитными функциями, а не с локомоцией, поскольку молодь аммоноидей была, вероятно, планктонной. Преобладающей эволюционной тенденцией в это время был педоморфизм, возможно, связанный с преимуществами достижения половозрелости на ранних стадиях. Педоморфизм отмечен в эволюции прионоцератид и их потомков – гаттендорфид, у которых развернутыми являются и юные, и более поздние обороты. По-видимому, выживаемость прионоцератид была связана с биологией видов, способных приспособливаться к различным условиям обитания, а разнообразие ювенильных стадий может свидетельствовать о приспособлении к расселению молодежи в различные биотопы.

БИОСТРАТИГРАФИЯ ПОГРАНИЧНОГО ИНТЕРВАЛА ПО АММОНОИДЕЯМ И МОРФОЛОГИЯ РАКОВИНЫ

Шкала аммоноидных геозон пограничного интервала девона и карбона претерпевает постоянные изменения. В основном в пограничном интервале указывают две геозоны – *Acutimitoceras* (частью в фамене, частью в турне) и *Gattendorfia* (низы турне) (напр., Becker, 1996), однако есть и другие варианты шкалы. Например, Р. Беккер и Д. Вайер (Becker, Weyer, 2004) указывают три геозоны: *Stockumites* (фамен), *Acutimitoceras* и *Gattendorfia* (две последние геозоны в схеме этих авторов отвечают низам турне). В большинстве схем геозона *Acutimitoceras* подразделяется на две видовые зоны – *Acutimitoceras prorsum* и *Acutimitoceras acutum* (Price, House, 1984; Schönlaub et al., 1988; Clausen et al., 1989; Becker, 1993; Korn, Weyer, 2003 и др.), но в некоторых шкалах зона *Acutimitoceras acutum* не значится, а выше зоны *Acutimitoceras prorsum* указывается зона *Gattendorfia subinvoluta* (Korn, Klug, 2015 и др.). Сообщество аммоноидей Берчогур (роды *Imitoceras* и *Acutimitoceras*) по своему таксономическому составу близко к сообществам известняка Штоккум, и на этом основании здесь тоже выделена геозона *Acutimitoceras* (Кузина, 1985) (рис. 2). Более детальное подразделение основано на анализе морфологии прионоцератид, которые составляют это сообщество. Установлено, что большинство прионоцератид этого интервала обладало эволютными начальными оборотами, что совершенно не характерно для позднефаменских

представителей. Учитывая, что в вышележащей геозоне *Gattendorfia*–*Eocanites* большинство аммоноидей обладают эволютной раковиной во взрослом состоянии, можно предположить эволюцию по пути педоморфизма, с сохранением эволютных оборотов у взрослых раковин. Кроме того, Беккер (Becker, 1996) предложил учитывать размер раковин с килеватами оборотами, предполагая, что развитие оксиконовых оборотов сдвигается на более ранние стадии в ходе филогенеза рода *Acutimitoceras*. Так, у вида *Acutimitoceras* sp., указанного Кузиной из Берчогура [*Imitoceras* (A.) sp., см. Кузина, 1985, табл. III, фиг. 6], оксиконовая раковина появляется при диаметре 15 мм, у *A. acutum* из турнейской зоны *acutum* типовой области в Германии – при диаметре 10 мм. У последнего вида оксиконовая раковина возникает на четвертом обороте, что отличает его от несколько более древнего ?*N. carinatum* (Schmidt, 1924), у которого оксиконовая раковина возникает на шестом обороте (Кузина, 1985, рис. 1и; Korn, 1994, рис. 37Г). Можно предположить, что сдвиг появления оксиконовой раковины на более ранние стадии в конечном счете привел к появлению *Voehringerites* и некоторых *Gattendorfia*, у которых такая раковина наблюдается во взрослом состоянии. Учитывая, что в берчогурском разрезе присутствуют аммоноидеи, у которых оксиконовая раковина появляется на шестом обороте, и которые были определены Кузиной (1985) как *Imitoceras* (*Acutimitoceras*) *carinatum*, можно предположить, что здесь представлены аналоги зоны *prorsum*. Кроме того, Кузина (1985) отметила, что *I. bertchogurense* напоминает вид *A. prorsum* и тоже предположила, что Берчогурский разрез, скорее всего, относится к зоне *prorsum*. Нужно отметить, что в недавних работах по фауне пограничных отложений девона и карбона вид *A. carinatum* отнесен к роду *Nicimitoceras* Korn, 1993 (Korn, Klug, 2002), возможно, потому что у рейнских представителей этого вида боковая лопасть заметно глубже вентральной, как, например, у *N. subacra* (Vöhringer, 1960) – типового вида *Nicimitoceras*. У берчогурских представителей ?*N. carinatum* боковая лопасть, изображенная Кузиной (1985, рис. 3б), не глубже, чем вентральная лопасть, но следует отметить, что лопастная линия топотипа вида ?*N. carinatum* зарисована при высоте оборота 16.5 мм (Korn, 1994), а у Кузиной – при диаметре раковины 7.6 мм, то есть, с гораздо меньшего экземпляра. Возможно, вид, описанный Кузиной как *I. (A.) carinatum*, представляет собой новый вид *Nicimitoceras* или *Acutimitoceras*, но пока материала для решения этого вопроса недостаточно. Аммоноидная фауна Берчогура, вероятно, может быть также сопоставлена с таковой из нижней части формации Вангиоу (Wangyou) в Китае, которая изучена в разрезах Мухуа (Muhua)



Система	Ярус	Генозоны (Постановления МСК, 2008)	Настоящая статья	Индекс зоны
Каменноугольная GSSP →	Турне	Protocanites–Gattendorfia (включая Acutimitoceras prorsum)	Goniocyclus–Protocanites	LC-II
			Gattendorfia–Eocanites	LC-IA2
			Acutimitoceras верхняя	LC-IA1
Девонская	Фамен	Kalloclymenia–Wocklumeria	Acutimitoceras нижняя	UD-VI-F
			Kalloclymenia–Wocklumeria	UD-VI-E

Рис. 2. Шкала пограничных отложений девона и карбона и схематический разрез джанганинской свиты в разрезе Берчогур.

(Ruan, 1981; Qie et al., 2015), где в тонкослоистых глинистых известняках отмечены *A. wanguense* Sun et Shen, 1965. Аммоноидеи *Acutimitoceras* sp. обнаружены в этой же формации, в конодонтовой зоне *S. sulcata* или в основании зоны *S. dupli-*

cata (Пачка С) в разрезе Гедонггуан (Gedongguan, Youjiang Basin, Changshun County) в провинции Гуйчжоу (Guizhou), Китай (Qie et al., 2015, рис. 4). Аммоноидеи с похожей морфологией раковины указываются из Фауны 1 (слой RTВ10) разреза Га-

ра Боу Тлидат (Gara Bou Tlidat) низов формации Феззу (Fezzou) в Марокко (Becker et al., 2018).

ТАКСОНОМИЯ РОДА ACUTIMITOCERAS LIBROVITCH, 1957

Либрович (1957) выделил род *Acutimitoceras* в сноске на с. 263 с указанием типового вида *Acutimitoceras acutum* (Schindewolf, 1923), но без описания и ревизии видового состава. Он включил этот род в сем. *Aganidae* Smith, 1903, наряду с *Imitoceras* Schindewolf, 1923, *Gattendorfia* Schindewolf, 1920, *Kazakhstania* Librovitch, 1940, *Irinoceras* Ruzhencev, 1947, *Neoaganides* Plummer et Scott, 1937. Нужно отметить, что прежде Либрович (1940), который очень подробно рассматривал *Imitoceras*, отнес его к семейству *Cheiloceratidae* Frech, 1923. Обе точки зрения сейчас считаются устаревшими, и в настоящее время роды *Imitoceras* и *Acutimitoceras* относятся к семейству *Prionoceratidae* (Кузина, 1985; Korn, Klug, 2002 и др.). Д. Корн (Korn, 1994) установил подсемейство *Acutimitocerotinae* с типовым видом *Acutimitoceras* Librovitch, 1957, включив в него, помимо типового рода, *Costimitoceras* Vöhringer, 1960 (типовой вид *C. ornatum* Vöhringer, 1960) и *Nicimitoceras* Korn, 1993. Кузина (1985, с. 37) указала, что основным признаком, отличающим *Acutimitoceras*, Либрович считал килеватую вентральную сторону раковины. Она также отметила, что не все согласились считать этот признак определяющим, поскольку килеватая вентральная сторона появляется на взрослых стадиях многих каменноугольных таксонов. Справедливости ради нужно сказать, что Либрович (1957) ничего не написал о диагнозе нового рода, но сам факт того, что типовым родом он выбрал *A. acutum*, у которого килеватая вентральная сторона появляется очень рано в онтогенезе, позволяет предположить, что именно эта черта морфологии послужила основанием для выделения этого рода. Э. Фёрингер (Vöhringer, 1960) изучил морфогенез раковины *A. acutum*, у которого внутренние обороты оказались эволютивными, и на основании этого Корн (Korn, 1984 и др.) отнес к роду *Acutimitoceras* всех прионоцератид с эволютивными ранними стадиями. Кузина (1985) не была уверена в правильности такой трактовки, поскольку далеко не у всех прионоцератид с эволютивными начальными оборотами развивается килеватая вентральная сторона, и предложила рассматривать *Acutimitoceras* в качестве подрода рода *Imitoceras*. Беккер (Becker, 1996) принял род *Acutimitoceras*, но подразделил его на несколько подродов. Помимо номинального подрода *Acutimitoceras* с типовым видом *A. acutum*, в составе рода им были выделены подроды *Stockumites* [типовой вид *Imitoceras intermedium* (Schindewolf, 1923)] и *Streelicerias* (типовой вид *Imitoceras heterolobatum* Vöhringer, 1960). Род *Sulcimito-*

ceras Kusina, 1985 Беккер понизил до подрода в роде *Acutimitoceras* на основании того, что борозда на вентральной стороне ядра [характерный признак *Sulcimitoceras*, указанный Кузиной (1985)], по его мнению, не может считаться родовым признаком, поскольку такую борозду можно обнаружить на многих экземплярах других таксонов, не связанных родством. Кроме того, ребра на боковых сторонах (тоже характерный признак) присутствуют, по мнению Беккера, и у других прионоцератид. Это справедливые замечания, но, кроме этих признаков, у *Sulcimitoceras* совершенно необычная лопастная линия с глубокой, но округленной боковой лопастью. Поэтому, как указывала Кузина, отнести этот вид к какому-то другому роду прионоцератид затруднительно. Корн и Клюг (Korn, Klug, 2002) посчитали подрод *Stockumites* Becker младшим синонимом *Acutimitoceras* Librovitch, а род *Streelicerias* Becker младшим синонимом рода *Nicimitoceras* Korn, 1993, но сохранили родовой статус *Sulcimitoceras*. Мы принимаем род *Acutimitoceras* с измененным диагнозом (прионоцератиды с эволютивными начальными оборотами), но отмечаем, что систематика рода *Acutimitoceras* и всего семейства *Prionoceratidae* нуждается в основательной ревизии. Нашего материала для такой ревизии недостаточно, поскольку до сих пор отсутствуют сведения о строении начальных оборотов у ряда видов, особенно из китайских разрезов.

Автор выражает искреннюю благодарность С.Н. Мустапаевой (Ун-т им. К. Сатпаева, Алматы), А.С. Алексееву (МГУ), Е.И. Кулагиной (Ин-т Геологии, Уфимский научный центр РАН, Уфа) и Ю.А. Гатовскому (МГУ) за участие в полевых исследованиях и полезные дискуссии, и Т.Б. Леоновой (ПИН РАН) за обсуждение рукописи и критическую правку. Полевые исследования были поддержаны грантом Министерства науки и образования республики Казахстан, № 2018/АP05131610. Исследования С.В. Николаевой были поддержаны Программой Президиума РАН и Программой Казанского ун-та по повышению конкурентоспособности ведущих российских университетов.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Род *Acutimitoceras* Librovitch, 1957

Acutimitoceras alabasense Nikolaeva, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1–6 (см. вклейку)

Imitoceras *substriatum* (part.): Балашова, 1953, с. 196, табл. 12, фиг. 1–9.

Imitoceras (*Acutimitoceras*) *substriatum* (part.): Кузина, 1985, с. 42, табл. III, фиг. 3, 4.

?*Acutimitoceras* *substriatum*: Ruan, 1981, с. 63, табл. 11, фиг. 26–28.

non *Goniatites striatus* Münster, 1839, с. 20.

non *Goniatites substriatus* Münster, 1840, с. 107.

Название вида по пос. Алабас, близ которого расположен разрез.

Голотип – ПИН, № 4005/147; Казахстан, Актюбинская обл., Шалкарский р-н, к северо-востоку от пос. Берчогур (Биршогыр), левый борт сухого руч. Буртыбай, в его меридиональном верхнем течении, 1 км севернее нового карьера Алабас, разрез Берчогур; джанганинская свита; нижний карбон, генозона *Acutimitoceras*.

Описание. *Форма* (рис. 3, в). Начальные обороты слабоэволютные (рис. 3, в; Кузина, 1985, рис. 1, з). Во взрослом состоянии раковина пахиконовая, с округленной вентральной стороной, с широкими, слабовыпуклыми боковыми сторонами, постепенно сходящимися к вентральной. Умбилик закрытый.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
4005/122	39.8	20.9	26.8	1.0	0.53	0.67	0.03
4005/147	33.7	19.8	22.6	–	0.59	0.67	–
голотип							
4005/129	25.8	13.6	16.6	–	0.53	0.64	–
4005/124	21.3	10.7	16.1	–	0.50	0.76	–
4005/150	20.5	12.6	13.5	–	0.61	0.66	–
4005/123	18.6	9.4	14	–	0.51	0.75	–
4005/117	12.7	7.0	8.4	–	0.55	0.66	–
4005/115	9.3	4.2	7.4	1.0	0.45	0.80	0.11

Скульптура. На взрослых раковинах скульптура не сохранилась. Пережимов нет. На более юных раковинах заметны ламеллы (на экз. № 4005/124, при Д = 14.5 мм, на 1 мм боковой стороны приходится 4–5 ламелл), которые более или менее радиально отходят от умбилика, затем изгибаются назад, образуя широкий вентральный синус.

Лопастная линия (рис. 3, а, б; 4). Вентральная лопасть узкая, ланцетовидная, со слабовыпуклыми сторонами, наружное седло широкоокругленное. Боковая лопасть довольно узкая, со слабовыпуклыми сторонами, заметно короче вентральной лопасти. Основание боковой лопасти узко-угловатое. Наружная сторона боковой лопасти более или менее плоская, а внутренняя сторона слабо выпуклая. Второе наружное седло такой же высоты, как первое, широкое.

Сравнение. По параметрам раковины новый вид близок к ?*A. substriatum* (Münster, 1840) из Верхней Франконии (Бавария, Германия), от которого отличается отсутствием пережимов на всех стадиях роста. От экземпляров *A. intermediatum* (Schindewolf, 1923), приведенных Корном (Korn, 1994, с. 47) из местонахождения Штоккум, кроме того, отличается более широкими оборотами взрослой раковины (при Д = 30 мм Ш/Д = 0.67

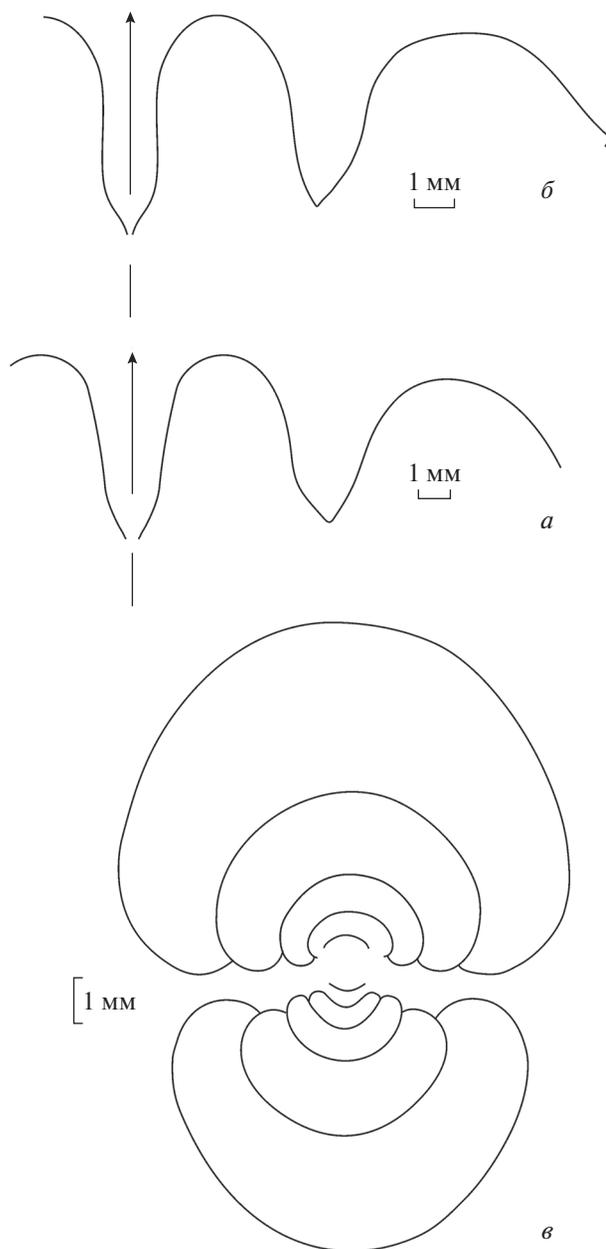


Рис. 3. Лопастные линии и сечение *Acutimitoceras alabasense* sp. nov.: а – голотип ПИН, № 4005/147, при В = 11.2 мм, Ш = 15.4 мм; б – экз. ПИН, № 4005/122, при В = 12.2 мм, Ш = 19.6 мм; в – экз. ПИН, № 4005/117, при Д = 12.8; разрез Берчогур.

против 0.60). От паратипа SE 1130/29 вида *A. simile* (Vöhringer, 1960) из сл. 1 известняка Гаттендорф местонахождения Хоннетал (Hönnetal), Германия, и экземпляров *A. cf. simile*, изображенных Корном и Ваейром (Korn, Weyer, 2003) из сл. 80 разреза Хассельбах (Hasselbach), Германия, отличается формой поперечного сечения оборотов. У наших экземпляров на пятом обороте умбилик еще относительно открытый, и поперечное сечение более широкое (Ш/Д = 0.77), в то время

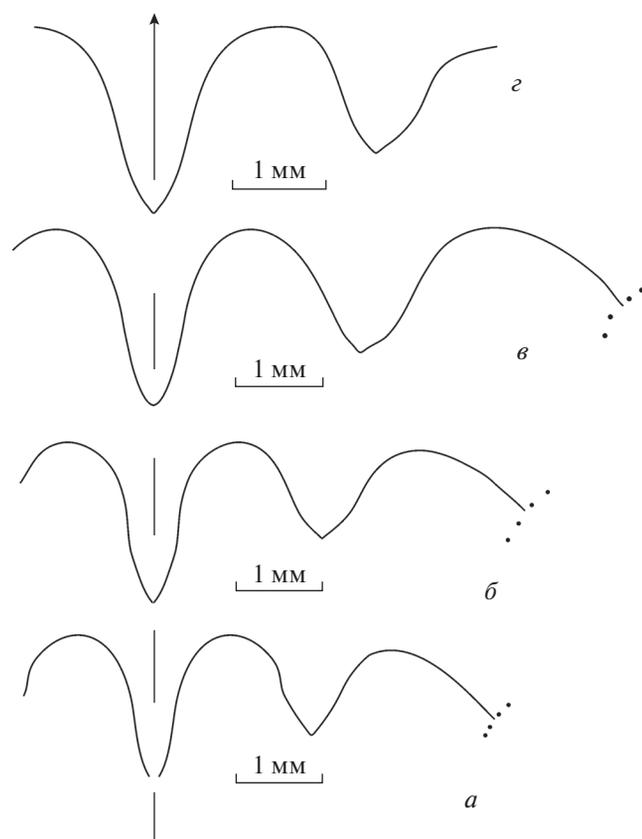


Рис. 4. Лопастные линии *Acutimitoceras alabasense* sp. nov., ювенильный экземпляр ПИН, № 4005/115: *а* – при $V = 3.8$ мм, $\text{Ш} = 6.9$ мм; *б* – при $V = 4.0$ мм, $\text{Ш} = 7.0$ мм; *в* – при $V = 4.1$ мм, $\text{Ш} = 7.3$ мм; *г* – при $V = 4.2$ мм, $\text{Ш} = 7.4$ мм; разрез Берчогур.

как у сравниваемых экземпляров поперечное сечение более вытянуто в высоту (Vöhringer, 1960, рис. 7а; Korn, Weyer, 2003, рис. 14b).

З а м е ч а н и я. Балашова (1953) и Кузина (1985) описали экземпляры этого вида, отнеся их к “*I. (A.) substriatum* (Münster, 1840)”. При этом они указали, что на изученных экземплярах нет пережимов (ни на поверхности раковины, ни на ядре). Кузина отметила, что проводила сравнение с экземплярами ?*A. substriatum*, описанными Фёрингером (Vöhringer, 1960) из Хоннетала, Германия, а не с типовым материалом, который был недоступен для изучения. Корн (Korn, 1994, с. 22, рис. 12D) опубликовал фотографию голотипа этого вида (Мюнхенский музей BSP AS VII25) и дал его краткое описание. Голотип *A. substriatum* представляет собой раковину примерно 25 мм в диаметре, $\text{Ш}/\text{Д} = 0.65$, с пережимами на раковине и ядре. Рядом с пережимами на голотипе наблюдается небольшое вздутие. Последняя характеристика является диагностическим признаком рода *Mimimitoceras*, видимо, поэтому Корн под вопро-

сом отнес вид *substriatum* к этому роду. Также под вопросом этот вид отнесен к *Mimimitoceras* Корном и Клюгом (Korn, Klug, 2002). На наших образцах начальные обороты раковины слабо эволютные. Учитывая это и то, что раковины и ядра лишены пережимов, мы относим новый вид к роду *Acutimitoceras*.

М а т е р и а л. 10 экз. из разреза Берчогур.

***Acutimitoceras dzhanganense* Nikolaeva, sp. nov.**

Табл. III, фиг. 7–10

Imitoceras subbilobatum (part.): Либрович, 1940, с. 13, рис. 2–4, табл. I, фиг. 1–4; Балашова, 1953, с. 191, табл. 11, фиг. 11–16.

Imitoceras (Acutimitoceras) subbilobatum (part.): Кузина, 1985, с. 43, табл. III, фиг. 5.

?*Acutimitoceras subbilobatum*: Sheng in Ji et al., 1989, с. 111, табл. 33, фиг. 1, 2.

non *Goniatites subbilobatus* Münster, 1839.

Н а з в а н и е вида по джанганинской свите.

Г о л о т и п – ПИН, № 4005/126; Казахстан, Актюбинская обл., Шалкарский р-н, к северо-востоку от пос. Берчогур (Биршогыр), левый борт сухого руч. Буртыбай, в его меридиональном верхнем течении, 1 км севернее нового карьера Алабас, разрез Берчогур; джанганинская свита; нижний карбон, генозона *Acutimitoceras*.

О п и с а н и е. **Ф о р м а** (рис. 5, в). Начальные обороты эволютные (см. Кузина, 1985, рис. 1). У экз. № 4005/77, при $\text{Д} = 4.8$ мм, ширина умбилика около 1 мм. Во взрослом состоянии раковина пахиконовая, с относительно медленно возрастающими оборотами ($W = 2.12$). Вентральная сторона узкоокругленная, боковые стороны слабовыпуклые, сходящиеся к вентральной стороне. Умбилик у взрослых экземпляров закрытый.

Р а з м е р ы в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д
4005/126 голотип	45.8	26.1	23.6	–	0.57	0.52
4005/205	46.7	26.5	21.7	–	0.57	0.46
4005/195	38.0	20.1	19.2	–	0.53	0.51
5643/1	34.2	18.6	19.2	–	0.54	0.56
4005/133	23.7	13.9	13.2	–	0.59	0.56
4005/58	21.5	12.4	11.7	–	0.58	0.54
4005/154	24.1	13.7	13.0	–	0.57	0.54

С к у л ь п т у р а. На взрослых раковинах скульптура не сохранилась. Пережимов нет. На юных раковинах развиты струйки роста, прямые на боковых сторонах и образующие мелкий вентральный синус.

Л о п а с т н а я л и н и я (рис. 5, а, б). Вентральная лопасть узкая, с параллельными сторонами, наружное седло округленное, широкое. Боковая

лопасть довольно узкая, с вогнутой наружной стороной и слабовыпуклой внутренней стороной, немного короче вентральной лопасти у взрослых экземпляров. Второе наружное седло такой же высоты, как первое, широкое.

Сравнение. По форме поперечного сечения новый вид близок к *A. subbilobatum* (Münster, 1839), от которого, в первую очередь, отличается отсутствием пережимов. Это хорошо заметно, особенно при сравнении с экземплярами, изображенными Корном из Штоккума (Korn, 1994, рис. 42a–c) и Обер-Родингхаузена (Ober-Rödinghausen) (Korn, 1994, рис. 44d–f). Кроме того, видно, что у казахстанских представителей боковая лопасть уже (Korn, 1994, рис. 39). От экземпляров *A. intermedium* (Schindewolf, 1923), приведенных Корном (Korn, 1994, с. 47) из местонахождения Штоккум, кроме того, отличается более узкими оборотами взрослой раковины (при $D = 30$ мм $Ш/D = 0.56$ против 0.60). От типовых экземпляров *A. procedens* Korn (Korn, 1984, с. 80, табл. 4, фиг. 24, 25, рис. 5B) из местонахождения Мюссенберг (Müssenberg), Германия, отличается отсутствием пережимов (у сравниваемого вида их, по крайней мере, четыре на оборот) и отсутствием бокового синуса у линий роста молодых экземпляров. От *A. prorsum* (Schmidt, 1925) отличается более широкой раковиной (при $D = 20$ мм $Ш/D = 0.54$ против 0.50), отсутствием пережимов и слабее изогнутыми линиями роста.

З а м е ч а н и я. Либрович (1940), Балашова (1953) и Кузина (1985) относили, по крайней мере, некоторые берчогурские экземпляры *A. dzhanganense* sp. nov. к виду *A. subbilobatum* (Münster, 1839). Тем не менее, все эти авторы отмечали, что ни у одного представителя из Берчогура они не наблюдали пережимы. Их определение было связано с недостаточной в то время изученностью типового материала вида *A. subbilobatum*. Помимо того, что лопастная линия голотипа этого вида была зарисована неправильно при первоначальном описании (см. Münster, 1839, табл. XVII, фиг. 1 и Либрович, 1940), было неясно, присутствуют ли пережимы на раковине и/или ядре, и каковы начальные обороты раковины. Нужно отметить также, что существовала путаница с номенклатурой этого вида, который описывали еще и как “*Aganides guerichi* Frech” (см. историю вопроса у Либровича, 1940). Кузина (1985), например, указывала, что, возможно, берчогурские экземпляры относятся не к *subbilobatum*, а к новому виду, но что в отсутствие полноценного описания лектотипа Г. Мюнстера она не решается выделить новый вид. К настоящему времени описаны хорошо сохранившиеся экземпляры *A. subbilobatum* (Münster, 1839) из типового местонахождения Гаттендорф (Германия) (Korn, 1984), из местонахождений Штоккум и Обер-Родингхаузен (Korn, 1994), Хассельбах (Германия) (Korn, Weyer, 2003),

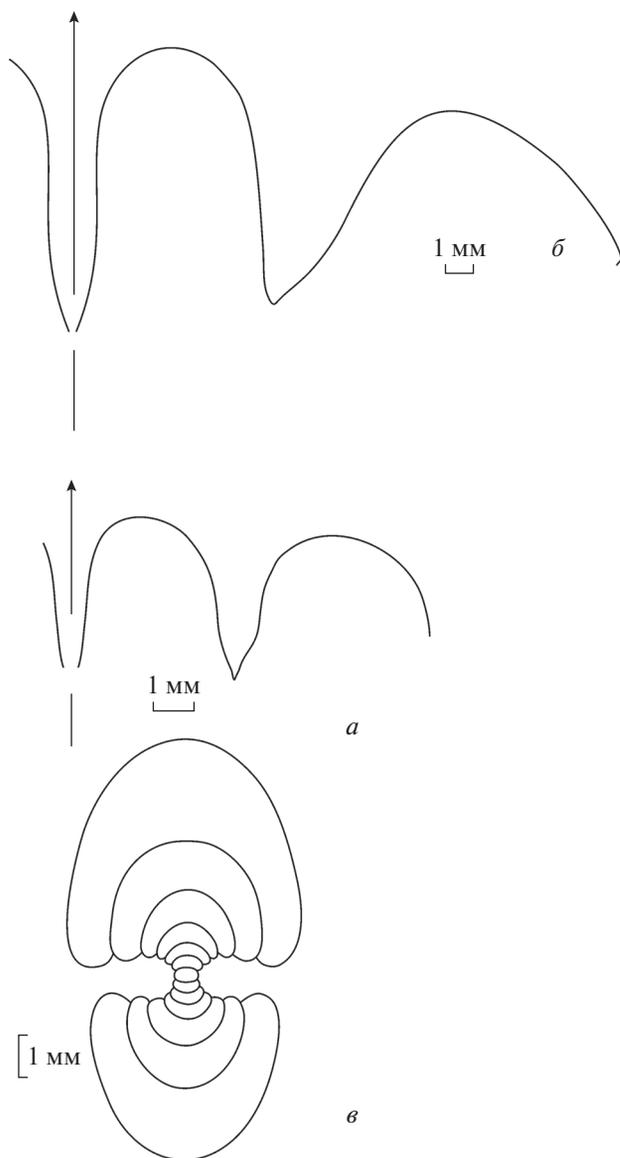


Рис. 5. Лопастные линии и сечение *Acutimitoceras dzhanganense* sp. nov.: *a* – экз. ПИН, № 5643/1, при $V = 10.5$ мм, $Ш = 13.4$ мм; *б* – голотип ПИН, № 4005/126, при $V = 12.2$ мм, $Ш = 13.4$ мм; *в* – экз. ПИН, № 4005/62, при $D = 10.4$ мм; разрез Берчогур.

Мфис (Анти-Атлас, Марокко) (Bockwinkel, Ebbighausen, 2006) и других районов Западной Европы и Северной Африки, и все они имеют отчетливые пережимы на ядре. Учитывая, что ни один из экземпляров берчогурских раковин, “похожих на *Acutimitoceras subbilobatum*”, не имеет пережимов, можно сделать вывод, что это новый вид рода *Acutimitoceras*. Возможно, экземпляры из разреза Дапушанг (Dapoushang), изображенные Шенгом (Sheng in Ji et al., 1989, табл. 33, фиг. 1, 2), также относятся к новому виду.

М а т е р и а л. 11 экз. из разреза Берчогур.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашова Е.А.* Гониатиты карбона Бер-Чогура // Ежегодн. Всес. Палеонтол. об-ва. Т. 14. М.—Л., 1953. С. 189–202.
- Барсков И. С., Кононова Л. И., Бышева Т. В., Алексеев А. С.* Граница девона и карбона в разрезе Берчогур (Мугоджары) // Граница девона и карбона на территории СССР. Минск, 1988. С. 171–180.
- Кузина Л.Ф.* К ревизии рода *Imitoceras* // Палеонтол. журн. 1985. № 3. С. 35–48.
- Либрович Л.С.* Ammonoidea из каменноугольных отложений Северного Казахстана // Палеонтология СССР. Т. 4. Ч. 9. Вып. 1. М.-Л., 1940. 394 с.
- Либрович Л.С.* О некоторых новых группах гониатитов из каменноугольных отложений СССР // Ежегодн. Всес. Палеонтол. об-ва. 1957. Т. 16. С. 246–272.
- Постановления МСК и его постоянных комиссий. СПб.: ВСЕГЕИ, 2008.
- Симаков К.В.* Биостратиграфия пограничных отложений девона и карбона. Вып. 9. Пограничные отложения девона и карбона Мугоджар. Препринт. Магадан: СВКНИИ ДВНЦ, 1985. 55 с.
- Фауна и биостратиграфия пограничных отложений девона и карбона Берчогур (Мугоджары) / Ред. Маслов В.А. М.: Наука, 1987. 119 с.
- Barskov I.S., Simakov K.V., Alekseev A.S. et al.* Devonian–Carboniferous transitional deposits of the Berchogur section, Mugodzhary, USSR // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1984. V. 67. P. 207–230.
- Bartzsch K., Weyer D.* *Acutimitoceras acutum* (Schindewolf 1923) – Leitart der ersten unterkarbonischen Ammonoidea-Zone im Bohlen-Profil von Saalfeld (Thüringisches Schiefergebirge) // Beitr. Geol. Thüringen. N. F. 1996. № 3. S. 91–103.
- Becker R.T.* Anoxia, eustatic changes, and Upper Devonian to lowermost Carboniferous global ammonoid diversity // The Ammonoidea, Environment, Ecology, and Evolutionary Change / Ed. House M.R. N.Y.: Oxford Univ. Press, 1993. P. 115–164 (Syst. Assoc. Spec. Vol. № 47).
- Becker R.T.* New faunal records and holostratigraphic correlation of the Hasselbachtal D/C-boundary auxiliary stratotype (Germany) // Ann. Soc. géol. Belg. 1996. V. 117. P. 19–45.
- Becker R.T., Hartenfels S., Klug Ch. et al.* The cephalopod-rich Famennian and Tournaisian of the Aguelmous Syncline (southern Maïder) // Münster. Forsch. Geol. Paläontol. 2018. V. 110. P. 273–306.
- Becker R.T., Kaiser S.I., Aretz M.* Review of chrono-, litho- and biostratigraphy across the global Hangenberg Crisis and Devonian–Carboniferous boundary // Geol. Soc. London. Spec. Publ. 2016. V. 423. P. 355–386.
- Becker R.T., Weyer D.* *Bartzschiceras* n. gen. (Ammonoidea) from the Lower Tournaisian of Southern France // Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 2004. V. 88. P. 11–36.
- Bockwinkel J., Ebighausen V.* A new ammonoid fauna from the Gattendorfia-Eocanites Genozone of the Anti-Atlas (Early Carboniferous; Morocco) // Fossil Rec. 2006. V. 9. № 1. P. 87–129.
- Clausen C.-D., Korn D.* 4.1.15 Höheres Mitteldevon und Oberdevon des nördlichen Rheinischen Schiefergebirges (mit Velberter Sattel und Kellerwald) // Schr. Dtsch. Ges. Geowiss. 2008. H. 52. S. 439–481 (Stratigraphie von Deutschland VIII).
- Clausen C.-D., Leuteritz K., Ziegler W., Korn D.* Ausgewählte Profile an der Devon/Karbon-Grenze im Sauerland (Rheinisches Schiefergebirge) // Fortschr. Geol. Rheinland und Westfalen. 1989. V. 35. P. 161–226.
- House M.* Earliest Carboniferous goniatic recovery after the Hangenberg Event // Ann. Soc. géol. Belg. 1993. V. 115. P. 559–579.
- House M.R.* Juvenile goniatic survival strategies following Devonian extinction events // Geol. Soc. Spec. Publ. 1996. V. 102. P. 163–185.
- Kaiser S.I.* The Devonian/Carboniferous boundary stratotype section (La Serre, France) revisited // Newslett. Stratigr. 2009. V. 43/2. C. 195–205.
- Korn D.* Die Goniaticen der Stockumer *Imitoceras*–Kalklinsen (Ammonoidea; Devon/Karbon-Grenze) // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1984. Bd 67. S. 71–89.
- Korn D.* Ammonoideen aus dem Devon/Karbon-Grenzprofil an der Grünen Schneid (Karnische Alpen, Österreich) // Jb. Geol. Bund. 1992. Bd 135. № 1. S. 7–19.
- Korn D.* The ammonoid faunal change near the Devonian–Carboniferous boundary // Ann. Soc. géol. Belg. 1993. V. 115. P. 581–593.
- Korn D.* Devonische und karbonische Prionoceren (Cephalopoda, Ammonoidea) aus dem Rheinischen Schiefergebirge // Geol. und Paläontol. in Westfalen. 1994. Bd 30. S. 1–85.
- Korn D.* 2000. Morphospace occupation of ammonoids over the Devonian–Carboniferous boundary // Paläontol. Z. 2000. V. 74. № 3. P. 247–257.
- Korn D., Feist R.* Early Carboniferous ammonoid faunas and stratigraphy of the Montagne Noire (France) // Fossil Rec. 2007. V. 10. P. 99–124.
- Korn D., Klug Ch.* Ammonoidea Devonicae // Fossilium Catalogus, I: Animalia. Pars 138 / Ed. Riegraf W. Leiden: Backhuys Publ., 2002. 375 p.
- Korn D., Klug Ch.* Paleozoic Ammonoid Biostratigraphy // Ammonoid Paleobiology: From Macroevolution to Paleogeography / Eds. Klug Ch., Korn D., De Baets K. et al. Dordrecht: Springer, 2015. P. 299–328.
- Korn D., Weyer D.* High resolution stratigraphy of the Devonian–Carboniferous transitional beds in the Rhenish Mountains // Mitt. Mus. Naturk. Berlin. Geowiss. Reihe. 2003. V. 6. P. 79–124.
- Münster G.G.* Nachtrag zu den Goniaticen des Fichtelgebirges // Beitr. zur Petrefactenkunde. Bayreuth: Buchner, 1839. H. 1. S. 16–31.
- Münster G.G.* Die Versteinerungen des Uebergangskalkes mit Clymenien und Orthoceratiten von Oberfranken // Beitr. zur Petrefactenkunde. Bayreuth: Buchner, 1840. H. 3. S. 33–121.
- Price J.D., House M.R.* Ammonoids near the Devonian–Carboniferous boundary // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1984. V. 67. P. 15–22.
- Qie Wenkun, Liu J., Chen J. et al.* Local overprints on the global carbonate $\delta^{13}\text{C}$ signal in Devonian–Carboniferous boundary successions of South China // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2015. V. 41. P. 290–303.

- Ruan Y.* Devonian and earliest Carboniferous ammonoids from Guangxi and Guizhou // Mem. Nanjing Inst. Geol. Palaeontol. Acad. Sin. 1981. V. 15. P. 1–152.
- Schindewolf O.H.* Zur Stratigraphie und Paläontologie der Wocklumer Schichten (Oberdevon) // Abhandl. Preuss. Geol. Landesanst. N. F. 1937. Bd 178. P. 1–132.
- Schönlaub H.P., Feist R., Korn D.* The Devonian–Carboniferous Boundary at the section “Grüne Schneid” (Carnic Alps, Austria): A preliminary report // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1988. V. 100. P. 149–167.
- Sheng H.* Ammonoids // Ji Q., Wei J.R., Wang Z.J. et al. The Dapoushang section—An Excellent Section for the Devonian–Carboniferous Boundary Stratotype in China. Beijing: Sci. Press, 1989. P. 108–119.
- Vöhringer E.* Die Goniatiten der unterkarbonischen Gattendorfia-Stufe im Hönnetal (Sauerland) // Fortschr. Geol. Rheinland und Westfalen. 1960. Bd 3. № 1. S. 107–196.
- Walliser O.H.* Pleading for a natural D/C-boundary // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1984. V. 67. P. 241–246.
- Walliser O.H.* Global events in the Devonian and Carboniferous // Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic / Ed. O.H. Walliser. Berlin: Springer, 1996. P. 225–250.
- Zhang M., Becker R.T., Ma X. et al.* Hangenberg Black Shale with cymaclymeniid ammonoids in the terminal Devonian of South China // Palaeobiodiv. and Palaeoenvironm. 2019. V. 99. № 1. P. 129–142.

Объяснение к таблице III

Все экземпляры из разреза Берчогур (включая осыпь), джанганинской свиты. Масштабные линейки: фиг. 1–3, 6–10 – 1 см; 4, 5 – 0.5 см.

Фиг. 1–6. *Acutimitoceras alabasense* sp. nov.: 1 – голотип ПИН, № 4005/147, пачка 3, обр. 1; 2 – экз. ПИН, № 4005/122, пачка 3, обр. 1; 3 – экз. ПИН, № 4005/129, пачка 3; 4 – экз. ПИН, № 4005/115, пачка 3; 5 – экз. ПИН, № 5643/19, пачка 3, осыпь; 6 – экз. ПИН, № 4005/153, осыпь.

Фиг. 7–10. *Acutimitoceras dzhanganense* sp. nov.: 7 – экз. ПИН, № 4005/195, пачка 3; 8 – голотип ПИН, № 4005/126, пачка 3, обр. 1; 9 – экз. ПИН, № 4005/196, пачка 3; 10 – экз. ПИН, № 5643/1, пачка 3.

New Ammonoids from the Devonian-Carboniferous Boundary Section in Berchogur (Western Kazakhstan)

S. V. Nikolaeva

New and old ammonoid collections are examined from the Devonian-Carboniferous Boundary Section in Berchogur (Western Kazakhstan). Ammonoids come from the *Acutimitoceras* Genozone, from beds similar in age to the Stockum Fauna in Germany. The assemblage includes mostly species of the genera *Imitoceras* and *Acutimitoceras*, with a diverse shape of initial whorls. New species *Acutimitoceras alabasense* sp. nov. and *A. dzhanganense* sp. nov. are described.

Keywords: ammonoids, Devonian-Carboniferous Boundary, Berchogur, Kazakhstan, *Acutimitoceras*

УДК 564.53:551.762.22(470.631)

О НОВЫХ НАХОДКАХ ЧЕЛЮСТЕЙ ЦЕФАЛОПОД В ВЕРХНЕМ БАЙОСЕ (СРЕДНЯЯ ЮРА) СЕВЕРНОГО КАВКАЗА (КАРАЧАЕВО-ЧЕРКЕСИЯ)

© 2020 г. А. А. МIRONENKO^{a, *}, В. В. МИТТА^{b, c, **}

^aГеологический институт РАН, Москва, Россия

^bПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

^cЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

*e-mail: paleometro@gmail.com

**e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 19.07.2019 г.

После доработки 01.08.2019 г.

Принята к публикации 01.08.2019 г.

Описываются новые находки остатков челюстных аппаратов цефалопод из верхней части зоны Niortense и нижней части зоны Parkinsoni междуречья Кубани и Урупа. Изолированные створки двух аптихов, трактуемых как нижние челюсти аммонитов, отнесены к надсемействам Harploceratoidea и Stephanoceratoidea. Две верхние челюсти предположительно принадлежали также аммонитам с аптиховым типом челюстного аппарата (Ammonitida). Семь челюстей анаптихового типа отнесены к отрядам Phylloceratida и Lytoceratida. Впервые из мезозоя Северного Кавказа описана хорошо сохранившаяся верхняя челюсть колеоидеи.

Ключевые слова: Ammonoidea, Coleoidea, челюсти, аптихи, анаптихи, средняя юра, верхний байос, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X20050098

ВВЕДЕНИЕ

Цефалоподы, в отличие от других моллюсков, обладают хорошо развитым челюстным аппаратом, состоящим из двух челюстей (верхней и нижней) и расположенной между ними радулы. Челюсти большинства современных головоногих моллюсков состоят исключительно из органического вещества, и лишь у доживших до наших дней представителей подкласса Nautiloidea в кончиках челюстей имеются кальцитовые элементы (Saunders et al., 1978; Tanabe et al., 2015a). Однако в прошлом разнообразие вариантов челюстей головоногих моллюсков было существенно выше, в первую очередь за счет представителей подкласса Ammonoidea, у которых исследователи выделяют от четырех до шести различных типов строения челюстного аппарата (Tanabe et al., 2015a; Mitta, Schweigert, 2016). Особенно важным для понимания эволюции челюстного аппарата аммоноидей является юрский период. В конце ранней юры (тоар) у представителей подотряда Ammonitina возник аптиховый тип челюстного аппарата, в котором нижняя челюсть состояла из двух половинок, часто покрытых кальцитовым слоем и соединенных между собой гибкой связкой (Engeser,

Keupp, 2002; Tanabe et al., 2015a). Вероятно, в ранней юре появился и ринхаптиховый тип челюстного аппарата, в котором кончики челюстей (как и у наутилид) были усилены кальцитовыми элементами. Находки изолированных кальцитовых элементов челюстей головоногих моллюсков (ринхолитов) известны, начиная с верхнего триаса, но они, скорее всего, принадлежали наутилидам (Riegraf, Luterbacher, 1989; Riegraf, Schmitt-Riegraf, 1995). Древнейшие ринхолиты, предположительно принадлежавшие аммоноидеям, известны, начиная с плинсбаха (Riegraf, Luterbacher, 1989), а самые древние на сегодняшний день челюсти ринхаптихового типа найдены в средней юре (байос) Северного Кавказа (Mironenko, Gulyaev, 2018).

Среднеюрский этап эволюции челюстей цефалопод в течение долгого времени оставался малоизученным. Остатки челюстных аппаратов среднеюрских цефалопод, описанные в литературе, преимущественно представлены классическими двураздельными аптихами отряда Ammonitida (Trauth, 1930; Lehmann, 1972, 1978; Morton, 1973, 1975). Находки среднеюрских анаптихов ограничивались двумя экземплярами (Quilty, 1970; Westermann et al., 1999), причем в первом случае при-

надлежность находки к челюстным аппаратам цефалопод вызывает сомнения. Однако в последние два десятилетия опубликовано множество новых работ, посвященных среднеюрским аптихам (Рогов, Гуляев, 2003; Рогов, 2004; Mitta, Keupp, 2004; Mitta, 2009, 2017б; Dietze et al., 2012; Keupp, Mitta, 2013; Mitta, Schweigert, 2016; Mitta, Шерстюков, 2018; Mitta et al., 2018), а также анаптихам и ринхаптихам (Mironenko, Gulyaev, 2018). Также были описаны новые находки челюстей среднеюрских колеоидей (Keupp, Mitta, 2013). Большая часть этих публикаций основана на находках из Центральной России и с Северного Кавказа.

В течение ряда последних лет один из авторов (В.В. Митта) производил полевые работы на байос–батских разрезах Северного Кавказа, в бассейне р. Кубань (Карачаево-Черкесская республика). Были опубликованы две находки нижних челюстей аммонитов из зоны *Strenoceras niortense* (Mitta, Schweigert, 2016; Митта, 2017б). В последующие годы в верхнем байосе междуречья Кубани и Урупа были найдены новые остатки челюстных аппаратов цефалопод, описываемые ниже.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ И СТРАТИГРАФИЯ

Верхний байос р. Кяфар представлен средней частью джангурской свиты (байос–нижний бат: Безносков, 1967), в составе которой преобладают глины и аргиллиты с рассеянными в толще и нередко образующими прослои конкрециями различного состава, с подчиненными прослоями алевролитов и известняков. Здесь установлены все три стандартные зоны (хронозоны) верхнего байоса: *Strenoceras niortense*, *Garantiana garantiana* и *Parkinsonia parkinsoni* (Mitta, Шерстюков, 2014), последовательно вскрывающиеся вверх по реке от более молодых к более древним. Верхняя часть берегового склона обычно сложена четвертичными галечниками, срезающими юрские отложения по всей долине. Челюсти цефалопод найдены в нескольких местонахождениях в зоне *Niortense* и в одном случае в зоне *Parkinsoni* (рис. 1).

Зона *Niortense* представлена в бассейне р. Большой Зеленчук глиной темно-серой песчанистой с многочисленными прослоями карбонатных конкреций и маломощными (0.2–0.4 м) конкреционными прослоями и линзами алевролитов. В овраге по левому берегу р. Кяфар у станции Сторожевая (местонахождение № 31) в этих породах (*slou с rostovtsevi*) ранее была найдена изолированная створка аптиха (Mitta, 2017б, рис. 3). По форме и размерам этот аптих мог принадлежать только *Orthogarrantiana rostovtsevi* (Mitta) (подсем. *Garantianinae* семейства *Stephanoceratidae*), многочисленные раковины которого были найдены в этом же слое.

Следующее местонахождение с остатками челюстных аппаратов (№ 30) расположено на левом берегу Кяфара ниже по реке. Из конкреции алевролита серого, с поверхности лимонитизированного красновато-бурого происходят три находки изолированных неполно сохранившихся частей челюстей цефалопод (ПИН, №№ 5546/212, 5546/252, 5546/253). На этом уровне, кроме транзитных видов *Phylloceratina* и *Lytoceratina*, найдены многочисленные *Garantiana ex gr. baculata* (Quenstedt), позволяющие сопоставить вмещающие слои с верхней подзоной *Vaculata* зоны *Niortense*.

Местонахождение № 17 расположено на правом берегу р. Кяфар немного ниже по течению. Здесь в жилой камере *Calliphyloceras* ранее были найдены нижние челюсти, описанные как новый тип челюстного аппарата аммоноидей – филлаптих (Mitta, Schweigert, 2016). Находка была сделана в конкреции алевролита серого, с поверхности желтовато-серого, с многочисленными обугленными растительными остатками. Из такой же конкреции в этом обнажении, найденной на том же уровне, были описаны разнообразные гетероморфные аммониты рода *Spiroceras* (Mitta, 2017а).

Большинство конкреций этого прослоя алевролитов не содержит ископаемых. Иногда встречаются конкреции, содержащие растительные остатки, единичные или многочисленные. Еще реже встречаются конкреции, переполненные как остатками растений (вайи сагеноптерис, реже фрагменты хвощевых), так и моллюсков – аммонитов, белемнитов, двустворок и, совсем редко, гастропод. В 2017 г. в результате целенаправленных поисков были найдены три такие конкреции, в одной из которых нашлись остатки челюстных аппаратов цефалопод. В данной работе мы описываем семь находок челюстей цефалопод из этого местонахождения (ПИН, №№ 5546/205, 5546/206, 5546/207, 5546/208, 5546/209, 5546/211, 5546/254). Уточненный перечень таксонов аммонитов из подобных конкреций включает представителей отрядов *Ammonitida* – родов *Oecotraustes* (*Oppeliidae*), *Lissoceras* (*Lissoceratidae*), *Sphaeroceras* (*Sphaeroceratidae*), *Spiroceras* (*Spiroceratidae*), *Garantiana* и *Pseudogarrantiana* (*Stephanoceratidae*), *Leptosphinctes* (*Perisphinctidae*), а также *Phylloceratina* – родов *Calliphyloceras*, *Holcophylloceras*, *Pseudophylloceras*, *Adabofoloceras*, и *Lytoceratina* – родов *Nannolytoceras* и *Megalytoceras*.

Выше по разрезу найдены также характерные для верхней подзоны зоны *Niortense* таксоны аммонитов. Таким образом, челюстные остатки из всех трех местонахождений (№№ 31, 30, 17) происходят из разных стратиграфических уровней подзоны *Vaculata* зоны *Niortense*.

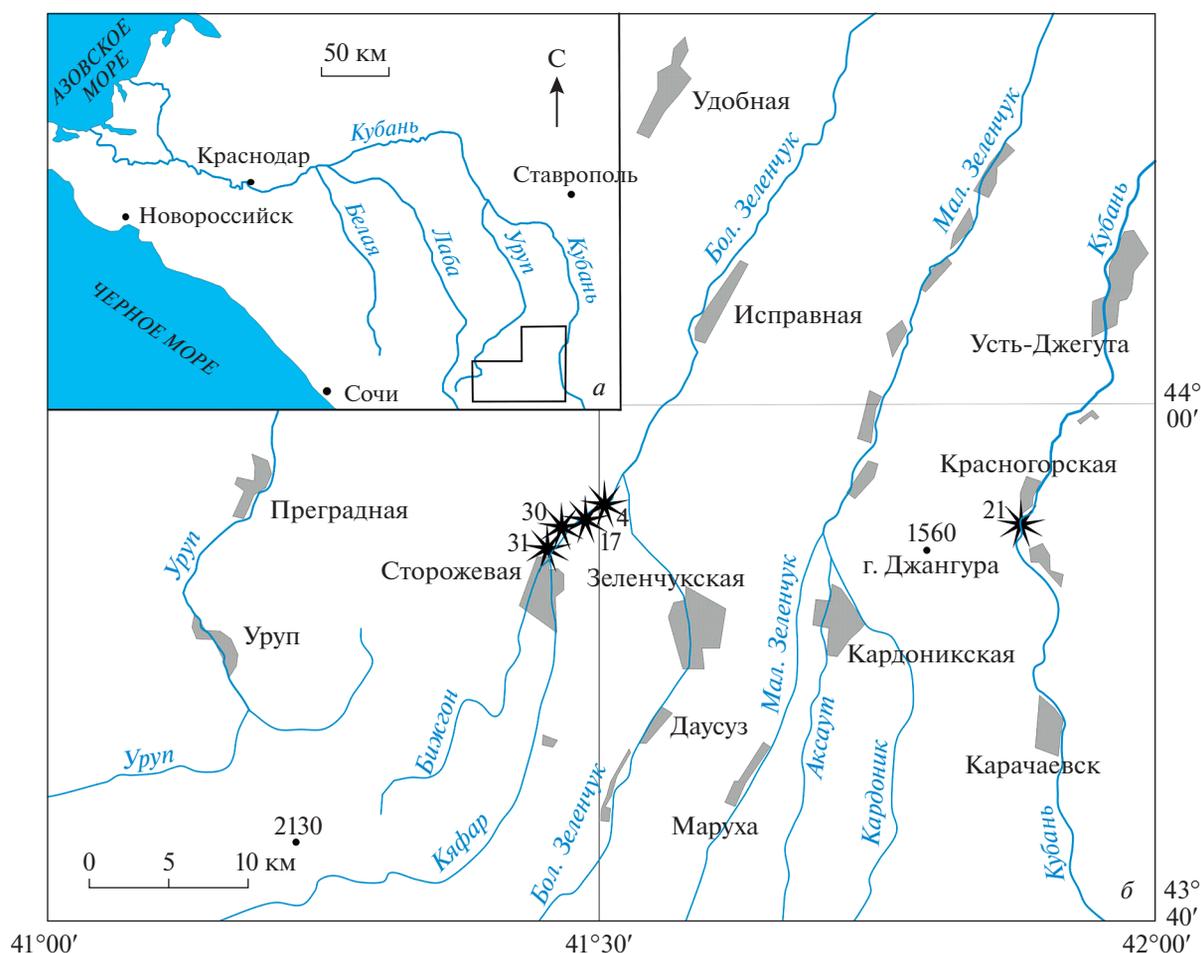


Рис. 1. Расположение местонахождений: а – общая схема, рамкой показан контур детальной карты; б – детальная карта.

Ниже по р. Кыфар обнажаются глины аргиллитоподобные зоны *Garantiana garantiana*, где найдены редкие аммониты и белемниты (Митта, 2018), но челюстные остатки не встречены. Еще ниже по течению исследованы разрезы подзоны *Rarecostites subarictis* зоны *Parkinsoni*, представленной аргиллитами с рассеянными в толще и нередко образующими прослой сидеритовыми и карбонатными конкрециями. В одной из этих конкреций в местонахождении № 4 обнаружена челюсть цефалоподы (ПИН, № 5546/210). В интервале находки (фаунистический горизонт *sherstyukovi*), кроме многочисленных *Rarecostites* (сем. *Parkinsoniidae*) и единичной раковины *Partrulia* (сем. *Stephanoceratidae*), найдены *Spiroceras*, *Holcophylloceras*, *Calliphylloceras*, *Adabofoloceras*, *Dinolytoceras* и *Nannolytoceras* (Митта, 2017в; Митта, Sherstyukov, 2018).

На восточном склоне горы Джангура в разрезе у ст. Красногорская зона *Niortense* представлена глинами с прослоями и линзами алевролитов и песчаниками, иногда переполненными ископаемыми, общей мощностью около 70 м (Затворницкий, 1914; Кахадзе, Зесашвили, 1956; Безносков,

Митта, 1998). В нижней части этой толщи в местонахождении 21 найден фрагмент челюсти (экз. ПИН, № 5546/255).

МАТЕРИАЛ

Авторами было изучено 14 образцов, относящихся к 12 экз. ископаемых челюстей цефалопод. Оригиналы хранятся в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН, колл. № 5546.

Образцы из местонахождения № 17

Экз. ПИН, № 5546/207 (рис. 2, а, б) – небольшой аптих хорошей сохранности, с остатками органического слоя, но без кальцитовых элементов. Органический слой имеет характерную сетчатую микроструктуру (рис. 3). Похожая микроструктура обнаружена и на поверхности нижних челюстей аммоноидей из зоны *Parkinsoni* Дагестана (Mironenko, Gulyaev, 2018, рис. 6).

Экз. ПИН, № 5546/206 (рис. 2, в, г) – левая створка аптиха с противоотпечатком. Образец № 5546/206а (рис. 2, в) – отпечаток аптиха на породе, вид сверху; № 5546/206б (рис. 2, г) – аптих в

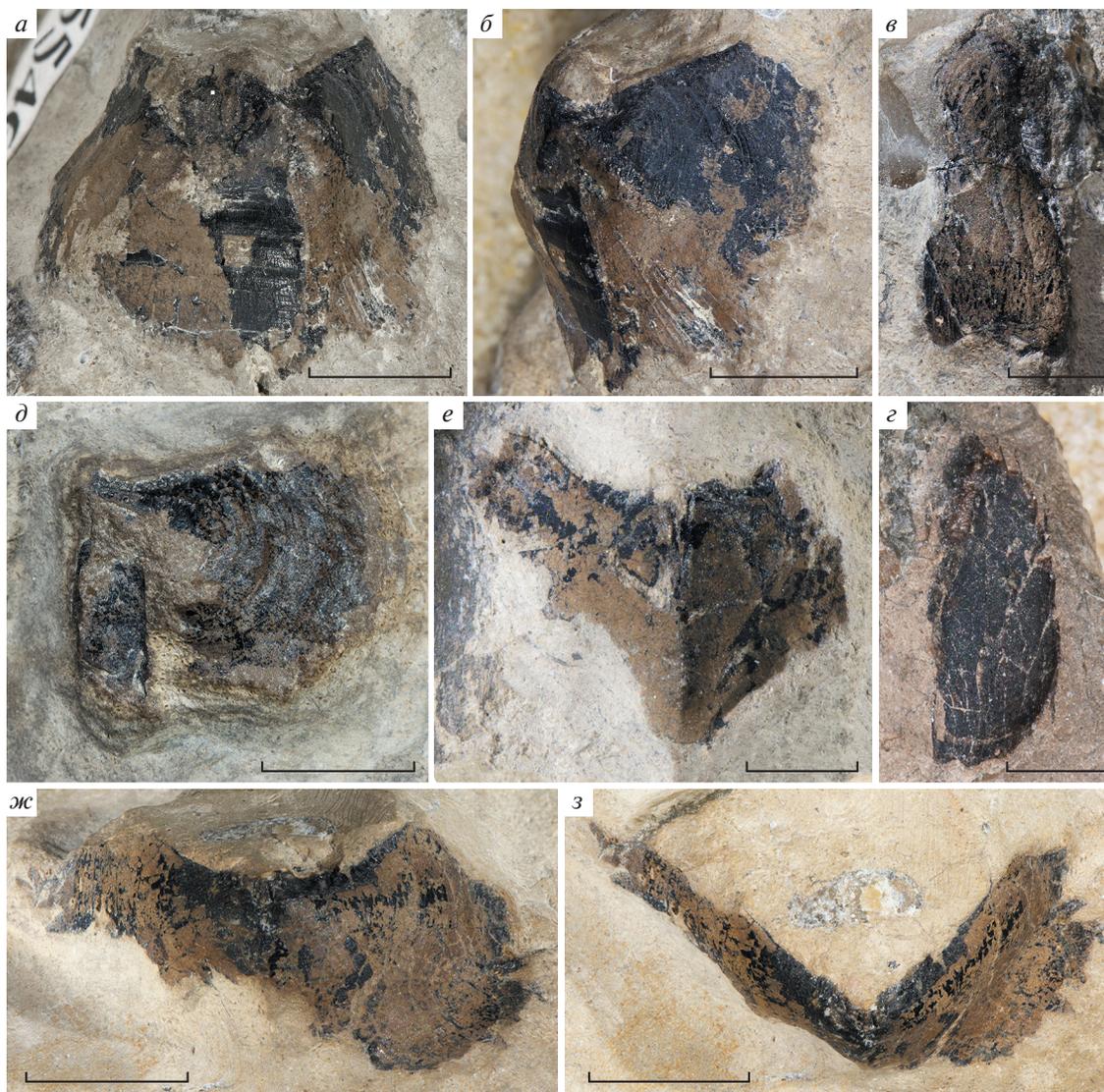


Рис. 2. Челюсти аммонидей из местонахождения № 17: *а, б* – анаптих ПИН, № 5546/207: *а* – спереди, *б* – сбоку; *в, з* – аптих ПИН, № 5546/206: *в* – экз. ПИН, № 5546/206а, отпечаток аптиха на породе, *з* – экз. ПИН, № 5546/206б, створка аптиха в породе; *д* – экз. ПИН, № 5546/205, левая половина анаптиха; *е* – экз. ПИН, № 5546/209, небольшой анаптих; *ж, з* – экз. ПИН, № 5546/208, частично сохранившийся анаптих: *жс* – спереди, *з* – сверху. Длина масштабных отрезков *а, б, д, жс, з* – 5 мм, *в, з, е* – 2.5 мм.

породе, вид снизу. Аптих небольшой, слабовыпуклый и удлинённый, скульптура его поверхности состоит из частых тонких ребер.

Экз. ПИН, № 5546/205 (рис. 2, *д*) – левая створка анаптиха посредственной сохранности (противоположная правая часть анаптиха скрыта в породе). Хорошо видна ребристая скульптура поверхности анаптиха, кальцитовых элементов нет.

Экз. ПИН, № 5546/209 (рис. 2, *е*) – небольшой анаптих средней сохранности, следов кальцитового слоя и конхоринха нет. Задние края анаптиха, особенно в его левой части, сохранились плохо.

Экз. ПИН, № 5546/208 (рис. 2, *жс, з*) – анаптих неполной сохранности во фрагменте конкреции,

содержащем мелкие раковины *Spiroceras* и растительные остатки. Сохранившаяся правая часть анаптиха длиннее, но более узкая, чем левая часть. Наружного кальцитового слоя и конхоринха нет.

Экз. ПИН, № 5546/211 (рис. 4) – клювообразная верхняя челюсть колеоидеи, узкая и вытянутая, со слегка изогнутым и острым передним концом. Видна внешняя пластина челюсти, внутренняя не сохранилась или скрыта в породе.

Экз. ПИН, № 5546/254 (рис. 5) – верхняя челюсть хорошей сохранности во фрагменте конкреции, содержащем многочисленные мелкие раковины *Spiroceras* и растительные остатки. Об-

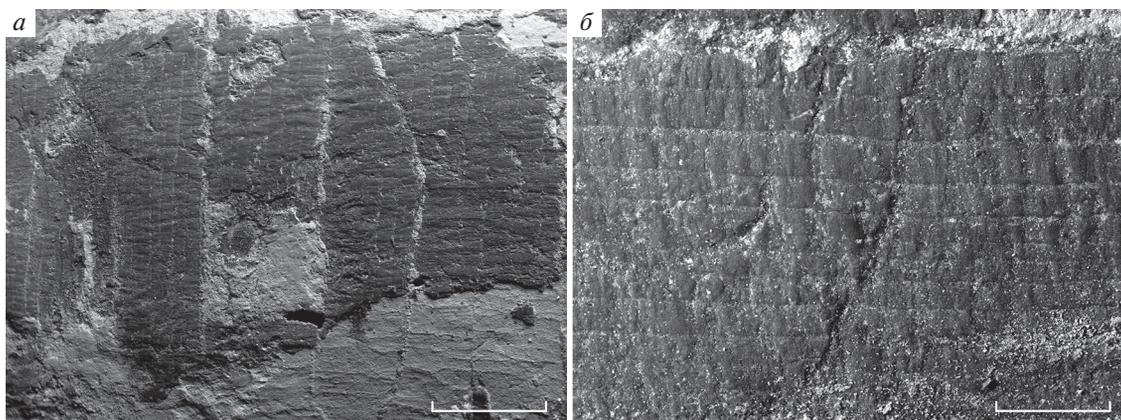


Рис. 3. Микроструктура органического слоя внешней пластины анаптиха, экз. ПИН, № 5546/207, длина масштабного отрезка: *a* – 1 мм, *б* – 300 мкм. Снимки изготовлены на сканирующем электронном микроскопе Tescan Vega, ПИН РАН.

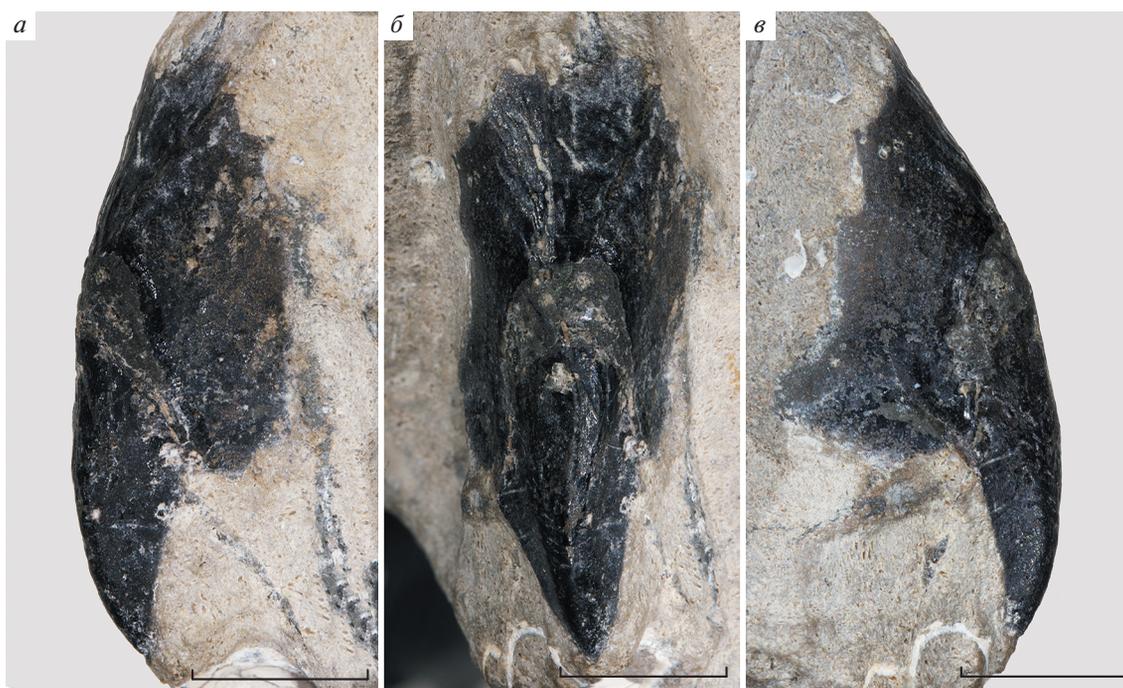


Рис. 4. Верхняя челюсть колеоидеи из местонахождения № 17, экз. ПИН, № 5546/211: *a* – слева, *б* – сверху, *в* – справа. Длина масштабных отрезков 5 мм.

разец № 5546/254а – наружная пластина, № 5546/254б – внутренняя пластина.

Образцы из местонахождения № 30

Экз. ПИН, № 5546/212 (рис. 6, *a*, *б*) – крупный, частично сохранившийся анаптитх с остатками органического слоя, без кальцитовых элементов.

Экз. ПИН, № 5546/253 (рис. 6, *в*) – левая половина внешней пластины нижней челюсти аммоноидеи. Внутренняя пластина не сохранилась, в месте стыка пластин в средней части имеется отверстие.

Экз. ПИН, № 5546/252 (рис. 6, *г*) – передняя часть аптиха с остатками органического слоя, без кальцитового слоя, задняя часть не сохранилась. Аптитх сильно выпуклый, удлинённый и не имеет выраженной скульптуры.

Образец из местонахождения № 4

Экз. ПИН, № 5546/210 (рис. 7, *a–в*) – анаптитх неполной сохранности, расположен в конкреции рядом с раковиной *Adabofoloceras*? sp. juv. (рис. 7, *в*). Левая сторона внешней пластины и центральная часть анаптиха разрушены, за счет этого хорошо

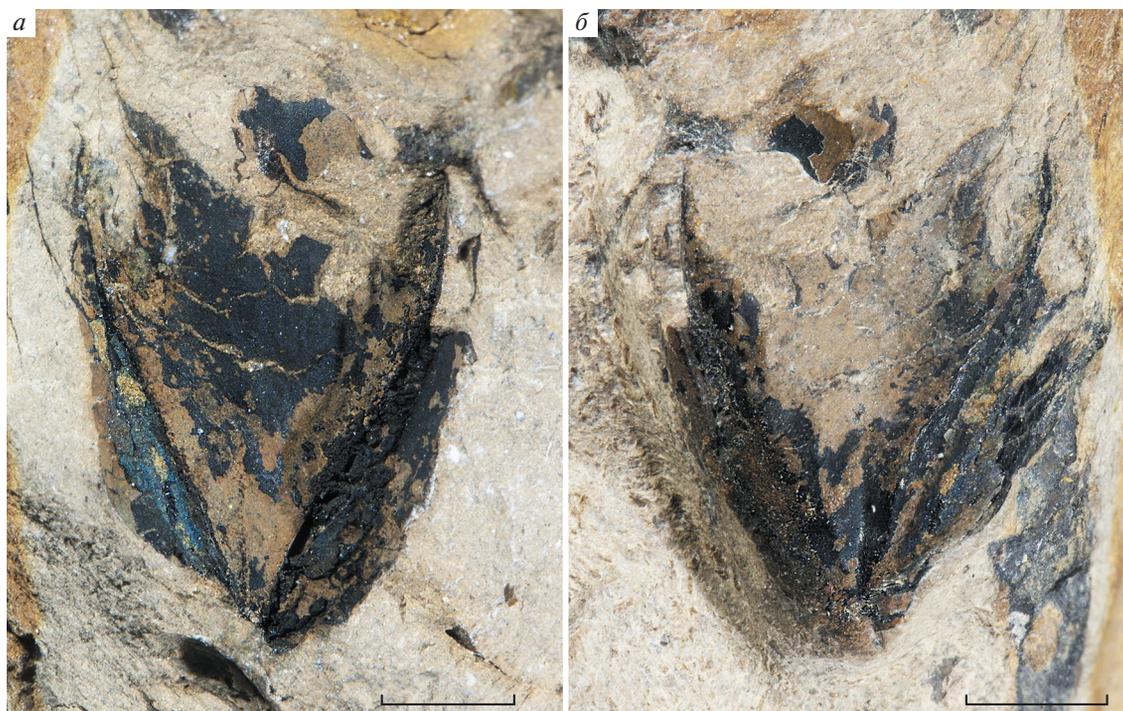


Рис. 5. Верхняя челюсть аммоноидеи из местонахождения № 17: *a* – экз. ПИН, № 5546/254а, наружная пластина, снизу; *б* – экз. ПИН, № 5546/254б – внутренняя пластина, сверху. Длина масштабных отрезков 2.5 мм.

видно более короткую внутреннюю пластину. На поверхности наружной пластины, как и на образце № 5546/207, видна сетчатая микроструктура. Кальцитовых элементов нет.

Образец из местонахождения № 21

Экз. ПИН, № 5546/255 (рис. 7, *з*) – передняя часть внутренней пластины верхней челюсти аммоноидеи в небольшом фрагменте конкреции.

ОБСУЖДЕНИЕ

Элементы челюстных аппаратов головоногих моллюсков, описанные выше, принадлежат представителям двух подклассов цефалопод: Ammonoidea и Coleoidea. К настоящему времени из байоса Северного Кавказа были описаны челюсти аммоноидей, относящиеся к четырем различным типам челюстных аппаратов: аптиховому (Митта, 2017б), анаптиховому и ринхаптиховому (Mironenko, Gulyaev, 2018), и известному пока только по одному экземпляру филлаптиховому (Mitta, Schweigert, 2016). Большинство находок, описываемых в данной работе, относятся к нижним челюстям аммоноидей анаптихового типа (анаптихам), которые принадлежали аммоноидеям подотрядов Phylloceratina и Lytoceratina. Анаптихи состоят из двух пластин (более крупной округлой внешней пластины и небольшой внутренней), соединяющихся в середине передней ча-

сти челюсти. В отличие от двустворчатых аптихов, они не имеют симфиза в центральной части. В некоторых случаях внешние пластины анаптихов могут сохраняться отдельно, вероятно, в результате разрушения более тонких внутренних пластин до захоронения в донном осадке. В таком случае в их передней части наблюдается зияние, как у экз. ПИН, № 5546/253.

Челюсти ринхаптихового типа (ринхаптихи), отличающиеся присутствием кальцитовых элементов (ринхолитов и конхринхов) в заостренной передней части и, в некоторых случаях, наличием внешнего кальцитового слоя, недавно были описаны из зоны Parkinsoni верхнего байоса Дагестана (Mironenko, Gulyaev, 2018). Однако в байосе Карачаево-Черкесии они обнаружены не были. Филлоцератины Adabofoloceras, Holcophylloceras и Pseudophylloceras, которым предположительно принадлежали дагестанские ринхаптихи, встречаются и в разрезах верхнего байоса Карачаево-Черкесии, поэтому отсутствие ринхаптихов в этих отложениях нельзя объяснить различием фаунистического состава. Древнейшие кальцитовые элементы аммонитовых челюстей ринхаптихового типа известны, начиная с плинсбах, встречаются они и в отложениях тоара и аалена (Riegraf, Luterbacher, 1989). Хотя в разных эволюционных линиях аммоноидей ринхаптихи возникали не одновременно на протяжении ранней и

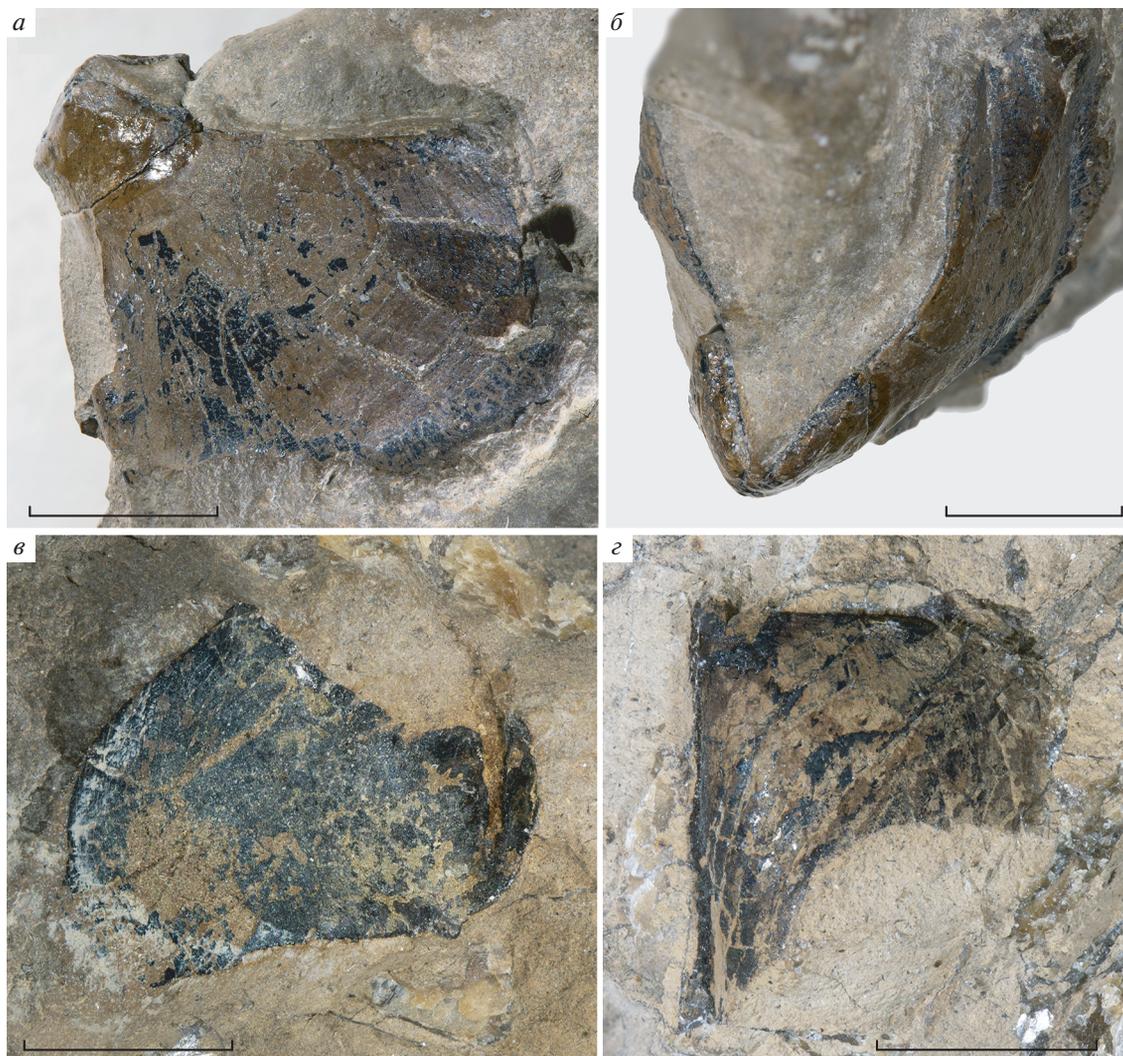


Рис. 6. Челюсти аммоноидей из местонахождения № 30: *а–в* – анаптих, экз. ПИН, № 5546/212: *а* – сбоку, *б* – сверху, *в* – левая половина внешней пластины анаптиха; *з* – фрагмент аптиха, экз. ПИН, № 5546/252. Длина масштабных отрезков 5 мм.

средней юры, представляется маловероятным, что на Северном Кавказе они появились в интервале между хронами *Niortense* и *Parkinsoni*, хотя такой вариант не может быть полностью исключен. Однако более вероятно, что отсутствие кальцитовых элементов в нижних челюстях аммоноидей из зоны *Niortense* связано с тафономическими факторами: они либо отделились от органической части челюсти до захоронения, либо растворились несколько позже. Возможность потери кальцитовых элементов до захоронения выглядит тем более вероятной, что почти все изученные образцы челюстей имеют неполную сохранность, их внешние края несут заметные следы эрозии. Таким образом, часть анаптихов, описанных в данной статье, может на самом деле быть ринхаптихами, но при отсутствии кальцитовых элементов

различить их не представляется возможным. В любом случае, эти нижние челюсти анаптихового или ринхаптихового типов принадлежали аммоноидеям подотрядов *Phylloceratina* и *Lytoceratina*. Точнее связать находки с теми или иными родами не представляется возможным, за исключением обр. ПИН, № 5546/210, расположенного рядом с юным экземпляром *Adabofoloceras* ? sp.; возможно, что данный анаптих является нижней челюстью именно этого аммонита.

В зоне *Niortense* найдены три аптиха, один из которых был описан ранее (Митта, 2017б, рис. 3). Кальцитовый слой на этих образцах также отсутствует. Обращает на себя внимание редкость находок аптихов, при том, что обладавшие челюстным аппаратом аптихового типа аммониты подотряда *Ammonitina* чрезвычайно многочисленны

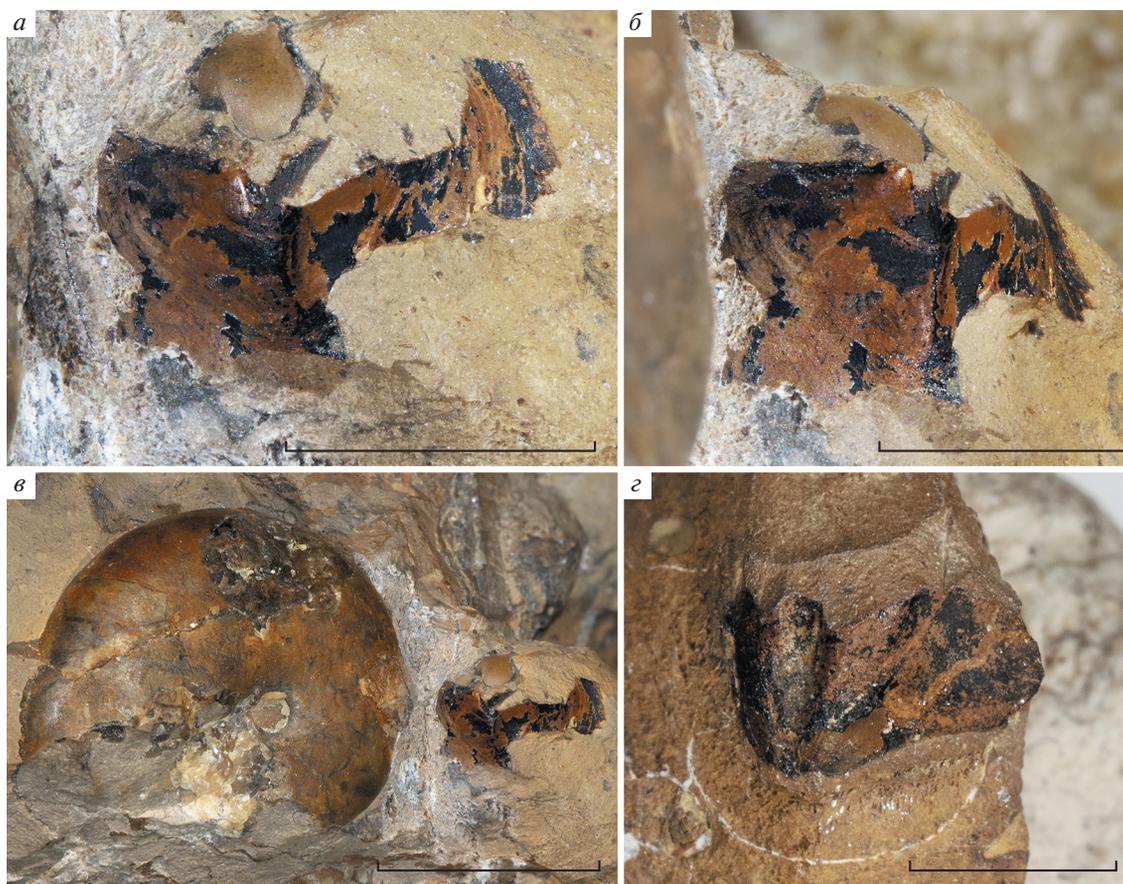


Рис. 7. Челюсти амmonoидей: *а–в* – аптих, экз. ПИН, № 5546/210, местонахождение № 4: *а* – спереди, *б* – сбоку, *в* – общий вид образца с аммонитом; *з* – экз. ПИН, № 5546/255, передняя часть внутренней пластины верхней челюсти амmonoидеи, местонахождение № 21. Длина масштабных отрезков 5 мм (*а, б, з*) и 10 мм (*в*).

в изученных слоях, и их количество значительно превышает число литоцератин и филлоцератин. Из вышележащих зон верхнего байоса Северного Кавказа, несмотря на многочисленность аммонитов семейства *Parkinsoniidae*, обладавших аптиховым типом челюстного аппарата (Wetzel, 1911; Lehmann, 1978), находки аптихов пока неизвестны. Вероятно, такая редкость аптихов связана с меньшей толщиной их органического слоя по сравнению с аптихами/ринхаптихами и, как следствие, худшим фоссилизационным потенциалом.

Вытянутая форма аптиха ПИН, № 5546/206 (рис. 2, *в, з*) и его ребристая поверхность свидетельствуют о возможной принадлежности этого аптиха к надсемейству *Narloceratoidea* (роду *Lissoceras* сем. *Lissoceratidae*, или роду *Orpelia* сем. *Orpeliidae*). Фрагментарно сохранившийся аптих ПИН, № 5546/252 (рис. 6, *з*), судя по его форме, принадлежал к надсемейству *Stephanoceratoidea* (подсем. *Garantianinae* семейства *Stephanoceratidae*). В пользу этого предположения свидетель-

ствуют и многочисленные раковины *Garantiana* ex *gr. baculata* (Quenstedt), захороненные на поверхности плитки алевролита с этим аптихом (рис. 8).

Верхняя челюсть ПИН, № 5546/211 (рис. 4), заостренная и сильно сжатая с боков, несомненно, принадлежала головному моллюску подкласса *Coleoidea*. Челюсти колеоидей встречаются в ископаемом состоянии значительно реже, чем челюстные аппараты амmonoидей, и из мезозоя Северного Кавказа они до сих пор описаны не были. В целом форма верхней челюсти из зоны *Niortense*, узкая и длинная, говорит о ее принадлежности десятируким колеоидеям (*Decapodiformes*). Верхние челюсти колеоидей очень похожей формы известны из верхнего мела (турон и сантон) Японии (Tanabe et al., 2006), правда, их размер существенно превышает длину нашего экземпляра. Они интерпретированы как челюсти ископаемых теутид (Tanabe et al., 2015b). Из местонахождения № 17 определены рostrы белемнитов подотрядов *Belemnopseina* (роды *Dicoelites*



Рис. 8. Часть плитки алевролита с многочисленными *Garantiana* ex gr. *baculata* (Quenstedt) и другими ископаемыми, включая частично сохранившийся аптих (рис. 6, з); экз. ПИН, № 5546/252; местонахождение № 30. Длина масштабного отрезка 20 мм.

и *Belemnopsis*) и *Belemnitina* (род *Megateuthis*) (Dzyuba et al., 2019), и вполне вероятно, что челюсть принадлежала одному из этих моллюсков. С другой стороны, нельзя исключать их принадлежность к безростровым колеоидеям, гладиусы которых плохо сохраняются в ископаемом состоянии (Fuchs, Iba, 2015).

Две верхние челюсти (ПИН, №№ 5546/254, рис. 5, и 5546/255, рис. 7, з) заметно отличаются от вышеописанной челюсти колеоидеи. Они шире и короче, с закругленным передним концом. Ранее подобные челюсти из нижнего келловоя реки Унжа были интерпретированы как челюсти цирратных осьминогов (Keupp, Mitta, 2013). Однако их детальное изучение показывает существенные отличия не только от челюстей осьминогов, но и от челюстей колеоидей в целом. Так, их внутренняя и внешняя пластины имеют одинаковую длину, а в центральной части между пластинами находится образование, похожее на вытянутую трубку. Подобная структура не была известна у современных или ископаемых головоногих. Но недавно была описана верхняя челюсть позднейюрского аммонита *Kachpurites fulgens* (Peri-

sphinctoidea: *Craspeditidae*), передняя часть которой имеет сходную форму (Мироненко, 2014). Логично предположить, что две находки из зоны Niortense также являются верхними челюстями аммоноидей с аптиховым типом челюстного аппарата. В отличие от нижних челюстей (аптихов) таких аммонитов, которым посвящено множество публикаций, их верхние челюсти до сих пор остаются недостаточно изученными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди новых находок остатков челюстных аппаратов цефалопод из верхов зоны Niortense и низов зоны Parkinsoni верхнего байоса Северного Кавказа преобладают нижние челюсти анаптихового типа, характерные для аммоноидей подотрядов *Phylloceratina* и *Lytocerotina*. Вполне возможно, что часть анаптихов может быть на самом деле ринхаптихами, кальцитовые элементы которых не сохранились по тем или иным причинам. Аптихи аммонитов (принадлежавшие, по всей видимости, *Naploceratoidea*: *Lissoceratidae* или *Oppeliidae*, и *Stephanoceratoidea*: *Stephanoceratidae*, *Garantianinae*) встречаются в зоне Niortense существенно реже, чем анаптихи, несмотря на явное доминирование раковин аммонитов, имевших аптиховый тип челюстного аппарата. Найдены также две верхние челюсти, вероятнее всего, принадлежавшие аммонитам с аптиховым типом челюстного аппарата, и одна верхняя челюсть колеоидеи (возможно, белемнита сем. *Belemnopseidae* или *Megateuthididae*).

Имеющиеся в настоящее время сведения об особенностях эволюции челюстного аппарата различных систематических групп головоногих моллюсков далеки от совершенства, даже фрагментарны. И хотя изученный материал представлен изолированными элементами челюстных аппаратов и нередко посредственной сохранности, мы сочли необходимым опубликовать этих находок, в связи с их редкостью.

* * *

В полевых работах принимали участие О. Навель (Радеберг, Германия), Ш. Гребенштайн (Бодельсхаузен, Германия), М.П. Шерстюков (Ставрополь), О.В. Трофимов (Ростов-на-Дону). Фотографии на сканирующем электронном микроскопе изготовлены при содействии Р.А. Ракитова (ПИН). Работа выполнена при частичной поддержке одного из авторов (А.А. Мироненко) грантом РФФИ № 18-05-01070. Авторы искренне благодарны всем способствовавшим подготовке этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безносоев Н.В.* Байосские и батские отложения Северного Кавказа. М.: Недра, 1967. 179 с. (Тр. ВНИИГаз. Вып. 28/36).
- Безносоев Н.В., Митта В.В.* Каталог аммонитид и ключевые разрезы верхнего байоса—нижнего бата Северного Кавказа // Бюлл. КФ ВНИГНИ. 1998. № 1. С. 1–70.
- Затворницкий А.Я.* Среднеюрские глины по р. Кубани // Изв. Геол. ком. 1914. Т. 33. Вып. 250. С. 525–558.
- Кахадзе И.Р., Зесашивили В.И.* Байосская фауна долины р. Кубани и некоторых ее притоков // Тр. Геол. ин-та АН Груз. ССР. Сер. геол. 1956. Т. 9(14). Вып. 2. 55 с.
- Мироненко А.А.* Первая находка челюстного аппарата верхневожских аммонитов *Caschpurites fulgens* (Craspeditidae) // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 12–17.
- Митта В.В.* Первые находки аптихов в верхнем бате Русской платформы // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков: морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. М.: ПИН РАН, 2009. С. 66–68.
- Митта В.В.* Род *Spiroceras* (Spiroceraidae, Ammonoidea) в верхнем байосе Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017а. № 2. С. 26–34.
- Митта В.В.* Род *Kepleritiana* gen. nov. (Stephanoceratidae, Ammonoidea) из верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017б. № 3. С. 26–35.
- Митта В.В.* О некоторых *Rarecostites* (Parkinsoniidae, Ammonoidea) зоны *Parkinsoni* верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017в. № 5. С. 13–26.
- Митта В.В.* О первых находках *Djanaliparkinsonia* (Stephanoceratidae, Ammonoidea) в верхнем байосе Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2018. № 4. С. 29–37.
- Митта В.В., Шерстюков М.П.* О байосе и бате бассейна р. Большой Зеленчук (Северный Кавказ) // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Саратов: СГТУ, 2014. С. 74–81.
- Митта В.В., Шерстюков М.П.* О находках остатков челюстного аппарата аммонитов в средней юре Карачаево-Черкесии // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. М.: ПИН РАН, 2018. С. 80–83.
- Рогов М.А.* Средне- и позднекелловейские аптихи (Ammonoidea) Русской плиты // Палеонтол. журн. 2004. № 1. С. 26–33.
- Рогов М.А., Гуляев Д.Б.* О первой находке аптихов у представителей подсемейства *Proplanulitinae* Buckman (*Perisphinctidae*, *Ammonitida*) // Палеонтол. журн. 2003. № 4. С. 45–48.
- Dietze V., Hillebrandt A. von, Riccardi A., Schweigert G.* Ammonites and stratigraphy of a Lower Bajocian (Middle Jurassic) section in Sierra Chacaico (Neuquén Basin Argentina) // *Zitteliana*. Ser. A. 2012. Bd 52. P. 119–139.
- Dzyuba O.S., Mitta V.V., Sherstyukov M.P.* On the first appearance of dicoelidite belemnites in the Caucasian margin of Tethys: new data from the Upper Bajocian—Lower Bathonian of Karachay-Cherkessia, southwest Russia // *Bull. Geosci.* 2019. V. 94. № 4. P. 409–424.
- Engeser T., Keupp H.* Phylogeny of the aptychi-possessing Neoammonoidea (Aptychophora nov., Cephalopoda) // *Lethaia*. 2002. V. 34. P. 79–96.
- Fuchs D., Iba Y.* The gladiuses in coleoid cephalopods: homology, parallelism, or convergence? // *Swiss J. Paleontol.* 2015. V. 134. № 2. P. 187–197.
- Keupp H., Mitta V.V.* Cephalopod jaws from the Middle Jurassic of Central Russia // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 2013. Bd 270. P. 23–54.
- Lehmann U.* Aptychen als Kieferelemente der Ammoniten // *Paläontol. Z.* 1972. Bd 46. S. 34–48.
- Lehmann U.* Über den Kieferapparat von Ammoniten der Gattung *Parkinsonia* // *Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg.* 1978. Bd 48. S. 79–84.
- Mironenko A., Gulyaev D.* Middle Jurassic ammonoid jaws (anaptychi and rhynchaptychi) from Dagestan, North Caucasus, Russia // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2018. V. 489. P. 117–128.
- Mitta V.V., Keupp H.* Ammoniten-Kiefer aus dem Callovium Russlands // *Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg.* 2004. Bd 88. S. 125–134.
- Mitta V.V., Schweigert G.* A new morphotype of lower jaw associated with *Calliphylloceras* (Cephalopoda: Ammonoidea) from the Middle Jurassic of the Northern Caucasus // *Paläontol. Z.* 2016. V. 90. № 2. P. 293–297.
- Mitta V.V., Schweigert G., Sherstyukov M.P., Dietze V.* First finds of ammonite aptychi of *Leioceras* and *Bredyia* (Hildoceratoidea) in the Aalenian of Northern Caucasus, Russia // *Paläontol. Z.* 2018. V. 92. № 4. P. 605–615.
- Mitta V.V., Sherstyukov M.P.* First record of *Patrulia* (Ammonoidea: Stephanoceratidae) in the Upper Bajocian of the Northern Caucasus, Russia // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 2018. V. 288/3. P. 251–254.
- Morton N.* The aptychi of *Sonninia* (Ammonitina) from the Bajocian of Scotland // *Palaeontology.* 1973. V. 16. P. 195–203.
- Morton N.* Bajocian *Sonniniidae* and other ammonites from Western Scotland // *Palaeontology.* 1975. V. 18. P. 41–91.
- Quilty P.G.* Jurassic ammonites from Ellsworth Land, Antarctica // *J. Paleontol.* 1970. V. 44. № 1. P. 110–116.
- Riegraf W., Luterbacher H.* Jurassic and Cretaceous rhyncholites (cephalopod jaws) from the North Atlantic Ocean (Deep Sea Drilling Project Leg 1–79) and their European counterparts. Evidence for the uniformity of the Western Tethys // *Geol. Rundschau.* 1989. V. 78. P. 1141–1163.
- Riegraf W., Schmitt-Riegraf C.* Fossilium Catalogue. Mandibula fossilia ammonitorum et nautilorum (Rhyncholithi et rhynchoteuthes, excl. aptychi et anaptychi). Pars 134. Amsterdam—N.Y.: Kugler Publ., 1995. 219 p.
- Saunders W.B., Spinosa C., Teichert C., Banks R.C.* The jaw apparatus of recent *Nautilus* and its palaeontological implications // *Palaeontology.* 1978. V. 21. P. 129–141.
- Tanabe K., Hikida Y., Iba Y.* Two coleoid jaws from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan // *J. Paleontol.* 2006. V. 80. № 1. P. 138–145.
- Tanabe K., Kruta I., Landman N.H.* Ammonoid buccal mass and jaw apparatus // *Ammonoid Paleobiology: from Anatomy to Ecology* / Eds. Klug C., Korn D., De Baets K.

et al. Dordrecht: Springer, 2015a. P. 439–494 (Topics in Geobiology. V. 43).

Tanabe K., Misaki A., Ubukata T. Late Cretaceous record of large soft-bodied coleoids based on lower jaw remains from Hokkaido, Japan // *Acta Palaeontol. Pol.* 2015b. V. 60. № 1. P. 27–38.

Trauth F. Aptychenstudien. III–V // *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* 1930. Bd 44. S. 329–411.

Westermann G.E.G., Riccardi A.C., Lehmann U. A new Anaptychus-like jaw apparatus of Jurassic? *Lytoceras* from Argentina // *N. Jb. Geol. Paläontol. Monatsch.* 1999. Bd 1. P. 21–28.

Wetzel W. Faunistische und stratigraphische Untersuchung der Parkinsonschichten des Teutoburger Waldes bei Bielefeld // *Palaeontogr. Ser. A.* 1911. Bd 58. S. 139–277.

On the New Records of Cephalopod Jaws from the Upper Bajocian (Middle Jurassic) of Northern Caucasus (Russia, Karachai-Cherkesia)

A. A. Mironenko, V. V. Mitta

New findings of cephalopod jaws apparatuses from the upper part of the *Niortense* Zone and lower part of the *Parkinsoni* Zone (Upper Bajocian) from the interfluvium of Kuban and Urup rivers (North Caucasus) are described. Two isolated valves of aptychi which are considered as ammonoid lower jaws are assigned to the superfamilies Haploceratoidea and Stephanoceratoidea. Two upper jaws likely belonged to ammonites with aptychus type of the jaw apparatus (Ammonitida). The seven jaws of the anaptychus type are assigned to the orders Phylloceratida and Lytoceratida. A well-preserved upper jaw of coleoid affinity is described from the Mesozoic of the North Caucasus for the first time.

Keywords: Ammonoidea, Coleoidea, jaws, aptychi, anaptychi, Middle Jurassic, Upper Bajocian, Northern Caucasus

УДК 564.8

МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИНЫ У ДРЕВНИХ ПАТЕРИНИД (БРАХИОПОДЫ) И ЕЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ В ХОДЕ ЗАХОРОНЕНИЯ

© 2020 г. Г. Т. Ушатинская*

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

*e-mail: gushat@paleo.ru

Поступила в редакцию 03.12.2019 г.

После доработки 12.12.2019 г.

Принята к публикации 12.12.2019 г.

Изучена микроструктура раковин и ее посмертные преобразования у ранне–среднекембрийских представителей двух семейств, составляющих отряд Paterinida. При жизни их раковины имели органо-фосфатный скелет, в котором значительная часть принадлежала органическому веществу; последнее при захоронении оказывало существенное влияние на конечный результат фоссилизации. Большую роль в посмертных преобразованиях микроструктуры играли условия, в которых раковины оказывались после смерти.

Ключевые слова: древнейшие брахиоподы, состав раковин, микроструктура, фоссилизация, условия захоронения

DOI: 10.31857/S0031031X20050153

Класс Paterinata (отряд Paterinida) – раннепалеозойские брахиоподы, при жизни обладавшие органо-фосфатной раковиной. Как и у органо-фосфатных брахиопод подтипа Linguliformea, у патеринид отсутствовало замковое сочленение в виде минеральных выростов на заднем крае брюшных створок и соответствующих им ямок в спинных. При этом, в отличие от остальных лингулиформей, они обладали настоящими интерарями с дельтирием и нототирием, частично или полностью прикрытыми, соответственно, дельтидием и хилидием, и прямым или почти прямым задним краем, что сближает их с подтипом замковых брахиопод Rhynchonelliformea (или Articulata). Кроме того, у некоторых представителей древнейших патеринид у макушки брюшной створки имелось округлое отверстие для прохода ножки, прикрытое сзади вогнутой пластиной – коллеплаксом. Такая структура известна еще у представителей раннекембрийского отряда Chileida из класса Rhynchonelliformea (Holmer et al., 2009). Сочетание этих признаков обусловило сложности при отнесении патеринид к таксону высокого ранга. В “Основах палеонтологии” (Горянский, 1960) они были объединены в один отряд Kutorginida с надсемействами Paterinacea и Kutorginacea. В последнее входили брахиоподы с карбонатными раковинами, а весь отряд рассматривался в составе класса Inarticulata (беззамковые). В первом издании “Treatise ...” (Rowell, 1965) патериниды были выделены в отдельный отряд Pater-

inida Rowell, 1965, который также вместе с отрядами карбонатных брахиопод Craniida и Obolellida был включен в класс Inarticulata.

Позже В.Е. Горянский и Л.Е. Попов (1985) выделили класс Lingulata Gorjansky et Popov, 1985, к которому они отнесли все отряды брахиопод, обладавшие органо-фосфатной раковиной, в том числе и патеринид. И, наконец, А. Вильямс и др. (Williams et al., 1996), проанализировав сочетание таких признаков ранних патеринид, как органо-фосфатный состав раковины, строение заднего края створок, присутствие интерарей на обеих створках, устройство мускулатуры, мантийных каналов, и присутствие у некоторых патеринид форамена, прикрытого частично коллеплаксом, выделили патеринид в отдельный класс Paterinata, вошедший вместе с классом Lingulata в подтип Linguliformea. Такая классификация принята в последних изданиях “Treatise ...” (Laurie, 2000; Holmer, Popov, 2000, 2007) и сейчас широко используется в литературе. Класс Paterinata состоит из отряда Paterinida Rowell, 1965, который включает два семейства – Cryptotretidae Pelman, 1977 и Paterinidae Schuchert, 1893 (табл. 1). Наиболее древним является семейство Cryptotretidae, первые входящие в его состав роды появились в основном в течение ботомского яруса, а последние вымерли в течение ботомского века. Представители семейства Paterinidae известны с ботомского века, к концу ордовика они вымерли (Williams et al., 1998, рис. 7).

Таблица 1. Развитие взглядов на положение патеринид в системе брахиопод

Тип Brachiopoda			
Горянский, 1960 Класс Inarticulata Отряд Kutorginida	Rowell, 1965 Класс Inarticulata Отряд Paterinida + отряды Obolledida, Craniida	Горянский, Попов, 1985 Класс Lingulata Отряд Paterinida + отряды Lingulida, Acrotretida, Siphonotretida	Williams et al., 1996 Класс Paterinata Отряд Paterinida
Н/сем. Kutorginacea Paterinacea	Н/сем. Paterinacea	Н/сем. Paterinacea	Н/сем. Paterinoidea
Сем. Paterinidae	Сем. Paterinidae	Сем. Paterinidae	Сем. Paterinidae Cryptotretidae

Раковины патеринид состояли из периостракума, первичного и вторичного слоев (Williams et al., 1998). Микроскульптура и микроструктура раковин обоих семейств патеринид изучались неоднократно (Попов, Ушатинская, 1987; Ушатинская, 1987, 1993, 1995; Williams et al., 1998; Holmer et al.; 2009; Skovsted et al., 2014, 2015). В первых работах была описана микроструктура вторичного слоя у представителей семейства Cryptotretidae (роды Pelmanotreta, Salanygolina, Dzunarzina), состоящая из тонких пластин (ламин) от 15–20 до 20–40 мкм толщиной, приблизительно параллельных наружной поверхности, сложенных плотно прилегающими друг к другу угловатыми призмами, высота которых совпадает с толщиной ламин, а ширина равна 7–8 мкм. Такая микроструктура была названа фавозитной (Ушатинская, 1995). Вильямс с соавт. (Williams et al., 1998) подробно описали микроскульптуру и строение первичного и вторичного слоев у обоих семейств патеринид на примере большинства известных в этом отряде родов из разных регионов. По их данным, вторичный слой у представителей семейства Cryptotretidae состоит из чередования тонких, горизонтально расположенных фосфатизированных “мембран” 80–100 нм толщиной и апатитовых ламин до 2 мкм толщиной. На внутренней поверхности створок иногда можно видеть, что “мембраны” построены прилегающими друг к другу округленно-гексагональными призмами–куполами, отражающими клеточное строение внешнего эпителия мантии. Апатитовые ламини состоят из сферолитов около 100 нм в диаметре и из игольчатых кристаллов апатита. Позже Л. Хольмер и Х. Сковстед с соавт. (Holmer et al., 2009; Skovsted et al., 2015) подтвердили присутствие фавозитного типа микроструктуры во вторичном слое у Pelmanotreta и Salanygolina, но подробно на причинах столь существенной разницы в описаниях различных авторов не останавливались. Как показало изучение створок патеринид из обоих семейств, происходящих из различных местонахождений нижнего и среднего кембрия

Сибирской платформы и из нижнего кембрия Монголии, вероятно, из-за высокого содержания при жизни органики в их раковинах первичное строение — собственно минеральный каркас створок — сохраняется редко. Гораздо чаще попадают створки, в которых слагавшее их при жизни органо-фосфатное вещество преобразовано в плотный, с плохо различимой структурой, фосфатный агрегат, или же в скопление сферолитов, игольчатых или гантелеобразных кристаллов. Но иногда на сколах остаются участки, которые, вероятно, отражают первичную микроструктуру апатитовой части створок.

Статья написана на основе переизучения строения стенок раковин представителей обоих семейств отряда Paterinida из нижнего и среднего кембрия Сибирской платформы и из нижнего кембрия Монголии, и в ней рассмотрены варианты посмертного преобразования первичной микроструктуры в зависимости от условий захоронения.

СТРОЕНИЕ СТЕНКИ РАКОВИНЫ БРАХИОПОД ОТРЯДА PATERINIDA

Семейство Cryptotretidae. Описания даны на основании изучения родов Aldanotreta Pelman, 1977 и Tumulduria Missarzhevsky in Rozanov et al., 1969 из томмотского яруса, Pelmanotreta Skovsted et al., 2015 из томмотского и атдабанского ярусов Сибирской платформы, и родов Dzunarzina Ushatinskaya, 1993 из аналогов атдабанского и Salanygolina Ushatinskaya, 1987 из аналогов ботомского ярусов Монголии (Ушатинская, 1987, 1993, 1995) (рис. 1). Следует отметить, что створки крипто-третид больше по размерам створок представителей семейства Paterinidae, также встречающихся на Сибирской платформе. Так, по данным Ю.Л. Пельмана (1977), брюшные створки Aldanotreta достигают 21 мм в длину и 25 мм в ширину, хотя в среднем их размеры колеблются в пределах 7–10 мм. Створки Pelmanotreta обычно помельче —

они имеют размеры около 6–8 мм в ширину и 3–5 мм в длину. Длина и ширина створок у *Dzunarzina* и *Salanygolina* колеблется в пределах 2–5 мм. Соответственно, и толщина створок у *Aldanotreta* достигает 80–100 мкм, а у остальных криптоотретид – от 20–30 до 50 мкм.

Микроскульптура поверхности у криптоотретид подробно описана Вильямсом и соавт. (Williams et al., 1998). Авторы отмечают, что хотя перистракум на створках не сохранился, его слепок во многих случаях отчетливо отпечатан на наружной поверхности первичного слоя, и это позволяет достаточно определенно судить о прижизненном рельефе поверхности. Снаружи взрослые створки криптоотретид были покрыты многочисленными тонкими, иногда прерывистыми концентрическими струйками. У *Aldanotreta* (самого крупного из известных среди криптоотретид родов) струйки широкие (до 50–80 мкм), частые, хорошо видные, тесно расположенные, с высотой около 10 мкм. Иногда видно, что поверхность струек покрыта еще более тонкими нитевидными часто расположенными концентрическими линиями (табл. IV, фиг. 1а, 1б; см. вклейку). У *Tumulduria* поверхностная скульптура тоже состоит из тонких, слегка уплощенных и близко расположенных концентрических струек, но они пересекаются частыми нитевидными радиальными бороздками, которые превращают струйки в короткие волнообразные (фестончатые) отрезки, создавая видимость мелкосетчатой скульптуры (табл. IV, фиг. 8, 10а, 10б). Поверхности створок *Salanygolina* и *Pelmanotreta* тоже несут многочисленные концентрические прерывисто-волнистые струйки (табл. V, фиг. 2а, 2б; см. вклейку; рис. 2, а–в). Выделяются струйки более широкие и высокие первого порядка, их на поверхности створок средней величины бывает 7–12, они имеют ширину около 10–25 мкм, и отстоят одна от другой на 30–50 мкм. Между ними находятся по 4–5 более мелких струек второго порядка, шириной 3–5–8 мкм, тоже волнистых и прерывистых. У *Dzunarzina* струйки второго порядка еще более мелкие, шириной 1–2 мкм, тесно прилегают друг к другу, между двумя соседними более широкими концентрическими струйками бывает до 10–12 мелких (табл. V, фиг. 5а–5в). Прерывистость струек на поверхности у патеринид, как и у многих орнито-фосфатных брахиопод, по мнению Вильямса и Хольмера (Williams, Holmer, 1992), объясняется появлением на их протяжении “точек сужения” (nickpoints), возникающих из-за временного присутствия у переднего края перистракума клеток, заключающих щетинки – сета; по мере роста раковины клетки с сета передвигаются кпереди. Эти “точки сужения” нарушают непрерывность концентрических струек. У *Tumulduria* прерывистость скорее связана с развитием очень тонких радиальных бороздок, равномер-

	Кембрий	
	Верхний	Средний
		Аюсокканский
		Майский
		Амгинский
		Тойонский
Нижний	Ботомский	Тумулдурия
	Атдабанский	Алданотрета
		Пелманотрета
		Дзунарзина
		Саланыголина
		Патерина
		Микромитра
		Диктионина

Рис. 1. Изученные представители отряда Paterinida из нижнего и среднего кембрия Сибирской платформы (прямой шрифт) и из нижнего кембрия Монголии (курсив).

но пересекающих концентрические струйки (табл. IV, фиг. 10б).

Первичный слой редко сохраняется на всей поверхности створок. Его толщина около 5 мкм, в местах пересечения с наружными струйками он немного изгибается и утолщается (табл. IV, фиг. 5а; табл. V, фиг. 10а; рис. 2, г, д, к, л). Иногда он совсем тонкий – около 1 мкм, и сливается с лежащим под ним вторичным слоем. На скеле слой чаще всего однородный, отдельные элементы в нем не различимы, но бывает, что он разбит вертикальными трещинками и выглядит столбчатым, вероятно, за счет вторичного преобразования (табл. IV, фиг. 5а; рис. 2, д). При жизни первичный слой, скорее всего, был органическим по составу, хотя мог содержать мелкие фосфатные включения, как у современных лингулид, и был минерализован в ходе фоссилизации (Williams et al., 1994). При большом увеличении поверхность первичного слоя, несмотря на присутствие концентрической скульптуры, вся состоит из мелких (менее 1 мкм) или из более крупных (3–5 мкм) тесно прилегающих друг к другу сферолитов, что как раз является результатом его, вероятно, очень быстрой минерализации (табл. IV, фиг. 3; рис. 2, г, о).

Вторичный слой у всех изученных криптоотретид составляет основную часть створок и часто сложен плохо раскристаллизованным апатитом с неотчетливо видной тонкой слоистостью (табл. IV, фиг. 7; табл. V, фиг. 10а; рис. 2, п). Ино-

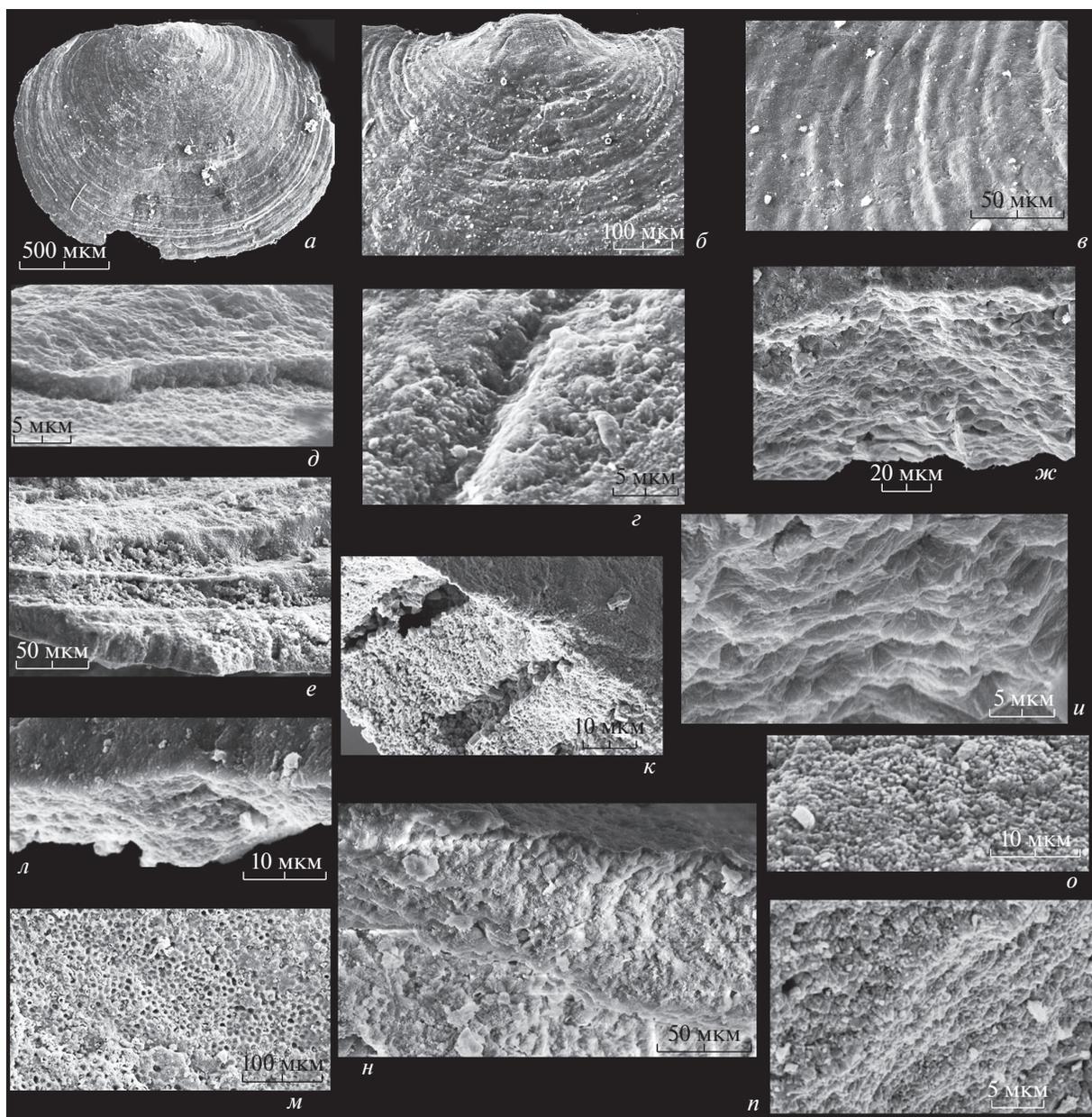


Рис. 2. *Pelmanotreta negeurtchenensis* (Pelman, 1977): *a* – экз. ПИН, № 5486/551, спинная створка снаружи; Сиб. платформа, левый берег р. Лены, местонахождение Негюрчене; *б–г* – экз. ПИН, № 5486/552, спинная створка снаружи: *б* – задняя часть, *в* – поверхность на участке взрослой части, *г* – поверхность на участке брекчиевской раковины той же створки, продольное углубление – след от проходившей при жизни здесь щетинки, по бокам углубления – срез первичного слоя, поверхность которого сложена мелкими сферолитами; Сиб. платформа, правый берег р. Лены, разрез Журинский мыс, слой 6 (Путеводитель ..., 1973); нижний кембрий, атдабанский ярус, пестроцветная свита; *д* – экз. ПИН, № 5486/553, участок наружной поверхности створки, уступ образован сохранившимся первичным слоем; *е* – экз. ПИН, № 4290/9, косой скол обломка створки, на котором видны ступенчатые ламины, сложенные призмами, наружная сторона створки в нижней части снимка; *ж, и* – экз. ПИН, № 5486/554, обломок спинной створки: *ж* – скол сбоку; *и* – то же, увеличено; *к* – экз. ПИН, № 5486/555, сильно увеличенный участок скола створки, на котором видны пустые пространства, оставшиеся от разрушенных оболочек призм, образующих столбики; *л* – экз. ПИН, № 5486/556, участок поперечного скола створки с линзой, частично заполненной мелкими сферолитами, сверху снимка первичный слой; *м* – экз. ПИН, № 5486/559, обломок спинной створки, внутренняя поверхность со следами клеток внешнего эпителия; *н* – экз. ПИН, № 5486/557, неполная спинная створка, скол сбоку, видны два перекристаллизованных слоя, состоящие из слившихся ламин, они разделены двумя тонкими бесструктурными слоями, вероятно, оставшимися от органических прослоев, в левой части снимка видны небольшие участки, состоящие из сохранившихся призматических ламин; *о* – экз. ПИН, № 5486/558, наружная поверхность первичного слоя, состоящая из гантелеобразных кристаллов и мелких сферолитов; Сиб. платформа, правый берег р. Лены, разрез Журинский мыс, слой 3 (Путеводитель..., 1973); нижний кембрий, верхи томмотского яруса; *п* – экз. ПИН, № 5486/560, брюшная створка, скол сбоку, пачки тонких “мембран”, пространство между которыми заполнено мелкими сферолитами; правый берег р. Лены, разрез Ой-Муран, нижняя часть осыпи, бечевник; нижний кембрий, атдабанский ярус, пестроцветная свита.

гда можно рассмотреть на сколах мелкие сферолиты. Вероятно, это результат посмертной фоссилизации вещества раковины. Но в некоторых местонахождениях удалось наблюдать не полностью измененную в ходе посмертных преобразований первичную микроструктуру. У таких экземпляров вторичный слой или его участки состоят из пакетов ламин, почти параллельных наружной поверхности створок. У родов *Pelmanotreta* и *Salanygolina* толщина отдельных ламин составляет 10–20 мкм, сами ламины сложены плотно прилегающими друг к другу 4-х, 5-ти, 6-ти угольными призмами, полыми внутри, от них сохраняются только оболочки, высота призм совпадает с толщиной ламин, а ширина составляет 7–10 мкм (табл. V, фиг. 1в, 2в, 2г; рис. 2, е). Именно такой тип микроструктуры у патеринид был назван мною фавозитным (Ушатинская, 1995). Но, как показали последующие наблюдения, подобное строение стенки раковины у патеринид наблюдается нечасто. Вильямс и др. (Williams et al., 1998) написали, что в строении раковин патеринид принимают участие пакеты тонких протяженных “мембран”. Действительно, на боковых стенках призм при большом увеличении можно разглядеть очень тонкую параллельную слоистость (табл. V, фиг. 2г; рис. 2, к). Представляется, что “мембраны” являются сейчас минерализованными, а при жизни были органо-фосфатными отдельными слойками, составлявшими стенку раковины и отложившимися в ходе деятельности внешнего эпителия мантии. Клеточное строение эпителия определило тонкопризматическую природу “мембран”. Несколько таких “мембран”, образовавшихся в короткий промежуток времени, составляют ламину, а расположенные друг под другом клетки–призмы слились в столбики. Внутри столбиков при жизни, вероятно, находилась органо-фосфатная смесь, а друг от друга они были отделены органическими стенками окружавших их с боков клеток. Столбики на сколах и на поверхностях ламин часто бывают полыми, а разделяющие их стенки толщиной около 1 мкм состоят из очень мелких сферолитов или из почти не раскристаллизованного апатита (табл. V, фиг. 2в, 2г). Но бывает, что призмы и столбики выглядят как бы негативными слепками этих структур; их внутреннее пространство состоит из тонких параллельных “мембран”, а друг от друга они отделены тонкими полыми щелями, в которых при жизни могли располагаться разделявшие их стенки (рис. 2, к). Образование пакета “мембран” прерывалось отложением тонкого, вероятно, органического слоя, как это происходит и у современных лингулид. Затем опять откладывался пакет “мембран”. В результате ламины отделялись одна от другой тонкими слойками–пленками, которые в ходе фоссилизации тоже превратились в тонкие ламины (рис. 2, н), но ино-

гда они разрушались, и тогда на их месте образовывались узкие полые щели (табл. IV, фиг. 6б; рис. 2, и). У рода *Dzunarzina* ламины, слагающие вторичный слой, гораздо тоньше, чем у *Pelmanotreta* и *Salanygolina*, всего 3–4 мкм, и тоже состоят из нескольких “мембран” (табл. V, фиг. 6а–6в, 7, 10б). Последние сложены 4-х, 5-ти и 6-ти угольными, плотно прилегающими друг к другу клетками–призмами 8–12 мкм в поперечнике (табл. V, фиг. 6в). Перегородки между ними, вероятно, были совсем тонкими, при большом увеличении видна лишь узкая полоска, разделяющая призмы. Призмы состоят из очень мелких, менее 1 мкм, сферолитов или удлиненных кристаллов (табл. V, фиг. 6в, 9а, 9б). Так же, как у *Pelmanotreta* и *Salanygolina*, ламины, состоящие из нескольких “мембран”, отделялись друг от друга органическими слойками–пленками, сейчас между ними иногда видны полые щели (табл. V, фиг. 10б).

Внутренняя поверхность вторичного слоя всех трех родов часто покрыта сферолитами, вероятно, образовавшимися в ходе растворения органо-минерального вещества и последующего минералообразования из возникшего раствора (табл. V, фиг. 8, 10а, 10в). Но встречаются экземпляры, у которых на внутренней стороне створок сохранились отпечатки клеток наружного эпителия мантии, плотно прилегавшего к ней при жизни. Это полые внутри, угловатые, часто неправильной формы призмы, ограниченные стенками, выстилающие значительную часть внутренней поверхности створок. Стенки клеток–призм могут быть тонкими, менее 1 мкм, а могут быть сильно утолщенными за счет вторичного отложения апатита (табл. V, фиг. 3; рис. 2, м; 3, г–е). Размеры призм в поперечнике 8–12 мкм. Представляется, что при жизни оболочки были более плотными, чем содержимое клеток, и были минерализованы при быстрой фоссилизации, в том числе за счет растворения содержимого клеток. Иногда отпечатки клеток внешнего эпителия мантии сохраняются на поверхностях ламин вторичного слоя. На рис. 4, д–ж показан участок поверхности вторичного слоя под отсутствующим первичным. На нем видны немного округленные, но еще угловатые призмы, разделенные полыми промежутками. Скорее всего, это не доведенный до конца процесс преобразования органо-фосфатного вещества, содержащегося в клетках, слагавших “мембраны”, в полые сферолиты. Последние начали образовываться в ячейках призм, из которых состояла данная “мембрана”. Пустые промежутки – растворенные оболочки между призмами.

Строение стенок раковин двух других родов, относимых к семейству *Styrotretidae*, *Aldanotreta* и *Tumulduria*, до сих пор описывалось как состоящее целиком из апатитовых сферолитов, что объяснялось посмертными преобразованиями микроструктуры (Ушатинская, 1995; Williams et al.,

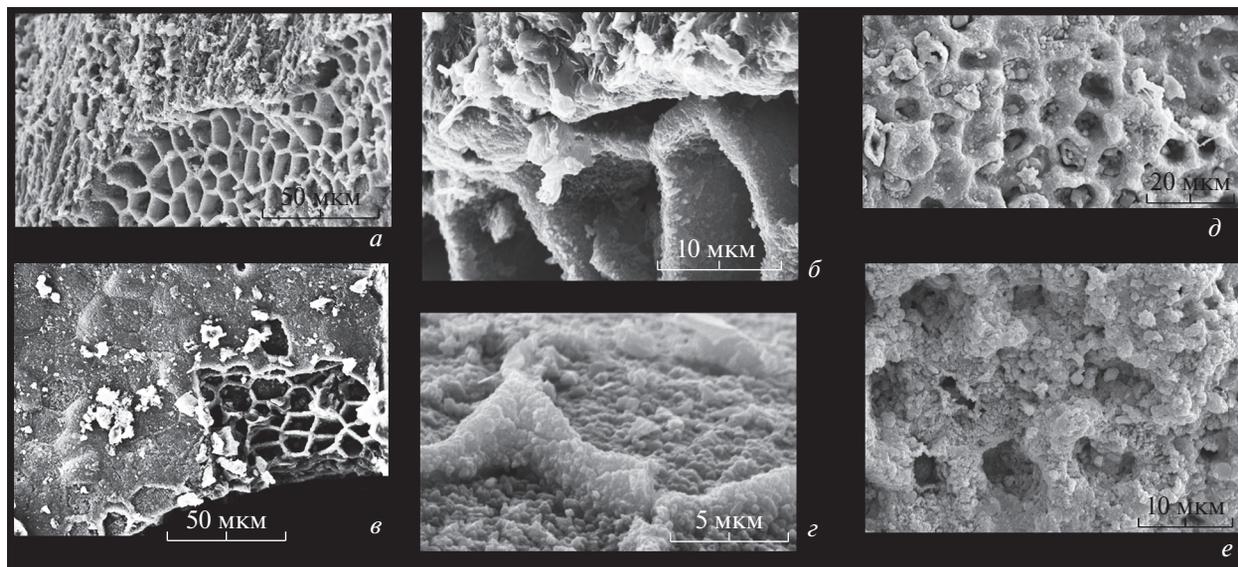


Рис. 3. *a, б* – *Dzunarzina elenae* Ushatinskaya, 1993, экз. ПИН, № 3302/5060, спинная створка: *a* – участок наружной поверхности в левой стороне снимка с частично содраным первичным слоем, под ним находится поверхность вторичного слоя, состоящая из оболочек призм, которыми была сложена верхняя ламина данного слоя; *б* – то же, увеличено; Монголия, гора Дзун-Арца; нижний кембрий, ботомский ярус, нижняя часть (пересечение D-105; Воронин и др., 1983); *в, г* – *Salanygolina obliqua* Ushatinskaya, 1987: *в* – экз. ПИН, № 3302/5025, поверхность спинной створки изнутри с частично отсутствующим внутренним слоем, под ним видно строение поверхности ламины вторичного слоя из тесно прилегающих друг к другу призм, от которых остались одни оболочки; *г* – экз. ПИН, № 3302/5026, участок внутренней поверхности створки с остатками перегородок между призмами; Монголия, разрез Саланы-Гол (пересечение С-205; Граница докембрия и кембрия..., 1982); нижний кембрий, ботомский ярус, хаирханская свита; *д, е* – *Pelmanotreta pegeurtchenensis* (Pelman, 1977), экз. ПИН, № 4290/214, обломок спинной створки: *д* – внутренняя поверхность, несущая призмы, от которых сохранились только оболочки; *е* – то же, увеличено; Сиб. платформа, правый берег р. Лены, разрез Журицкий мыс, слой 3 (Путеводитель..., 1973); нижний кембрий, томмотский ярус, пестроцветная свита.

1998; Skovsted et al., 2015). Изучение имеющегося материала показало, что в отдельных случаях на некоторых участках створок у обоих родов можно видеть реликты микроstructures вторичного слоя, при жизни слагавшего основную часть раковин. И она мало отличается от микроstructures других криптотретид. На сколах створок *Aldanotreta*, происходящих из самых нижних горизонтов томмотского яруса разрезов по р. Алдан, видно, что створки состояли из протяженных ламин, параллельных их поверхностям; в пространстве между ламинами, сейчас неплотно заполненном сферолитами и мелко раскристаллизованным апатитом, располагались перпендикулярные к ним перегородки, вероятно, оставшиеся от оболочек призм, слагавших ламина. Толщина ламин – 8–10 мкм, расстояние между перегородками – 6–8 мкм, толщина перегородок – около 1 мкм (табл. IV, фиг. 5б, 6а, 6б). На другом образце такое же призматическое строение поверхности вторичного слоя видно на поверхности обломка створки под отсутствующим первичным слоем (табл. IV, фиг. 4а, 4б).

Похожие участки слоистой микроstructures обнаружены и на сколах створок у рода *Tumulduria*, встреченного как в тех же слоях нижнего кембрия в среднем течении р. Алдан, что и *Al-*

danotreta, так и на севере Сибирской платформы в бассейне р. Оленек в основании еркекетской свиты, коррелируемом с томмотским ярусом (Сухов и др., 2016). Чаще всего вся внутренняя поверхность створок у *Tumulduria* и их обломков сложена сферолитами до 10–20 мкм в диаметре (табл. IV, фиг. 9а, 9б). На сколах тоже видны отдельные или слившиеся сферолиты, радиально-лучистые или полые, имеющие однослойную оболочку или же состоящие из нескольких слоев (рис. 4, *и–л*). Но сохранились небольшие участки, где можно видеть реликты первичного строения (табл. IV, фиг. 11а, 11б; рис. 4, *к, л*). Как и у других криптотретид, створки тумулдурий были, вероятно, сложены тонкими “мембранами”, параллельными наружной поверхности, “мембраны” состояли из призм, от которых местами остались перегородки, и объединялись в ламина, разделенные органическими прослоями. Толщина ламин и размеры призм примерно такие же, как и у *Aldanotreta* (табл. IV, фиг. 11б; рис. 4, *л*). На внутренней поверхности одного из образцов сохранились следы призматического строения отдельных “мембран” (табл. IV, фиг. 11а).

Иногда на поперечных сколах створок у всех изученных родов встречаются небольшие линзовидные участки, вытянутые параллельно поверх-

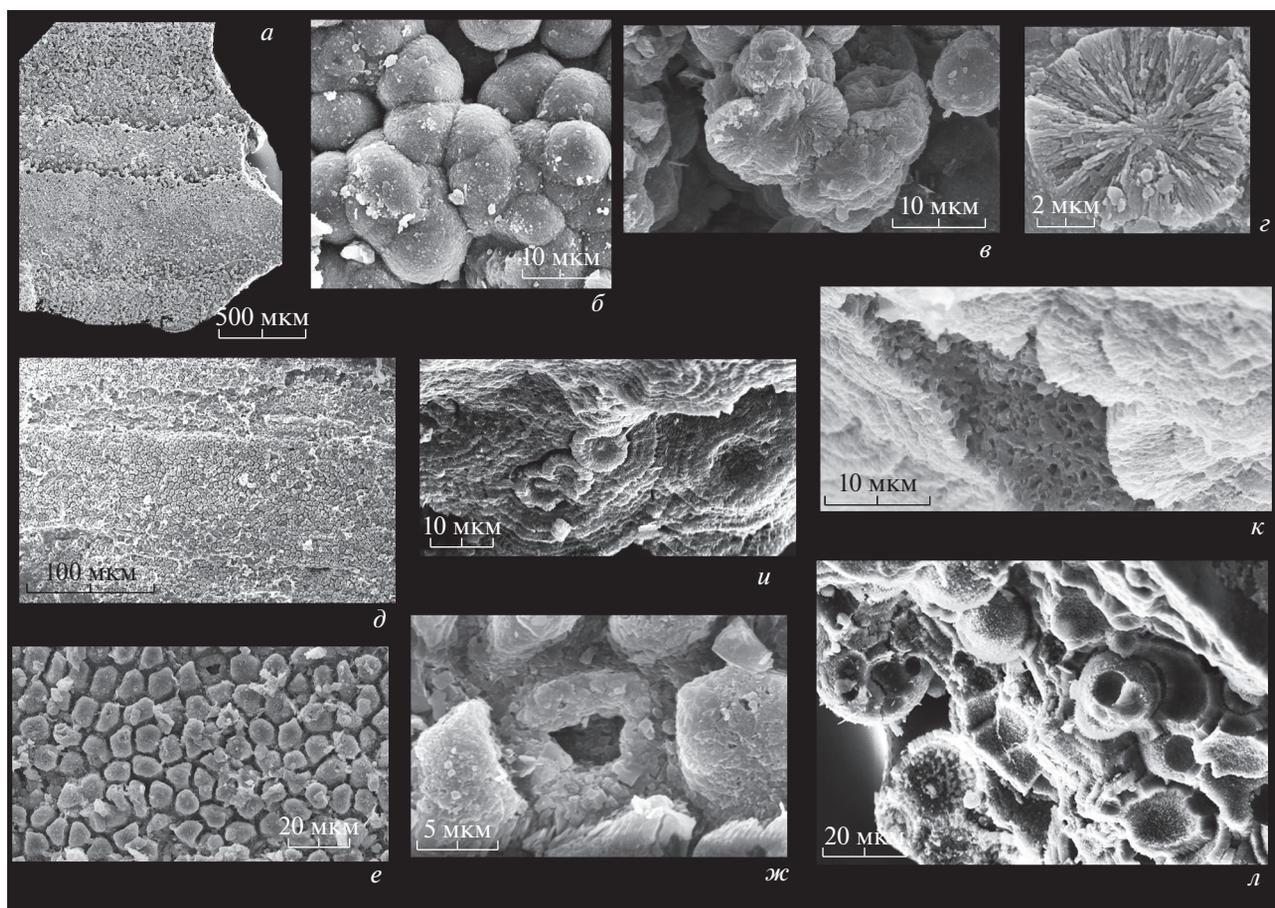


Рис. 4. *a, б* – *Aldanotreta sunnaginensis* Pelman, 1977, экз. ПИН, № 5486/508, обломок спинной створки изнутри: *a* – внутренняя поверхность, полностью покрытая сферолитами; *б* – то же, увеличено; разрез по левому берегу р. Алдан; нижний кембрий, томмотский ярус, нижняя часть пестроцветной свиты, *в, з* – *Pelmanotreta* sp., экз. ПИН, № 5486/561, внутренняя поверхность обломка спинной створки: *в* – участок со сферолитами; *з* – отдельный сферолит; Сиб. платформа, левый берег р. Лены, разрез Ой-Муран, осыпь в нижней части склона; *д–ж* – *Pelmanotreta negeurtchenensis* (Pelman, 1977), экз. ПИН, № 5486/562, спинная створка снаружи: *д* – участок под отсутствующим первичным слоем; *е, ж* – увеличенные фрагменты рис. 4, *д*; Сиб. платформа, правый берег р. Лены, разрез Журинский мыс, слой 6 (Путеводитель ..., 1973); нижний кембрий, атдабанский ярус, пестроцветная свита; *и, к* – *Tumulduria incompta* Missarzhevsky, 1969, экз. ПИН, № 5486/522, спинная створка: *и* – участок скола близ переднего края, видны слоистые сферолитоподобные структуры в пустотах, оставшихся после растворения центральных частей призм; *к* – другой участок, вверху лежат радиально-лучистые сферолиты, выступающие створку изнутри, под которыми видна поверхность одной из ламин вторичного слоя, состоящая из мелких призм; *л* – экз. ПИН, № 5486/524, участок поперечного скола с сохранившимися слоями отдельных “мембран”, слившихся в ламины и с перегородками между призмами, некоторые призмы замещены полыми внутри сферолитоподобными образованиями; север Сиб. платформы, бассейн р. Оленек; нижний кембрий, томмотский ярус, нижняя часть еркекетской свиты.

ностям створок, длиной 30–40 мкм и толщиной 10–20 мкм (табл. IV, фиг. 6, 7). Они могут быть полыми, а могут быть частично заполнены мелкокристаллизованным апатитом. По мнению Вильямса и его коллег (Williams et al., 1998), эти линзы при жизни были сложены органическим веществом, которое при захоронении растворилось, а пустоты иногда оставались незаполненными, а иногда в них откладывались мелкие кристаллы.

Семейство Paterinidae. Из семейства Paterinidae были изучены представители родов *Paterina* Beacher, 1891, *Micromitra* Meek, 1873 и *Dictyonina* Coorger, 1942 из среднего кембрия Сибирской

платформы. Длина и ширина их створок редко превышает 1–2 мм, их толщина в задней части близ макушки около 50 мкм, а у переднего края – около 10–20 мкм.

Скульптура поверхности у перечисленных родов патеринид на примере образцов из среднего и верхнего кембрия нескольких регионов мира детально уже описана (Williams et al., 1998), так что на ней останавливаться не будем. Первичный слой, как и у криптотретид, тонкий – около 1–2 мкм; его наружная поверхность при большом увеличении состоит из мелких сферолитов около 0.1–0.2 мкм в диаметре (рис. 5, *н*). На сколе он часто однородный, но бывает, что построен мелкими кристал-

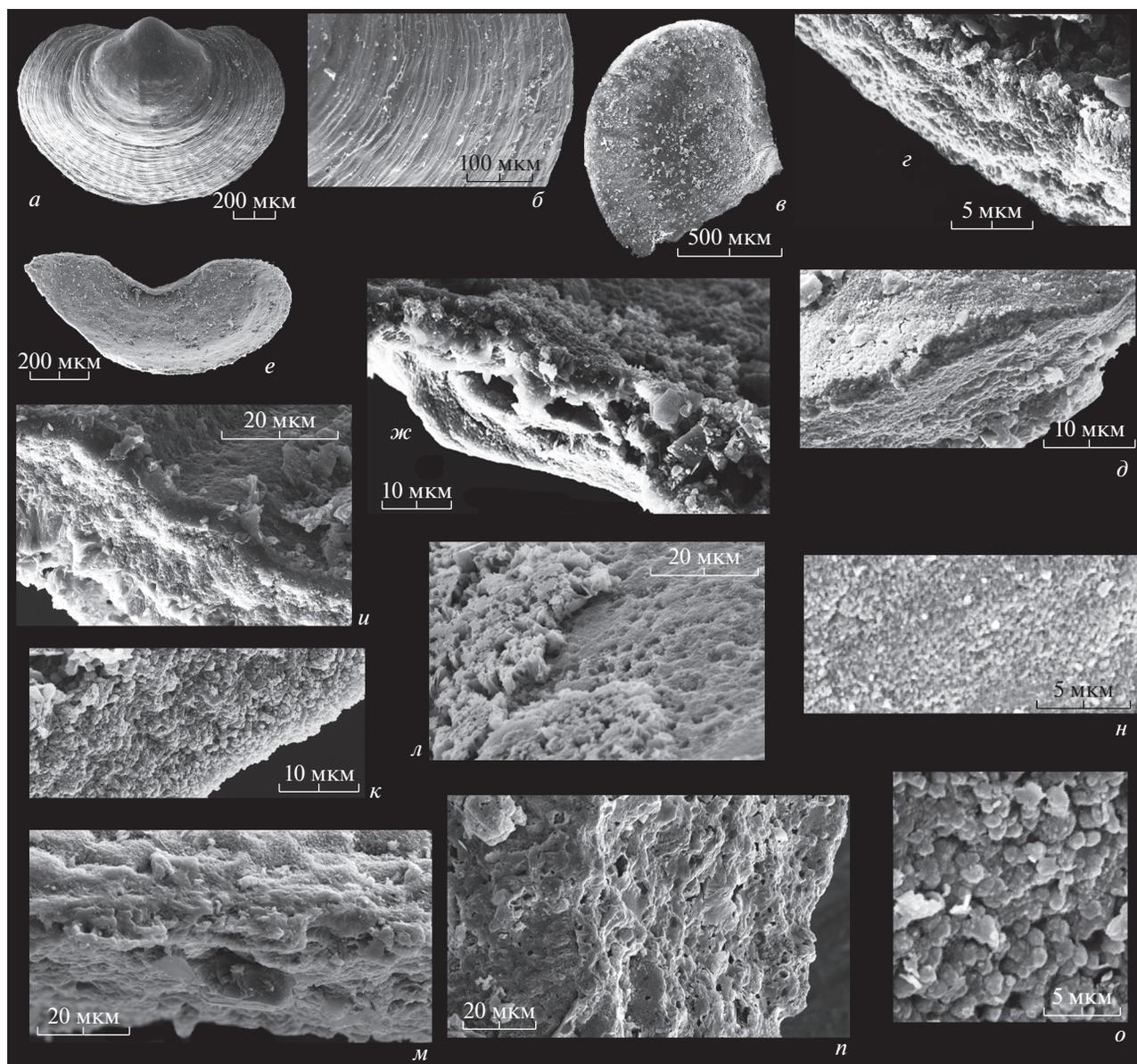


Рис. 5. *a–ж, и, о* – *Paterina* sp.: *a, б* – экз. ПИН, № 5486/601, брюшная створка снаружи: *a* – общий вид, *б* – скульптура на поверхности взрослой части створки; *в–д* – экз. ПИН, № 5486/602, обломанная спинная створка изнутри: *в* – общий вид, *г* – поперечный скол в средней части, *д* – участок внутренней поверхности, ступенька образована краем внешнего эпителия мантии; *е, ж* – экз. ПИН, № 5486/603, спинная створка изнутри: *е* – общий вид, *ж* – поперечный скол у переднего края; *и* – экз. ПИН, № 5486/604, наружная поверхность первичного слоя на спинной створке, сложенная мелкими сферолитами; *о* – экз. ПИН, № 5486/605, участок внутренней поверхности спинной створки, покрытый сферолитами; *и* – *Micromitra* sp., экз. ПИН, № 5486/606, участок поперечного скола спинной створки, наружная сторона с первичным слоем сверху снимка; верхи нижнего–среднего кембрия, юнкюлябит-юряхская свита; *к–м, н* – *Dictyonina* sp.: *к* – экз. ПИН, № 5486/607, участок поперечного скола обломка спинной створки, наружная поверхность с первичным слоем внизу снимка; Сиб. платформа, район нижнего течения р. Оленек; средний–низы верхнего кембрия, чомурдахская свита; *л, м* – экз. ПИН, № 5486/608, спинная створка: *л* – участок внутренней поверхности, в левой стороне снимка – слепки клеток внешнего эпителия мантии, под которыми (справа) поверхность ламины вторичного слоя с углублениями, оставшимися от призм; *м* – участок поперечного скола той же створки, видны поля линза, при жизни, вероятно, заполненная органикой, и остатки перегородок между призмами; низовья р. Лены, Булкурская антиклиналь; средний кембрий, майский ярус, маяктахская свита; *н* – экз. ПИН, № 5486/609, участок поперечного скола спинной створки; Сиб. платформа, район нижнего течения р. Оленек, средний–низы верхнего кембрия, чомурдахская свита.

лами апатита (рис. 5, *г, и*). Вторичный слой у патеринид тоже часто выглядит скрытокристаллическим, иногда на сколе можно разглядеть

мелкие (менее микрона в диаметре) сферолиты или игольчатые кристаллы (рис. 5, *г, к*). Но у некоторых образцов, особенно если раковина очень

тонкая (около 10–20 мкм), видно, что вторичный слой состоял из тонких протяженных слабоизвилистых “мембран” (около 0.4–0.5 мкм толщиной), иногда собранных в линзовидные пачки по несколько мембран, образующих параллельные поверхности створок ламины толщиной в 3–4 мкм. Друг от друга такие ламины, вероятно, были отделены тонкими органическими пленками, определявшими их нижнюю и верхнюю границы (рис. 5, г, д, н). Как и у криптотретид, отдельные “мембраны” сложены мелкими, тонкими (в толщину “мембраны”) призмами. Об этом говорят угловатые выступы краев “мембран” на сколах створок и их поверхности в тех местах, где отсутствуют вышележащие слои (рис. 5, л, п). Иногда на таких поверхностях сохраняются минерализованные оболочки призм (рис. 5, л, с правой стороны), в середине они полые. На сколах створок встречаются мелкие участки, где ламины сложены призматическими столбиками (рис. 5, м). Имеются пустоты–линзы длиной 10–15 мкм, частично заполненные кристаллами, которые, вероятно, возникли на месте включений органического вещества (рис. 5, ж, м). Часто внутренняя поверхность створок покрыта мелкими сферолитами (рис. 5, о), но в некоторых случаях на внутренней поверхности сохранился слепок наружного слоя мантийного эпителия, состоявший при жизни из призматических клеток около 5–6 мкм в диаметре (рис. 3, д, е; 5, д, л).

Из описания и приведенных фотографий можно видеть, что типы строения микроstructures стенок раковин у брахиопод из семейств *Sturrotretidae* и *Paterinidae* очень близки. Различия имеются в толщине ламин, в величине слагающих их призм, что могло быть связано с гораздо меньшими размерами представителей семейства *Paterinidae*.

* * *

Раковины патеринид при жизни состояли из тонких параллельных друг другу органо-фосфатных “мембран”, объединяемых в ламины (пластины), почти параллельные поверхностям створок и отделенные друг от друга тонкими органическими слоями, которые, возможно, включали и небольшое количество фосфатного материала. В раковинах современных лингулиформей содержится от 40 до 62% органической составляющей (вместе с водой), которая включает протеин, хитин и гликозаминогликаны (GAGs); остальная часть минеральная и представлена апатитом (франколитом) (Williams et al., 1998). Можно предположить, что в раковинах впервые появившихся на Земле древнейших органо-фосфатных брахиопод количество органики еще сильнее превышало содержание минерального вещества. По данным Х. Эмига (Emig, 1986), створки совре-

менных лингулид, оказавшиеся на поверхности осадка, под воздействием биохимических и механических сил разрушаются в течение нескольких дней, а сохраниться в ископаемом состоянии имеют шанс лишь те, что погибли в норках или после смерти были быстро занесены осадками в результате штормов, придонных течений, оползней и пр. Вероятно, так же происходило и в раннем палеозое. И сохраниться в ископаемой летописи могли только те раковины или створки, у которых вскоре после смерти была хотя бы частично минерализована заключенная в них органическая составляющая, скреплявшая минеральную часть скелета. Слои, из которых состояли раковины патеринид, очень тонкие, толщина створок, особенно у переднего края, могла достигать всего 10–20 мкм. По предположению Вильямса и др. (Williams et al., 1998), развитие в ходе фоссилизации в раковинах патеринид большого количества тонких игольчатых кристаллов может говорить о более легкой деградации органической составляющей, отличавшейся по составу от органики, характерной для других лингулиформей. Такое предположение тоже нельзя исключать.

Чаще всего ископаемые остатки фосфатных брахиопод, в том числе и патеринид, извлекаются путем растворения содержащих их пород в слабой уксусной кислоте, поэтому важным является присутствие в исследуемой породе известняка. Но неоднократно отмечено, что лучше сохраняются створки, извлеченные из тех образцов, где, помимо карбонатной составляющей, присутствует и тонкий терригенный материал (Ушатиная, 2018). Например, первичная микроstructure у створок *Pelmanotreta* лучше сохранилась в образцах из пестроцветной свиты в местонахождениях Журицкий мыс и Ой-Мурен, из слоев, которые сложены сильно глинистыми вишнево-красными средне- и тонкоплитчатыми известняками (Ярусное расчленение ..., 1983). Вероятно, их образование происходило на небольшой глубине при преобладании карбонатного осадконакопления в неспокойных условиях, постоянном перемещении и перераспределении на дне турбидных или штормовых потоков, содержащих тонкий глинистый материал. Присутствующие среди слоистых глинистых известняков водорослево-археоциатные биогермы, по краям которых могли обитать брахиоподы, и неспокойные условия близ поверхности дна способствовали сносу и расчленению их раковин и их быстрому захоронению под тонкими глинисто-карбонатными породами. Примечательно, что наряду с несколькими десятками плоских спинных створок, иногда хорошей сохранности, встречено не более пяти брюшных, и то частично разрушенных; брюшные створки у *Pelmanotreta* были сильно выпуклыми, потому они скорее обламывались и разрушались

даже при небольшом перемещении. Нельзя исключать, что количество органического вещества в брюшных створках было больше, чем в спинных, они были более тонкими у макушки, где проходила ножка, что также могло препятствовать захоронению.

Вероятно, похожие условия осадконакопления были в это же время на территории Западной Монголии в районе гор Дзун-Арца (Воронин и др., 1983), где в течение атдабанского—раннеботомского веков накопилась толща малиновых глинистых плитчатых известняков с отдельными водорослево-археоциатовыми постройками, рядом с которыми обитали патериниды рода *Dzunarzina* (семейство *Cryptotretidae*). Встречающиеся здесь их створки нередко имеют хорошо сохранившуюся микроструктуру (Ушатинская, 1993).

В статье, посвященной посмертной минерализации органики в раковинах фосфатных брахиопод из кембрия Сибирской платформы, были рассмотрены более подробно причины сохранения в ископаемом состоянии органических структур (Ушатинская, 2018). Такие брахиоподы, при жизни обитавшие у дна в местах накопления глинисто-карбонатных осадков, после смерти погружались в илистые поровые воды ниже аэробно-анаэробной границы. В последующих преобразованиях определяющую роль играло несколько факторов: ограниченный доступ кислорода, что замедляло разложение органики, присутствие бактерий, способствовавших частичному переходу содержавшегося в мягких телах и раковинах ионов фосфора и кальция в растворимое состояние, небольшое повышение щелочности. В результате при росте их концентрации начиналось замещение вновь образующимся апатитом тонких органических структур: наружных покровов створок, органических слоев и включений в органоминеральных слоях, клеток внешнего эпителия мантии, прилегающих к внутренней поверхности створок. Все это способствовало консервации створок и, в результате, сохранению микроструктуры в ископаемом состоянии.

На примере створок *Pelmanotreta* можно также видеть, что, вероятно, даже небольшие отклонения в условиях захоронения приводили к разному типу сохранности. Чаще всего встречаются створки, у которых вся внутренняя поверхность покрыта сферолитами (рис. 4, в, г; 5, о). Вероятно, разложение—растворение мягкого тела и органического содержимого створок при содействии бактерий происходило достаточно быстро, и в условиях перенасыщения раствора ионами кальция и фосфора осуществлялось осаждение апатита, который, не успев осесть на быстро растворившиеся тонкие органические слои, кристаллизовался в виде сферолитов в освобожденном пространстве. Последние состоят из радиально-

ориентированных игольчатых кристаллов, расходящихся лучами от центра (рис. 4, в, г). По данным А.А. Годовикова и др. (1989), для образования сферолитов как раз необходимы условия перенасыщения, способствующие успешному росту и расщеплению зародышевых кристаллов. Но в этой же пестроцветной свите имеются образцы *Pelmanotreta*, у которых на внутренней поверхности створок сохранился фосфатизированный наружный слой мантийного эпителия со слепками оболочек клеток, из которых он состоял (рис. 2, м; 3, д, е). Похожие слепки клеточных оболочек мантийного эпителия, тесно прилежавшего к внутренней поверхности створок, сохранились и у монгольских родов *Dzunarzina* и *Salanygolina* (табл. V, фиг. 3; рис. 3, а—г). Призмы, образованные клетками мантийного эпителия в ходе секреции “мембран” вторичного слоя створок, тоже нередко сохраняются (табл. V, фиг. 1в, 2в, 2г; рис. 4, л). Но встречаются створки *Pelmanotreta*, у которых участки отдельных ламин вторичного слоя сложены не плотными, тесно прилегающими друг к другу оболочками полых внутри призм, а сохранилось только их минерализованное содержимое. На рис. 4, д—ж можно видеть, что поверхности ламин вторичного слоя, лежащие под отсутствующим первичным, состоят из мелких, слегка округленных призм 5–6 мкм в поперечнике, которые окружены тонкими пустыми пространствами, соответствующими прежним их оболочкам. Отдельные призмы снаружи сложены плотным тонким слоем из мелких округлых или пластинчатых кристаллов, а в середине призмы полые. Возможно, растворенного содержимого призм хватило только на образование наружного слоя (рис. 4, ж). Скорее всего, такие различия в типах сохранности зависели от очень тонких колебаний рН, концентрации фосфата кальция, наличия кислорода в микроокружении, активности бактерий при захоронении створок. Также и тонкие при жизни, скорее всего органические прослойки, разделявшие пачки ламин, сложенных призмами, в одних случаях состоят из очень мелких плотных сферолитов, а в других от них остались лишь полые протяженные щели.

Створки родов *Aldanotreta* и *Tumulduria* происходят из местонахождений Улахан-Сулугур и Дворцы, расположенных на левом берегу р. Алдан. Их остатки известны не из тонкослоистых глинистых известняков (как *Pelmanotreta* и *Dzunarzina*), а из известняков со значительной примесью обломочного материала и с многочисленными зернами глауконита (Ярусное расчленение ..., 1983). Скорее всего, в данном районе была более высокая динамическая активность воды у дна, и створки брахиопод после смерти подвергались более существенному разрушению, перемещению и вторичным изменениям. Вероятно, близкие условия накопления были и во время

формирования нижней части еркекетской свиты на севере Сибирской платформы, которая в низах сложена известковистыми песчаниками и гравелитами (Сухов и др., 2016). Оттуда происходят несколько образцов *Tumulduria* sp. Чаще всего в ходе растворения обогащенных терригенным материалом известняков в слабой уксусной кислоте выделяются мелкие многочисленные обломки створок. Несколько почти целых створок родов *Aldanotreta* и *Tumulduria* были обнаружены Ю.Л. Пельманом и И.В. Коровниковым в разрезах р. Алдан и любезно переданы автору (табл. IV, фиг. 1а, 8). У целых створок обычно наружный слой сильно поврежден, многие обломки несут на поверхности мелкие сферолиты, а на сколе по всей толщине его и на внутренней поверхности видны более крупные сферолиты. Как уже говорилось, скорее всего, у этих, самых древних из известных брахиопод, количество органического вещества в раковинах могло быть больше, чем у более поздних, и разлагавшийся и растворявшийся органо-фосфатный материал создавал перенасыщенный раствор, из которого и осаждались скопления сферолитов. На одном обломке створки, принадлежащей роду *Tumulduria*, можно видеть, как могло происходить отложение новообразованного апатита на отдельных участках, располагавшихся на внутренней или наружной поверхностях створок, или в их середине. С наружной и внутренней сторон створки для кристаллизации имелось достаточно свободного пространства, и там апатит сформировался в виде радиально лучистых, сплошных сферолитов (табл. IV, фиг. 9а, 9б; рис. 4, к). А в центральной части скола створки, там, где она была построена призмами, в их замкнутых пространствах, кристаллизовались тоже округлые сферолитообразные образования, но часто полые внутри. Их наружная оболочка одно-, двух- или многослойная; отдельные слои имеют толщину около 1–2 мкм и состоят из мелких игольчатых кристаллов. Россыпь мелких (менее 0.5 мкм) кристаллов иногда видна на внутренней поверхности (рис. 4, и, л). Рядом с этими округлыми структурами лежат небольшие участки с сохранившимися минерализованными перегородками между призмами. В “Геологическом словаре” (1973, с. 208) подобные образования, рост которых происходит от периферии к центру (а не от центра к периферии, как у сферолитов), названы *секрециями*, если они крупные, или *миндалинами*, если их размеры достигают первых миллиметров. Кристаллизация этих образований происходит от периферии к центру путем заполнения пустот, начиная со стенок. И хотя в нашем случае величина описываемых структур еще на три порядка меньше, чем указано для миндалин, их появление тоже, скорее всего, связано с частичным или полным заполне-

нием призм, слагавших вторичный слой створок, начиная с их стенок.

Возможно, фоссилизация створок и их обломков в нестабильных условиях проходила в несколько этапов. Сначала хорошо сформированные сферолиты образовывались на внутренних и внешних поверхностях створок, где была высокая концентрация органо-фосфатного раствора и больше свободного места для их осаждения; во многих случаях мелкими сферолитами замещалась и вся стенка раковины. Но иногда органо-фосфатный раствор оставался внутри замкнутого пространства призм, частично уже ставших полыми, и тогда мелкие игольчатые кристаллы апатита могли оседать рядом с полуразрушенными их стенками; для полного заполнения призм, вероятно, было недостаточно материала. Но, по мнению Э.М. Спиридонова (устн. сообщ.), не исключено, что сферолитообразные по форме, полые внутри структуры могли появиться и в результате отложения из раствора органо-фосфатного материала в виде игольчатых кристаллов апатита на поверхностях возникших в микропространствах внутри створок пузырьков газа (например, CO_2), или же на образовавшихся из раствора мельчайших зернах кальцита, позднее растворившихся.

Таким образом, изучение микроструктуры раковин и ее посмертных преобразований у ранне-среднекембрийских представителей обоих семейств отряда *Paterinida* показывает, что секреция раковины у них происходила сходным образом. Значительная часть вещества створок принадлежала органической составляющей, которая при захоронении оказывала существенное влияние на результат фоссилизации. Большую роль в посмертных преобразованиях микроструктуры играли условия, в которых раковины оказывались после смерти.

* * *

Данная работа поддержана Грантом РФФИ 19-04-01027, Программой Президиума РАН № 17 “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов” (Подпрограмма 1 “Развитие жизненных биосферных процессов”) и Министерством высшего образования и науки РФ. Автор очень благодарен И.В. Коровникову (ИНГиГ СО РАН, Новосибирск), передавшему материал с остатками раковин *Aldanotreta* из разрезов низов кембрия по р. Алдан и коллекцию патеринид из кембрия Сибирской платформы Ю.Л. Пельмана, сотрудникам ПИН РАН Е.А. Жегалло и Р.А. Ракитову за большую помощь при изучении материала с использованием электронного сканирующего микроскопа, а также проф. кафедры минералогии геологического

фак-та МГУ Э.М. Спиридонову за консультации по проблемам минералообразования.

В работе были изучены брахиоподы из отряда Paterinida, собранные в разные годы на Сибирской платформе Ю.Л. Пельманом, И.В. Коровниковым (ИНГГ СО РАН), Р.О. Галабалой (ВАГТ), А.Ю. Журавлевым, Я.Е. Малаховской, А.Ю. Иванцовым и автором статьи (ПИН РАН), а также брахиоподы из нижнего кембрия Монголии, собранные Е.А. Жегалло, А.Ю. Журавлевым и автором в 80-е годы XX века. Весь изображенный материал хранится в Отделе фондов ПИН РАН, Сибирская колл. ПИН, № 5486, Монгольская колл. ПИН, № 3302.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронин Ю.И., Воронова Л.Г., Дроздова Н.А. и др.* Докембрий–кембрийские отложения разреза Дзун-Арца в Западной Монголии // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1983. Т. 58. Вып. 2. С. 53–66.
- Геологический словарь. Т. 2. М.: Недра, 1973. 455 с.
- Годовиков А.А., Рупинен О.И., Степанов В.И.* Сферолиты, сферокристаллы, сфероидолиты, ядросферолиты // Новые данные о минералах СССР. М.: Наука, 1989. С. 24–36 (Тр. Минерал. музея АН СССР. Вып. 36).
- Горянский В.Ю.* Класс Inarticulata. Беззамковые // Основы палеонтологии. Мшанки, Брахиоподы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 172–182.
- Горянский В.Ю., Попов Л.Е.* Морфология, систематическое положение и происхождение беззамковых брахиопод с карбонатной раковиной // Палеонтол. журн. 1985. № 3. С. 3–14.
- Граница докембрия и кембрия в геосинклинальных областях (опорный разрез Саланы-Гол, МНР). М.: Наука, 1982. 152 с. (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 18).
- Пельман Ю.Л.* Ранне- и среднекембрийские беззамковые брахиоподы Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1977. 168 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 316).
- Попов Л.Е., Ушатинская Г.Т.* Новые данные о микро-структуре раковины беззамковых брахиопод отряда Paterinida // Докл. АН СССР. 1987. Т. 293. № 5. С. 1228–1230.
- Путеводитель экскурсии по рекам Алдану и Лене (Международная экскурсия по проблеме границы кембрия и докембрия). М.-Якутск: ВИЭМС, 1973. 118 с.
- Сухов С.С., Шабанов Ю.Я., Пегель Т.В. и др.* Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Кембрий Сибирской платформы. Т. 1 Стратиграфия. Новосибирск: ИНГГ СО РАН, 2016. 497 с.
- Ушатинская Г.Т.* Необычные беззамковые брахиоподы из нижнего кембрия Монголии // Палеонтол. журн. 1987. № 2. С. 62–68.
- Ушатинская Г.Т.* Новый род патеринид (брахиоподы) из нижнего кембрия Западной Монголии // Палеонтол. журн. 1993. № 1. С. 115–118.
- Ушатинская Г.Т.* Древнейшие лингуляты. М.: Наука, 1995. 89 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 262).
- Ушатинская Г.Т.* Сохранение минерализованных мягких тканей и их отпечатков в раковинах древних фосфатных брахиопод // Палеонтол. журн. 2018. № 5. С. 23–27.
- Ярусное расчленение нижнего кембрия. Стратиграфия. М.: Наука, 1983. 184 с.
- Emig Ch.C.* Conditions de fossilization du genera Lingula (Brachiopoda) et implication palaeoecologiques // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1986. V. 53. № 2–4. P. 245–253.
- Holmer L.E., Popov L.E.* Class Lingulata // Treatise on Invertebrate Paleontology: Part H. Brachiopoda, Revised. V. 2: Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (Part) / Ed. Kaesler R.L. Boulder–Lawrence: Geol. Soc. Amer. – Univ. Kansas Press, 2000. P. 30–146.
- Holmer L.E., Popov L.E.* Paterinata // Treatise on Invertebrate Paleontology: Part H. Brachiopoda, Revised. V. 6: Suppl. / Ed. Kaesler P.A. Boulder–Lawrence: Geol. Soc. Amer. – Univ. Kansas Press, 2007. P. 2578–2579.
- Holmer L.E., Stolk S.P., Skovsted Ch. B. et al.* The enigmatic Early Cambrian Salanygolina – a stem group of rhynchonelliform chileate brachiopods? // Palaeontology. 2009. V. 52. Pt 1. P. 1–10.
- Laurie J.R.* Class Paterinata // Treatise on Invertebrate Paleontology: Part H. Brachiopoda, Revised. V. 2: Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (Part) / Ed. Kaesler R.L. Boulder–Lawrence: Geol. Soc. Amer. – Univ. Kansas Press, 2000. P. 147–156.
- Rowell A.J.* Inarticulata // Treatise of Invertebrate Paleontology: Part H. Brachiopoda. V. 1 / Ed. Moore R.C. Boulder–Lawrence: Geol. Soc. Amer. – Univ. Kansas Press, 1965. P. 260–297.
- Skovsted Ch., B., Kuchinsky A., Bengtson S., Holmer L.E.* The problematic early Cambrian fossil Tumulduria compacta represents the detached ventral interarea of a paterinid brachiopod // Acta Palaeontol. Pol. 2014. V. 59. № 2. P. 359–365.
- Skovsted Ch.B., Ushatinskaya G., Holmer L.E. et al.* Taxonomy, morphology, shell structure and early ontogeny of Pelmanotreta nom. nov. from the Lower Cambrian of Siberia // GFF. 2015. V. 137. № 1. P. 1–8.
- Williams A., Carlson S.J., Brunton C.H.C. et al.* A supra-ordinal classification of the Brachiopoda // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B. 1996. V. 351. P. 1151–1193.
- Williams A., Cusack M., Mackay S.* Collagenous chitino-phosphatic shell of the brachiopod Lingula // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B. 1994. V. 346. P. 223–263.
- Williams A., Holmer L.E.* Ornamentation and shell structure of acrotretoid brachiopods // Palaeontology. 1992. V. 35. Pt 2. P. 657–692.
- Williams A., Popov L.E., Holmer L.E., Cusack M.* The diversity and phylogeny of the paterinate brachiopods // Palaeontology. 1998. V. 41. Pt 2. P. 221–262.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–7. *Aldanotreta sunnaginensis* Pelman, 1977: 1 – экз. ПИН, № 5486/501, спинная створка снаружи: 1а – общий вид; 1б – участок поверхности с наружной скульптурой; 2 – экз. ПИН, № 5486/502, обломок створки: 2а – участок поверхности первичного слоя, на котором видны отрезок концентрической струйки и масса мелких сферолитов; 2б – поперечный скол этого же обломка, сверху тонкий первичный слой, под которым бесструктурная масса мелких сферолитов; 3 – экз. ПИН, № 5486/503, обломок створки, участок поверхности первичного слоя, покрытый сферолитами; 4 – экз. ПИН, № 5486/504, обломок створки: 4а – участок поверхности вторичного слоя под несохранившимися первичным слоем; 4б – то же, увеличено, видны полые внутри призмы, слагающие “мембраны” и ограниченные с боков обломочками; 5 – экз. ПИН, № 5486/505, спинная створка: 5а – наружная поверхность, виден поперечный скол первичного слоя, под ним – поверхность вторичного слоя с отдельными пустотами от призм; 5б – поперечный скол, видны тонкие “мембраны”, между которыми сохранились стенки призм; 6 – экз. ПИН, № 5486/506, обломок спинной створки: 6а – поперечный скол, видны отдельные сохранившиеся “мембраны”; 6б – тот же скол, другой участок, видны слившиеся в ламины “мембраны” и перегородки между призмами, а также линзы – пустоты, частично заполненные кристаллами; 7 – экз. ПИН, № 5486/507, обломок створки, поперечный скол, вторичный слой сильно перекристаллизован, видна полая линза, первичный слой вверху; Сиб. платформа, левый берег р. Алдан, местонахождение Улахан-Сулугур; нижний кембрий, томмотский ярус, 0.7 м от основания пестроцветной свиты, зона А. *sunnagicus*.

Фиг. 8–11. *Tumulduria incompta* Missarzhevsky, 1969: 8 – экз. ПИН, № 5486/521, спинная створка снаружи с частично ободранной раковиной; Сиб. платформа, левый берег р. Алдан, местонахождение Улахан-Сулугур; нижний кембрий, томмотский ярус, 0.5 м от основания пестроцветной свиты, зона А. *sunnagicus*; 9 – экз. ПИН, № 5486/522, частично обломанная спинная створка изнутри: 9а – общий вид; 9б – покрытая сферолитами задняя часть; 10 – экз. ПИН, № 5486/523, обломок створки: 10а – наружная скульптура; 10б – то же, увеличено; 11 – экз. ПИН, № 5486/524, обломок створки: 11а – внутренняя поверхность вторичного слоя с призматическим строением слагающих створку “мембран”; 11б – поперечный скол этой створки с хорошо видимыми “мембранами”, образующие их призмы частично замешены сферолитами; север. Сиб. платформы, бассейн р. Оленек; нижний кембрий, томмотский ярус, нижняя часть еркесетской свиты.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1–4. *Salanygolina obliqua* Ushatinskaya, 1987: 1 – экз. ПИН, № 3302/5027, брюшная створка изнутри: 1а – общий вид; 1б – участок внутренней поверхности с левой стороны, покрытый прилегающими друг к другу оболочками призм; 1в – поперечный скол створки у переднего края; 2 – экз. ПИН, № 3302/5028, неполная спинная створка: 2а – общий вид снаружи; 2б – скульптура; 2в – поперечный скол створки; 2г – то же, увеличено; 3 – экз. ПИН, № 3302/5029, частично обломанная брюшная створка, на сколе видны ламины, сложенные призмами, а на внутренней поверхности – выступающий ее внутренний слой, состоящий из полых призм; 4 – экз. ПИН, № 3302/5030, брюшная створка изнутри: 4а – внутренняя поверхность, покрытая мелкими кристаллами, и скол с правого бока; 4б – скол с другой стороны, состоящий из пакетов плотно прижатых друг к другу “мембран”; Монголия, разрез Саланы-Гол (Пересечение С-205; Граница докембрия и кембрия., 1982); нижний кембрий, ботомский ярус, хаирханская свита.

Фиг. 5–10. *Dzunarzhina elenae* Ushatinskaya, 1993: 5 – экз. ПИН, № 3302/5066, спинная створка снаружи: 5а – общий вид; 5б – скульптура в центре створки; 5в – то же, увеличено; 6 – экз. ПИН, № 3302/5061, неполная брюшная створка изнутри: 6а – общий вид; 6б – нарастание ламин у переднего края; 6в – призматическое строение “мембран”, слагающих ламины; 7 – экз. ПИН, № 3302/5062, участок спинной створки изнутри, скол у переднего края с налегающими друг на друга ламинами; 8 – экз. ПИН, № 3302/5063, участок внутренней поверхности спинной створки, состоящий из мелких сферолитов; 9 – экз. ПИН, № 3302/5064, брюшная створка изнутри: 9а – участок внутренней поверхности, покрытый мелкими сферолитами, на вышербленном участке видно строение призм из мелких игольчатых кристаллов; 9б – то же, увеличено; 10 – экз. ПИН, № 3302/5065, неполная спинная створка: 10а – скол, вверху снимка виден тонкий первичный слой, под ним сильно перекристаллизованный вторичный; 10б – другой участок скола, видны слитые в ламины мелкие “мембраны”; 10в – на этом же сколе участок выступающей поверхности одной из ламин вторичного слоя с призматическим строением; Монголия, г. Дзун-Арца; (пересечение D-105; Воронин и др., 1983); нижний кембрий, ботомский ярус, нижняя часть.

Shell Microstructure of the Oldest Paterinids (Brachiopods) and Types of Its Alternation during Fossilization

G. T. Ushatinskaya

The shell microstructure of the Lower–Middle Cambrian genera of order Paterinida from Siberian platform and Mongolia was studied. During lifetime the paterinid shells consisted of the organic matter and calcium phosphate. After death the organic part played the important role in the processes of postmortem alternation of primary microstructure. The conditions near the sea bottom, where the paterinid shells were placed after death, were also of great importance.

Keywords: oldest brachiopods, shell composition, microstructure, postmortem alternation, conditions of fossilization

УДК 564.81.551.762.3

МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИНЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА LINGULIPORA GIRTY ИЗ ФРАНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ (ВЕРХНИЙ ДЕВОН) ЮЖНОГО ТИМАНА

© 2020 г. Т. Н. Смирнова^{a, *}, Е. А. Жегалло^{b, **}

^aМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

^bПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

*e-mail: smirnovatiana76@bk.ru

**e-mail: ezheg@paleo.ru

Поступила в редакцию 25.03.2019 г.

После доработки 25.11.2019 г.

Принята к публикации 25.11.2019 г.

Описана микроструктура раковинного вещества в районе протегулюма, брефической и взрослой раковин *Lingulipora gradata* Batrukova, 1955 из верхнедевонских отложений, франского яруса Южного Тимана. Изучено строение внутренней полости брюшной створки. Обнаружен различный характер пористости у двух видов рода *Lingulipora*.

Ключевые слова: Lingulacea, *Lingulipora*, микроструктура раковины, протегулюм, брефическая раковина, поры, верхний девон, Тиман

DOI: 10.31857/S0031031X20050141

Материал для данной работы предоставлен старшим научным сотрудником каф. палеонтологии Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова Л.И. Кононовой. Брахиоподы были выделены из породы при стандартной химической обработке 10% уксусной кислотой карбонатных пород верхнего девона скважины 2 Коми на глубине 174.05 м (обр. 5) с целью получения комплексов конодонтов. Структурная скважина 2 Коми пробурена на восточном Крыле Ухтинской антиклинальной складки Южного Тимана в 24 км юго-восточнее г. Ухта, вблизи слияния рек Лыайоль и Седью. Изучение керна скважины проводилось сотрудниками ВНИГНИ Фортунатовой Н.К., Зайцевой Е.Л. и др. (2014) и Зайцевой Е.Л., Кононовой Л.И. и др. (2015). В обр. № 5 (глуб. 174.05 м) вместе с конодонтами были найдены беззамковые брахиоподы. Комплекс конодонтов из обр. № 5 скважины 2 Коми представлен: *Palmatolepis semichatovae* Ovn., *Pa. timanensis* Kl., *Kuzm. et Ovn.*, *Pa. plana* Ziegl. et Sandb., *Pa. orbicularis* Ovn. et *Kuzm.*, *Pa. ljaschenkoae* Ovn., *Polygnathus lodinensis* Pölsl., *Belodella* sp., *Ancyrodella* sp. (определения Л.И. Кононовой). Данная ассоциация конодонтов характерна для местной конодонтовой зоны *Palmatolepis elegantula*–*P. semichatovae*. Эта зона сопоставляется с зоной Early rhenana стандартной шкалы (Ovnatanova, Kononova, 2008). Данной зоне соответствуют первая и вторая пачки Лыайольской свиты Южного Тимана и мендымский горизонт Волго-Уральского региона Восточно-Европейской платформы и Южного

Урала. Изученная коллекция брахиопод хранится в музее Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН, колл. № 5645.

Род *Lingulipora Girty*, 1848 был впервые описан из верхнедевонских отложений штата Виргиния, США. Краткое описание рода приведено В.Ю. Горянским (1960) в “Основах палеонтологии”. Наружное строение спинной створки типового вида *L. williamsana* (Girty) с указанием отчетливой пористости указано Л. Холмером и Л. Поповым (Holmer, Popov, 2000, с. 79). Два новых вида рода *Lingulipora Girty*, 1848, *L. gradata* и *L. exasta*, выделены Л.С. Батруковой (1955) из отложений мендымского горизонта франского яруса Южного Тимана; для них приведено подробное описание наружного строения. Батрукова отметила частую встречаемость представителей рода *Lingulipora* в девонских отложениях Волго-Уральской нефтегазоносной провинции. Вид *L. bavlensis* выделен М.Ф. Микрюковым (1955) из отложений среднего девона, живетского яруса, ардатовских слоев Западной Башкирии.

А. Балински (Balinski, 1997) подробно описал строение участка протегулюма и брефической раковины у *Lingulipora* sp. из верхнедевонских отложений Южной Польши. На поверхности протегулюма были обнаружены ребра, свидетельствующие о наличии маргинальных щетинок на этой стадии. Балински проанализировал изменение размеров протегулюма и брефической раковины в течение геологической истории лингулят.

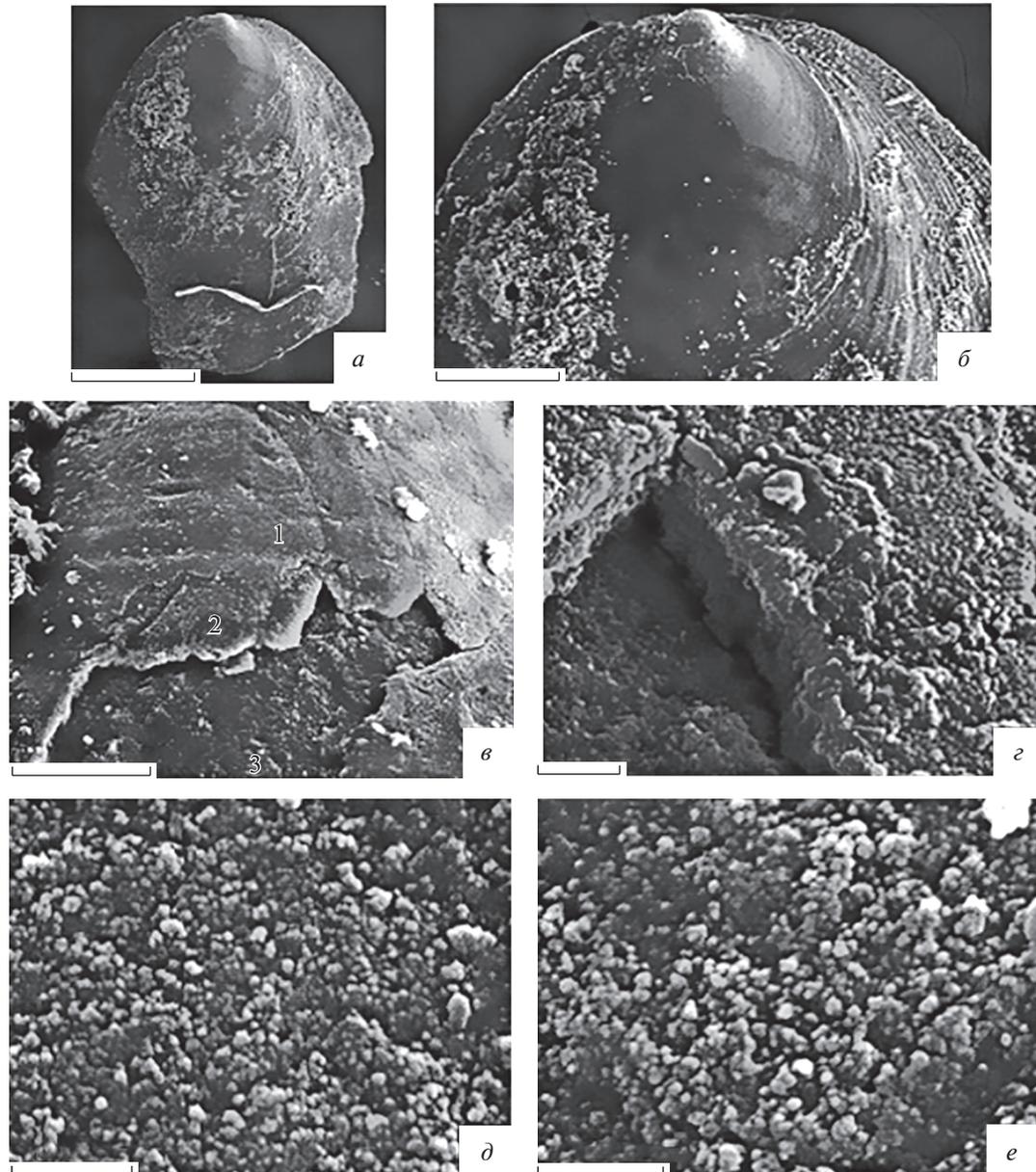


Рис. 1. *Lingulipora gradata* Vatrakova, 1955, спинная створка: *a* – экз. ПИН, № 5645/11-1, почти целая створка, в макушечной части створки виден лимб и протегулюм; шкала 500 мкм; *б* – экз. ПИН, № 5645/11-20, отчетливые протегулюм и брешическая раковина; шкала 200 мкм; *в* – экз. ПИН, № 5645/11-10, расслоение первичного слоя на пластины (обозначены цифрами 1 и 2), внизу фрагмент вторичного слоя; шкала 20 мкм; *г* – экз. ПИН, № 5645/11-14, первичный слой тонко гранулированный, на поперечном срезе видны тонкие каналцы микропор, посередине фрагмент вторичного слоя; шкала 2 мкм; *д* – экз. ПИН, № 5645/11-7, вторичный слой, немного более рыхлый, чем первичный слой, тонкопористый, тонко гранулированный, местами скопления из 2–3 гранул; шкала 2 мкм; *е* – экз. ПИН, № 5645/11-9, вторичный слой рыхлый в нижней части, гранулированный, гранулы группируются по 4–5, образуя “розетки”; шкала 2 мкм.

В настоящей работе использовалась коллекция хитиново-фосфатных брахиопод из отложений мендымского горизонта франского яруса на Южном Тимане. В коллекции имеются две створки *L. gradata* Vatrakova, 1955: одна спинная створка, сохранившаяся с наружной стороны, и одна брюшная створка с элементами внутреннего строения. Спинная створка овально-вытянутая, широкая, с прямым задним краем, имеет длину

около 1.6 мм и ширину 1.2 мм. Макушка не выступает за пределы створки (рис. 1, *a*). Бока раковины уплощенные, середина раковины умеренно выпуклая. Четко выделяются зоны протегулюма и брешической раковины (рис. 1, *б*). Протегулюм полушаровидной формы, имеет гладкую поверхность, его диаметр 100 мкм. Брешическая раковина правильной округлой формы диаметром 500 мкм. Плотный первичный слой покрывает всю

спинную створку. На протегуломе и на брефической раковине видно расслоение первичного слоя на пластины, незначительно отличающиеся по плотности (рис. 1, в) (цифры 1 и 2 это пластины), что, по-видимому, связано с диагенетическими изменениями раковинного вещества. Первичный слой толщиной до 0.8 мкм плотный, тонкопористый, тонко гранулированный, размер гранул 0.15–0.2 мкм; на поперечном срезе первичного слоя можно видеть поровые каналцы (рис. 1, з). Непосредственно под первичным слоем залегает вторичный слой, имеющий толщину около 1 мкм, немного более рыхлый, чем первичный слой (рис. 1, д). Местами видны скопления, состоящие из 2–3 гранул. Гранулы имеют размеры до 0.2 мкм, размеры микропор до 0.1 мкм. Нижняя часть вторичного слоя более рыхлая по сравнению с верхней частью, состоит из гранул правильной округлой формы диаметром 0.1–0.2 мкм. Гранулы местами группируются по четыре–пять, образуя “розетки” вокруг микропор (рис. 1, е). Микропоры многочисленные, имеют диаметр 0.1–0.15 мкм. Микропоры были описаны у современной *Lingula anatina* Lamarck в работе О. Вильямса и др. (Williams et al., 1994); авторы указали тонкие поровые каналцы диаметром 0.18–0.75 мкм и длиной до 16 мкм между первичным и вторичным слоями.

У *L. gradata* гладкая поверхность псевдоареи спинной створки, представленная первичным слоем, сохраняется на расстоянии 100 мкм от макушки (рис. 2, а). В боковом направлении появляется рельеф, состоящий из концентрических полос разной ширины, обозначающих стадии роста раковины. Минимальная ширина полос наблюдается близ брефической раковины, где она составляет около 2 мкм. В боковом направлении ширина полос увеличивается в среднем до 3–4 мкм (рис. 2, б). Характерно многократное раздвоение рельефных полос на любом расстоянии от макушки (рис. 2, в). Многие полосы могут незначительно перекрывать соседние полосы или наклонены к соседним полосам. Между полосами часто различается узкое полое пространство. Тонкие полосы могут группироваться по 8–10, образуя более широкие концентрические структуры (рис. 2, з). Края взрослой раковины усеяны шаро-

видными образованиями диаметром 3.5–4 мкм, образование которых, возможно, связано с посмертной фосфатизацией органики на поверхности створки. Каждый шарик состоит из нескольких гранул (рис. 2, д), гранулы имеют размер до 1.5 мкм.

Внутреннее строение брюшной створки *L. gradata* изучалось на экземпляре с частично обломанными передним и боковыми краями, что не позволяет точно измерить длину и ширину створки; приблизительная ширина створки равна 1 мм. Лучше сохранился задний край и середина створки (рис. 2, е). Ножной желобок не выступает за пределы створки, имеет длину около 400 мкм, ширину в примакушечной части 100 мкм, в передней части его ширина составляет 60 мкм. Псевдоарея брюшной створки четкая, имеет длину 400 мкм, толщину 25 мкм, с рельефной поверхностью в виде дихотомирующих полос, их число не превышает 14. Внутренняя поверхность брюшной створки плотная, тонко гранулированная, сильно разрушенная. В примакушечной части видна верхняя часть протегулома раковины (табл. VI, фиг. 1). В задней части брюшной створки находится форамен, он имеет округлые очертания в задней половине и удлинённый контур в передней половине. В месте выхода ножки наружу, где желобок расширяется, на вертикальной стенке видны несколько параллельных пластин толщиной 2–3 мкм – поперечные срезы слоистого прослоя вторичного слоя. В разрушенных участках внутреннего слоя просматривается более рыхлый, грубо гранулированный прослой, величина гранул 1–2 мкм (табл. VI, фиг. 2). На дне желобка находится очень тонко гранулированный слой с микрослоистостью. Гранулы в основном округлые, имеют размеры 0.2 мкм. Толщина микрослоев 0.3–0.4 мкм (табл. VI, фиг. 3). Микропоры очень тонкие, их размеры менее 0.1 мкм (табл. VI, фиг. 4).

В коллекции имеется одна брюшная створка *Lingulipora* sp. с хорошо сохранившейся наружной поверхностью. Створка грушевидной формы, слабовыпуклая равномерно по всей поверхности, длиной 1.75 мм и шириной 1 мм, с заостренной макушкой и полукруглым передним краем (табл. VI, фиг. 5). Ножной желобок не вы-

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–4. *Lingulipora gradata* Batrulkova, 1955, брюшная створка: 1 – экз. ПИН, № 5645/17-2, макушечная часть спинной створки с верхней частью эмбриональной раковины и гладкой псевдоареей, псевдоарея брюшной створки с рельефными образованиями; шкала 50 мкм; 2 – экз. ПИН, № 5645/17-4, макушечная часть брюшной створки, верхняя часть форамена округлая, нижняя часть форамена удлинённая, рельефные образования на псевдоарее, местами виден грубо гранулированный прослой; шкала 100 мкм; 3 – экз. ПИН, № 5645/17-7, на дне ножного желобка рыхлый, тонко гранулированный слой с микрослоистостью; шкала 2 мкм; 4 – экз. ПИН, № 5645/17-9, участок вторичного слоя с микропорами; шкала 5 мкм.

Фиг. 5–8. *Lingulipora* sp., брюшная створка, наружное строение: 5 – экз. ПИН, № 5645/16-1; шкала 500 мкм; 6 – экз. ПИН, № 5645/16-6, макушечная часть брюшной створки, форамен треугольной формы, рельефные, дихотомирующие образования на псевдоарее; шкала 50 мкм; 7 – экз. ПИН, № 5645/16-3, рельефные образования на псевдоарее с круглым поперечным сечением в верхней части макушки; шкала 20 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-8, лимб в макушечной части брюшной створки; шкала 100 мкм.

Таблица VI

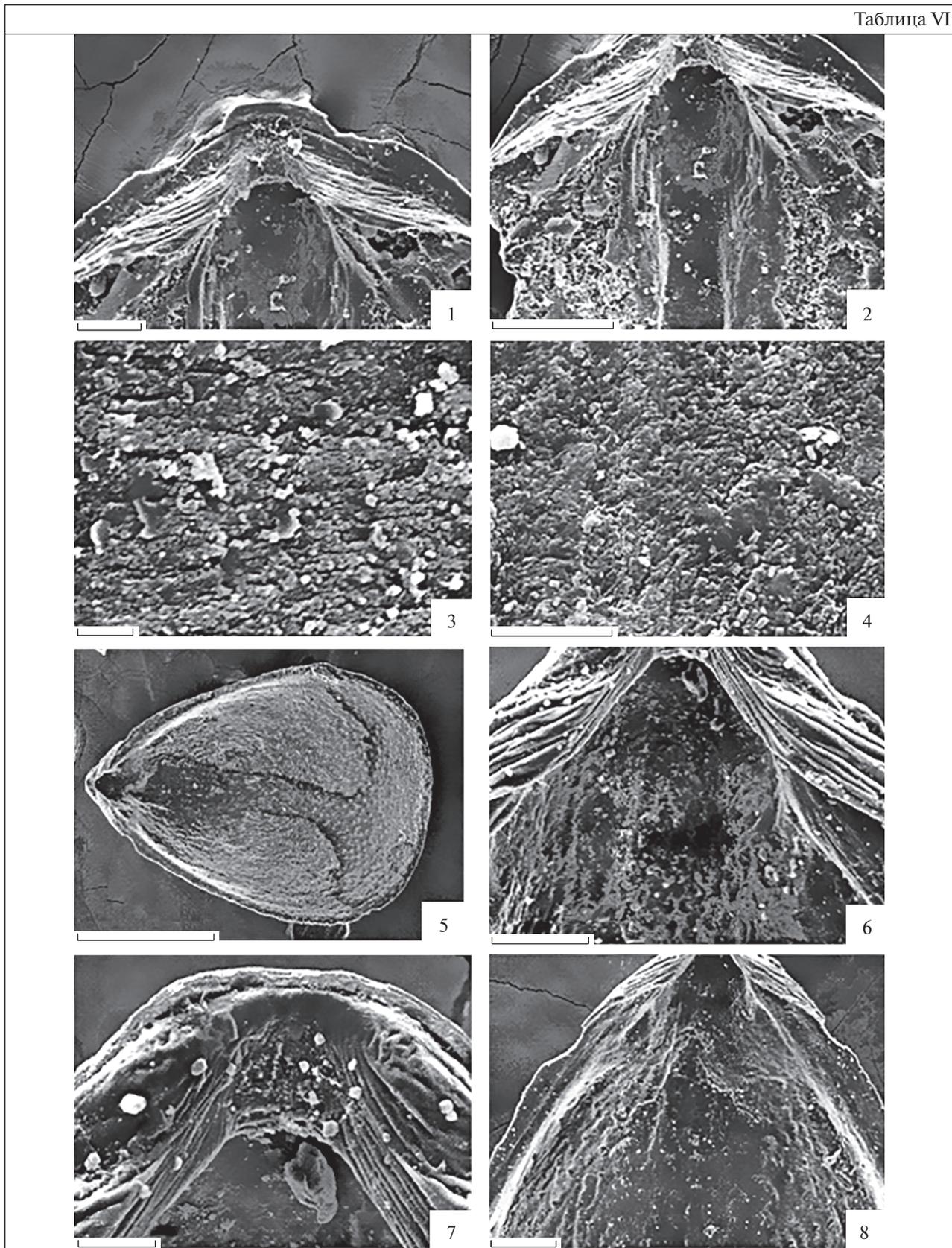
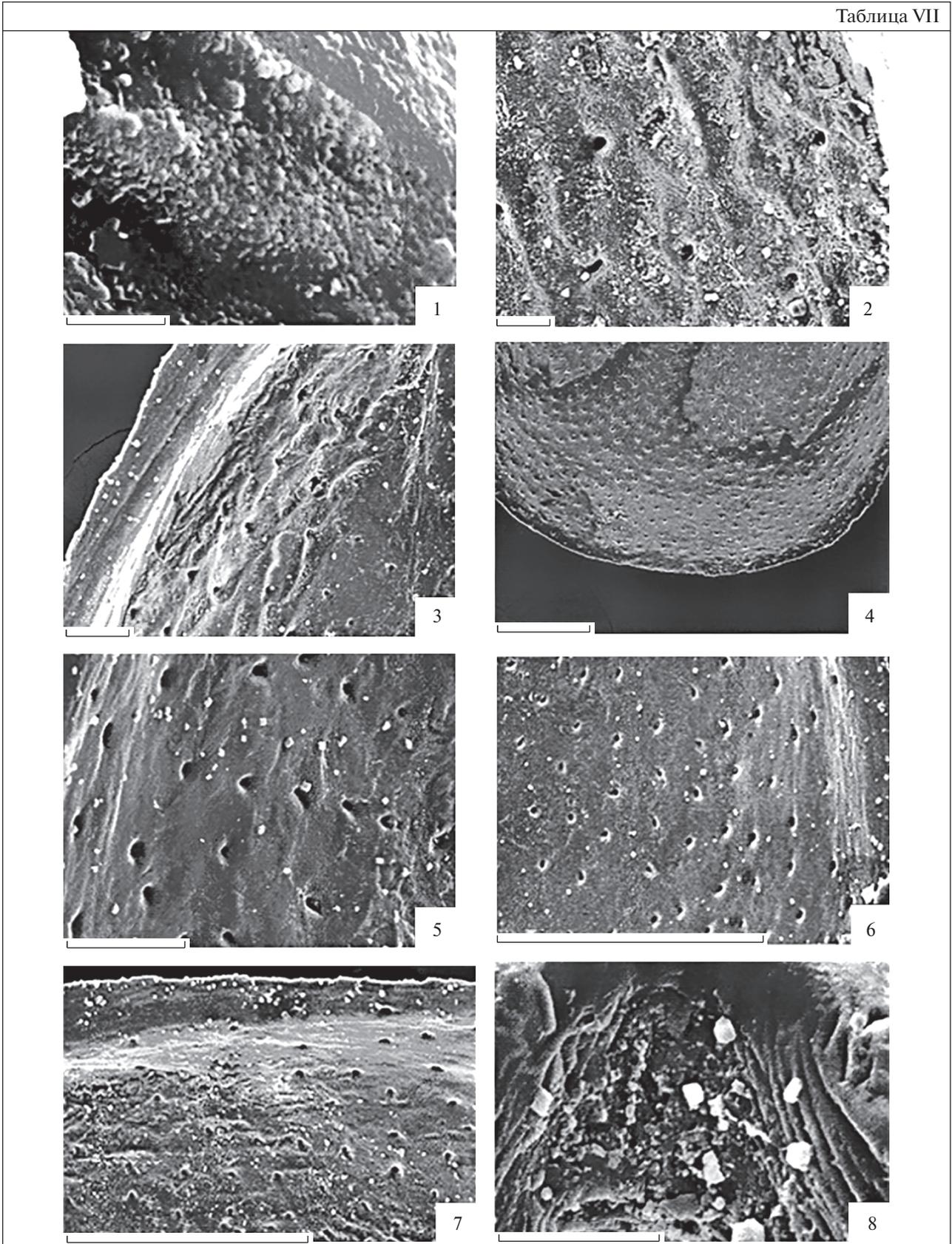


Таблица VII



Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–8. *Lingulipora* sp., брюшная створка: 1 – экз. ПИН, № 5645/16-5, первичный слой на псевдоарее, гранулы и микропоры; шкала 2 мкм; 2 – экз. ПИН, № 5645/16-11, первичный слой, поры и невысокие складочки; шкала 20 мкм; 3 – экз. ПИН, № 5645/16-21, поры, расположенные радиальными рядами на боковой стороне створки; шкала 50 мкм; 4 – экз. ПИН, № 5645/16-17, в передней половине створки поры расположены в шахматном порядке; шкала 200 мкм; 5 – экз. ПИН, № 5645/16-19, в средней части створки поры расположены в основном параллельно линиям роста; шкала 50 мкм; 6 – экз. ПИН, № 5645/16-16, различное расположение пор на разных участках створки; шкала 200 мкм; 7 – экз. ПИН, № 5645/16-10, в передней половине створки различаются поры на лимбе; шкала 200 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5645/16-4; вторичный слой с микропорами под макушкой; шкала 10 мкм.

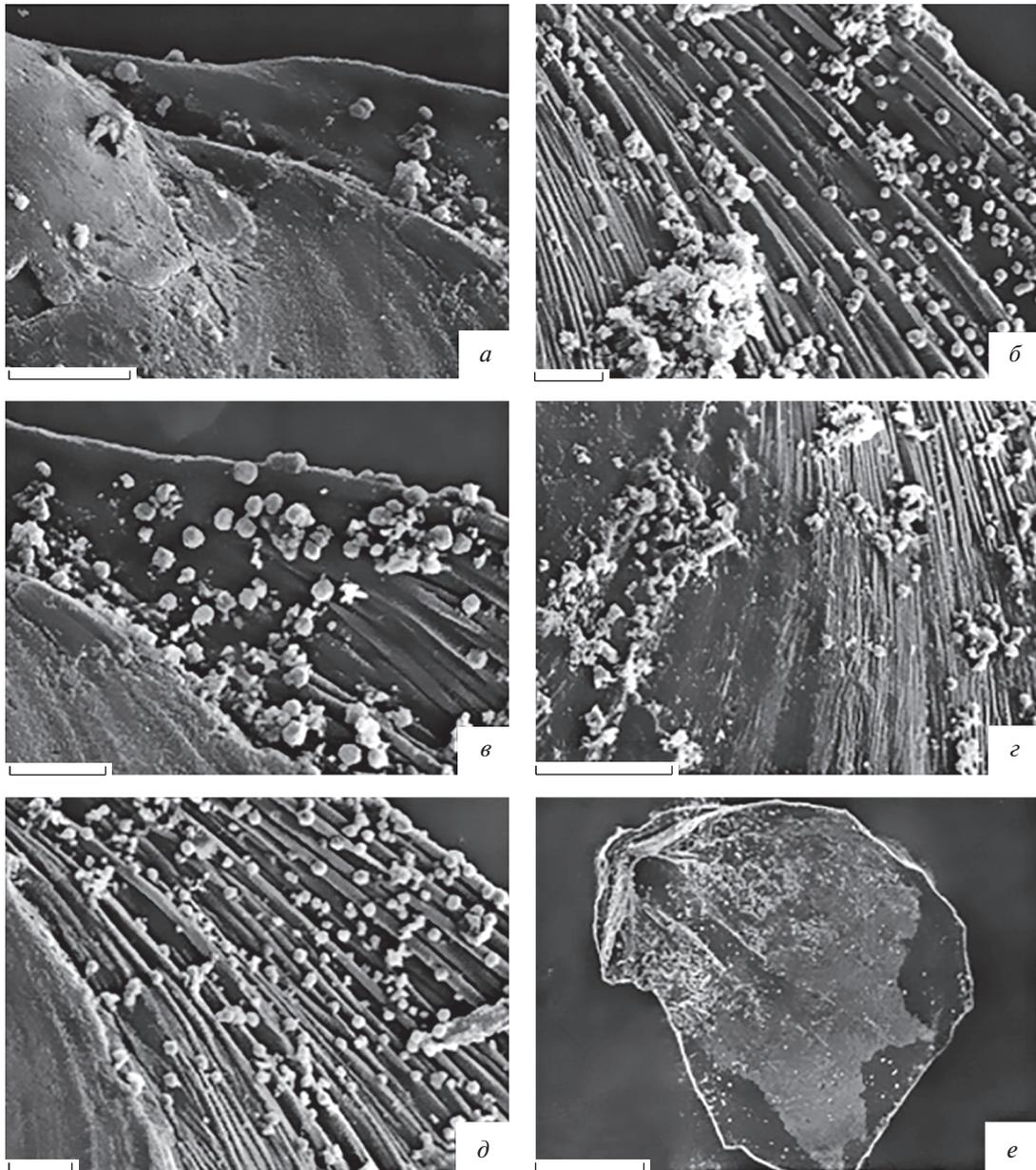


Рис. 2. *Lingulipora gradata* Batrukova, 1955: *a–d* – спинные створки: *a* – экз. ПИН, № 5645/11-13, макушка и гладкая часть псевдоарее; шкала 20 мкм; *б* – экз. ПИН, № 5645/11-18, боковая часть псевдоарее с рельефом из полос; шкала 20 мкм; *в* – экз. ПИН, № 5645/11-15, многократное раздвоение полос на псевдоарее; шкала 20 мкм; *г* – экз. ПИН, № 5645/11-19, рельефные полосы на псевдоарее группируются по 8–10 полос; шкала 50 мкм; *д* – экз. ПИН, № 5645/11-17, шаровидные образования на поверхности псевдоарее; шкала 20 мкм; *e* – экз. ПИН, № 560945/17-1, брюшная створка, внутренняя поверхность; шкала 200 мкм.

ходит за пределы брюшной створки. Отверстие для выхода ножки округло-треугольное, шириной и длиной немного более 100 мкм. На стенках желобка для выхода ножки видны срезы параллельных пластин пластинчатого прослоя вторичного слоя, толщина каждой пластинки 0.5–0.6 мкм. Псевдоаррея длиной 400 мкм, близ макушки имеет ширину 60 мкм; она покрыта 10–11 концентрическими рельефными образованиями, фиксирующими стадии роста, которые дихотомизируют и утолщаются в боковом направлении (табл. VI, фиг. 6). На поперечном сколе видно, что самые крупные рельефные образования, определяющие стадии роста раковины, имеют вид валиков диаметром до 3 мкм, их толщина составляет 1.5 мкм (табл. VI, фиг. 7). По четкой границе от псевдоарреи отходит лимб, имеющий гладкую поверхность (табл. VI, фиг. 8). Лимб прослеживается по всему периметру брюшной створки, ширина лимба в макушечной части составляет около 70 мкм, в передней половине створки ширина лимба уменьшается до 40–45 мкм. Первичный слой сохранился на всей наружной поверхности брюшной створки, кроме небольшого участка в желобке для выхода ножки в середине псевдоарреи, где прослеживается вторичный слой. Первичный слой плотный, тонко гранулированный, размеры гранул до 0.6–0.7 мкм. Более тонко гранулированный состав характеризует стенки псевдоарреи, где гранулы имеют размеры до 0.1 мкм, различаются микропоры размером также до 0.1 мкм (табл. VII, фиг. 1). По бокам створки намечается тонкий рельеф в виде параллельных, радиальных ребрышек шириной до 20 мкм (табл. VII, фиг. 2). Прерывистый характер ребрышек обусловлен наличием пор с четкими округлыми очертаниями, диаметром до 4 мкм. Поры расположены радиальными рядами на боковой стороне створки (табл. VII, фиг. 3). В передней половине створки поры расположены в шахматном порядке на расстоянии друг от друга от 20 до 40 мкм (табл. VII, фиг. 4). В средней части створки поры прослеживаются параллельно переднему краю (табл. VII, фиг. 5). Таким образом, на разных участках створки характер расположения пор меняется (табл. VII, фиг. 6). На лимбе поры различаются в передней половине створки (табл. VII, фиг. 7). Вторичный крупно гранулированный слой виден под макушкой, размер гранул от 1 до 1.5 мкм.

Слой рыхлый, местами видны микропоры (табл. VII, фиг. 8).

* * *

Авторы искренне благодарны Л.И. Кононовой за предоставленный материал и ценные консультации в процессе выполнения работы.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН № 17 “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов” (подпрограмма I “Развитие жизненных и биосферных процессов”), поддержана грантом РФФИ № 17-04-00317 и Министерством высшего образования и науки РФ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Батрукова Л.С.* Новые девонские лингулиды и дисциниды Русской платформы // Фауна и стратиграфия палеозоя Русской платформы. М.: Недра, 1969. С. 59–77 (Тр. ВНИГРИ. Вып. 93).
- Горянский В.Ю.* Класс Inarticulata. Беззамковые // Основы палеонтологии. Мшанки. Брахиоподы. М.: АН СССР, 1960. С. 172–182.
- Зайцева Е.Л., Кононова Л.И., Фортунатова Н.К. и др.* Новые данные по стратиграфии верхнедевонских и нижнекаменноугольных отложений Мелекесской опорной скважины (Мелекесская впадина) // Палеострат–2015. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. Тез. докл. М., 2015. С. 34–36.
- Микроков М.Ф.* Брахиоподы девона Западной Башкирии // Брахиоподы девона Волго-Уральской области. Л.: Гостоптехиздат, 1955. С. 221–226 (Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. Вып. 88).
- Фортунатова Н.К., Зайцева Е.Л., Баранова А.В., Бушуева М.А.* Мелекесская опорная скважина, как типовой разрез для выделения свит в депрессионной зоне Усть-черемшанского прогиба // Палеострат–2014. Тез. докл. М.: ПИН РАН, 2014. С. 76–77.
- Balinski A.* Evolution of the embryonic development in lingulid brachiopods // Acta Palaeontol. Pol. 1997. V. 42. № 1. P. 45–56.
- Holmer L.E., Popov L. E.* Lingulata. Linguloidea. Family uncertain // Treatise on Invertebrate Paleontology: Part H. Brachiopoda, Revised. V. 2. Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part) / Ed. Kaesler R. L. Boulder–Lawrence: Geol. Soc. Amer. – Univ. Kansas Press, 2000. P. 30–79.
- Ovnanatova N.S., Kononova L.I.* Frasnian conodonts from the Eastern Russian Platform // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 10. P. 997–1166.

The Shell Microstructure of the Genus *Lingulipora* Girty from the Frasnian Deposits (Upper Devonian) of South Timan

T. N. Smirnova, E. A. Zhegallo

Shell microstructure of protegulum, bapthic and adult shells was described in *Lingulipora gradata* from the Upper Devonian Frasnian stage of South Timan. The interior part of ventral valve was studied. The different nature of pores were described in two species of genus *Lingulipora*.

Keywords: Lingulacea, *Lingulipora*, shell microstructure, protegulum, bapthic shell, pores, Upper Devonian, Timan

УДК 564.8

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ РОДА *FERGANOTOECHIA RZHONSNITSKAIA* (RHYNCHONELLIDA, BRACHIOPODA)

© 2020 г. А. В. Пахневич*

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

*e-mail: alvpb@mail.ru

Поступила в редакцию 17.12.2018 г.

После доработки 08.04.2019 г.

Принята к публикации 08.04.2019 г.

Проведено исследование голотипа и топотипов вида *Camarotoechia ferganica* Nalivkin, 1930, отнесенного М.А. Ржонсницкой к роду *Ferganotoechia Rzhonsnitskaia* in *Rzhonsnitskaia*, Kulikova et Petrosyan, 1978. Изначально вид описан по одной цельной раковине, а диагноз рода ранее не публиковался. Впервые описано внутреннее строение раковины этого вида и предложен диагноз рода *Ferganotoechia*. Род отнесен к подсемейству *Trigonirhynchiinae* семейства *Trigonirhynchiidae*.

Ключевые слова: брахиоподы, *Rhynchonellida*, *Trigonirhynchiinae*, *Ferganotoechia*, микротомография

DOI: 10.31857/S0031031X2005013X

В коллекциях институтов и музеев России хранится множество оригиналов и типовых экземпляров брахиопод, которые не переизучались многие десятки лет, с XIX в. Некоторые из них в последних "Treatise ..." (Savage et al., 2002; Savage, 2006) попали в статус *nomen dubia*, в том числе и ринхонеллиды. Поэтому очень важно изучить на современном уровне старые коллекции брахиопод, особенно тех, внутреннее строение которых неизвестно или плохо изучено. Переизучив коллекции ринхонеллид Д.В. Наливкина, я обнаружил раковину интересного девонского вида *Camarotoechia ferganica* Nalivkin, 1930. Она происходит из отложений Эйфеля Западной Ферганы. Раковина отличается крупными размерами, что является редкостью для девонских ринхонеллид. Описание внешней морфологии раковины было опубликовано Наливкиным (1930). Внутреннее строение ранее не было известно. Материал представлен голотипом, дубликаты отсутствуют. В 1978 г. вид стал типовым для нового рода *Ferganotoechia* (Ржонсницкая и др., 1978, 1982). Описание вида и диагноз нового рода авторами не были приведены, иллюстрации особенностей внутреннего строения раковин не опубликованы. Место хранения материалов к работам М.А. Ржонсницкой неизвестно. Таким образом, слабо изученный вид, описанный на единственном экземпляре, стал типовым видом рода. В связи с этим роду был справедливо присвоен статус *nomen dubium* (Savage, 2002).

Целью настоящего исследования является переизучение голотипа типового вида с помощью метода рентгеновской микротомографии и традиционных шлифовок раковин *F. ferganica*,

собранных М.А. Ржонсницкой в топотипической местности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследован голотип вида *Camarotoechia ferganica* из эйфельских отложений Западной Ферганы (Средняя Азия), левого берега р. Шахмардан, примерно в трех км ниже кишлака Шахмардан, хранящийся в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР музей), г. Санкт-Петербург, под № 901/94.

Дополнительно производилось исследование материала, собранного М.А. Ржонсницкой в топотипической местности: одна цельная раковина, три брюшные створки, две спинные створки, в горах Куралим-Тау, обн. 12 (из брахиоподового известняка) в 1976–1977 гг.; три брюшные створки из обнажения на левом берегу р. Исфары у кишлака Октябрь, обн. № 7 (Средняя Азия), сборы 20.09.1970 г.

Для сравнения утолщения макушек раковины использована раковина современной брахиоподы *Terebratulina retusa* (L., 1758), собранная в 105 рейсе НИС "Тунец" на станции 5 (20) в западной части Баренцева моря на глубине 260 м.

Единственным наиболее доступным методом изучения голотипа стала рентгеновская микротомография с помощью микротомографа Skyscan 1172. Исследование проводилось с использованием фильтра Al (1 мм), при шаге 30 мкм, угле поворота 0.7°, усреднении изображения 8, стабилизации изображения 10, вращение на 180°, $I = 100$ mA, $U = 103–104$ kV.

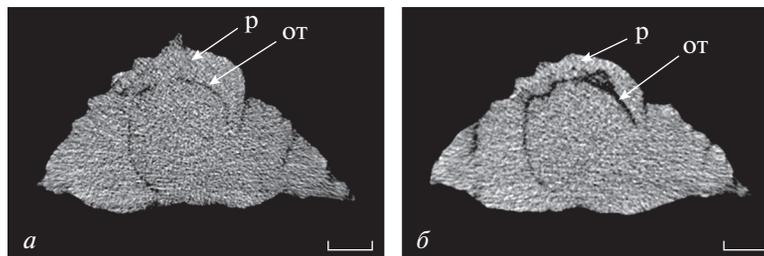


Рис. 1. Виртуальные поперечные срезы раковины *Ferganotoechia ferganica* (Nalivkin, 1930): *a, б* – экз. ПИН, № 5647/3, наблюдается отслоение породы от раковинного вещества, возможно, по поверхности слоев происходит окремнение; видно, что стенки макушки брюшной створки утолщены; Узбекистан, горы Куралим-Тау, обн. 12 (из брахиоподового известняка); средний девон, эйфельский ярус, ляглянский горизонт. Обозначения: *р* – раковина, *от* – место отслоения породы от раковинного вещества. Размерная шкала 1 мм.

Изучалось внешнее строение раковины и створок, а также производились шлифовки и фотографирование с помощью цифрового бинокля Leica M165 C. Автор сердечно благодарен Е.В. Сокиран (ВНИГРИ) за передачу материала для исследования и С.В. Багирову за фотографирование.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 13-05-00459.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Все полученные результаты можно разделить на две части: анализ сохранности раковин, изученных в ходе микротомографического исследования и традиционных шлифовок дополнительного материала, и описание внутреннего строения с диагнозом рода, который дается впервые на основе ранее отмеченных морфологических данных (табл. VIII) и нового исследования внутреннего строения.

Сохранность раковин, изученная с помощью микротомографического исследования и метода шлифовок. Раковинные структуры частично окремнены. Также окремнению подвергся слой породы между створками. Раковина расслаивается в результате разрушения (рис. 1–3). На основе некоторых выявленных раковинных структур можно сделать заключение о строении раковины и таксономическом положении вида (табл. VIII, фиг. 1–3; см. описание). Сохранность дополнительного материала не позволила получить исчерпывающую информацию о внутреннем строении *F. ferganica*. Это связано с сильной перекристаллизацией внутрираковинной породы. Структуры раковины частично разрушены выросшими кристаллами, вероятно, кальцита, и крупными фрагментами раковинного детрита. Например, у септалия на шлифовках не обнаружено крышечки, однако в единственной доступной спинной створке в районе септальной располагается детрит, состоящий из фрагментов члеников морских лилий, и крышечка может быть разрушена. Но с помощью микротомографии раковины *F. ferganica*

крышечка хорошо идентифицируется, ее ширина не более 1.07 мм. Тем не менее, удалось сделать некоторые выводы о внутреннем строении раковин *F. ferganica* и на основе шлифовок (рис. 3, см. описание).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ ОТ Р Я Д RHYNCHONELLIDA

НА Д С Е М Е Й С Т В О RHYNCHOTREMATOIDEA SCHUCHERT, 1913

СЕМЕЙСТВО TRIGONIRHYNCHIIDAE SCHMIDT, 1965

ПОДСЕМЕЙСТВО TRIGONIRHYNCHIIDAE SCHMIDT, 1965

Под *Ferganotoechia Rzhonsnitskaia* in *Rzhonsnitskaia*, *Kulikova et Petrosyan, 1978*

Ferganotoechia: Ржонсницкая и др., 1978, с. 68; 1982, с. 126.

Типовой вид – *Camarotoechia ferganica* Nalivkin, 1930; средний девон, эйфельский ярус Западной Ферганы.

Диагноз. Раковина крупная, слабовыпуклая, вытянутая в длину. Форма раковины продольно-овальная. Наибольшая толщина находится в области макушек, наибольшая ширина – у переднего края. Макушка брюшной створки слабозагнута. Брюшная створка менее вздутая, чем спинная. Дельтирий прикрыт макушкой спинной створки. Передний край унипликатный. Боковые края уплощенные. Синус и седло раковины развиты слабо. Неглубокий синус начинается почти от макушки брюшной створки. Седло начинается с середины спинной створки. Радиальная скульптура состоит из крупных в поперечном сечении треугольных со сглаженными вершинами ребер. Они проходят от макушек до переднего края. Иногда ребра дихотомируют или образуются в результате интеркаляции. Стенки раковины в макушках обеих створок сильно утолщены. Внутри брюшной створки зубные пластины не развиты, возможно, они срослись с раковинным веществом макушечных стенок. Зубы широкие, с усеченной вершиной. Макушка спинной створки

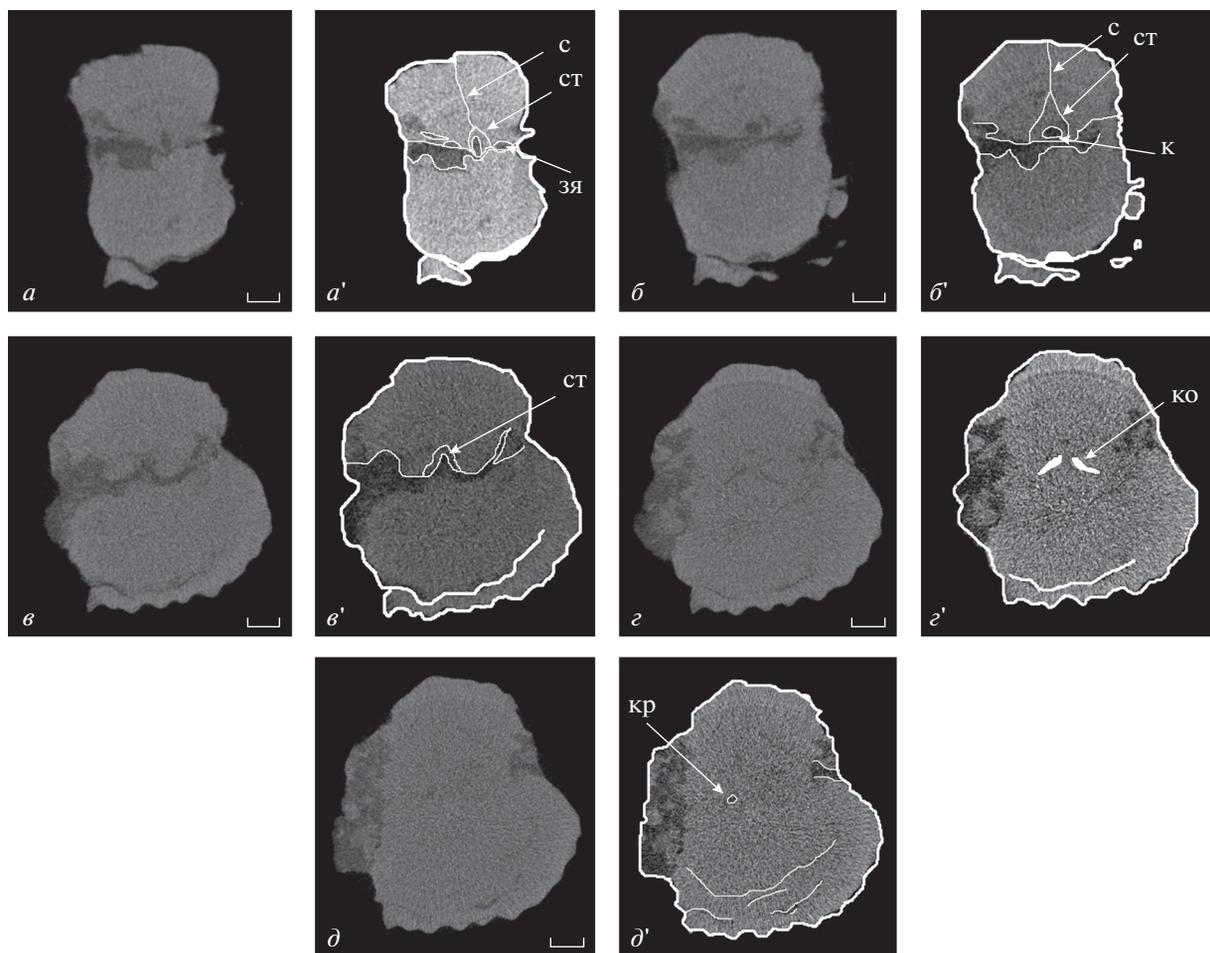


Рис. 2. Виртуальные поперечные срезы раковины *Ferganotoechia ferganica* (Nalivkin, 1930) (*a, б, в, г, д*) и их прорисовки (*a', б', в', г', д'*); голотип ЦНИГР, № 901/94; Западная Фергана, лев. берег р. Шахимардан, около 3 км ниже кишлака Шахимардан; эйфельский ярус. Обозначения: с – септа, ст – септалий, зя – зубная ямка, к – крышечка септалия, ко – круральные основания, кр – крура. Размерная шкала 1 мм.

имеет наиболее сильное утолщение. В спинной створке замочный отросток отсутствует. Зубные ямки широкие. В спинной створке есть септа и закрытый септалий с тонкой крышечкой ближе к макушке створки. Септа и септалий, замочные пластины срастаются с разросшимися стенками спинной створки. Круральные основания пластинчатые, располагаются под углом друг к другу. Круры стержневидные. Раковина непористая.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Внешне немного напоминает род *Lissopleura* Whitfield, 1896 из нижнего девона Северной Америки. У *Ferganotoechia* и *Lissopleura* есть длинная септа в спинной створке, небольшой закрытый септалий. Но у *Ferganotoechia* нет даже слабо развитых зубных пластин, как у *Lissopleura*. В сравнении с *Lissopleura*, у описанного рода дихотомируют ребра, есть утолщение в макушках, отличаются основания крур и сами круры. У *Ferganotoechia* основания пластинчатые, а круры стержневидные, тогда как у *Lissopleura* ос-

нования крур почти треугольные в поперечном сечении, а круры v-образные. Иных сходных представителей в подсемействе *Trigonirhynchiinae* нет.

З а м е ч а н и я. В публикациях (Ржонсницкая и др., 1978, 1982) не был приведен диагноз рода, отсутствовали изображения типовых экземпляров, опубликовано только новое название. Вероятно, авторы полагались на описание вида и изображения, приведенные Наливкиным (1930).

За счет специфичности развития утолщения в макушках раковины, *Ferganotoechia* остается своеобразным родом, который мало похож на другие. Внешне более всего он сходен с родом *Dushanirhynchia* Wang et Zhu, 1979 (семейство *Trigonirhynchiidae*, подсемейство *Hemitoechiinae*) из верхнего эмса – эйфеля Южного Китая, у которого также развито утолщение макушек, нет зубных пластин, замочные пластины срастаются с утолщением. Отличается от *Dushanirhynchia* наличием срединной септы с септалием в спинной створке.

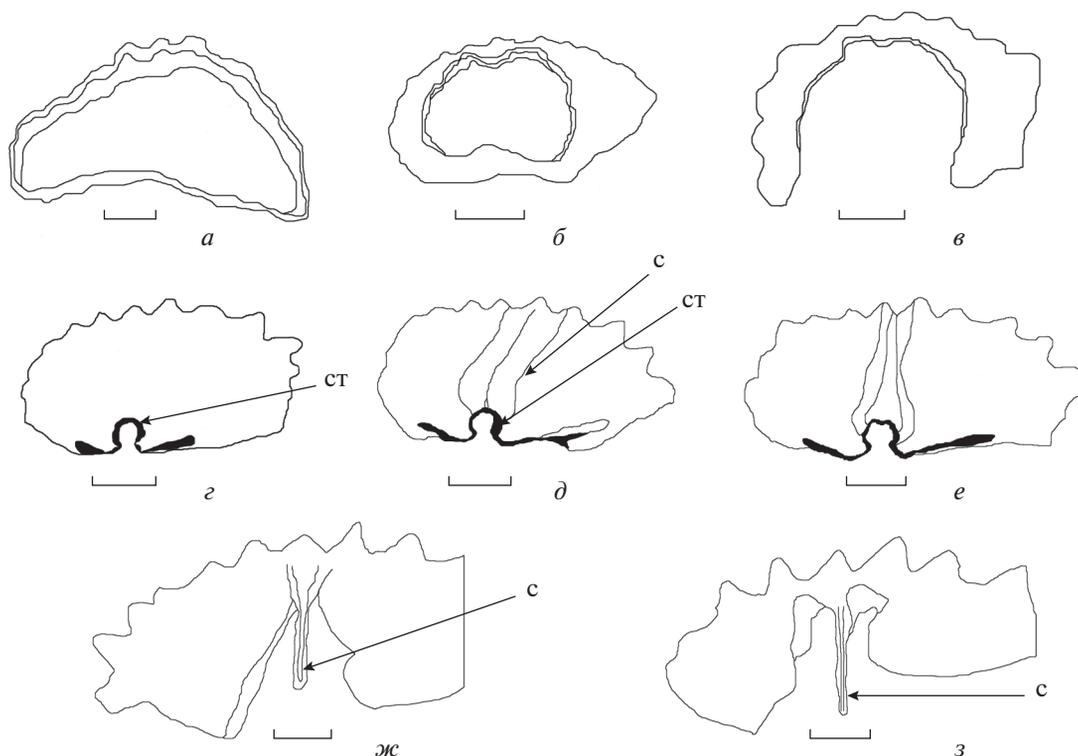


Рис. 3. Прорисовки поперечных пришлифовок *Ferganotoechia ferganica* (Nalivkin, 1930): *a* – экз. ПИН, № 5647/3, брюшная створка; *б, в* – экз. ПИН, № 5647/4, брюшная створка; *г–з* – экз. ПИН, № 5647/2, спинная створка; Узбекистан, горы Куралим-Тау, обн. 12 (из брахиоподового известняка); средний девон, эйфельский ярус, ляглианский горизонт. Обозначения см. рис. 2. Размерная шкала 2 мм.

Также внешне сходен с восточносибирским родом *Tabarhynchus* Baranov, 1989, но у *Ferganotoechia* ребра дихотомируют, зубные пластины не развиты или срastaются со стенками раковины, есть утолщение в макушках. По внутреннему строению эти роды сходны присутствием срединной септы с септалием в спинной створке.

Внутреннее строение раковины *F. ferganica* имеет особенности, которые подчеркивают ее специфику. Это утолщение макушек створок, отсутствие зубных пластин или их срastание со стенками макушки брюшной створки, широкие зубы, наличие септы и закрытого септалиа, срastание замочных пластин с утолщенными стенками раковины, пластинчатые круральные основания и стержневидные круры. Следует признать данный род самостоятельным. Вероятно, *Ferganotoechia* принадлежит к подсемейству *Trigonirhynchiinae* семейства *Trigonirhynchiidae*. Важными признаками, по которым можно сделать этот вывод, являются наличие хорошо развитой септы и закрытого септалиа, что более характерно для подсемейства *Trigonirhynchiinae*.

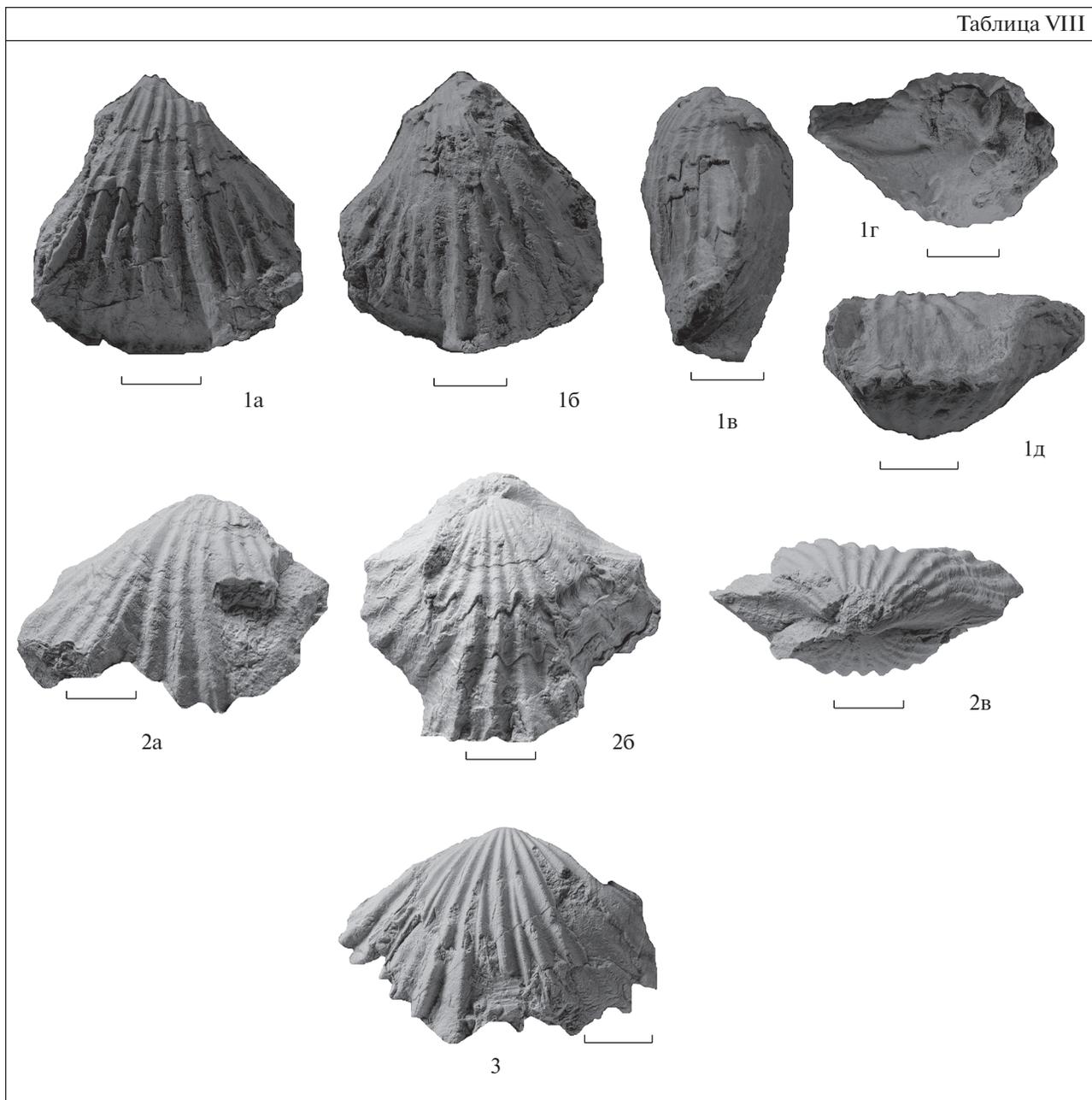
ОБСУЖДЕНИЕ

Форма раковины, которая наблюдается у *F. ferganica*, необычна для большинства палео-

зойских ринхонеллид. Прежде всего, раковины ферганотехий очень крупные, их створки слабо вздутые, не образуют глубоких синуса и седла. Обращает на себя внимание сильное утолщение макушек створок. Утолщение макушки брюшной створки до 5.57 мм (при длине раковины – 58 мм, ширине – 54.2 мм, высоте – 20.3 мм). Столь же сильно утолщена и макушка спинной створки. По форме раковины и упомянутым утолщениям можно предположить, что раковина располагалась по отношению к субстрату под большим углом: макушка была опущена вертикально вниз, а передний край задран вверх. Утяжеленная макушка являлась противовесом, который способствовал выравниванию и закреплению раковины почти в вертикальном положении. Признаков широкого дельтидия в брюшной створке не обнаружено. Вероятно, утяжеленная часть раковины, за неимением мощной ножки, способствовала закреплению макушечной части раковины в мягком субстрате.

Похожую форму раковины имеет современный род брахиопод *Terebratulina* d'Orbigny, 1847 из отряда *Terebratulida*, известный с поздней юры. Но у него нет сильного утолщения макушек створок (рис. 4). Прикрепляются эти брахиоподы с помощью ножки. Раковина может быть ориентирована под большим углом к поверхности суб-

Таблица VIII



Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–3. *Ferganotoechia ferganica* (Nalivkin, 1930): 1 – голотип ЦНИГР № 901/94, внешнее строение раковины: 1а – вид со стороны брюшной створки, 1б – вид со стороны спинной створки, 1в – вид сбоку, 1г – вид со стороны макушки, 1д – вид с переднего края; Западная Фергана, лев. берег р. Шахимардан, около 3 км ниже кишлака Шахимардан; средний девон, эйфельский ярус; 2 – экз. ПИН, № 5647/1, внешнее строение раковины: 2а – вид со стороны брюшной створки, 2б – вид со стороны спинной створки, 2в – вид со стороны макушки; 3 – экз. ПИН, № 5647/2, внешнее строение спинной створки; Узбекистан, горы Куралим-Тау, обн. 12 (из брахиоподового известняка); средний девон, эйфельский ярус, ляглинский горизонт. Размерная шкала 1 см.

страта. Вероятно, так же была ориентирована раковина *Ferganotoechia*.

Подобное утолщение макушек раковины встречается в различных надсемействах девонских ринхонеллид, например, среди *Rhynchotrematoidea* – *Dushanirhynchia* Wang et Zhu, 1979

(*Trigonirhynchiidae*), *Latonotoechia* Havlíček, 1960 (*Machaerariidae*); *Uncinuloidea* – *Sulcatina* Schmidt, 1964 (*Eatoniidae*), *Dogdoa* Baranov, 1982 (*Innaechiidae*); *Camarotoechioidea* – *Katuniella* Kulkov in Savage, 2002, *Minirostrella* Balinski, 1995 (*Leiorhynchidae*); *Pugnacoidea* – *Errhynch* Havlíček,

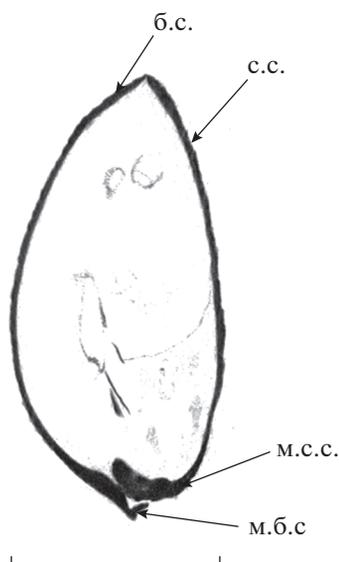


Рис. 4. Виртуальный продольный срез раковины брахиоподы *Terebratulina retusa* (L., 1758), вид сбоку, экз. ПИН, № 3966/120; западная часть Баренцева моря, гл. 260 м; современная. Обозначения: б.с. – брюшная створка, с.с. – спинная створка, м.с.с. – макушка брюшной створки, м.б.с. – макушка спинной створки. Внутри раковины просматриваются мягкие ткани. Размерная шкала 5 мм.

1982 (*Rozmanariidae*), *Carolirhynchia* Havlíček, 1992 (*Aseptirhynchiidae*), *Schnurella* Schmidt, 1964 (*Yunnanellidae*). Утолщение макушек створок

происходило независимо в разных группах девонских ринхонеллид. Это адаптация к закориванию в мягком грунте при наличии ножки. Утяжеленные макушки позволяли оставаться почти в вертикальном положении за счет заглубления в грунт.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Наливкин Д.В. Брахиоподы верхнего и среднего девона Туркестана // Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1930. Вып. 180. 221 с.

Ржонсницкая М.А., Куликова В.Ф., Петросян Н.М. Разрезы нижнего и низов среднего девона р. Исфары // Тез. сообщ. по биостратигр. погранич. сл. нижнего и среднего девона СССР на полевой сессии Межд. подкомиссии по стратиграфии девона. Л.: ВСЕГЕИ, 1978. С. 66–69.

Ржонсницкая М.А., Куликова В.Ф., Петросян Н.М. Разрезы нижнего и низов среднего девона Южной Ферганы // Биостратиграфия пограничных отложений нижнего и среднего девона. Тр. полев. сесс. Межд. подком. по стратигр. девона. Самарканд, 1978. Л.: Наука, 1982. С. 123–129.

Savage N.M. Rhynchonellida (part) // Treatise on Invertebrate Paleontology: Part H. Brachiopoda, Revised. Vol. 6: Supplement / Ed. Kaesler P.A. Boulder–Lawrence: Geol. Soc. Amer.–Univ. Kansas Press, 2007. P. 2532–2716.

Savage N.M., Manceñido M.O., Owen E.F. et al. Order Rhynchonellida // Treatise on Invertebrate Paleontology: Part H. Brachiopoda, Revised. Vol. 4: Rhynchonelliformea (Part) / Ed. Kaesler R.L. Boulder–Lawrence: Geol. Soc. Amer.–Univ. Kansas Press, 2002. P. 1027–1376.

Systematic Position of a Genus *Ferganotoechia* Rzhonsnitskaia, 1978 (Rhynchonellida, Brachiopoda)

A. V. Pakhnevich

The study of the holotype and topotypes of the species *Camarotoechia ferganica* Nalivkin, 1930, referred by M.A. Rzhonsnitskaya to the genus *Ferganotoechia* Rzhonsnitskaia in Rzhonsnitskaia, Kulikova et Petrosyan, 1978, is carried out. For the first time an internal structure of the species is described and a diagnosis of the genus *Ferganotoechia* is published. The genus is referred to the subfamily Trigonirhynchiinae of the family Trigonirhynchiidae.

Keywords: brachiopods, Rhynchonellida, Trigonirhynchiinae, *Ferganotoechia*, micro-CT

УДК 564.711:551.733

НОВЫЙ ВИД МШАНОК РОДА DIANULITES EICHWALD ИЗ ОРДОВИКА ГОРНОГО АЛТАЯ И РОССИЙСКОЙ АРКТИКИ

© 2020 г. А. В. Коромыслова^{а, *}, Н. В. Сенников^{б, с, **}

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

^бИнститут нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, Россия

^сНовосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия

*e-mail: koromysova.anna@mail.ru

**e-mail: SennikovNV@ipgg.sbras.ru

Поступила в редакцию 12.04.2019 г.

После доработки 03.06.2019 г.

Принята к публикации 03.06.2019 г.

Новый вид мшанок *Dianulites altaicus* sp. nov. (отряд *Esthonioporata*) описан из сандбийского яруса верхнего ордовика Прителецкой части Горного Алтая. Ревизована коллекция мшанок рода *Dianulites* Eichwald, 1829 из нижнего и среднего ордовика архипелага Новая Земля и о-ва Вайгач, Российская Арктика. Установлено, что мшанки, ранее относимые к виду *D. janischevskyi* Modzalevskaya, 1953 из нижнего и среднего ордовика архипелага Новая Земля, принадлежат к виду *D. altaicus* sp. nov. Выявлено, что в ордовике Российской Арктики существовало две группы видов рода *Dianulites*; представители первой группы обладали мезозооциями, у представителей второй группы, к которой относится и новый вид, мезозооции отсутствовали, однако у некоторых из них присутствовали минупоры.

Ключевые слова: Bryozoa, *Esthonioporata*, ордовик, Горный Алтай, Российская Арктика

DOI: 10.31857/S0031031X20050086

ВВЕДЕНИЕ

Род *Dianulites* установлен Э. Эйхвальдом (Eichwald, 1829) и, согласно данным кладистического анализа, входит в отряд *Esthonioporata*, надотряд *Palaeostomata* (Ma et al., 2014). За типовой вид рода изначально (Eichwald, 1859, 1860) был принят вид *D. detritus* Eichwald, 1829, который позднее был признан младшим синонимом вида *D. fastigiatus* Eichwald, 1829 (Dybowski, 1877). В настоящее время типовым видом рода считается *D. fastigiatus* (Bassler, 1911; Taylor, Wilson, 1999).

Вид *Dianulites borealis* Astrova, 1965 из раннего ордовика архипелага Северная Земля (Российская Арктика), согласно А. Эрнсту и др. (Ernst et al., 2014), имеет тремадокский возраст и является древнейшим представителем этого рода. Однако по данным Л.В. Нехорошевой (2015), возраст *D. borealis* не может быть древнее флю (ранний ордовик). Также из раннего–среднего ордовика Российской Арктики (архипелаг Новая Земля, о-в Вайгач) Г.Г. Астровой (1965) были описаны виды *D. janischevskyi* Modzalevskaya, 1953 и *D. preinsuetus* Astrova, 1965.

Наибольшее распространение род *Dianulites* получил в Балтийском палеобассейне, где на про-

тяжении всего ордовика в разные временные интервалы существовало около десяти его видов (Bassler, 1911; Модзалеvская, 1953; Мянниль, 1959; Pushkin, Popov, 1999; Пушкин, Попов, 2001; Pushkin, 2002; Koromysova, 2011). Вид *D. helenae* (Modzalevskaya, 1953) является древнейшим на этой территории и известен, начиная с раннего ордовика (флю, биллинген) (Пушкин, Попов, 2001).

Древнейшим представителем рода *Dianulites* в Сев. Америке является *D. fastigiatus*, описанный из флюского яруса нижнего ордовика [формация Филлмор (Fillmore Formation), западная Юта; Канадий (Canadian), зона *Didymograptus bifidus*, поднятие Озарк, штаты Арканзас и Миссури] (McLeod, 1978; Taylor, Wilson, 1999). Другие представители рода на данной территории приурочены только к верхнему ордовика. Вид *D. rocklandensis* Wilson, 1921 известен из сандбийского яруса (Blackriveran) Оттавы, Канада (Wilson, 1921; Fritz, 1957); виды *D. insueta* Bassler, 1928 и *D. globularis* Bassler, 1928 – из хирнантского яруса (Richmondian, English Head Formation и Gama-chian, Ellis Bay Formation) о-ва Антикосты, Канада (Bassler, 1928).



Рис. 1. Внешний вид колоний мшанок *Dianulites altaicus* sp. nov.: *a* – паратип ПИН, № 5654/7; *б* – паратип ПИН, № 5654/8; *в* – голотип ПИН, № 5654/3; *г* – паратип ПИН, № 5654/9; Прителецкая часть Горного Алтая, р. Иогач, разрез “Тозодов”; верхний ордовик, сандбийский ярус. Размер линейки – 1 см.

Из других регионов мира известны только единичные представители рода *Dianulites*: *D. janischewskyi* описан из среднего ордовика Большеземельской тундры (Нехорошева, 2003); *D. petropolitanus* – из среднего ордовика Среднего Урала (Иванов, Мягкова, 1950) и верхнего ордовика Китая (Ozaki, 1933); *D. ramosiformis* Jaroshinskaja, 1967 – из верхнего ордовика, хирнантского яруса (чеборская свита) Прителецкой части Горного Алтая (Ярошинская, 1967).

Цель настоящей статьи – описать новый вид мшанок *D. altaicus* sp. nov. из сандбийского яруса верхнего ордовика Прителецкой части Горного Алтая и выявить его стратиграфическое и географическое распространение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученные колонии мшанок происходят из отложений сандбийского яруса (поздний ордовик) Прителецкой части Горного Алтая (западнее северной части Телецкого озера) и отобраны в разрезе “Тозодов”. Разрез расположен в правом борту руч. Тозодов, правого притока р. Иогач, в 1 км от устья ручья в двух дорожных карьерах (Сенников и др., 2018). Мшанки были обнаружены в восьмой пачке разреза мощностью 8–10 м. Пачка представлена чередованием алевролитов и мелкозернистых слабоизвестковистых песчаников стально-серого и зеленовато-серого цвета.

Изготовление шлифов и исследование колоний мшанок проводилось в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН). Изображения шлифов были получены с помощью стереоскопического микроскопа (СМ) Leica M165C и программы Imagescore. Замеры элементов колоний сделаны с использованием СМ-изображений и приведены в тексте как наблюдаемый диапазон, за которым в скобках следует среднее арифметическое \pm стандартное отклонение, количество исследованных колоний (N) и общее количество выполненных измерений (n). Изученная коллекция хранится в Лаборатории высших беспозвоночных ПИН РАН, № 5654.

Дополнительно были переизучены экземпляры мшанок рода *Dianulites* из ордовика архипелага Новая Земля и о-ва Вайгач (Российская Арктика), описанные Астровой (1965) и хранящиеся в ПИН РАН, №№ 1245, 1393.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

К Л А С С STENOLAEMATA

Н А Д О Т Р Я Д PALAEOSTOMATA

О Т Р Я Д ESTHONIOPORATA

СЕМЕЙСТВО DIANULITIDAE VINASSA DE REGNY, 1921

Род *Dianulites* Eichwald, 1829

Dianulites altaicus Koromyslova et Sennikov, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Dianulites janischewskyi Modzalevskaya: Астрова, 1965, с. 132, табл. IV, фиг. 1.

?*Dianulites* aff. *petropolitana* Dybowski: Ozaki, 1933, с. 116, табл. IX, фиг. 1, 2, табл. X, фиг. 1, 2.

Г о л о т и п – ПИН, № 5654/3; Прителецкая часть Горного Алтая, правый борт руч. Тозодов (приток р. Иогач), разрез “Тозодов”; верхний ордовик, сандбий.

О п и с а н и е (рис. 1–3) (основано на типовом материале). Колонии полусферические, неправильно-сферические, грибовидные, с гладкой внешней поверхностью, сильно ожелезненные (рис. 1), высотой 10–30 мм, шириной 15–30 мм; часто с прижизненными повреждениями, наблюдаемыми в продольных срезах (табл. IX, фиг. 1в; рис. 2, *a*, *в*). Эпитека не наблюдалась. Стенки автозооциев однородно-зернистой структуры, слабоволнистые, толщиной 20–40 мкм. Макулы, представляющие собой скопление крупных автозооциев, размером 2.5–3.5 мм, слабо выражены и не выступают над поверхностью колонии. Апертуры пяти- и шестиугольные; в макулах размером 300–560 мкм (410 ± 49 мкм; $N 4, n 48$), между макулами размером 250–390 мкм (300 ± 29 мкм; $N 4, n 48$). На 2 мм пространства в макулах приходится 5 апертур, между макулами – 7 апертур. Диафрагмы частые, в основном прямые, реже волнообразные или косые, толщиной 20–50 мкм. Расстояние

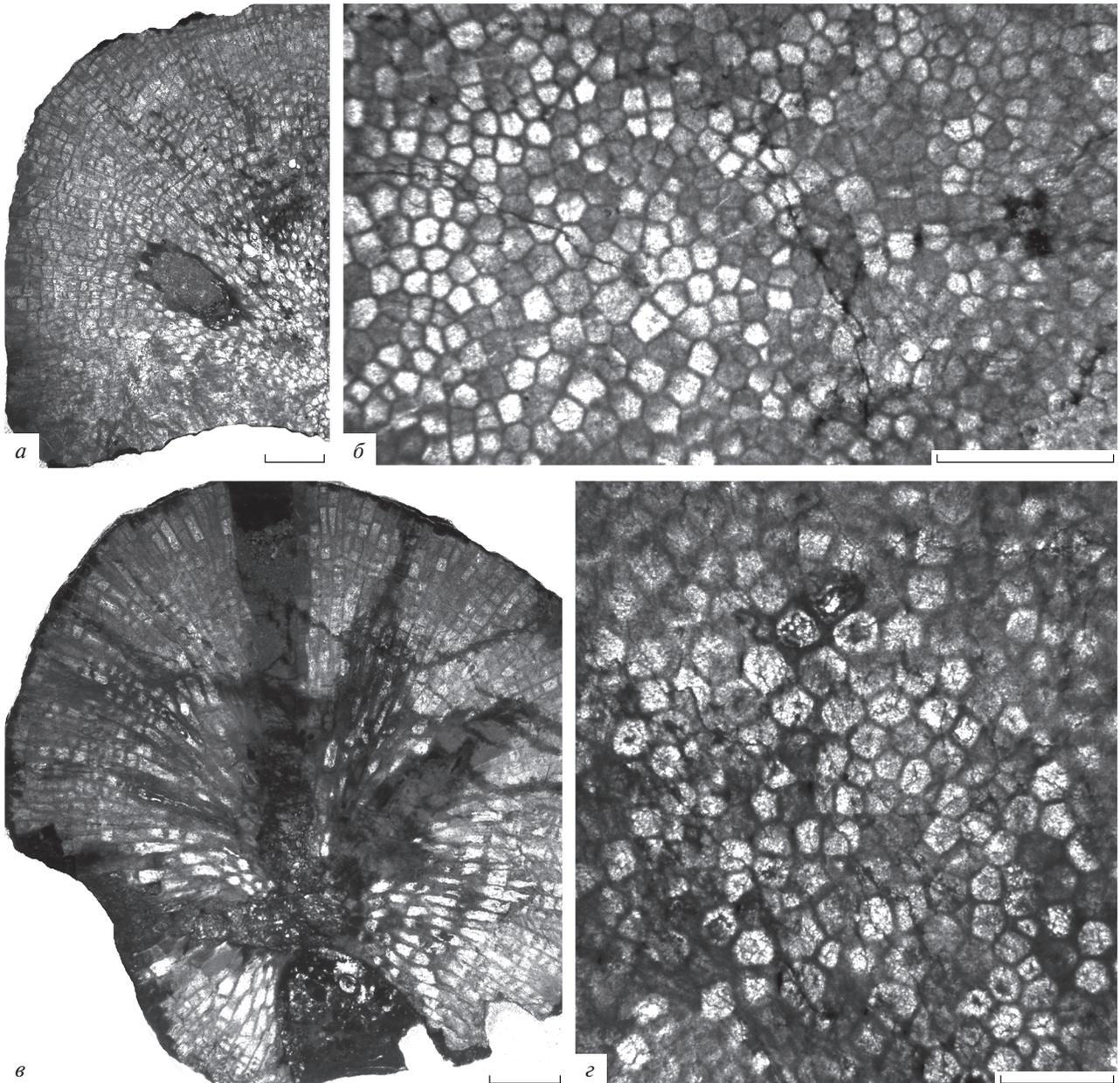


Рис. 2. Мшанки *Dianulites altaicus* sp. nov. с прижизненными повреждениями, вызванными посторонними организмами: *a, б* – паратип ПИН, № 5654/4: *a* – продольный срез колонии с повреждением, *б* – тангенциальный срез колонии; *в, з* – паратип ПИН, № 5654/6: *в* – продольный срез колонии с повреждением, *з* – тангенциальный срез колонии; Прителецкая часть Горного Алтая, р. Иогач, разрез “Тозодов”; верхний ордовик, сандбийский ярус. Размер линеек: *a–в* – 2; *з* – 1 мм.

между диафрагмами 200–950 мкм (507 ± 215 мкм; *N* 4, *n* 36). На 1 мм длины автозооэция приходится 2–3 диафрагмы, реже 4–5. Присутствуют редкие зооэции с неправильно трех- или четырехугольными аперттурами, размером 150–260 мкм (191 ± 31 мкм; *N* 4, *n* 23). Мезозооэции отсутствуют.

Изменчивость. Межколониальная изменчивость проявляется в различном размере апертур автозооэциев в колониях разного возраста

и в разном количестве зооэциев с неправильно трех- или четырехугольными аперттурами. Колонии мшанок из нижнего и среднего ордовика архипелага Новая Земля (НЗ), ранее описанные Астровой (1965) как *D. janischevskyi*, отнесены к *D. altaicus* sp. nov. (см. подробнее “Обсуждение”) и отличаются от мшанок этого вида из верхнего ордовика Горного Алтая (ГА) меньшими размерами апертур автозооэциев: в макулах (340–480 мкм у мшанок с НЗ против 300–560 мкм у

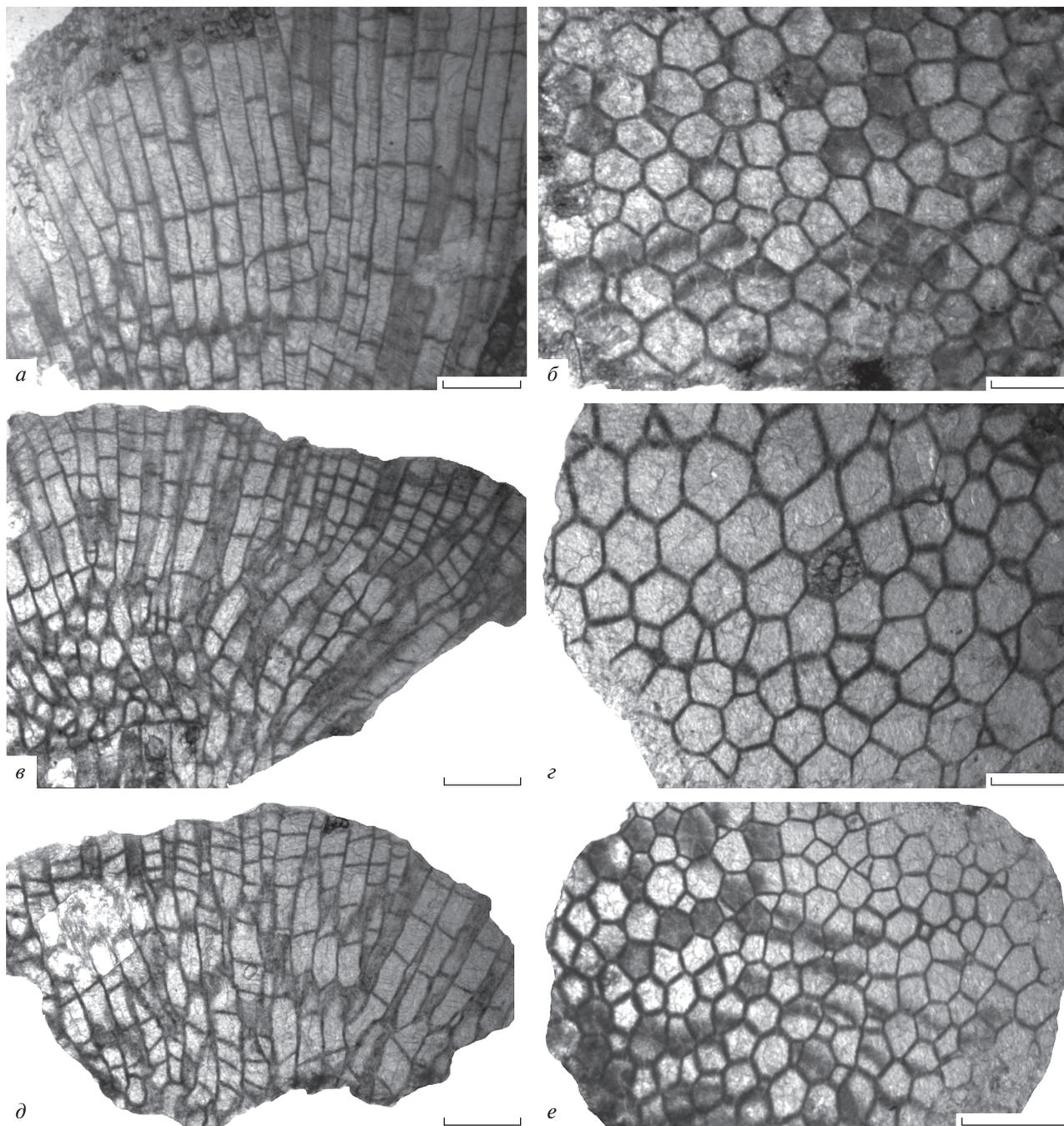


Рис. 3. Мшанки *Dianulites altaicus* sp. nov. из нижнего ордовика архипелага Новая Земля, ранее относимые к виду *D. janischevskyi* Modzalevskaya, 1953: *a, б* – экз. ПИН, № 1245/34 [изображен Астровой (1965, табл. IV, фиг. 1)]: *a* – продольный срез колонии, *б* – тангенциальный срез колонии; *в, г* – экз. ПИН, № 1245/26: *в* – продольный срез колонии, *г* – тангенциальный срез колонии; *д, е* – экз. ПИН, № 1245/31: *д* – продольный срез колонии, *е* – тангенциальный срез колонии. Размер линеек: *a, в, д, е* – 1 мм; *б, г* – 500 мкм.

мшанок из ГА), между макул (180–370 мкм у мшанок с НЗ против 250–390 мкм у мшанок из ГА) и большим количеством зооциев с неправильно трех- или четырехугольными апертурами.

С р а в н е н и е. Ранее только один вид рода *Dianulites* – *D. ramosiformis* Jaroshinskaja, 1967 –

был описан из верхнего ордовика (хирнантский ярус, чеборская формация) Прителецкой части Горного Алтая, р. Иогач (Ярошинская, 1967). Новый вид отличается от *D. ramosiformis* полусферическими и грибовидными колониями вместо ветвистых, и многочисленными диафрагмами в

автозооэциях вместо редких. От наиболее близкого вида *D. petropolitanus* Dybowski, 1877, характеризующегося широким стратиграфическим и географическим распространением (Модзалевская, 1953; Мянниль, 1959; Пушкин, Попов, 2001; Wyse Jackson et al., 2001; Pushkin, 2002), *D. altaicus* sp. nov. отличается слабовыраженными макулами и в значительной степени меньшими размерами апертур автозооэциев: в макулах (300–560 мкм против 720–1050 мкм у *D. petropolitanus*; см. Pushkin, 2002) и между макулами (250–390 мкм против 580–700 мкм у *D. petropolitanus*; см. Pushkin, 2002). Новый вид отличается от большинства других видов рода *Dianulites*, установленных В.И. Пушкиным (Пушкин, Попов, 2001) в нижнем и среднем ордовике Ленинградской области России и Белоруссии, наличием обильных диафрагм вместо редких или отсутствующих.

Распространение. Нижний-верхний ордовик; Россия, Арктика и Прителецкая часть Горного Алтая; предположительно, верхний ордовик Китая.

Материал. Кроме голотипа, семь паратипов из того же местонахождения: ПИН, №№ 5654/1, 5654/2, 5654/4, 5654/6-5654/9.

ОБСУЖДЕНИЕ

Р.М. Мяннилем (1959) было выделено три группы видов рода *Dianulites*. К первой группе им отнесены, наряду с другими, виды *D. fastigiatus* и *D. janischevskyi*, для которых характерны многочисленные мезозооэции, плохо различимые в продольном сечении, так как обладают редкими диафрагмами. Однако в тангенциальном сечении они четко выделяются по неправильно трех-четырёхугольным апертурам; мезозооэции окружают автозооэции и часто образуют скопления. Во вторую группу Мяннилем (1959) были включены виды, мезозооэции которых имеют частые диафрагмы [один из видов этой группы, *Dianulites hexaporites* (Pander, 1830), отнесен Пушкиным (Pushkin, Попов, 2005) к роду *Hexaporites* Pander, 1830]. Третья группа объединяет виды (один из них *D. petropolitanus*) без мезозооэциев. Однако наряду с обычными автозооэциями в колониях мшанок этих видов присутствуют зооэции с неправильно трех-четырёхугольными апертурами, которые не окружают автозооэции и не образуют скопления. Предположительно, эти структуры представляют собой начальные стадии роста автозооэциев. Вид *D. altaicus* sp. nov. может быть отнесен к третьей группе видов рода *Dianulites*, так как в колониях этих мшанок мезозооэции отсутствуют, но присутствуют редкие зооэции с неправильно трех-четырёхугольными апертурами.

При исследовании мшанок *D. altaicus* sp. nov. из верхнего ордовика Горного Алтая было обнаружено их сходство с мшанками рода *Dianulites* из нелидовского горизонта [коррелируется с флоским – низами дарривилского яруса, нижний–средний ордовик (Нехорошева, 2015)] архипелага Новая Земля, Российская Арктика, отнесенных Астровой (1965) к виду *D. janischevskyi*. Эти мшанки отличаются от экземпляров вида *D. janischevskyi*, которые были описаны Е.А. Модзалевской (1953) и Мяннилем (1959), отсутствием мезозооэциев (рис. 3), что, в свою очередь, сближает их с *D. altaicus* sp. nov. из верхнего ордовика Горного Алтая.

Предположительно, к новому виду относятся мшанки, описанные К. Озаки (Ozaki, 1933) как *Dianulites* aff. *petropolitana* Dybowski, из верхнего ордовика Китая. У китайских представителей *Dianulites*, так же как и у *D. altaicus* sp. nov., макулы выражены слабо, а на 2 мм пространства в макулах приходится 5 и более апертур.

Для сравнения нового вида с другими представителями рода *Dianulites*, известными в ордовике Российской Арктики, был ревизован типовой материал видов *D. borealis* и *D. preinsuetus*. Установлено, что новый вид по своей морфологии значительно сближается с видом *D. preinsuetus*, который описан из среднего ордовика о-ва Вайгач (Астрова, 1965, с. 134, табл. V, фиг. 1; в этой статье изображен на рис. 4, а–д). Однако последний отличается более крупными апертурами автозооэциев [в макулах (560–690 мкм у *D. preinsuetus* против 300–560 мкм у *D. altaicus* sp. nov.) и между макулами (370–460 мкм у *D. preinsuetus* против 250–390 мкм у *D. altaicus* sp. nov.)]. Кроме того, у *D. preinsuetus* присутствуют поры и минупоры (рис. 4, в, д), тогда как у *D. altaicus* sp. nov. поры и минупоры в стенках зооэциев не наблюдаются. Экземпляр, представленный только тангенциальным срезом (рис. 4, е) и отнесенный Астровой (1965) к виду *D. preinsuetus*, очевидно, не является представителем этого вида, так как у него наблюдаются многочисленные срезы, предположительно, мезозооэциев, которые у данного вида отсутствуют.

У типовых экземпляров вида *D. borealis*, описанных из нижнего ордовика архипелага Новая Земля (Астрова, 1965, с. 133, табл. IV, фиг. 2; в этой статье изображен на рис. 5), и, очевидно, у представителей этого вида из нижнего ордовика архипелага Северная Земля (Ernst et al., 2014, с. 316, фиг. 4, 5), наблюдаются многочисленные мезозооэции, характерные для первой группы видов рода *Dianulites*. Новый вид отличается от *D. borealis* более частыми диафрагмами и отсутствием мезозооэциев. Кроме того, у *D. borealis* присутствуют поры в утолщенных участках сте-

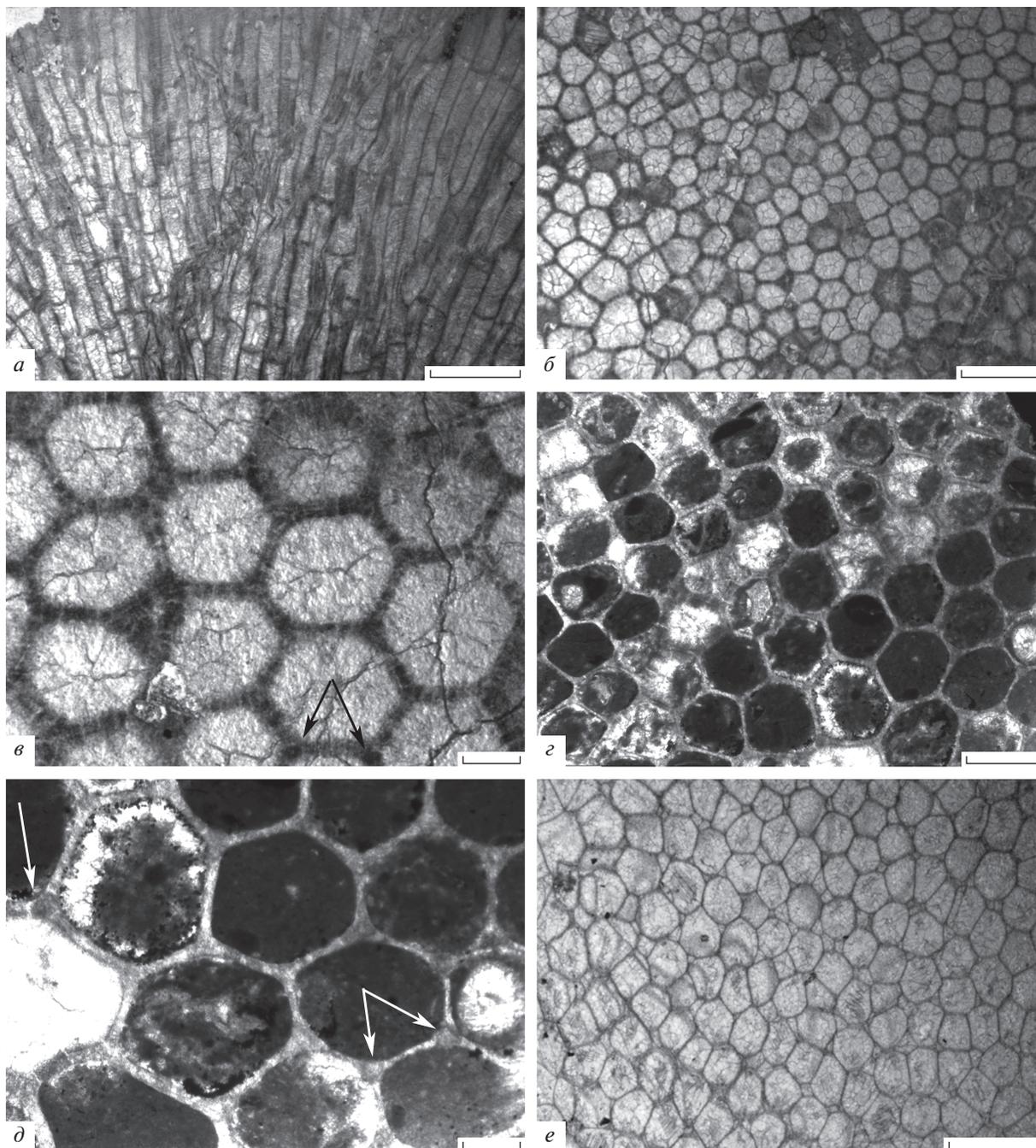
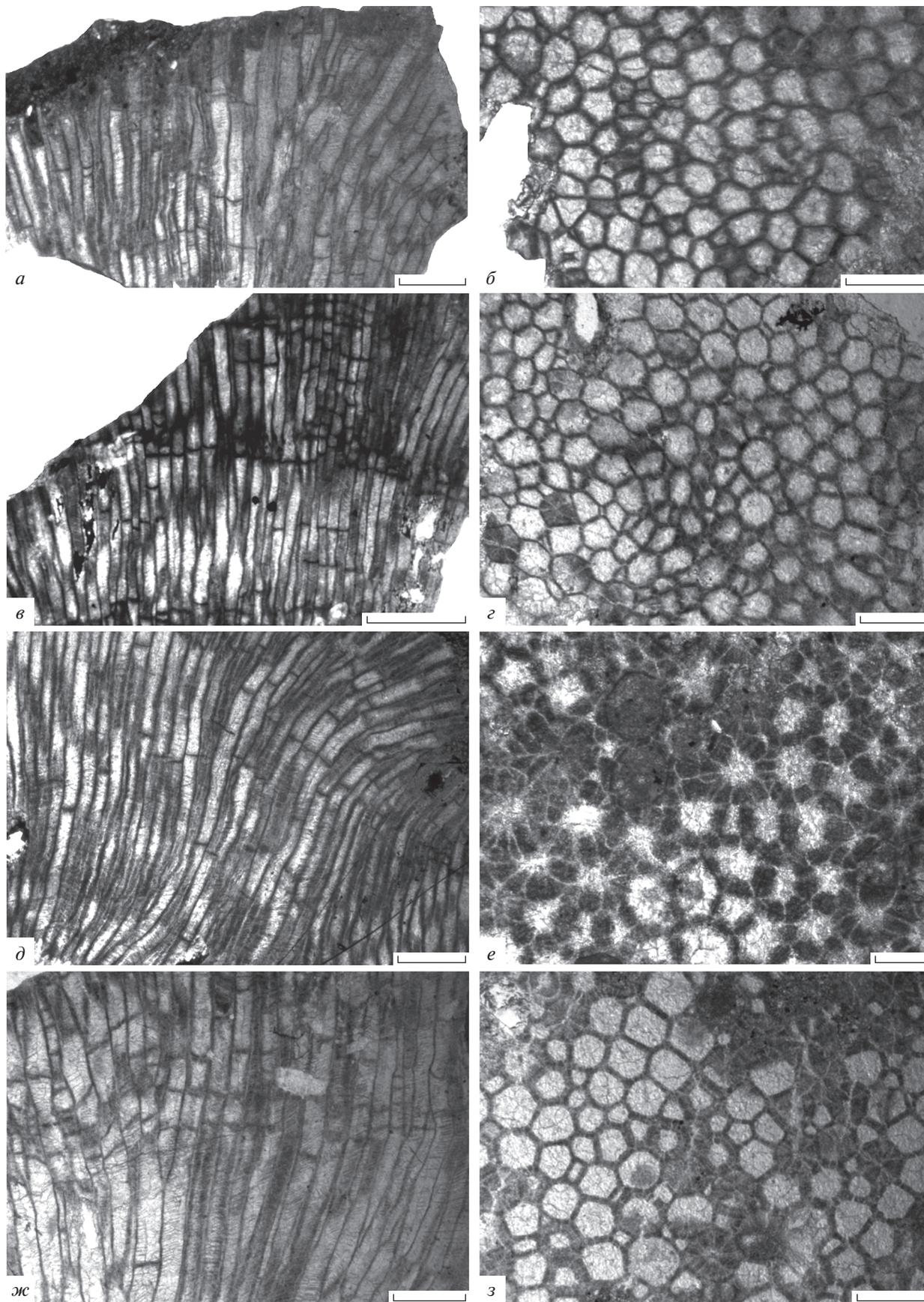


Рис. 4. Мшанки рода *Dianulites* из среднего ордовика о-ва Вайгач: *a–d* – *D. preinsuetus* Astrova, 1965: *a–b* – голотип ПИН, № 1393/29 [изображен Астровой (1965, табл. V, фиг. 1)]: *a* – продольный срез колонии, *b* – тангенциальный срез колонии; *c* – тангенциальный срез колонии, видны многочисленные поры в стенках зооэциев и, возможно, минутопоры (показано стрелками); *d* – паратип ПИН, № 1393/89: *e* – тангенциальный срез колонии, *f* – тангенциальный срез колонии, стрелками показаны минутопоры; *e* – *Dianulites* sp., экз. ПИН, № 1393/90 [отнесен Астровой (1965) к виду *D. preinsuetus*], тангенциальный срез колонии, видны многочисленные ?мезозооэциев. Размер линеек: *a* – 2 мм; *b*, *e* – 1 мм; *c* – 500 мкм; *f*, *d* – 200 мкм.

Рис. 5. Мшанки *Dianulites borealis* Astrova, 1965 из нижнего ордовика архипелага Новая Земля: *a*, *b* – голотип ПИН, № 1245/13 [изображен Астровой (1965, табл. IV, фиг. 2)]: *a* – продольный срез колонии, *b* – тангенциальный срез колонии, видны апертурные автозооэциев и мезозооэциев; *c*, *e* – паратип ПИН, № 1245/87: *c* – продольный срез колонии, *e* – тангенциальный срез колонии, видны апертурные автозооэциев и мезозооэциев; *d*, *e* – паратип ПИН, № 1245/88: *d* – продольный срез колонии, *e* – тангенциальный срез колонии, видны утолщенные стенки зооэциев с многочисленными порами; *ж*, *з* – экз. ПИН, № 1245/84 [отнесен Астровой (1965) к виду *D. janischevskyi* Modzalevskaya]: *ж* – продольный срез колонии, *з* – тангенциальный срез колонии, видны апертурные автозооэциев и мезозооэциев. Размер линеек: *a*, *d*, *з* – 1 мм; *c*, *e* – 2 мм; *b*, *e*, *ж* – 500 мкм; *e* – 200 мкм.



нок зооэциев (рис. 5, е), что, возможно, связано с сохранностью материала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлен новый вид рода *Dianulites* – *D. altaicus* sp. nov., типовой материал которого происходит из сандбийского яруса (поздний ордовик) Прителецкой части Горного Алтая (западнее от северной части Телецкого озера), из разреза “Тозодов”, р. Иогач. Мшанки позднего ордовика Горного Алтая обильны и разнообразны; они изучены как из чеборской свиты (хирнантский ярус) Прителецкой части Горного Алтая, так и из гурьяновской свиты (сандбийский ярус) северо-восточной части Горного Алтая (Ярошинская, 1960а, б, 1962, 1967; Jaroshinskaya, 1973). Однако ранее только один вид рода *Dianulites* – *D. ramosoformis* – был описан из верхнего ордовика (чеборская свита) этого региона.

Вид *D. altaicus* sp. nov., наряду с видами *D. fastigiatus* и *D. petropolitanus*, имеет широкое стратиграфическое и географическое распространение. Новый вид известен из нижнего и среднего ордовика Российской Арктики, верхнего ордовика Прителецкой части Горного Алтая и, возможно, верхнего ордовика Китая.

Выявлено, что в ордовике Российской Арктики существовали две группы видов рода *Dianulites*. Представители первой группы (*D. borealis*) обладали мезозооэциями, у представителей второй группы (*D. altaicus* sp. nov. и *D. preinsuetus*) мезозооэции отсутствовали. Кроме того, у видов *D. borealis* и *D. preinsuetus* наблюдаются поры в утолщенных участках стенок зооэциев, а у *D. preinsuetus* – минутапоры, тогда как у всех других представителей этого рода, а также у *D. altaicus* sp. nov., поры и минутапоры в стенках зооэциев отсутствуют.

* * *

Авторы благодарны Л.А. Висковой (ПИН РАН) и З.А. Толоконниковой (Кубанский государственный ун-т) за критический просмотр рукописи и ценные замечания. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ, № 18-05-00245 А и № 18-04-01046 А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астрова Г.Г. Морфология, история развития и система ордовикских и силурийских мшанок. М.: Наука, 1965. 431 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 106).

Иванов А.Н., Мягкова Е.И. Определитель фауны ордовика западного склона Среднего Урала. Свердловск, 1950. 32 с. (Тр. Горно-геол. ин-та Уральского фил-ла АН СССР. Вып. 18).

Модзалевская Е.А. Трепостоматы ордовика Прибалтики и их стратиграфическое значение // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. 1953. Вып. 78. С. 91–196.

Мянниль Р.М. Вопросы стратиграфии и мшанки ордовика Эстонии. Дис. ... канд. геол.-мин. наук. Таллин: Ин-т геол. АН ЭССР, 1959. 542 с.

Нехорошева Л.В. Ордовикские и силурийские мшанки из валунов ледниковых покровов плейстоцена Большеземельской тундры (северо-восток европейской части России) // Матер. по биостратиграфии, фауне и флоре фанерозоя полярных областей / Ред. Бондарев В.И. СПб., 2003. С. 10–19 (Тр. НИИГА ВНИИОкеан-геология. Т. 199).

Нехорошева Л.В. К вопросу о возрасте кружилихинской свиты ордовика Северной Земли в связи с находками в ней мшанок *Dianulites borealis* Astrova (Отряд *Trepostomata*) // Региональная геология и металлогения. 2015. Т. 62. С. 45–48.

Пушкин В.И., Попов Л.Е. Род *Dianulites* (Bryozoa, Trepostomida) в арениге и лланвирне Восточно-Европейской платформы // Литасфера. 2001. Т. 15. № 2. С. 12–31.

Сенников Н.В., Обут О.Т., Гонта Т.В. и др. Ордовикские фаунистические ассоциации и осадочные комплексы Прителецкой части Горного Алтая // Тр. Палеонтол. об-ва. Т. 1. М.: ПИН РАН, 2018. С. 134–147.

Ярошинская А.М. Общая характеристика мшанок верхнего ордовика Горного Алтая // Тр. СНИИГГиМС. 1960а. Вып. 8. С. 84–85.

Ярошинская А.М. Тип Вгузоа. Мшанки // Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Т. I. Нижний палеозой / Ред. Халфин Л.Л. Новосибирск, 1960б. С. 393–400 (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 19).

Ярошинская А.М. Некоторые представители мшанок семейства *Monticuliporidae* из верхнего ордовика Горного Алтая // Матер. по палеонтол. и стратигр. Зап. Сибири. Серия нефтян. геол. Л., 1962. С. 143–153 (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 23).

Ярошинская А.М. Некоторые новые мшанки из ордовика Горного Алтая, Горной Шории и Салаира // Некоторые вопросы геологии Западной Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1967. С. 183–191 (Уч. записки ТГУ. № 63).

Bassler R.S. The Early Paleozoic Bryozoa of the Baltic Provinces // Bull. Smithson. Inst. U.S. Nat. Mus. 1911. № 77. P. 1–382.

Bassler R.S. Bryozoa // Geology of Anticosti Island. Ottawa, 1928. P. 143–168 (Mem. Geol. Surv. Canada. № 154. Geol. Ser. 135).

Dybowski W. Die Chaetetiden der Ostbaltischen Silur-Formation // Verh. Russ. Keis. Miner. Ges. St.-Petersb. 1877. V. 2. № 14. S. 1–134.

Eichwald E. Zoologia specialis quam expositis animalibus tum vivis fom fossilibus potissimum Russiae in universum et Poloniae in specie. V. 1. Bryozoa. Vilnae: Typis Josephi Zawadzki, 1829. 314 p.

Eichwald E. Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie. Atlas. Ancienne Période. Stuttgart: E. Schweizerbart, 1859. Pl. I-LIX.

Eichwald E. Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie. Première Section de l'ancienne Période, contenant la Flore

- de l'ancienne Période et la Faune jusqu'aux Mollusques. Stuttgart: E. Schweizerbart, 1860. V. 1. 681 p.
- Ernst A., Bogolepova O.K., Hubmann B. et al. *Dianulites* (Trepostomata, Bryozoa) from the Early Ordovician of Severnaya Zemlya, Arctic Russia // *Geol. Mag.* 2014. V. 151. № 2. P. 328–338.
- Fritz M.A. Bryozoa (mainly Trepostomata) from the Ottawa formation (Middle Ordovician) of the Ottawa. St. Lawrence Lowland (Ottawa-Quebec) // *Bull. Geol. Surv. Canada.* 1957. V. 42. P. 1–75.
- Jaroshinskaya A.M. Ordovician Bryozoa of the Altai-Sayan Region // *Living and fossil Bryozoa. Recent advances in research* / Ed. G.P. Larwood. L.; N.Y.: Acad. Press, 1973. P. 421–428 (Proc. of the 2nd Intern. Bryozoology Assoc., Durham, 1971).
- Koromyslova A.V. Bryozoans of the Latorp and Volkhov horizons (Lower–Middle Ordovician) of the Leningrad Region // *Paleontol. J.* 2011. V. 45. № 8. P. 887–980.
- Ma J.Y., Buttler C.J., Taylor P.D. Cladistic analysis of the 'trepostome' suborder Esthonioporina and the systematics of Palaeozoic bryozoans // *Bryozoan Studies 2013* / Eds. Rosso A., Wyse Jackson P.N., Porter J.S. Trento, 2014. P. 153–161 (*Studi Trent. Sci. Natur.* V. 94).
- McLeod J.D. The oldest bryozoans: new evidence from the Early Ordovician // *Science.* 1978. V. 200. № 4343. P. 771–773.
- Ozaki K. On two species of Ordovician Bryozoa from South Manchuria // *Jap. J. Geol. Geogr.* 1933. V. 10. P. 115–117.
- Pushkin V.I. Middle Ordovician Bryozoa from the Podlasie-Brest Depression (Belarussian part): suborders Ceramoporina, Esthonioporina, Amplexoporina, Halloporina // *Geol. Quart.* 2002. V. 46. № 4. P. 411–434.
- Pushkin V.I., Popov L.E. Early Ordovician bryozoans from North-Western Russia // *Palaeontology.* 1999. V. 42. Pt 1. P. 171–189.
- Pushkin V.I., Popov L.E. Two enigmatic bryozoans from the Middle Ordovician of the East Baltic // *Palaeontology.* 2005. V. 48. Pt 5. P. 1065–1074.
- Taylor P.D., Wilson M.A. *Dianulites* Eichwald, 1829: An unusual Ordovician bryozoan with a high-magnesium calcite skeleton // *J. Paleontol.* 1999. V. 73. P. 38–48.
- Wyse Jackson P.N., Buttler C.J., Key M.M., Jr. *Dianulites* petropolitana Dybowski, 1877 and *Diplotrypa* petropolitana Nicholson, 1879 (Bryozoa): proposed conservation of the specific names // *Bull. Zool. Nomencl.* 2001. V. 58. № 3. P. 215–219.
- Wilson A.E. The range of certain lower Ordovician faunas of the Ottawa valley with descriptions of some new species // *Bull. Geol. Surv. Canada.* 1921. V. 33. P. 19–57.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1, 2. *Dianulites altaicus* sp. nov.: 1 – голотип ПИН, № 5654/3: 1а – продольное сечение колонии, 1б – продольное сечение участка колонии, 1в – продольное сечение с прижизненными повреждениями колонии, 1г – тангенциальное сечение колонии, 1д – тангенциальное сечение с большим увеличением; 2 – паратип ПИН, № 5654/2: 2а – продольное сечение колонии, 2б – тангенциальное сечение колонии, 2в – тангенциальное сечение с большим увеличением; Прителецкая часть Горного Алтая, р. Иогач, разрез “Тозодов”; верхний ордовик, сандбий. Размер линеек: 1а – 5 мм; 1б, 1в, 2а – 2 мм; 1г, 2б – 1 мм; 1д, 2в – 200 мкм.

New Bryozoan Species of the Genus *Dianulites* Eichwald from the Ordovician of Gorny Altai and the Russian Arctic

A. V. Koromyslova, N. V. Sennikov

A new bryozoan species *Dianulites altaicus* sp. nov. (order Esthonioporata) are described from the Sandbian, the Upper Ordovician, of the Teletskoe Lakeside in Gorny Altai. The bryozoan collection of the genus *Dianulites* Eichwald, 1829 from the Lower and Middle Ordovician of the Novaya Zemlya archipelago and Vaygach Island, Russian Arctic, is revised. The bryozoan species, recently identified as *D. janischevskiyi* Modzalevskaya, 1953 from the Lower and Middle Ordovician of the Novaya Zemlya archipelago, is shown to belong to the species *Dianulites altaicus* sp. nov. There were two groups of species of the genus *Dianulites* in the Ordovician of the Russian Arctic; the first group of species had mesozooecia, the second group of species, to which the new species belongs, had no mesozooecia, but some of them had minutopores.

Keywords: Bryozoa, Esthonioporata, Ordovician, Gorny Altai, Russian Arctic

УДК 565.7:551.761(4/5)

НОВЫЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ГРИЛЛОНОВЫЕ НАСЕКОМЫЕ (INSECTA: GRYLLONES: CNEMIDOLESTIDA, REculIDA) ИЗ ТРИАСА ЕВРАЗИИ

© 2020 г. Д. С. Аристов^{a, b, *}

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

*e-mail: danil_aristov@mail.ru

Поступила в редакцию 07.11.2019 г.

После доработки 18.11.2019 г.

Принята к публикации 18.11.2019 г.

Описаны новые и малоизвестные гриллоновые насекомые (Insecta: Gryllones) из триаса Евразии. Переописан и перенесен в семейство Sylvabestiidae отряда Cnemidolestida род Yontala Aristov, 2005 из нижнетриасового местонахождения Ёнтала (индский ярус Вологодской обл.). Sharovala triassica gen. et sp. nov. (Cnemidolestida: Sylvabestiidae) описана из среднетриасового местонахождения Мадыген (ладинский ярус Ошской области Кыргызстана). Описаны новые представители отряда Reculida: Chauliodites sakmaris sp. nov. (семейство Chaulioditidae) из нижнетриасового местонахождения Петропавловка (оленокский ярус Оренбургской обл.) и Batkenopterum kirgizicum gen. et sp. nov. (семейство Sylvarphlebiidae) из Мадыгена. Обсуждаются изменения фауны кнемидолестидовых и рекулидовых на границе палеозоя и мезозоя.

Ключевые слова: насекомые, Cnemidolestida, Reculida, триас, Евразия

DOI: 10.31857/S0031031X20050025

В данной работе обсуждаются изменения фауны некоторых отрядов гриллоновых насекомых (Cnemidolestida и Reculida) во временных окрестностях границы перми и триаса. Рассмотрен интервал с вятского яруса верхней перми по ладинский ярус триаса (местонахождение Мадыген). Распространение семейств обсуждаемых отрядов в перми дано по литературным данным (Стороженко, 1998; Rasnitsyn et al., 2013; Aristov, 2014, 2018a, b), а в триасе — по литературным (Стороженко, 1998; Аристов, 2003, 2020; Аристов и др., 2011; Bashkuev et al., 2011; Aristov, 2014, 2018a, b) и оригинальным данным.

В работе рассмотрены фауны кнемидолестидовых и рекулидовых из ряда местонахождений (рис. 1): к верхней перми относятся вятские Бельмонт (Австралия, Новый Южный Уэльс), Аристов (Россия, Вологодская обл.), Соковка (Россия, Владимирская обл.), Недуброво (Россия, Вологодская обл.), Бабий Камень (Россия, Кемеровская обл.), Тунгуска (группа местонахождений в Красноярском крае России), Залазна (Россия, Кировская обл.) и Яман-Ус (Монголия, Южно-Гобийский аймак: Уранбилэг, 2019). К индскому ярусу нижнего триаса относится Ёнта-

ла (Россия, Вологодская обл.). Местонахождения Тихвинское (Россия, Ярославская обл.) и Петропавловка (Россия, Оренбургская обл.) датируются оленекским веком, Гаммельбург и др. (группа местонахождений в Германии, Нижняя Франкония и Тюрингия), Вогезы (группа местонахождений во Франции, Эльзас и Лотарингия) — анзийским; Мадыген (Кыргызстан, Ошская обл.) относится к ладинскому ярусу среднего триаса. Для последнего местонахождения возраст приводится обычно как ладинский или карнийский ярусы среднего или верхнего триаса (Shcherbakov, 2008). Эти представления возникли, поскольку И.А. Добрускина (Dobruskina, 1995) не разделяла ладинские и карнийские флоры. Из наших данных следует, что из шести мадыгенских семейств из более молодых отложений известны только три (рис. 1), что позволяет нам подтвердить предположение о ладинском возрасте местонахождения Мадыген (А.Г. Пономаренко, личн. сообщ., 2018).

Из средней перми в верхнюю переходят три семейства кнемидолестидовых: Tillyardembiidae, Psoropteridae, Sylvabestiidae, и пять семейств рекулидовых: Chaulioditidae, Geinitziidae, Liomopteri-

Семейства	Пермь									Триас						
	До	P ₃									T ₁		T ₂		После	
		Вятский									Ин.	Олен.	Аниз.	Ла.		
		Бельмонт	Аристово	Соковка	Недуброво	Бабий Камень	Тунгуска	Залазна	Яман-Ус	Ёнтала	Тихвинское	Петропавловка	Гаммельбург	Вогезы		Мадыген
Отряд <i>Cnemidolestida</i>																
<i>Tillyardembiidae</i>	X	–	–	–	–	–	–	X								
<i>Psoropteridae</i>	X	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	X				
<i>Sylvabestiidae</i>	X	–	–	–	X	–	–	–	–	X	–	–	–	–	X	
<i>Necrophasmatidae</i>															X	X
Отряд <i>Reculida</i>																
<i>Chaulioditidae</i>	X	–	X	X	X	X	X	–	X	–	X	X	X	X		
<i>Geinitziidae</i>	X	–	–	–	–	X	X	–	–	–	–	–	–	X	X	X
<i>Liomopteridae</i>	X	X	X	–	–	X										
<i>Sylvaphlebiidae</i>	X	X	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	X	
<i>Skaliciidae</i>	X		–	–	–	X										
<i>Tunguskapteridae</i>							X									
<i>Gorochoviidae</i>															X	
<i>Madygenophlebiidae</i>															X	

Рис. 1. Распространение семейств отрядов *Cnemidolestida* и *Reculida* в конце перми – середине триаса (последовательность местонахождений дана по: Расницын, 2012).

dae, *Sylvaphlebiidae* и *Skaliciidae* (рис. 1). Из этих восьми семейств последних находок в верхней перми три – *Tillyardembiidae*, *Liomopteridae* и *Skaliciidae*. Эндемичные семейства (в данном случае *Tunguskapteridae*) в такого рода подсчетах не учитываются, т.к. являются одновременно и первой и последней находкой. Таким образом, на границе палеозоя и мезозоя вымирает 37% семейств кнемидолестидовых и рекулидовых (среди остальных насекомых на границе палеозоя и мезозоя вымирает 29% семейств: Rasnitsyn et al., 2013).

Это вымирание выглядит довольно существенным на фоне второго по масштабу пермского вымирания *Cnemidolestida* и *Reculida* в середине казанского века средней перми. В верхнеказанский подъярус не переходит 20% семейств группы (Rasnitsyn et al., 2015). Остальные пермские вымирания менее существенны. Однако процент вымерших вятских семейств может быть завышен. Фактически в данном случае речь идет не о границе перми и триаса, а о “границе” между вятским и анизийским комплексами. На сего-

дняшний день известные нижнетриасовые местонахождения насекомых очень бедны (в Ёнтале и Тихвинском известно по одному экз. кнемидолестид и рекулид, соответственно, в Петропавловке – семь экз. рекулидовых). Возможно, семейства *Tillyardembiidae*, *Liomopteridae* и *Skaliciidae* доживают до индского или оленекского веков, но пока не обнаружены. Гриллоновые анизийских местонахождений Европы изучены недостаточно. Перечисленные семейства точно не известны в Мадыгене, где собрана очень большая коллекция насекомых. Это позволяет с некоторой долей уверенности предполагать их вымирание до ладинского века среднего триаса, но не обязательно на границе перми и триаса.

Автор признателен А.П. Расницыну и А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) за замечания по рукописи. Работа поддержана Программой 15 Президиума Российской академии наук “Проблемы происхождения жизни и становления биосферы” и грантом РФФИ № 18-04-00322.

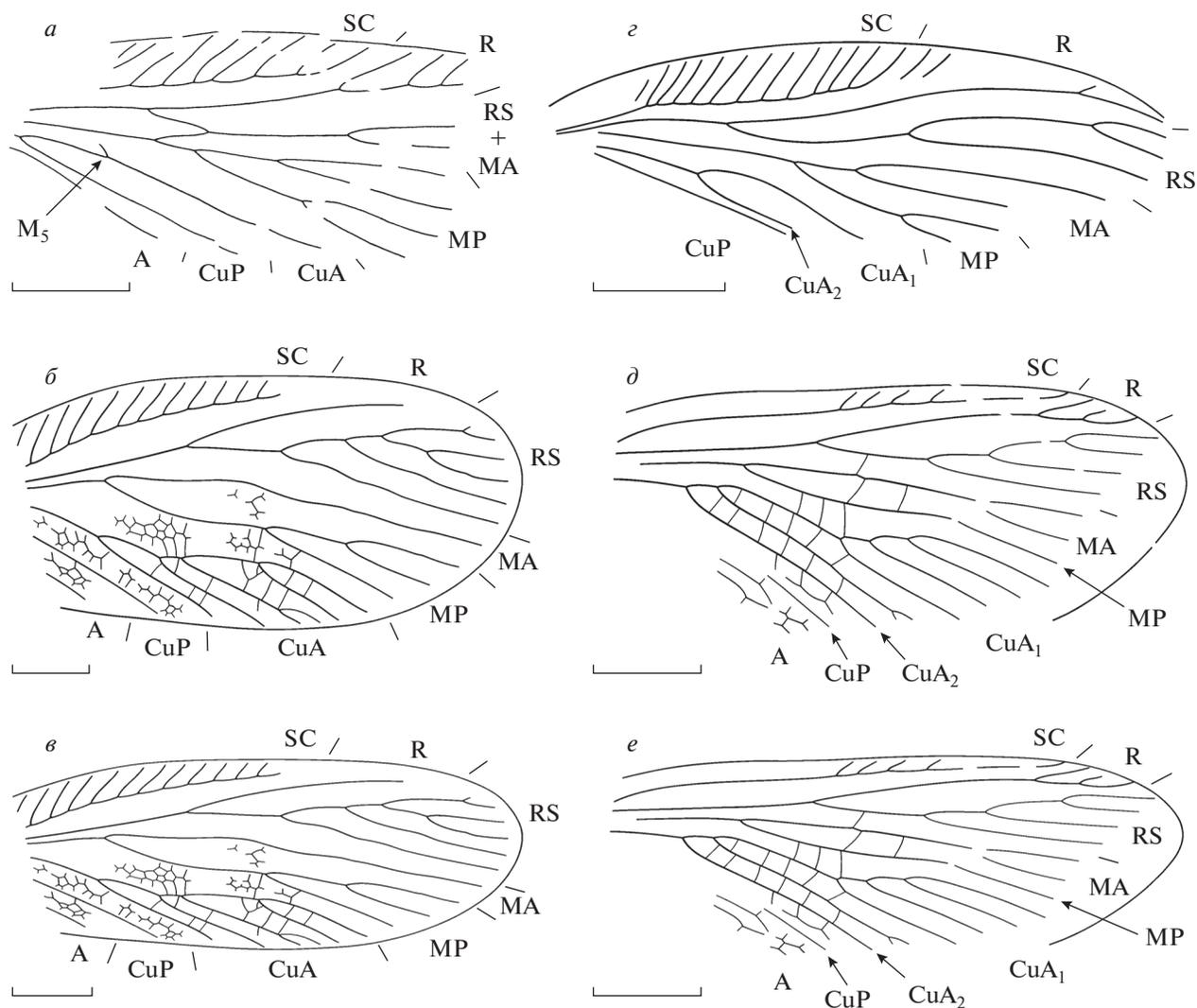


Рис. 2. Триасовые представители отрядов *Cnemidolestida* и *Reculida*, передние крылья: *a* – *Yontala camura* Aristov, 2005, голотип ПИН, № 4891/2; Вологодская обл., Ёнтала; индский ярус нижнего триаса; *б, в* – *Sharovalia triassica* sp. nov., голотип ПИН, № 2785/3021: *б* – сохранившееся переднее крыло, *в* – реконструкция; Кыргызстан, Ошская обл. Мадыген; ладинский ярус среднего триаса; *г* – *Chauliodites sakmaris* sp. nov., голотип ПИН, № 5640/4, Оренбургская обл., Петропавловка; оленекский ярус нижнего триаса; *д, е* – *Batkenopterus kirgizicum* sp. nov., голотип ПИН, № 5343/172: *д* – сохранившееся переднее крыло, *е* – реконструкция; Мадыген. Длина масштабной линейки для *a, г* соответствует 2 мм, для *б, в, д, е* – 3 мм.

ОТРЯД CNEMIDOLESTIDA
ПОДОТРЯД CNEMIDOLESTINA
СЕМЕЙСТВО SYLVABESTIIDAE ARISTOV, 2000

Род *Yontala* Aristov, 2005

Yontala camura Aristov, 2005

Табл. X, фиг. 1 (см. вклейку)

Yontala camura: Аристов, 2005, с. 66, табл. VII, фиг. 2; рис. 1, б; Пономаренко, 2016, с. 76.

Г о л о т и п – ПИН, № 4891/2, обратный отпечаток неполного переднего крыла; Вологодская обл., Кичменгско-Городецкий р-н, прав. берег р. Юг в 2 км ниже устья р. Ёнтала, местонахождение Ёнтала; нижний триас, индский ярус, вет-

лужская серия, вохминская свита, краснобаковская подсвита (Пономаренко, 2016).

О п и с а н и е (рис. 2, *a*). Мелкие насекомые. Передний край переднего крыла слабовыпуклый, костальное поле у основания RS в 2 раза шире субкостального. SC с простыми, прямыми и Y-образными передними ветвями, заканчивается у границы дистальной трети крыла. R с простыми и прямыми передними ветвями. RS начинается на границе базальной трети крыла, слит с MA, анастомоз RS+MA с двумя или тремя ветвями. Интеррадиальное поле широкое. M₅ не сближена с первым развилком M, который разделяется на двуветвистые MA и MP на уровне основания RS,

MP начинает ветвиться у своего основания, с четырьмя или более окончаниями. CuA простая, слегка изогнута S-образно. CuA до впадения M₅ вогнутая, после впадения выпуклая. Интеркубитальное поле не расширено, CuP прямая. A₁ простая, изогнута S-образно, A₂ с двумя или более ветвями.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 11.

Сравнение. Род *Yontala* наиболее сходен с *Kazanalicula* Aristov et Storozhenko, 2011 из среднепермского местонахождения Союна (казанский ярус Архангельской обл.). *Yontala* отличается от *Kazanalicula* широким костальным полем и наличием анастомоза RS + MA. У *Kazanalicula* костальное поле узкое, RS свободный (Aristov, Storozhenko, 2011).

Замечания. Род *Yontala* при описании был предположительно отнесен к семейству *Chaulioditidae* (Аристов, 2005). Для этого рода характерна простая CuA, не известная ни для *Chaulioditidae*, ни для остальных *Reculida*, к которому это семейство относится (Aristov, 2015a). Описание представителей *Sylvabestiidae* со сходным планом жилкования (Aristov, Storozhenko, 2011) позволило отнести *Yontala* к этому семейству.

У самца демонстрирует не типичный, но и не уникальный для *Сnemidolestida* признак — CuA до впадения в нее M₅ вогнутая, после него выпуклая. Такое строение CuA в переднем крыле является первичным для насекомых (Расницын, 2007). Сходное строение CuA известно, например, для некоторых карбоновых *Сnemidolestidae* из местонахождения Чуня в Красноярском крае, где она слабовогнутая или имеет нейтральный знак (Аристов, 2013), хотя специальное внимание этому признаку не уделялось. У пермских кнемидолестид CuA до впадения M₅ выпуклая.

Материал. Голотип.

Род *Sharovala* Aristov, gen. nov.

Название рода в честь А.Г. Шарова и от *ala lat.* — крыло; ж. р.

Типовой вид — *Sh. triassica* sp. nov.

Диагноз. Средних размеров насекомые. Костальное поле у основания RS равно по ширине субкостальному. RS начинается перед серединой крыла, рано начинает ветвиться, с шестью окончаниями. MA за основанием с плавным изломом. CuA начинает ветвиться за своей базальной четвертью, не разделена на CuA₁ и CuA₂, заканчивается в начале дистальной трети крыла.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Новый род наиболее сходен с *Mezenallicula* Aristov et Storozhenko, 2011 из среднепермского местонахождения Союна (Архан-

гельская обл.), от которого отличается узким костальным полем и поздним началом RS. У *Mezenallicula* костальное поле у основания RS шире субкостального, RS начинается в базальной трети крыла (Aristov, Storozhenko, 2011).

***Sharovala triassica* Aristov, sp. nov.**

Табл. X, фиг. 2

Название вида от триасового периода

Голотип — ПИН, № 2785/3021, обратный отпечаток переднего крыла; Кыргызстан, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Мадыген, местонахождение Мадыген; средний триас, ладинский ярус, мадыгенская свита.

Описание (рис. 2, б, в). Передний край переднего крыла слабовыпуклый в базальной половине, далее прямой, вершина закругленная. SC заканчивается за серединой крыла, изогнута параллельно его переднему краю, с простыми передними ветвями. Интеррадиальное поле широкое. RS начинает ветвиться в своей базальной трети, гребенчатый назад, с дополнительным развилком на одной из ветвей. M начинает ветвиться на уровне первого развилка CuA, MA простая, MP с тремя ветвями. CuA слабо S-образно изогнута, неправильно гребенчатая назад, с пятью ветвями. CuP прямая. Поперечные жилки простые и образующие два—три ряда ячеек.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 22.

Материал. Голотип.

ОТРЯД REculIDA

СЕМЕЙСТВО CHAULIODITIDAE HANDLIRSCH, 1906

Под *Chauliodites* Heer, 1864

***Chauliodites sakmaris* Aristov, sp. nov.**

Табл. X, фиг. 3

Название вида от Сакмарского р-на.

Голотип — ПИН, № 5640/4, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Оренбургская обл., Сакмарский р-н, местонахождение Петропавловка; нижний триас, оленекский ярус, верхнеоленекский подъярус, петропавловская свита (Щербаков и др., 2019).

Описание (рис. 2, г). Средних размеров насекомые. Передний край переднего крыла выпуклый. SC заканчивается сразу за серединой крыла, изогнута S-образно, с простыми передними ветвями. R до основания RS изогнут S-образно, с простыми передними ветвями. RS начинается сразу за базальной четвертью крыла, трехветвистый, ветви RS изогнуты к вершине крыла. M начинает ветвиться за основанием RS перед серединой крыла, MA и MP двуветвистые. CuA₁ и CuA₂ простые, CuA₁ слабо S-образно изогнутая. Ин-

теркубитальное поле узкое, резко сужается за развилком CuA. Мембрана крыла не окрашена.

Размеры в мм: длина переднего крыла 11.

Сравнение. Новый вид наиболее сходен с *Ch. anisicus* Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier, 2011 из анизийского местонахождения Вогезы (средний триас Франции), от которого отличается изогнутыми к вершине крыла ветвями RS. У *Ch. anisicus* изогнуты к переднему краю крыла (Аристов и др., 2011).

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО SYLVIOPHEBIIDAE MARTYNOV, 1940

Род *Batkenopterum* Aristov, gen. nov.

Название рода от Баткенского р-на и *pteron* греч. – крыло; с.р.

Типовой вид – *B. kirgizicum* sp. nov.

Диагноз. Средних размеров насекомые. Костальное поле у основания RS равно по ширине субкостальному. SC доходит почти до вершины крыла, R с двумя передними ветвями. RS начинается перед серединой крыла, гребенчатый назад. CuA начинает ветвиться в своей базальной четверти, разделена на CuA₁ и CuA₂, закачивается в начале дистальной трети крыла. CuA₁ начинает ветвиться у своего основания, у своей середины образует правильный задний гребень ветвей. Анальные жилки образуют ряды ячеек.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Новый род наиболее сходен с *Sylviodes* из пермских местонахождений Чекарда и Сояна (кунгурский ярус Пермского края и казанский ярус Архангельской обл., соответственно), от которого отличается прямым передним краем крыла, узким костальным полем и очень ранним ветвлением CuA₁. У *Sylviodes* передний край крыла выпуклый, костальное поле широкое, CuA₁ начинает ветвиться на некотором расстоянии от своего основания (Aristov, 2004, 2015b).

Batkenopterum kirgizicum Aristov, sp. nov.

Табл. X, фиг. 4

Название вида от Кыргызстана.

Голотип – ПИН, № 5343/172, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Кыргызстан, местонахождение Мадыген; средний триас, ладинский ярус, мадыгенская свита.

Описание (рис. 2, д, е). Передний край переднего крыла прямой, вершина крыла заостренная. SC с простыми передними ветвями. Интеррадиальное поле широкое, RS с четырьмя или более ветвями. M разделяется на ветви за первым развилком CuA, MA с двумя ветвями, MP простая. CuA₁ с пятью ветвями, CuA₂ изогнута S-об-

разно. Поперечные жилки простые и образующие двойной ряд ячеек в интеркубитальном поле.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 17.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов Д.С.* Ревизия семейства Tomiidae (Insecta: Grylloblattida) // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 32–39.
- Аристов Д.С.* Новые гриллоблаттиды (Insecta; Grylloblattida) из триаса Восточной Европы, Восточного Казахстана и Монголии // Палеонтол. журн. 2005. № 2. С. 64–67.
- Аристов Д.С.* Новые и малоизвестные Eoblattida (Insecta) из палеозоя России // Палеонтол. журн. 2013. № 3. С. 39–48.
- Аристов Д.С.* Новые гриллоновые насекомые (Insecta: Gryllones) из местонахождения Бабий Камень (верхняя пермь России). 2. Отряд Reculida и Gryllones ordinis incertis // Палеонтол. журн. 2020. № 2. С. 40–49.
- Аристов Д.С., Гравожель-Стамм Л., Маршал-Панье Ф.* Новые гриллоблаттиды (Insecta; Grylloblattida) из вольциевого песчаника Вогез (средний триас Франции) // Палеонтол. журн. 2011. № 2. С. 39–45.
- Пономаренко А.Г.* Новые жуки (Insecta, Coleoptera) из нижнего триаса Европейской России // Палеонтол. журн. 2016. № 3. С. 75–82.
- Расницын А.П.* К дискуссии о жилковании крыльев (Archae) Orthoptera (Insecta) // Палеонтол. журн. 2007. № 3. С. 105–108.
- Стороженко С.Ю.* Систематика, филогения и эволюция гриллоблаттидовых (Insecta: Grylloblattida). Владивосток: Дальнаука, 1998. 207 с.
- Уранбилэг Л.* Пермские и юрские угленосные отложения Южной Монголии и их палеоботаническая характеристика // Проблемы палеонтологии и стратиграфии Монголии и сопредельных территорий. Междунар. конф., посвященная 50-летию Совместной Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции (СРМПЭ) 1969–2019. М.: ПИН РАН, 2019. С. 47–50.
- Щербаков Д.Е., Башкуев А.С., Василенко Д.В. и др.* Новое местонахождение раннетриасовых насекомых – Петропавловка // Палеострат–2019. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтологии МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2019. С. 68–69.
- Aristov D.S.* The fauna of grylloblattid insects (Grylloblattida) of the Lower Permian locality of Tshekarda // Paleontol. J. 2004. V. 38. Suppl. 2. P. 80–145.
- Aristov D.S.* Classification of the order Cnemidolestida (Insecta; Perlidea) with description of new taxa // Far East. Entomol. 2014. № 277. P. 1–46.
- Aristov D.S.* Classification of order Eoblattida (Insecta; Blattidea) with description of new taxa // Far East. Entomol. 2015a. № 301. P. 1–56.
- Aristov D.S.* A new gryllones insects (Insecta: Gryllones) from the Permian of the Russia // Paleontol. J. 2015b. V. 49. № 12. P. 1310–1333.
- Aristov D.S.* New and little known cnemidolestid insects (Insecta: Cnemidolestida) from the Middle Permian–Mid-

dle Triassic of Eurasia // *Paleontol. J.* 2018a. V. 52. № 12. P. 1381–1390.

Aristov D.S. Revision of the family Necrophasmatidae (Insecta: Cnemidolestida) // *Far East. Entomol.* 2018b. № 359. P. 7–11.

Aristov D.S., Storozhenko S.Yu. Review of the Permian family Permulidae nomen novum pro Aliculidae Storozhenko, 1997 (Grylloblattida) // *ZooKeys.* 2011. V. 130. P. 111–130.

Bashkuev A., Sell J., Aristov D. et al. Insects from the Buntsandstein of Lower Franconia and Thuringia // *Paläontol. Z.* 2011. V. 86. P. 175–185.

Dobruskina I.A. Keuper (Triassic) flora from Middle Asia (Madygen, Southern Fergana) // *New Mexico Mus. Natur. Hist. and Sci. Bull.* 1995. V. 5. P. 1–49.

Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Rasnitsyn D.A. 3.1. 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).

Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Rasnitsyn D.A. Dynamics of the taxonomic diversity of insects in the Early and Middle Permian // *Paleontol. J.* 2015. V. 49. № 12. P. 1282–1309.

Shcherbakov D.E. Madygen, Triassic Lagerstätte number one, before and after Sharov // *Alavesia.* 2008. № 2. C. 113–124.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1. *Yontala camura* Aristov, 2005, голотип ПИН, № 4891/2, переднее крыло; Вологодская обл., Ёнтала; нижний триас.

Фиг. 2. *Sharovala triassica* sp. nov., голотип ПИН, № 2785/3021, переднее крыло; Кыргызстан, Мадьген; средний триас.

Фиг. 3. *Chauliodites sakmaris* sp. nov., голотип ПИН, № 5640/4, переднее крыло; Оренбургская обл., Петропавловка; нижний триас.

Фиг. 4. *Batkenopterum kirgizicum* sp. nov., голотип ПИН, № 5343/172, переднее крыло; Кыргызстан, Мадьген; средний триас.

New Gryllones Insects (Insecta: Gryllones: Cnemidolestida, Reculida) from Triassic of the Eurasia

D. S. Aristov

New and little-known grilloneous insects (Insecta: Gryllones) from the Triassic of Eurasia are described. Genus *Yontala* Aristov, 2005 from the Lower Triassic locality of Yontala (Indian Stage of the Vologda region of Russia) is redescribed and transferred to the family Sylvabestiidae of the order Cnemidolestida. *Sharovala triassica* gen. et sp. nov. (Cnemidolestida: Sylvabestiidae) from the Middle Triassic locality of Madygen (Ladinian Stage of the Osh region of Kyrgyzstan) is described as new. New representatives are described in the order Reculida: *Chauliodites sakmaris* sp. nov. (family Chaulioditidae) from the Lower Triassic locality of Pertropavlovka (Olenek Stage of the Orenburg region of Russia), and *Batkenopterum kirgizicum* (family Sylvaphlebiidae) from Madygen. The changes in the fauna of cnemidolestid and reculid at the Paleozoic and Mesozoic border are discussed.

Keywords: Insecta, Cnemidolestida, Reculida, Triassic, Eurasia

УДК 551.782:568.6:598.26

РЕВИЗИЯ PLIOPERDIX (AVES: PHASIANIDAE) ИЗ ПЛИО-ПЛЕЙСТОЦЕНА УКРАИНЫ

© 2020 г. Н. В. Зеленков^{а, *}, Л. В. Горобец^б

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

^бНациональный научно-природоведческий музей НАН Украины, Киев, Украина

*e-mail nikita.zelenkov@gmail.com

Поступила в редакцию 12.11.2019 г.

После доработки 18.11.2019 г.

Принята к публикации 18.11.2019 г.

К *Plioperdix pontica* (Tugarinov, 1940) традиционно на основании сходных размеров относят остатки мелких фазановых из ряда местонахождений плиоцена и плейстоцена Северного Причерноморья и Восточной Европы (Украина, Молдова, Польша, Чехия, Венгрия). Изучение украинских материалов показало, что в действительности они относятся к нескольким таксонам Galliformes. Материалы из местонахождений кучурганского фаунистического комплекса (MN 14) могут быть отнесены к *Eurobambusicola turolicus* Zelenkov, 2016 и предположительно “*Plioperdix*” *hungarica* (Jánossy, 1991). *Plioperdix pontica* характеризуется морфологическим сходством с современными *Coturnix* и представлен материалами преимущественно из Одесских катакомб (верхи MN 15) и нескольких местонахождений зоны MN 16 (в том числе, Рембелицы Крулевски 2; Польша). В местонахождениях среднего виллафранка (напр., Котловина; а также Этулия-3, Молдова; MN 17) доминируют остатки другой неназванной формы, надежно отличающейся от *P. pontica* по большинству скелетных элементов. Предыдущие описания и диагнозы *Plioperdix pontica*, выполненные на смешанном материале, здесь переработаны. Обсуждаются проблемы таксономии мелких фазановых неогена–плейстоцена Северного Причерноморья и Восточной Европы.

Ключевые слова: Galliformes, таксономия, Восточная Европа, плиоцен, плейстоцен

DOI: 10.31857/S0031031X20050165

ВВЕДЕНИЕ

Фазановые (семейство Phasianidae отряда Galliformes) – одна из характерных групп птиц в палеонтологической летописи позднего кайнозоя Европы. Несмотря на относительную многочисленность их остатков, эволюционная история фазановых в неогене и четвертичном периоде не может считаться хорошо изученной – главным образом, из-за запутанности таксономии большого числа описанных форм (напр., Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005). Не являются исключением и очень мелкие представители семейства, известные из ряда местонахождений Северного Причерноморья. История их изучения начинается с работы А.Я. Тугаринова (1940), описавшего два таксона из нижнего плиоцена Одесских катакомб: ископаемый вид пустынной куропатки *Ammoperdix ponticus* Tugarinov, 1940 и похожий на современного перепела *Pliogallus coturnoides* Tugarinov, 1940. Вскоре П.В. Серебровский (1941) отнес хорошо сохранившийся кораконд из того же местонахождения к *P. coturnoides* и указал на возможную синонимию *Pliogallus* и современно-

го рода перепелов *Coturnix*. Позднее М. Кретцой (Kretzoi, 1955) отметил, что родовое название *Pliogallus* Tugarinov, 1940 преоккупировано и предложил новое – *Plioperdix* Kretzoi, 1955. В каталоге ископаемых птиц П. Бродкорба (Brodkorb, 1964) фигурируют оба таксона: *Ammoperdix ponticus* и *Plioperdix coturnoides*. Бродкорб включил в род *Plioperdix* еще три мелких вида фазановых из среднего миоцена Франции, которые в настоящее время относятся к ископаемым родам *Palaeortyx* и *Palaeocryptonyx* (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005).

М.А. Воинственский (1967) определил “*Pliogallus coturnoides*” из ряда плиоценовых и раннеплейстоценовых (по современным представлениям) местонахождений Украины (Кучурган, Одесские катакомбы, Крыжановка, Соколовский карьер и др.), однако не описал их морфологию и не указал коллекционные номера. Морфологическая ревизия голотипа *ponticus* и описание переданных в ПИН материалов (не тех, что были упомянуты Воинственским) из нескольких местонахождений юга Украины (исключая типовое!) и Молдовы были проведены Е.Н. Курочкиным

(1985; Bocheński, Kurochkin, 1987), установившим, что *Ammoperdix ponticus* и *Plioperdix coturnoides* представляют один вид, который должен называться *Plioperdix ponticus* (Tugarinov, 1940). Курочкин (1985) отметил некоторое сходство *P. ponticus* и современных *Coturnix*, но считал, что у этой ископаемой формы нет близких родственников в современной фауне; он также отнес к *Plioperdix ponticus* остатки из верхнего плиоцена Забайкалья; позднее *P. ponticus* был найден и в верхнем плиоцене северной Монголии (Зеленков, Курочкин, 2009).

Следующий этап эволюции представлений о родственных связях, распространении, разнообразии и таксономии *Plioperdix* связан с работами Й. Мликовского (Mlíkovský, 1995, 2002). Первоначально он (Mlíkovský, 1995; см. также Bocheński et al., 2012) отнес к *P. ponticus* мелких фазановых из нижнего и верхнего плиоцена (MN 15, 16) Польши, до этого обозначавшихся как *Francolinus minor* Jánossy, 1974, и также определил *P. ponticus* по материалам из нижнего плейстоцена (MNQ20-21; MQ1b) местонахождения Странска Скала в Чехии (Mlíkovský, 1995). Синонимизация *Plioperdix ponticus* и *Francolinus minor* была основана на морфологическом сходстве обеих форм с *Coturnix*, при этом непосредственное сравнение материалов, по-видимому, не проводилось. В род *Plioperdix* Мликовский отнес и другие, заметно более крупные ископаемые виды *Francolinus* (Mlíkovský, 1995). Позднее он (Mlíkovský, 2002) свел *P. ponticus* в младшие синонимы *Palaeocyrtonyx donnezani* Depéret, 1892 из плиоцен–плейстоцена Западной Европы, которого, в свою очередь, включил в современный род *Alectoris*. Необоснованность этого и других таксономических решений Мликовского не раз отмечалась в литературе (Mourer-Chauviré, 2004; Зеленков, Курочкин, 2009, 2015).

Позднее к роду *Plioperdix* были отнесены еще два вида, существенно расширившие его географию и возраст. Из нижнего плейстоцена (MN 17) Марокко был описан *P. africana* Mourer-Chauviré et Geraads, 2010, заметно отличающийся от *P. ponticus* морфологически и по размерам (Mourer-Chauviré, Geraads, 2010). Н.В. Зеленков и А.В. Пантелеев (Zelenkov, Panteleyev, 2015; Зеленков, 2016) переместили в род *Plioperdix* еще один вид – *Palaeocyrtonyx hungaricus* Jánossy, 1991 из верхнего миоцена (MN 13) Венгрии, к которому они также отнесли ряд материалов из верхнего миоцена (MN 11–12) местонахождения Морская-2 в Приазовье (Zelenkov, Panteleyev, 2015). Эти же авторы (см. также Зеленков, Курочкин, 2015) изменили видовой эпитет на *pontica* для грамматического согласования с родовым названием по аналогии с названием женского рода *Perdix* (Dickinson, Remsen, 2013).

Работая с материалами из Центральной Азии и Восточной Европы, один из авторов настоящего сообщения (Н.В. Зеленков) неоднократно сталкивался с морфологической неоднородностью материалов, традиционно относимых к *P. pontica* (см. Зеленков, 2015). Эта морфологическая неоднородность отчетливо контрастирует с общей слабо выраженной морфологической изменчивостью у фазановых и обуславливает необходимость таксономической ревизии материалов по *Plioperdix pontica*, чему, в первую очередь, и посвящена настоящая статья. В настоящей работе описаны материалы из ряда неогеновых местонахождений преимущественно Украины, хранящиеся в Национальном научно-природоведческом музее в Киеве (NMNHU) и Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН в Москве (ПИН РАН). Поскольку в предыдущих работах (Курочкин, 1985) морфологическая характеристика *P. pontica* была в значительной степени основана на материалах из местонахождений Этюлия (Молдова) и Береговая (Россия, Забайкалье), эти материалы также учитываются в этой работе. Изучение ранее описанных и новых материалов, традиционно определявшихся как *P. pontica*, позволило выявить присутствие в позднем кайнозое Северного Причерноморья нескольких таксонов мелких фазановых, относящихся к *Plioperdix* и еще двум–трем родам. Таким образом, предыдущие морфологические характеристики *P. pontica* оказываются основанными на смешанных материалах по нескольким таксонам и поэтому здесь исправлены.

Возраст местонахождений приведен в соответствии с рядом источников (Nesin, Nadachowski, 2001; Тесаков, 2004; Tesakov et al., 2007). Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 18-74-10081). Авторы благодарны А.Б. Савинцеву и Н.В. Мартыновичу за замечания по рукописи статьи.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ PLIOPERDIX PONTICA

Тарсометатарсус. Голотипом *Ammoperdix ponticus* Tugarinov, 1940 послужил практически целый тарсометатарсус № 6489 (рис. 1, б) без обозначения принадлежности к какому-то учреждению (Тугаринов, 1940). Затем он был обнаружен Е.Н. Курочкиным в Зоологическом институте АН СССР в Ленинграде и описан (Курочкин, 1985) как принадлежащий коллекции Ин-та зоологии АН УССР (Киев), куда он был возвращен в 2019 г. Характерные черты, надежно отличающие тарсометатарсус *pontica* от *Ammoperdix* и указывающие на близость этой формы к *Coturnix* – сильно сближенные trochleae metatarsorum (в особенности, приближенный к продольной оси кости trochlea metatarsi II) и сдвинутый плантарно trochlea metatarsi IV (Курочкин, 1985). Каких-ли-



Рис. 1. Тарсометатарсусы мелких фазановых из плиоцена и нижнего плейстоцена Северного Причерноморья: *a, б, з, к* – *Plioperdix pontica* (Tugarinov, 1940): *a, з* – экз. NMNHU-P Av-674; *б, к* – голотип NMNHU-P Av-6489; местонахождение Одесские катакомбы; нижний плиоцен; *в, ж, и, л* – *Phasianidae* indet. 2: *в, и, л* – экз. ПИН, № 2614/64 (отражен); местонахождение Этулия-3, Молдова; нижний плейстоцен; *ж* – экз. NMNHU-P Av-708; местонахождение Котловина, Украина; предположительно нижний плейстоцен; *г, e, м* – *Coturnix coturnix*, современный; *д* – *Eurobambusicola turolicus* Zelenkov, 2016, экз. NMNHU-P Av-486; местонахождение Кучурган, Украина; нижний плиоцен (отражен); *a–д* – с дорсальной стороны; *e–и* – с проксимальной стороны; *к–м* – с дистальной стороны. Обозначения: *cl1* – выступающий дорсально *cotyla lateralis* (апоморфия *Coturnix*); *cl2* – не выступающий дорсально *cotyla lateralis*; *iil1* – узкая *incisura intertrochlearis lateralis*; *iil2* – широкая *incisura intertrochlearis lateralis*. Длина масштабной линейки – 0.5 см.

бо значительных структурных отличий в строении дистального эпифиза тарсометатарсуса и его стержня от современных *Coturnix* выявить не удастся; в то же время ряд мелких морфологических особенностей прослеживается (см. ниже).

Все признаки проксимального эпифиза тарсометатарсуса *P. pontica* из описания Курочкина (1985) и последующих работ, опирающихся на эту публикацию (Bocheński, Kurochkin, 1987; Зеленков, Курочкин, 2009, 2015), основаны на цевках от других таксонов. Судя по приведенному Курочкиным (1985) описанию, признаки проксимальной цевки были основаны на экз. ПИН, № 2614/64 из местонахождения Этулия-3 (см. ниже) – у этого экземпляра частично сохранился дистальный эпифиз, что позволяет сравнивать его с голотипом. Но экз. ПИН, № 2614/64 отличается от голотипа *P. pontica* большей длиной (при

сходной толщине кости расстояние между дистальным питательным отверстием и дистальным краем гипотарсуса у экз. из Этулии больше), не сдвинутой плантарно *trochlea metatarsi IV* относительно латероплантарного угла *trochlea metatarsi III*, несколько более широкой *incisura intertrochlearis lateralis*, заметно меньше опущенной плантарно *trochlea metatarsi II*, а также тем, что канал гипотарсуса выходит в центральной части гипотарсуса (как у *Palaeocryptonyx edwardsi* из среднего миоцена Франции – наши данные). У голотипа *P. pontica* канал открывается на медиальной стороне гипотарсуса, а *trochlea metatarsi IV* сдвинута плантарно – как у современных *Coturnix*. Кроме того, у экз. № 2614/64 *cotyla lateralis* не выступает дорсально относительно *eminentia intercotylaris* (как у *Coturnix*), а *fossa infracotylaris dorsalis* имеет пологий медиальный край (у *Coturnix* ямка дохо-

дит до медиального края кости и имеет крутую стенку). При виде с дорсальной стороны *cotyla lateralis* располагается примерно на одном уровне с *cotyla medialis* (формирует неглубокую вырезку в проксимальном профиле кости), в то время как у *Coturnix s.l. cotyla lateralis* сдвинут дистально, вследствие чего формирует глубокую вырезку в проксимальном крае кости. Таким образом, экз. № 2614/64 из Этулии не показывает продвинутой морфологии *Coturnix s.l.* и не может быть отнесен к *P. pontica*, поскольку отличается от голотипа рядом существенных морфологических деталей.

В то же время, несколько характерных признаков *Coturnix* имеет проксимальный фрагмент тарсометатарсуса экз. NMNHU-P Av-674 из Одесских катакомб: глубокую и медиально расширенную *fossa infracotylaris dorsalis* с крутой медиальной стенкой, выступающий дорсально *cotyla lateralis*, формирующий глубокую вырезку в проксимальном крае кости, а также сильно сдвинутый плантарно канал гипотарсуса. Кроме того, для этого экземпляра характерен вытянутый дистально гипотарсус, как у современных *Coturnix* (но в отличие, в частности, от *Ammoperdix* и *Chauvireria*). Сходство с современными *Coturnix* позволяет относить этот проксимальный фрагмент к *P. pontica* и свидетельствует о том, что проксимальный эпифиз цевки у этого ископаемого вида также был устроен сходным образом с таковым у современных *Coturnix*.

Дистальный конец тарсометатарсуса из местонахождения Котловина (экз. NMNHU-P Av707) также, по-видимому, принадлежит *P. pontica*, поскольку имеет прижатый к *trochlea metatarsi III* и несколько опущенный плантарно *trochlea metatarsi IV*. Так же как и у голотипа, у этого экземпляра прослеживается отчетливая вырезка в медиальном крае профиля *trochlea metatarsi III* при виде с дистальной стороны. *Trochlea metatarsi II* умеренно опущен плантарно – отчасти сходно с состоянием у голотипа *P. pontica*, но выражено слабее, чем у “*Francolinus*” *minor*. По сравнению с голотипом *Plioperdix pontica trochlea metatarsi III* выглядит дорсоплантарно менее высоким при виде с дистальной стороны, но эта особенность может объясняться индивидуальной или временной изменчивостью.

Практически полный правый тарсометатарсус (экз. ПИН, № 2614/146) из нижнего плиоцена местонахождения Войничево (Украина; Одесская обл.; MN 14) демонстрирует характерные для *Coturnix s.l.* признаки: наличие глубокой смещенной медиально *fossa infracotylaris dorsalis*, удлиненно-гипотарсуса, некоторым образом скрученного *trochlea metatarsi III* и узкого в целом дистального эпифиза с прижатыми *trochleae metatarsorum* (особенно *trochlea metatarsi II*). При этом экз. ПИН, № 2614/146 отличается от голотипа *P. pontica*

са медиолатерально широким *trochlea metatarsi III* и сдвинутым дорсально *trochlea metatarsi IV* при виде с дистальной стороны.

Коракоид. Тугаринов (1940) отнес к *Pliogallus coturnoides* фрагментарный правый коракоид (“№ 6478”; ныне экз. NMNHU-P Av-674), но не привел его изображения или описания. Позднее Серебровский (1941) опубликовал практически полный коракоид из типового местонахождения и отнес его к *Pliogallus coturnoides*. Экземпляр, описанный Серебровским, по-видимому, не сохранился, так как в коллекции NMNHU имеются только фрагментарные экземпляры. Курочкин (1985; Wocheński, Kurochkin, 1987) при подготовке описания *Plioperdix pontica* использовал только коракоиды из Забайкалья (местонахождение Береговая), которые, по-видимому, не были сравнены с материалами из Одесских катакомб. Описание коракоидов, выполненное Курочкиным (1985), было позднее использовано Зеленковым и Курочкиным (2009) для отнесения дополнительных материалов из местонахождения Шамар в Монголии к *P. pontica*.

Однако коракоиды из Одесских катакомб могут быть достоверно отличимы от коракоидов, описанных как *P. pontica* из ряда других местонахождений. У коракоидов из Одесских катакомб вентромедиальный край стержня краниальнее уровня *processus procoracoideus* изгибается несколько вентрально – таким образом, вентральная поверхность *processus acrocoracoideus* оказывается ориентированной не строго параллельно плоскости грудинного расширения, но под некоторым углом к ней (аналогичное состояние встречается у некоторых утиных – например, *Anserini*). В результате такого поворота краниальной части кости при виде с вентральной стороны медиальный край стержня оказывается в значительной степени параллелен длинной оси кости и сильнее приближен к *labrum glenoidale*, чем у многих других мелких фазановых. Отчасти сходная морфология опять-таки характеризует современных *Coturnix* – значительное сходство коракоидов из Одесских катакомб и современных перепелов уже отмечалось Серебровским (1941). У коракоидов из Забайкалья и Шамара подобный поворот краниальной части коракоида не выражен. Примечательно, что коракоид из более молодого местонахождения Попово-1 (экз. NMNHU Av 684) морфологически крайне сходен с таковым из Одесских катакомб – это свидетельствует о стабильности морфологического типа во времени и позволяет диагностировать *P. pontica* на основании данного элемента скелета.

Коракоиды из Одесских катакомб также сходны с таковыми современных *Coturnix* морфологией *processus procoracoideus* и *cotyla scapularis*. У *Coturnix* при виде с дорсальной стороны *cotyla*

scapularis сужен краниокаудально за счет того, что ориентирован несколько более краниально, чем дорсально. При плезиоморфном для фазановых состоянии cotyla ориентирован практически строго дорсально и поэтому при виде с дорсальной стороны выглядит заметно более расширенным краниокаудально. Кроме того, у фазановых на дорсальной поверхности processus proscapuloideus располагается обширная сочленовная поверхность для соединения с акромионом лопатки (рис. 2, faa1, faa2) — у Coturnix и кораконидов из Одесских катакомб эта поверхность заметно редуцирована и занимает только краниальную половину дорсальной поверхности processus proscapuloideus. По морфологии данной (лопаточной) области кораконида экземпляры из местонахождения Котловина заметно отличаются от Coturnix и кораконидов из Одесских катакомб, которые мы относим к Plioperdix. Помимо этого, facies articularis clavicularis при виде с медиальной стороны заметно суживается у кораконидов из Котловины, в отличие от Plioperdix из Одесских катакомб и Попово. Также, в отличие от Plioperdix, при виде с медиальной стороны весь extremitas omalis у кораконидов из Котловины несколько отклоняется вентрально, а при виде с дорсальной стороны впадина между cotyla scapularis и выступающей латерально частью facies articularis humeralis выражена очень слабо.

Плечевая кость. Плечевые кости не упоминались в первоначальных публикациях по Plioperdix и впервые были перечислены (но также не описаны) Воинственским (1967) из Одесских катакомб и, вероятно, плиоценовых слоев Соколовского карьера (Кривой Рог, Украина; основная фауна этого местонахождения относится к миоцену). Курочкин (1985) использовал для характеристики морфологии плечевой кости *P. pontica* экземпляры из Этулии-3 (экз. ПИН, №№ 2614/51, 59, 62, 66) и Забайкалья. Впоследствии эти данные были использованы в работах Зеленкова (Зеленков, Курочкин, 2009, 2015; Zelenkov, Panteleyev, 2015; Зеленков, 2016). Однако, по результатам настоящего обзора в Этулии доминируют остатки другой фазановой птицы (не *P. pontica*); судя по кораконидам, мелкая фазановая птица из плиоцена Забайкалья также не может быть отнесена к *P. pontica* (см. выше). Таким образом, морфология плечевой кости *P. pontica* до сих пор остается неопределенной.

Среди материалов из Одесских катакомб в коллекции NMNHU имеются два дистальных фрагмента плечевой кости (экз. NMNHU Av 669, 5242, 5243), морфологически схожие с плечевыми костями современных Coturnix — это позволяет относить их к *P. pontica*. На экз. NMNHU Av 669 хорошо прослеживается характерная для Coturnix выпрямленность стержня. Кроме того, оба экземпляра характеризуются сильно выраженной вы-

резкой в дорсальном крае epicondylus dorsalis (при виде с краниальной стороны), при этом сам epicondylus развит умеренно (при виде с краниальной стороны его ширина составляет около трети ширины condylus dorsalis). У экз. NMNHU Av 669 также прослеживаются сильно выдающийся краниально tuberculum supracondylare ventrale и слабо выставленный дистально processus flexorius при виде с краниальной стороны. Дистальный эпифиз в целом существенно дорсовентрально сжат (узкий). Все эти признаки характеризуют и современных Coturnix. Плечевая кость из Соколовского карьера (NMNHU-P Av-88), а также ряд экземпляров из местонахождения Котловина (см. ниже) характеризуются той же морфологией.

Отмеченный выше комплекс морфологических признаков характерен для дистального фрагмента плечевой кости из Этулии (экз. ПИН, № 2614/51), в то время как у другого образца из Этулии (экз. ПИН, № 2614/66) вырезка в epicondylus dorsalis мелкая, сам epicondylus тонкий (его толщина при виде с краниальной стороны составляет около ¼ толщины condylus dorsalis), processus flexorius заметно менее выдвинут дистально, и весь дистальный эпифиз в целом кажется несколько расширенным по сравнению с прилегающей дистальной частью стержня. Отмеченные отличия по всем прослеживаемым признакам свидетельствуют о том, что экз. ПИН, № 2614/66, по видимому, принадлежал другому таксону мелких фазановых птиц. У экз. ПИН, № 2614/145 из нижнего плиоцена местонахождения Войничево processus flexorius выдвинут дистально — таким образом, этот экземпляр тоже не может быть отнесен к *P. pontica*. Присутствие двух сходных по размеру фазановых птиц в местонахождении Этулия не позволяет с уверенностью отнести к *P. pontica* проксимальную плечевую кость из этого же местонахождения (экз. ПИН, № 2614/59), для которой все же характерны некоторые черты, сближающие ее с Coturnix: отчетливая выставленность дорсально дистального угла crista pectoralis (см. Zelenkov, Panteleyev, 2015), наличие четко огороженного желоба, простирающегося дистально от fossa tricipitalis dorsalis.

Карпометакарпусы из Одесских катакомб также морфологически сходны с таковыми современных Coturnix — уже Тугаринов (1940), описывая их, не отметил никаких структурных отличий, кроме большей длины. Однако Курочкин (1985, с. 100) в своем сравнительном анализе не использовал материалы из Одесских катакомб, но основывался на пряжках из других местонахождений — в частности, из Котловины, которые имеют отличную морфологию и должны представлять другой таксон. Выделенный им ряд отличий Plioperdix от современного Coturnix основан именно на этих материалах из Котловины. В то же время, для карпометакарпусов из Одесских катакомб Ту-

гаринов (1940) отмечал наличие маленького *processus intermetacarpalis*, выпрямленной *metacarpalia minor* и, как следствие, узкого *spatium intercarpale*, что является характерными чертами современных *Coturnix*. Маленький отросток, действительно, сближает карпометакарпусы из Одесских катакомб с *Coturnix*. Признаки *metacarpalia minor* напрямую не прослеживаются у двух описанных Тугариновым экземпляров (современные номера: NMNHU-P Av-340, 341), поскольку у них малая метакарпалия, в целом, не сохранилась, однако они легко реконструируются по углу ее отхождения от большой метакарпалии. Но на экз. NMNHU-P Av-340 (голотип *Pliogallus coturnoides*) четко прослеживается другая апоморфия *Coturnix* – характерное строение вентральной части *trochlea carpalis*. У всех фазановых вентральный блок *trochlea carpalis* разделен вырезкой на две части, при этом каудальная (дистальная) часть у подавляющего большинства заметно сдвинута дистально относительно проксимальной. По этому признаку род *Coturnix* заметно отличается от своих ближайших родственников (в том числе, от филогенетически близкого *Amperdix*): у *Coturnix* вырезка в вентральном крае *trochlea carpalis* практически не выражена и каудальная (дистальная) часть сдвинута проксимально, так что весь вентральный блок имеет округлые очертания – как, например, у *Anatidae*. Эта черта сходства с *Coturnix*, хорошо выраженная на экз. NMNHU-P Av-340, подтверждает отнесение этого экземпляра *P. pontica* и синонимии этого вида с *Pliogallus coturnoides*. Еще одна характерная черта *Coturnix*, прослеживаемая на карпометакарпусах из Одесских катакомб – очень слабая изогнутость *metacarpalia major* при виде с краниальной стороны (кость выглядит практически прямой).

В целом устройство вентральной части *trochlea carpalis*, отмеченное выше для *Coturnix*, характерно и для примитивных фазановых *Rollulinae*, а также еще более примитивного семейства *Odontophorinae*. Однако *Odontophorinae* и *Rollulinae* отличаются от современных *Coturnix* и экз. NMNHU-P Av-340 морфологией малой метакарпалии, которая у них сильно изогнута, и поэтому в своем основании отходит от большой метакарпалии под заметно большим углом. Кроме того, плоскость малой метакарпалии (в ее проксимальной части) у *Coturnix* ориентирована преимущественно каудально, в то время как у *Odontophorinae* и *Rollulinae* она развернута вентрокаудально (поэтому метакарпалия заметно более широкая при виде с вентральной стороны). Этот признак представляет дополнительную черту сходства NMNHU-P Av-340 с родом *Coturnix*.

Курочкин (1985) отмечал, что *Plioperdix* отличается от *Coturnix* наличием двух ямок на вентральной поверхности малой метакарпалии: в ее

проксимальной и дистальной частях. Примечательно, что эти ямки не прослеживаются на материалах из Одесских катакомб, что опять-таки подтверждает близость *Plioperdix* к *Coturnix*. Эти ямки есть у карпометакарпусов из Котловины, которые мы относим к другому таксону. В дистальной части карпометакарпуса характерными чертами *Coturnix* являются очень слабо выступающая дистально суставная поверхность для малого пальца крыла и длинный симфиз. Важно, что у обоих экземпляров из Одесских катакомб каудальный край симфиза ориентирован параллельно длинной оси кости – в точности, как у *Coturnix*, что указывает на то, что малая метакарпалия у *Plioperdix* была ориентирована продольно и была не выгнута каудально [что предполагал Тугаринов (1940) на проксимальных фрагментах]. Экз. ПИН, № 2614/137 из местонахождения Котловина, отнесенный Курочкиным (1985) к *P. pontica*, отличается от материалов из Одесских катакомб и современного *Coturnix* тем, что дистальная часть вентрального блока *trochlea carpalis* сдвинута дистально (напоминает состояние у современного *Perdix*) и, кроме того, присутствует отмеченная ямка в основании вентральной поверхности малой метакарпалии. Такое же строение имеет и экз. NMNHU-P Av-686 из Котловины. *Metacarpalia major* у карпометакарпусов из Котловины заметно изогнута дугой при виде с краниальной стороны.

Особая отличительная черта карпометакарпуса *P. pontica*, отмеченная еще Тугариновым (1940) – удлиненные пропорции кости в сравнении с современными *Coturnix*. В настоящее время у экз. NMNHU-P Av-340 (голотип *Pliogallus coturnoides*) дистальная часть обломана, но иллюстрация в первоописании уверенно свидетельствует о пропорциях, отличных от таковых современных *Coturnix*. Важно заметить, что такие же удлиненные пропорции карпометакарпуса при сходном размере проксимального эпифиза обнаружены нами у экз. без номера в колл. Ин-та систематики и эволюции животных в Кракове (Польша), первоначально включенного в материалы по “*Francolinus*” *minor* (Jánossy, 1974). Этот экз. происходит из местонахождения Рембелицы Крулевски 2 (Польша, 3.4–3.1 млн л.; Тесаков, 2004) и отличается от голотипа “*Francolinus*” *minor* из геологически более молодого местонахождения Рембелицы Крулевски 1 (3.15–2.7 млн л.; Тесаков, 2004) не только длиной, но и рядом морфологических деталей. Экз. из Рембелицы Крулевски 2 сходен с современным *Coturnix* и указанными выше материалами из Одесских катакомб (3.8–3.7 млн л.; Тесаков et al., 2007) отсутствием вырезки в *trochlea carpalis* (см. выше) и ямок на вентральной поверхности кости (дистальная неявно выражена). Таким образом, наличие сходного по пропорциям и морфологии карпометакарпуса в достаточно уда-

ленных местонахождениях свидетельствует о стабильности морфотипа, характеризующего *P. pontica*. В то же время, голотип “*Francolinus*” minor отчетливо демонстрирует морфологию, соответствующую дифференциации на родовом уровне в современном разнообразии — таким образом, этот вид не только не может считаться младшим синонимом *pontica* (Mlíkovský, 1995 и последующие работы), но и должен быть исключен из рода *Plioperdix*.

С учетом полученных данных, свидетельствующих о присутствии в плиоцене—нижнем плейстоцене Северного Причерноморья нескольких форм мелких фазановых, ниже приведены уточненные морфологические характеристики *P. pontica*.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

О Т Р Я Д GALLIFORMES

СЕМЕЙСТВО PHASIANIDAE HORSFIELD, 1821

Т р и б а Coturnicini Reichenbach, 1848

Род *Plioperdix* Kretzoi, 1955

Ammoperdix: Тугаринов, 1940, с. 311; Brodkorb, 1964, с. 318.

Pliogallus: Тугаринов, 1940, с. 312.

Plioperdix: Kretzoi, 1955, с. 367; Brodkorb, 1964, с. 317; Курочкин, 1985, с. 97; Bocheński, Kurochkin, 1987, с. 83; Зеленков, Курочкин, 2009, с. 80; Mourer-Chauviré, Geraads, 2010, с. 168; Zelenkov, Panteleyev, 2015, с. 517; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 184; Зеленков, 2016, с. 89.

Alectoris: Mlíkovský, 2002, с. 157 (part.).

Типовой вид *Ammoperdix ponticus* Тугаринов, 1940.

Диагноз. Мелкие фазановые птицы, морфологически очень сходные с современными *Coturnix*. В коракоиде краниальная часть стержня (краниальнее *processus procoracoideus*) не субпараллельна плоскости грудинной части, поскольку вентромедиальный край стержня отгибается вентрально; при виде с вентральной стороны медиальный край стержня коракоида (краниальнее *processus procoracoideus*) субпараллелен длинной оси кости и приближен к *labrum glenoidale*; *impressio bicipitalis* умеренно выдается медиально относительно медиального края *processus acrocoracoideus*; *processus procoracoideus* относительно робустный; *cotyla scapularis* ориентирован несколько более краниально, чем дорсально; сочленовная поверхность для соединения с акромионом лопатки, расположенная медиальнее *cotyla scapularis*, сужена краниокаудально. В карпометакарпусе метакарпалии удлинены: отношение длины кости к длине проксимального эпифиза (до точки бифуркации метакарпалий) составляет около 4.4. В тарсометатарсусе при виде с дистальной стороны *trochlea metatarsi II* сильно опущен плантарно, так что его большая часть выдается плантарнее, чем плантарная кромка *trochlea metatarsi III*; латеральная часть *trochlea metatarsi IV* также сильно

выдается плантарно; при виде с дорсальной стороны дистальное окончание *trochlea metatarsi IV* находится на уровне середины *trochlea metatarsi III*.

Видовой состав. Кроме типового вида, в состав рода были включены *P. hungarica* (Jánosy, 1991) из позднего миоцена (MN 11-13) Венгрии и юга европейской части России, а также *P. africana* Mourer-Chauviré et Geraads, 2010 из раннего плейстоцена (MN 17) Марокко, однако принадлежность обоих видов к *Plioperdix* требует подтверждения, в связи с полученными в этой работе данными о большем разнообразии мелких фазановых позднего неогена Восточной Европы.

Сравнение. Морфологически очень близок современному *Coturnix s.l.* (включая *Excalfactoria*), но отличается рядом структурных деталей. Коракоид отличается от такового *Coturnix s.l.* менее выдающимся медиально *impressio bicipitalis*, более выраженным *processus procoracoideus*, а также общей робустностью. Отличий в строении дистального эпифиза плечевой кости не выявлено. Карпометакарпус имеет пропорционально более удлиненные, чем у *Coturnix*, метакарпалии. В строении дистального эпифиза тарсометатарсуса отличается от *Coturnix* тем, что *trochlea metatarsi II* сильнее опущен плантарно. *Trochlea metatarsi III* уже, чем у *Coturnix*. Также *trochlea metatarsi IV* несколько сильнее сдвинут плантарно по сравнению с *Coturnix*: медиальный угол плантарного края *trochlea metatarsi IV* находится на уровне плантарного края *trochlea metatarsi III*, а латеральный угол (латеральный крыловидный отросток) выступает заметно плантарнее и в целом сильнее развит, чем у *Coturnix*. Еще одно отличие от *Coturnix* заключается в том, что *trochlea metatarsi IV* длиннее: при виде с дорсальной стороны он доходит до середины *trochlea metatarsi III*, в то время как у *Coturnix* он укорочен и приближается к первой трети *trochlea metatarsi III* (это также заметно при виде с плантарной стороны).

Замечания. Приведенный Курочкиным (1985) диагноз (“описание”) здесь полностью переработан с учетом представлений о том, какие именно ископаемые остатки следует относить к *Plioperdix*. В диагнозе отмечены черты, позволяющие отличать *Plioperdix* от морфологически наиболее близкого рода *Coturnix*; отличия *Plioperdix* и *Coturnix* от остальных фазановых даны выше.

***Plioperdix pontica* (Тугаринов, 1940)**

Ammoperdix ponticus: Тугаринов, 1940, с. 311, рис. 2; Brodkorb, 1964, с. 318.

Pliogallus coturnoides: Тугаринов, 1940, с. 312, рис. 3; Воинственный, 1967, с. 18 (part.).

Plioperdix coturnoides: Brodkorb, 1964, с. 317; Bocheński, 1997, с. 310.

Plioperdix ponticus (part.): Курочкин, 1985, с. 100, табл. XV, фиг. 1–12; Bocheński, 1997, с. 310; Зеленков, Курочкин, 2009, с. 83, табл. IX, фиг. 7–16.

Alectoris donnezani (part.): Mlíkovský, 2002, с. 159.

Plioperdix pontica (part.): Зеленков, Курочкин, 2015, с. 185, табл. XIX, фиг. 9–22.

Г о л о т и п – NMNHU-P 6489, правый тарсометатарсус без наиболее проксимальной части; Украина, Одесская обл., местонахождение Одесские катакомбы; плиоцен (молдавский фаунистический комплекс; верхи биозоны MN 15).

О п и с а н и е (рис. 1, а, б, з, к; рис. 2, а, з–ж, л; рис. 3, а–в, ж). См. раздел “Морфологическая идентификация *Plioperdix pontica*”.

С р а в н е н и е. Отличается от *P. africana* меньшими размерами, мелким *processus intermetacarpalis*, не загнутым проксимально *processus extensorius* и некрупным *processus pisiformis* карпометакарпуса; от *P. hungarica* – удлиненным карпометакарпусом и сильно прижатом к длинной оси тарсометатарсуса *trochlea metatarsi IV*.

З а м е ч а н и я. Проведенная в настоящей работе ревизия материалов из местонахождений Украины позволила исключить из *P. pontica* кости, относящиеся к другим таксонам. В то же время, к *P. pontica* мы также относим фрагмент плечевой кости из местонахождения Обуховка в Ростовской обл. (экз. NMNHU-P Av-683), характеризующийся слабо выдающимся дистально *processus flexorius*. Дистальные фрагменты тибiotарсусов из местонахождения Котловина (экз. NMNHU-P Av-704–706) предварительно отнесены к *P. pontica*, поскольку характеризуются неглубокой *incisura intercondylaris* (как у *Coturnix*), однако аналогичных костей из Одесских катакомб не известно, поэтому морфология данного элемента скелета у *Plioperdix* остается неопределенной. Локтевые кости у фазановых слабо диагностичны, по этой причине отнесение локтевых костей из Одесских катакомб к *P. pontica* нужно расценивать как предварительное. Фрагментарные лопатки из Одесских катакомб также отнесены к этому виду предварительно, поскольку у них не сохранился акромион, имеющий диагностичную форму у современных *Coturnix*. Проксимальная фаланга большого пальца крыла также предварительно отнесена к *P. pontica*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхи нижнего плиоцена–верхний плиоцен (верхняя часть зоны MN 15 и зона MN 16) Северного Причерноморья и Южной Польши. Достоверных данных о существовании *P. pontica* в нижнем плейстоцене (MN 17) нет.

М а т е р и а л. Местонахождение *Одесские катакомбы* (верхняя часть MN 15): экз. NMNHU-P, Av-344, 666, 667, краниальные фрагменты правых коракоидов; экз. NMNHU-P, Av-676, 677, фрагменты лопаток; экз. NMNHU-P 5242, 5243,

Av-669, дистальные фрагменты плечевых костей; экз. NMNHU-P Av-342, 343, 670, O-2043, фрагментарные локтевые кости; экз. NMNHU-P, Av-345, неполная лучевая кость; экз. NMNHU-P Av-340, 341, проксимальные фрагменты левых карпометакарпусов (ранее имели номера ИЗ НА-НУ 6479, 6471, соответственно); экз. NMNHU-P Av-671, 672, дистальные фрагменты левых карпометакарпусов; экз. NMNHU-P Av-674, проксимальный фрагмент правого тарсометатарсуса. Местонахождение *Котловина* (Украина, Одесская обл.; нижний плиоцен или, возможно, нижний плейстоцен; MN 15–17; Тесаков, 2004): экз. NMNHU-P Av-698, 713, дистальные фрагменты правых плечевых костей; экз. NMNHU-P Av-699, 700, дистальные фрагменты левых плечевых костей; экз. NMNHU-P Av-707, дистальный фрагмент тарсометатарсуса. Местонахождение *Рембеллицы Крулевски 2* (Польша; верхний плиоцен, MN 16a): экз. б/н в колл. Ин-та систематики и эволюции животных (Краков), правый карпометакарпус без *metacarpalia minor*. Местонахождение *Соколовский карьер* (Украина, Кривой Рог; вероятно, плиоцен – судя по указанию Военственского): экз. NMNHU-P Av-88, правая плечевая кость без проксимального эпифиза. Местонахождение *Обуховка* (Россия, Ростовская обл.; плиоцен; MN 15 или нижняя часть MN 16b; Nesin, Nadachowski, 2001; Tesakov et al., 2007): экз. NMNHU-P Av-683, дистальный фрагмент плечевой кости. Местонахождение *Попово-1* (Украина; Запорожская обл., Васильевский р-н; нижний плейстоцен, верхи MN 16b; Рековец, Пашков, 2009): экз. NMNHU-P Av-684, краниальный фрагмент левого коракоида.

З а м е ч а н и я. Местонахождения Котловина и Обуховка – многослойные памятники с широким определением возраста в пределах верхнего русциния–виллафранка. Точное происхождение остатков *P. pontica* из этих местонахождений, к сожалению, остается неизвестным (это справедливо и по отношению к многослойному молдавскому местонахождению Этулия). Местонахождение Попово-1 первоначально было сопоставлено в верхах зоны MN 16 (Рековец, Пашков, 2009), но позднее обозначалось как MN 16/17 (Rzebik-Kowalska, Rekovets, 2016).

* * *

Многие материалы из плиоцен–плейстоценовых местонахождений Украины не могут быть отнесены к *P. pontica*, и относятся нами к нескольким другим видам и родам мелких фазановых.

?Eurobambusicola turolicus Zelenkov, 2016. Левый тарсометатарсус с поврежденным дистальным эпифизом (экз. NMNHU-P Av-486; рис. 1, д) из местонахождения Кучурган (Одесская обл.;



Рис. 2. Кораконды (*a–d*) и плечевые кости (*e–m*) мелких фазановых из плиоцена и нижнего плейстоцена Северного Причерноморья: *a, z–ж* – *Plioperdix pontica* (Tugarinov, 1940): *a, z* – экз. NMNHU-P Av-666; местонахождение Одесские катакомбы; нижний плиоцен; *d* – экз. NMNHU-P Av-684; местонахождение Попово-1, Украина; верхний плиоцен; *e* – экз. NMNHU, № 5243; местонахождение Одесские катакомбы; нижний плиоцен; *ж* – экз. ПИН, № 2614/51; местонахождение Этулия, Молдова; предположительно нижний плиоцен (см. текст); *б, в, з, м* – *Phasianidae* indet. 2: *б, в* – экз. NMNHU-P Av-709; местонахождение Котловина; предположительно, нижний плейстоцен (см. текст); *з* – экз. ПИН, № 2614/51; местонахождение Этулия; предположительно, нижний плиоцен; *л* – *Phasianidae* indet. (?*Plioperdix pontica*), экз. ПИН, № 2614/59, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; местонахождение Этулия, Молдова; предположительно, нижний плиоцен (см. текст); *м* – экз. NMNHU-P Av-697; местонахождение Котловина; предположительно, нижний плейстоцен; *и, к* – *Coturnix coturnix*, современный. Обозначения: *ср* – выставленный дорсально угол *crista deltopectoralis*; *cs1* – краниально ориентированный *cotyla scapularis*; *cs2* – дорсально ориентированный *cotyla scapularis*; *faa1* – редуцированная сочленовная поверхность для соединения с акромионом лопатки; *faa2* – обширная сочленовная поверхность для соединения с акромионом лопатки; *fac* – зауженная вентрально *facies articularis clavicularis*; *ftd* – желоб, представляющий собой продолжение *fossa tricipitalis dorsalis*; *ied* – вырезка в *epicondylus dorsalis*; *pfl1* – не выдвинутый дистально *processus flexorius*; *pf2* – выдвинутый дистально *processus flexorius*. *a, б* – вид с дорсальной стороны; *в–д* – вид с медиальной стороны; *e–и* – вид с краниальной стороны; *к–м* – вид с каудальной стороны. Длина масштабной линейки – 1 см.

нижний плиоцен, MN 14) сходен с современными *Vambusicola* общими удлинёнными пропорциями, слабой расширенностью эпифизов относительно стержня, а также слабо выраженными *fossae parahypotarsales*. Эти же признаки прослеживаются и у позднемиоценового таксона *Eurobambu-*

sicola turolicus из позднего миоцена местонахождения Полгарди (MN 13) Венгрии (за исключением не сохранившихся *fossae*). Близость возраста и сходство с современными *Vambusicola* позволяют предполагать, что экз. NMNHU-P Av-486 также принадлежал *E. turolicus*. Судя по размерам, к этому

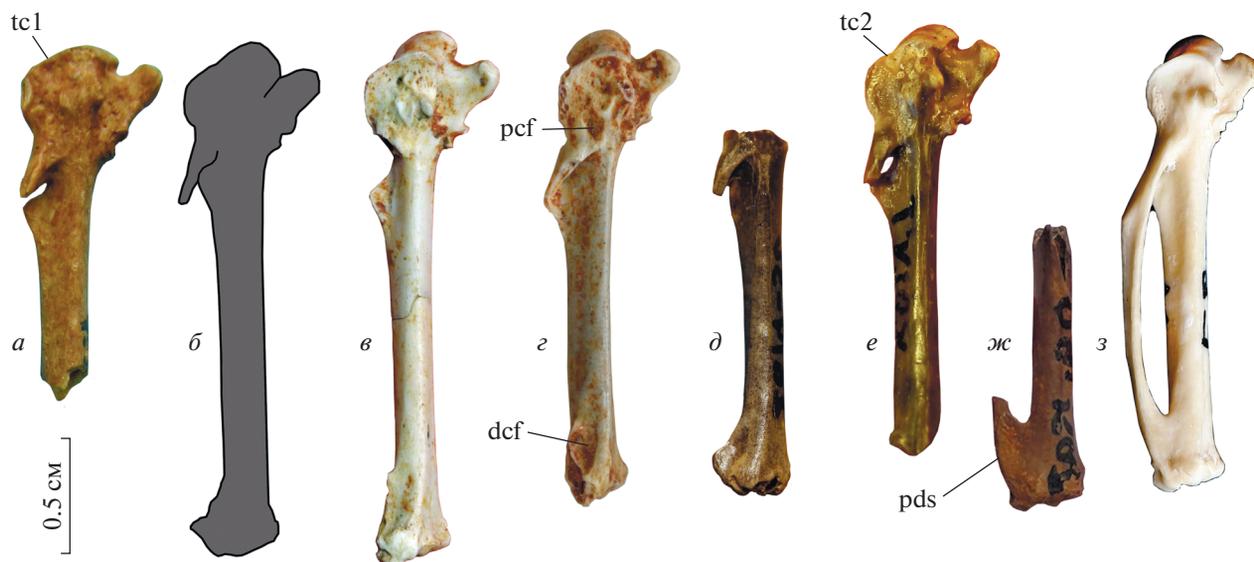


Рис. 3. Карпометакарпусы мелких фазановых из плиоцена и нижнего плейстоцена Северного Причерноморья с вентральной стороны: а–в, ж – *Plioperdix pontica* (Tugarinov, 1940): а, б – экз. NMNHU-P Av-340, фотография сохранившейся части (а) и прорисовка (б) по изображению, приведенному в первоописании (Тугаринов, 1940); местонахождение Одесские катакомбы; верхи нижнего плиоцена; в – экз. б/н в колл. Ин-та систематики и эволюции животных (Краков); местонахождение Рембелицы Крулевски-2, Польша; низы верхнего плиоцена; ж – экз. NMNHU-P Av-671, дистальный фрагмент (отражен); местонахождение Одесские катакомбы; верхи нижнего плиоцена; з – “*Francolinus*” *minor* Jánossy, 1974, голотип, Ин-т систематики и эволюции животных (Краков), № AF 61; местонахождение Рембелицы Крулевски-1, Польша; верхний плиоцен; д, е – *Phasianidae* indet. 2: д – экз. ПИН, № 2614/50; местонахождение Этулия-3, Молдова; нижний плейстоцен; е – экз. NMNHU-P Av-716; местонахождение Котловина, Украина; предположительно нижний плейстоцен; з – *Coturnix coturnix*, современный. Обозначения: dcf – ямка в дистальной части metacarpalia minor; pcf – ямка в проксимальной части metacarpalia minor; pds – дистальный симфиз с каудальным краем, субпараллельным длинной оси кости; tc1 – trochlea carpalis без выраженной вырезки и без сдвинутой дистально каудальной части; tc2 – trochlea carpalis с вырезкой, каудальная часть сдвинута дистально.

же виду относится и очень плохо сохранившийся правый коракоид (экз. NMNHU-P Av-485) из того же местонахождения.

Phasianidae indet. 1. Плечевая кость и тарсометатарсусы из местонахождения Войничево (экз. ПИН, №№ 2614/145, 146) сходны с *P. hungarica*, известным в данном регионе из местонахождения Морская-2 в Ростовской обл. (Zelenkov, Pantelejev, 2015), однако принадлежность мелких фазановых из Морской к этому виду, а также вообще отнесение вида *hungarica* к роду *Plioperdix* требуют подтверждения, поскольку, как показывает настоящая ревизия, предшествующие определения были основаны на некорректном представлении о морфологии *P. pontica*.

Phasianidae indet. 2. Большинство костных остатков из местонахождения Котловина также не могут быть отнесены к *Plioperdix*. Коракоиды (экз. NMNHU-P Av-690, 691, 692, 695, 709, 711) отличаются от таковых *Plioperdix* строением *cotyla scapularis* и сочленовой поверхности для акромиона лопатки (см. выше). Экз. NMNHU-P Av-693, 694, 696 имеют очень плохую сохранность, в связи с чем информативное сравнение этих материалов невозможно.

Плечевая кость из Котловины (экз. NMNHU-P Av-697) не имеет заметно выступающего дорсально *crista deltopectoralis* и характерного для *Coturnix* четко очерченной дорсальной *fossa tricipitalis*. Карпометакарпусы из Котловины (экз. NMNHU-P Av-686, 716; ПИН, № 2614/137) характеризуются наличием вырезки в вентральном крае *trochlea carpalis* и проксимальной ямки в основании *metacarpalia minor*, а также изогнутостью *metacarpalia major* при виде с краниальной стороны. У других экземпляров (экз. NMNHU-P Av-717 и 718) вырезки как таковой не заметно из-за сохранности, но они отличаются от *Plioperdix* ориентацией вентрального края пястного блока (под углом около 130° , в отличие от 150° – 160° у *P. pontica*). Проксимальный тарсометатарсус из местонахождения Котловина (экз. NMNHU-P Av-708) не может быть отнесен к *P. pontica*, поскольку характеризуется не выдающимся дорсально *cotyla lateralis* (см. выше). Кроме того, в отличие от *P. pontica*, стержень кости заметно суживается по направлению к дистальной части кости – как у *Palaeocryptonyx edwardsi*.

Серия костей из многослойного местонахождения Крыжановка (верхи MN 16b – низы MQ1; Тесаков, 2004), по-видимому, также не может от-

носиться к *P. pontica*. Наиболее диагностичен из представленных на местонахождении костей коракоид (экз. NMNHU-P Av-654), который по форме *facies articularis clavicularis* и области *cotyla scapularis* идентичен коракоидам из Котловины (см. выше) и поэтому, несомненно, представляет этот же таксон.

Дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса из Одесских катакомб, упомянутый Воинственным (1967) без номера (ныне обозначенный как NMNHU-P Av-675), не может относиться к *Plioperdix pontica*, так как его *trochlea metatarsi IV* слабо сдвинут плантарно (медиоплантарный угол *trochlea metatarsi IV* не выдается плантарнее *trochlea metatarsi III*, дорсомедиальный угол *trochlea metatarsi IV* приближен к дорсальному краю *trochlea metatarsi III*) и широко отставлен латерально (широкая *incisura intertrochlearis lateralis*). Кроме того, *trochlea metatarsi III* у этого экземпляра дорсовентрально низкий и асимметричными полублоками. По этим признакам экз. NMNHU-P Av-675 сходен с тарсометатарсусом *Palaeosyrtonyx edwardsi*, от которого он отличается только заметно меньшими размерами. Таким образом, экз. NMNHU-P Av-675 можно было бы отнести к одновозрастному (раннеплиоценовому) *P. donpezani*, который сходен с *P. pontica* по размерам, но для *P. donpezani* тарсометатарсус пока не известен.

ОБСУЖДЕНИЕ

Предыдущие авторы (Курочкин, 1985; Wocheński, Kurochkin, 1987) отмечали сходство *Plioperdix pontica* с современными *Coturnix*, но все же признавали отсутствие между этими формами близкого родства, обращая внимание на ряд значительных морфологических отличий. Проведенная нами ревизия украинских материалов подтвердила морфологическую близость *P. pontica* и *Coturnix*; выявленные ранее отличия в основном были установлены по костным остаткам, принадлежащим другим таксонам фазановых. В то же время, некоторые отличительные признаки (напр., необычно удлиненная кисть) подтверждают родовую самостоятельность *Plioperdix*. В связи с уточнением морфологической характеристики *P. pontica* требуется подтверждение отнесения к *Plioperdix* других описанных в составе этого рода видов.

По нашим данным, *P. pontica* надежно установлен только из местонахождений верхов русциния – нижнего виллафранка (верхи MN 15–MN 16) Северного Причерноморья и Польши. В более древних местонахождениях русциния юга Украины (кучурганский фаунистический комплекс; MN 14) присутствует близкий по размерам перепел, сходный с “*Plioperdix*” *hungarica*, описанным из верхнего миоцена (MN 13) Венгрии. В

составе кучурганского комплекса также присутствует ископаемая бамбуковая куропатка *Eurobambusicola turolicus*, также первоначально описанная из Венгрии. Материалы из местонахождения Крыжановка и значительная часть материалов из местонахождения Котловина представлены еще одной формой сходного размера (*Phasianidae* indet. 2); для установления ее точного систематического положения необходима ревизия материалов по другим виллафранкским мелким фазановым, описанным из Восточной Европы – в частности, *Francolinus minor* и *Chauvireria balcanica* (Jánossy, 1974; Bøev, 1997).

Возраст мелких фазановых из Котловины требует обсуждения. Установлено, что в ранних сборах на местонахождении Котловина произошло перемешивание материала из разных возрастных горизонтов – от позднего русциния до среднего виллафранка (Тесаков, 2004). Примечательно, что в данном местонахождении определяются остатки как *Plioperdix*, так и других неопределенных фазановых (см. выше). По нашему мнению, кости *Phasianidae* indet. 2 из Котловины, относящиеся к ранним сборам, могут происходить из средневиллафранкских слоев (MN 17) – это могло бы объяснить доминирование этого таксона в данном местонахождении, в отличие от фауны Одесских катакомб (MN 15), где присутствует почти исключительно *P. pontica*. Данное предположение подтверждается сходством *Phasianidae* indet. 2 из Котловины с мелкими фазановыми из Крыжановки – местонахождения, также относимого преимущественно к MN 17 (Тесаков, 2004). Кроме того, мелкие фазановые *Phasianidae* indet. 2 из Котловины морфологически сходны с таковыми из еще одного многослойного и разновозрастного местонахождения Этулия (Молдова). Материалы по мелким фазановым из Этулии, описанные Курочкиным (1985) как *P. pontica*, были переданы в ПИН Н.А. Константиновой (Курочкин, 1985), которая изучала разрез, в настоящее время называемый Этулия-3 и также соотносимый с MN 17 (Тесаков, 2004). Таким образом, мелкая фазановая птица, описанная здесь как *Phasianidae* indet. 2, может быть характерна только для среднего виллафранка (MN 17) региона или, возможно, самых верхов MN 16. Мелкие фазановые из Котловины, отнесенные к *P. pontica*, в действительности могут происходить из более древних русцинийских слоев этого местонахождения. Отсутствие несомненных свидетельств существования двух форм мелких фазановых (*P. pontica* и *Phasianidae* gen. indet. 2) в русцинии или виллафранке Северного Причерноморья подтверждает высказанное ранее предположение о возможности биохронологических корреляций континентальных фаун Восточной Европы по мелким курообразным птицам (Зеленков, 2015).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воинственский М.А. Ископаемая орнитофауна Украины // Природная обстановка и фауны прошлого. Вып. 3 / Ред. Пидопличко И.Г. Киев: Наук. думка, 1967. С. 3–76.
- Зеленков Н.В. Птицы и биохронология неогена Евразии // Современные проблемы палеонтологии. Матер. LXI сесс. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб., 2015. С. 150–152.
- Зеленков Н.В. Ревизия неворобьиных птиц Полгарди (Венгрия, верхний миоцен). 2. Galliformes // Палеонтол. журн. 2016. № 6. С. 79–91.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 2. Роды Perdix, Plioperdix и Vantamux // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 79–86.
- 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. Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 119 с. (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 26).
- Рековец Л.И., Пашков А.В. Новые местонахождения микротериофауны позднего неогена Украины // Вископна фауна і флора України: палеоекологічний та стратиграфічний аспекти / Ред. Гожик П.Ф. Київ: Інст. Геол. наук НАН України, 2009. Р. 354–360.
- Серебровский П.В. Птицы из плиоценовых отложений Одессы // Докл. АН СССР. 1941. Т. 33. С. 476–479.
- Тесаков А.С. Биостратиграфия среднего плиоцена-эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). М.: Наука, 2004. 247 с.
- Тугаринов А.И. Новые находки плиоценовой орнитофауны Одессы // Докл. АН СССР. 1940. Т. 26. С. 311–313.
- Bocheński Z. List of European fossil bird species // Acta Zool. Cracov. 1997. V. 40. № 2. P. 293–333.
- Bocheński Z., Bocheński Zb., Tomek T. A History of Polish Birds. Kraków: Inst. Syst. Evol. Anim. Pol. Acad. Sci., 2012. 226 p.
- Bocheński Z., Kurochkin E.N. New data on Pliocene phasianids (Aves: Phasianidae) of Moldavia and S. Ukraine // Acta Zool. Cracov. 1987. V. 30. P. 81–96.
- Boev Z. *Chauvireria balcanica* gen. n., sp. n. (Phasianidae — Galliformes) from the Middle Villafranchian of Western Bulgaria // Geol. Balcan. 1997. V. 27 № 3–4. P. 69–78.
- Brodkorb P. Catalogue of fossil birds: Part 2 (Anseriformes through Galliformes) // Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci. 1964. V. 8. P. 195–335.
- Dickinson E.C., Remsen J.V., Jr. (Eds). The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World, V. 1: Non-Passerines. Eastbourne, U.K.: Aves Press, 2013. 461 p.
- Göhlich U.B., Mourer-Chauviré C. Revision of the phasianids (Aves: Galliformes) from the Lower Miocene of Saint-Gerand-Le-Puy (Allier, France) // Palaeontology. 2005. V. 48. P. 1331–1350.
- Jánossy D. Upper Pliocene and Lower Pleistocene bird remains from Poland // Acta Zool. Cracov. 1974. V. 19. P. 531–566.
- Jánossy D. Late Miocene birds remains from Polgárdi (W-Hungary) // Aquila. 1991. V. 98. P. 13–55.
- Kretzoi M. Pliogallus Gaillard, 1939 es Pliogallus Tugarinov, 1940 // Aquila. 1955. V. 59/62. P. 367.
- Mlíkovský J. Early Pleistocene birds of Stránská skála: 1. Musil's talus cone // Anthropos. 1995. V. 26. P. 111–126.
- Mlíkovský J. Cenozoic birds of the world. Pt 1: Europe. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
- Mourer-Chauviré C. [Review of] Cenozoic birds of the World, part 1: Europe. J. Mlíkovský. 2002 // Auk. 2004. V. 121. P. 623–627.
- Mourer-Chauviré C., Geraads D. The upper Pliocene avifauna of Ahl al Oughlam, Morocco. Systematics and Biogeography // Rec. Austral. Mus. 2010. V. 62. P. 157–184.
- Nesin V.A., Nadachowski A. Late Miocene and Pliocene small mammal faunas (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) of Southeastern Europe // Acta Zool. Cracov. 2001. V. 44. P. 107–135.
- Rzebik-Kowalska B., Rekovets L.I. New data on Eulipotyphla (Insectivora, Mammalia) from the Late Miocene to the Middle Pleistocene of Ukraine // Palaeontol. Electron. 2016. Vol. 19.11.19A: 11–31.
- Tesakov A.S., Vangengeim E.A., Pevzner M. Arvicolid zonation of continental Pliocene deposits of East Europe // Cour. Forsch. Senckenb. 2007. Bd 259. S. 227–236.
- Zelenkov N.V., Panteleyev A.V. Three bird taxa (Aves: Anatidae, Phasianidae, Scolopacidae) from the Late Miocene of the Sea of Azov (Southwestern Russia) // Palaeontol. Z. 2015. V. 89. P. 515–527.

Revision of *Plioperdix* (Aves: Phasianidae) from the Plio-Pleistocene of Ukraine

N. V. Zelenkov, L. V. Gorobets

Plioperdix pontica (Tugarinov, 1940) traditionally, based on similar sizes, includes materials from a number of Pliocene and Pleistocene locations in the Northern Black Sea Region and Eastern Europe (Ukraine, Moldova, Poland, Czech Republic, Hungary). Our study of Ukrainian materials showed that in reality they belong to several taxa of small phasianid birds. Materials from the localities of the Kuchurganian faunal complex (MN 14) can be attributed to *Eurobambusicola turolicus* Zelenkov, 2016 and supposedly “*Plioperdix hungarica* (Jánossy, 1991). *Plioperdix pontica* is characterized by morphological similarity to modern *Coturnix* and is represented mainly by materials from Odessa catacombs (upper part of MN 15) and several localities of zone MN 16 (including Rebielice Krolewskie 2; Poland). In the middle Villafranchian localities (for example, Kotlovina; as well as Etulia-3, Moldova; MN 17) remains of yet another unnamed form, which reliably differs from *P. pontica* in most skeletal elements, prevail. The previous descriptions and diagnoses of *Plioperdix pontica* were thus based on a mixture of material from various taxa and are revised here. The problems of taxonomy of small phasianids of the Neogene-Pleistocene in the Northern Black Sea region and Eastern Europe are discussed.

Keywords: Galliformes, taxonomy, Eastern Europe, Pliocene, early Pleistocene

УДК 561.232;57.072

НИТЧАТЫЕ ЦИАНОБАКТЕРИИ ИЗ ВЕНДСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ НЕПСКОГО ГОРИЗОНТА ВНУТРЕННИХ РАЙОНОВ СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

© 2020 г. Е. Ю. Голубкова^{a, *}, Б. Б. Кочнев^{b, c}

^aИнститут геологии и геохронологии докембрия РАН, Санкт-Петербург, Россия

^bИнститут нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, Россия

^cНовосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия

*e-mail: golubkovaeyu@mail.ru

Поступила в редакцию 01.11.2018 г.

После доработки 23.08.2019 г.

Принята к публикации 03.09.2019 г.

Проанализировано морфологическое разнообразие и характер распространения нитчатых микрофоссилий в вендских отложениях непского горизонта внутренних районов Сибирской платформы. В составе непской биоты обнаружены гормогониевые цианобактерии пяти родов: *Nepia* gen. nov., *Talakania*, *Oscillatoriopis*, *Obruchevella* и *Siphonophycus*. Проведено монографическое изучение и реконструирован цикл размножения новых осцилляториевых водорослей *Nepia calycina* Golubkova, gen. et sp. nov. Вид *Talakania obscura* Kolosov, emend. отнесен к политрихоматозным сине-зеленым водорослям, близким к современным родам *Schizothrix* и *Microcoleus*.

Ключевые слова. Микрофоссилии, цианобактерии, венд, Восточная Сибирь

DOI: 10.31857/S0031031X20050062

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на длительную историю изучения органостенных микрофоссилий, большинство обнаруженных в верхнем докембрии таксонов до сих пор не находят свое место в систематике современных организмов. Сложившаяся ситуация связана, прежде всего, с неполной и зачастую плохой сохранностью палеонтологического материала, что существенно затрудняет проведение палеобиологических исследований. В связи с этим, полученные новые данные имеют важное научное значение, так как позволяют определить систематическое положение некоторых вендских микрофоссилий, отнесенных ранее к формальной подгруппе нитчатых водорослей. В настоящей работе проанализировано таксономическое разнообразие, морфологическое строение, а также распространение нитчатых водорослей, выделенных в результате химического растворения терригенных отложений венда Непско-Ботуобинского, Предплатомского и Сюджерского районов Восточной Сибири (рис. 1).

Авторы выражают искреннюю признательность К.Е. Наговицину за помощь в фотографировании микрофоссилий. Работа выполнена при финансовой поддержке проекта РФФИ № 17-05-00418 и программы НИР № 0153-2019-0003.

КРАТКИЙ ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ НИТЧАТЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Благодаря интенсивным микропалеонтологическим исследованиям, в вендских отложениях непского горизонта внутренних районов Сибирской платформы были обнаружены таксономически разнородные ассоциации микрофоссилий, содержащие нитчатые водоросли (Пятилетов, 1980; Колосов, 1983, 1984, 2014; Колосова, 1991; Голубкова и др., 2010; Наговицин, Кочнев, 2015; Станевич и др., 2015). В самом общем приближении верхнедокембрийский осадочный чехол в изученном регионе сложен ?нижне–верхневендскими терригенными последовательностями вилочанского и непского горизонтов, которые выше по разрезу перекрываются верхневендскими карбонатными и эвапоритовыми отложениями тирского и даниловского горизонтов (Стратиграфия ..., 2005; Голубкова, Кузнецов, 2014). Граница венда и кембрия проводится в нижней части юряхского подгоризонта даниловского горизонта по появлению мелкораквинных окаменелостей первой зоны томмотского яруса *Nochoroicyathus sunnangenicus* (Кочнев и др., 2018).

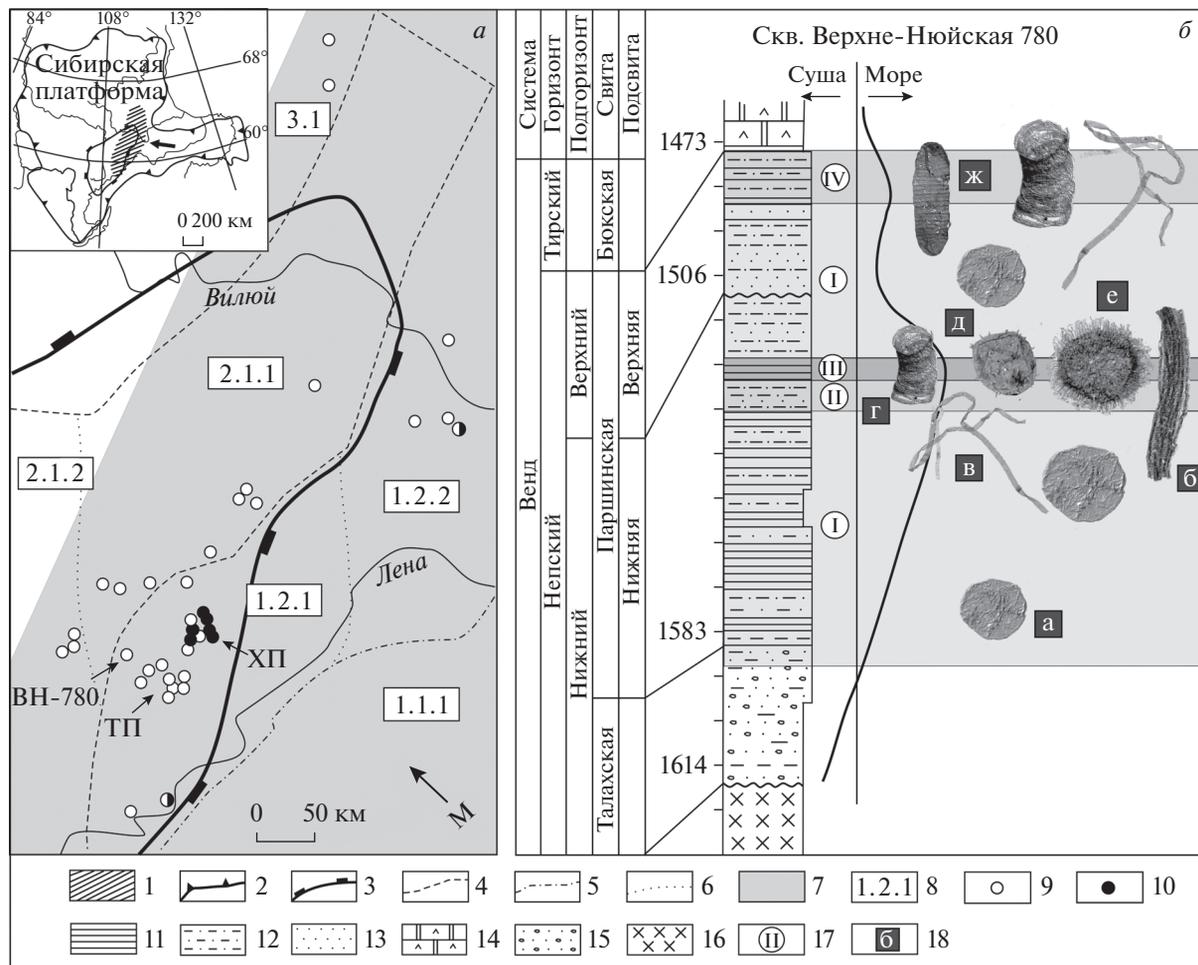


Рис. 1. Местоположение изученных скважин на схеме структурно-фациального районирования Сибирской платформы (а; Стратиграфия..., 2005) и вертикальное распространение микрофоссилий в разрезе скв. Верхне-Нюйская-780 (б). а: 1 – район исследований; 2 – граница Сибирской платформы; 3 – граница Непско-Ботуобинской антеклизы; 4 – граница фациальных регионов; 5 – граница фациальных районов; 6 – граница фациальных зон; 7 – площадь распространения вендского бассейна; 8 – индексы фациальных регионов, районов, зон: 1 – Байкало-Патомский регион, 1.1 – Патомский район, 1.1.1 – Витимо-Чарская зона, 1.2 – Предпатомский район, 1.2.1 – Нюйско-Пелейдуйская зона, 1.2.2 – Вилочанская зона, 2 – Катангско-Ботуобинский регион, 2.1 – Непско-Ботуобинский район, 2.1.1 – Ботуобинская зона, 2.1.2 – Приленско-Непская зона, 3 – Турухано-Сюгдзерский регион, 3.1 – Сюгдзерский район; 9 – местонахождения *Talakania obscura*; 10 – местонахождения *Neria calycina*. б: 11 – аргиллиты; 12 – песчаники; 14 – ангидрито-доломиты; 15 – гравелиты; 16 – фундамент; 17 – ассоциации микрофоссилий: I – с *Leiosphaeridia* sp., II – с *Leiosphaeridia* sp.–*Talakania obscura*, III – с *Appendisphaera tenuis*, IV – с *Oscillatoriopsis* sp.–*Siphonophycus* sp.; 18 – характерные таксоны: а – *Leiosphaeridia* sp.; б – *Talakania obscura*, в – *Siphonophycus* sp., г – *Obruchevella parva*, д – *Cavaspina acuminata*, е – *Appendisphaera tenuis*, ж – *Oscillatoriopsis* sp. Принятые сокращения: ВН-780 – скв. Верхне-Нюйская-780, ТП – Талаканская площадь, ХП – Хамакинская площадь, М – направление трансгрессии моря.

Отложения непского горизонта центральных районов Сибирской платформы накапливались в мелководном морском бассейне, полого погружающемся в юго-восточном направлении. Проведенные палеофациальные реконструкции позволили выделить два трансгрессивно-регрессивных цикла осадконакопления, которые в стратиграфической последовательности отвечают нижнему и верхнему подгоризонтам непского горизонта (рис. 1; Лебедев, Чернова, 1996 и собственные новые данные).

Трансгрессия моря в ранненепское время привела к появлению эврифациальных сфероморфных акритарх *Leiosphaeridia crassa* (Naumova) emend. Jankauskas, *L. jacutica* (Timofeev) emend. Mikhailova et Jankauskas, *L. minutissima* (Naumova) emend. Jankauskas, *L. tenuissima* Eisenack (рис. 1, ассоциация I), к которым, по мере углубления бассейна, добавились нитчатые водоросли *Talakania obscura* Kolosov, *Obruchevella parva* Reitlinger, *Siphonophycus* Schopf emend. Knoll, Swett et Mark (ассоциация II). Максимуму трансгрессии

отвечают наиболее богатые сообщества микрофоссилий (ассоциация III). В разрезах скважин Ботуобинской и Приленско-Непской зон обнаружены разнообразные акритархи (*Appendisphaera grandis* Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya emend. Moczyłowska, *A. tenuis* Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya emend. Moczyłowska, ?*A. tabifica* Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, *Cavaspina acuminata* (Kolosova) Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, *Ceratosphaeridium* Grey, *Cucumiforma vanavaria* Mikhailova, *Leiosphaeridia* Eisenack emend. Downie et Sarjeant, *Navifusa* Combaz, Lange et Pansart, *Pterospersimorpha insolita* Timofeev emend. Mikhailova) и нитчатые водоросли (*Obruchevella parva* Reitlinger, emend. Yakschin et Luchinina, emend. Burzin, *Oscillatoriosis* Schopf, *Talakania obscura*, *Siphonophycus*). На западе Ньюско-Пелейдуйской (Хамакинская, Талаканская площади) и в Вилючанской зонах ассоциации микрофоссилий еще более разнообразны. К вышеупомянутым таксонам добавляются акантоморфиты *Knollisphaeridium maximum* (Yin) Willman et Moczyłowska, *Mengeosphaera triangularis* Liu, Xiao, Yin, Chen, Zhou et Li, *Tanarium conoideum* Kolosova emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, *T. tuberosum* Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, проблематики *Hamakinia* Rudavskaya, и нитчатые водоросли *Nepia calycina* gen. et sp. nov. и *Obruchevella crassa* Kolosov. Такое обилие ископаемых микроорганизмов свидетельствует о благоприятных обстановках, сложившихся в наиболее погруженных частях морского шельфа.

Регрессия и последующая трансгрессия моря в конце ранне-непского — начале поздне-непского времени способствовали возврату прежних условий, что нашло отражение в последовательной смене комплексов микрофоссилий (рис. 1). Во второй половине непского времени в наиболее глубоководных частях Непско-Ботуобинского (Талаканская, Хамакинская площади) и Предпатомского районов наблюдается постепенная смена комплексов микрофоссилий от моновидового сообщества эврифациальных гладкостенных сфероморфит рода *Leiosphaeridia* к биотам, содержащим разнообразные орнаментированные акритархи (*Appendisphaera*, *Cavaspina*, *Ceratosphaeridium*, *Knollisphaeridium*, *Tanarium*). В составе акантоморфных биот отмечается сокращение количества нитчатых водорослей *Talakania obscura* вплоть до полного их исчезновения, а их экологическую нишу занимают новые микроорганизмы *Nepia calycina* gen. et sp. nov. (рис. 1, а). В противоположность этому, в западной части Ньюско-Пелейдуйской и в Приленско-Непской зонах обнаружены лишь эврифациальные микрофоссилии первой ассоциации, что указывает на крайне мелководные условия, сложившиеся здесь в поздне-непское время (рис. 1, б). Регрессия моря в конце непского — начале тирского времени, сопровож-

давшаяся сменой терригенного осадконакопления на карбонатное, привела к исчезновению ассоциаций с акантоморфными акритархами и широкому, но кратковременному развитию микроорганизмов грибной природы *Vanavarataenia insolita* Pjatiletov и нитчатых водорослей *Siphonophycus*, *Oscillatoriosis*, *Obruchevella* на всей изученной площади. Последние три таксона, судя по имеющимся палеонтологическим данным, были способны образовывать протяженные корковидные маты. Таким образом, стратиграфическое и латеральное распределение ассоциаций микрофоссилий в отложениях вилючанского, непского и нижней части тирского горизонтов определялось, главным образом, локальными условиями, существовавшими в вендском палеобассейне на каждом этапе его развития.

РЕЗУЛЬТАТЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ

Анализируемые в работе микрофоссилии представлены одиночными и колониальными формами, которые отнесены к пяти родам: *Nepia calycina* gen. et sp. nov., *Obruchevella crassa*, *O. parva*, *Oscillatoriosis* sp., *Siphonophycus* sp., *Talakania obscura*.

Значительный интерес с точки зрения биологической интерпретации представляют находки новых нитчатых водорослей *Nepia calycina*. В ископаемом материале присутствуют разнообразные по морфологии нити, которые, как предполагается, отвечают разным стадиям размножения одного организма (табл. XI; см. вклейку; рис. 2, а). Зрелые нити представляют собой многоклеточные одиночные трихомы, заключенные в плотный чехол — влагалище (табл. XI, фиг. 11). Последний редко сохраняется в ископаемом состоянии, что говорит о способности трихомов покидать чехол на определенных этапах своего развития. Предполагается, что при вегетативном размножении нити были способны распадаться на отдельные участки — гормогонии (табл. XI, фиг. 7–9). Затем гормогонии отделялись от “материнского” трихома и, совершая колебательные движения, выскользывали из влагалища, чтобы сформировать новые организмы (табл. XI, фиг. 1–6). В ископаемом материале “ювенильные” экземпляры сохраняются в виде коротких бочонковидных или чашевидных трихомов (табл. XI, фиг. 3–6), а также сферических тел (табл. XI, фиг. 1, 2). Последние имеют некоторое внешнее сходство с акритархами *Leiosphaeridia* sp., от которых, однако, отличаются наличием специфических сферических включений и концентрических “складок” вдоль внешнего края этих образований. Форма сохранности “ювенильных” экземпляров определяется их пространственным положением, а также направле-

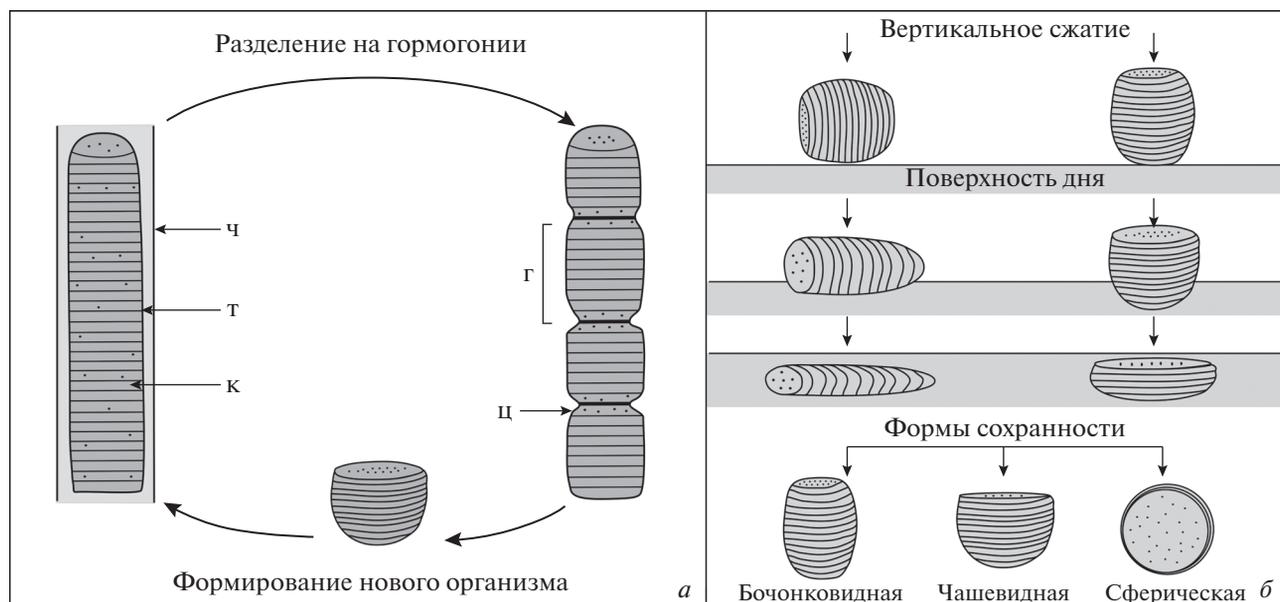


Рис. 2. Реконструкция цикла вегетативного размножения (а) и формы сохранности (б) гормогониевых цианобактерий *Neria salycina*. Обозначения: т – трихом, к – клетка, ч – чехол, г – гормогония, ц – ?цианофициновые зерна.

нием, длительностью и силой воздействия придонного осадка на организм в момент его захоронения (рис. 2, б). Предполагается, что бочонковидные трихомы наиболее приближены к прижизненным формам, в то время как экземпляры с чашевидной или сферической формой были подвержены значительным деформациям. Последние два типа сохранности наиболее часто встречаются в ископаемом материале.

Представители *Neria salycina* содержат мелкие сферические образования (табл. XI, фиг. 1, 9б). Изучение серии образцов методом электронной микроскопии не выявило присутствия сферических включений на поверхности трихомов (табл. XI, фиг. 12), что говорит о нахождении этих форм внутри клеток. Предполагается, что данные образования представляют собой зерна запасных питательных веществ, сопоставимых с цианофициновыми зёрнами современных сине-зеленых водорослей. На некоторых стратиграфических уровнях водоросли *Neria salycina* образуют протяженные маты, составляя до 95% от всего количества выявленных микрофоссилий (табл. XI, фиг. 13). По своему морфологическому строению и типу размножения микрофоссилии *Neria salycina* сопоставляются с современными осцилляториевыми водорослями, близкими к роду *Lyngbia*.

Второй анализируемый в статье таксон *Talakania* был описан П.Н. Колосовым (1983) из вендских отложений непского горизонта внутренних районов Сибирской платформы. На первом этапе изучения в составе рода было выделено два вида – *T. diluta* Kolosov и *T. obscura* Kolosov, последний

из которых был выбран в качестве типового (Колосов, 1983). Третий вид, *T. diversa* Kolosov, был описан несколько лет назад из торгинской свиты Березовской впадины юго-востока Сибирской платформы (Колосов, 2014).

Водоросли *Talakania* демонстрируют высокое морфологическое разнообразие, которое проявляется в плотности прилегания и количестве трихомов в пучке, степени сохранности внутриклеточных образований и клеток вообще, а также в наличии или отсутствии общего чехла (табл. XII, фиг. 1–11; см. вклейку). Предполагается, что одиночные многоклеточные трихомы соответствуют “ювенильным” или молодым экземплярам (табл. XII, фиг. 1, 12б; рис. 3, а, б-1), в то время как пучки многорядных трихомов в чехле отвечают зрелым нитям (табл. XII, фиг. 6; рис. 3, а, б-5). Остальные морфотипы представляют собой “переходные” формы между одиночными трихомами и пучками многоклеточных трихомов в чехле (рис. 3, б-2, 3, 4, 6). Их форма сохранности, скорее всего, определялась условиями, существующими в осадке в момент захоронения нитчатых водорослей. Приведенные выше данные позволяют с некоторой долей сомнения сопоставить представителей рода *Talakania* с политрихоматозными сине-зелеными водорослями, близкими к современным родам *Schizothrix* и *Microcoleus*.

Остальные водоросли представлены морфологически просто устроенными одиночными нитями. Многоклеточные гомоцитные трихомы без чехла рода *Oscillatorioopsis* относят к современным цианобактериям семейства *Oscillatoriaceae* (Мик-

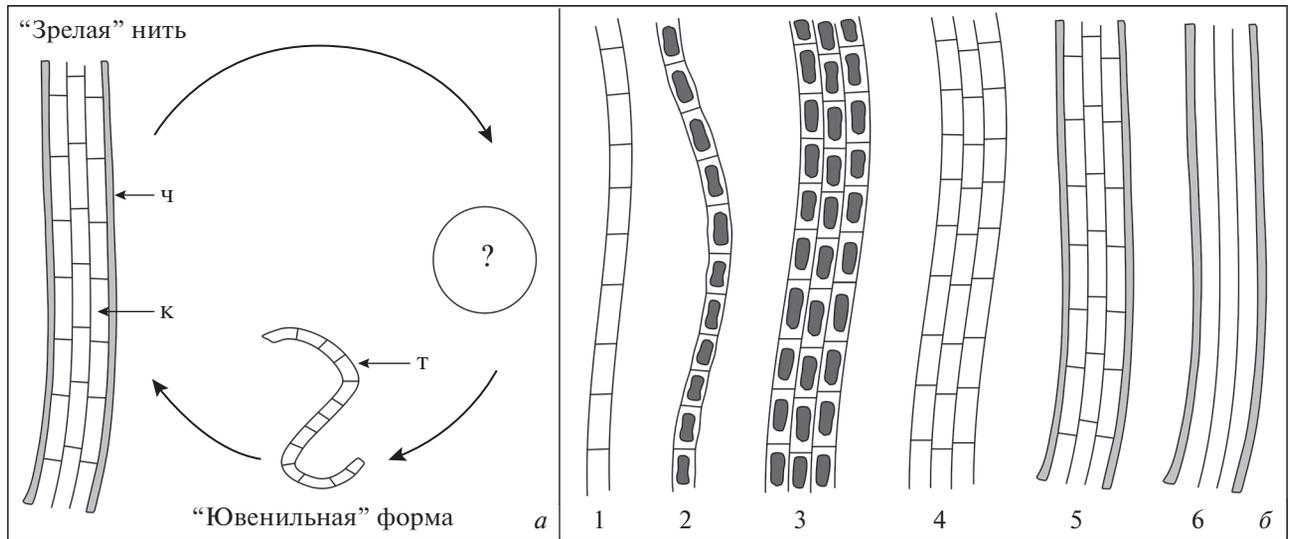


Рис. 3. Реконструкция цикла размножения (а) и разнообразие форм сохранности (б) цианобактерий *Talakania obscura*. Обозначения см. рис. 2.

рофоссилии..., 1989), а свернутые в цилиндрические спирали *Obruchevelia crassa* и *O. parva* имеют близкое морфологическое строение с гормогониевыми водорослями рода *Spirulina* (Burzin, 1995). Последний таксон, *Siphonophycus* sp., представлен нитями бесклеточного строения, которые интерпретируются нами как пустые чехлы или трихомы осцилляториевых водорослей, клетки в которых были разрушены при постмортальном захоронении ископаемых остатков.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ
ОТДЕЛ CYANOBACTERIA
ПОДКЛАСС NOSTOCOBACTERIDAE
ПОРЯДОК OSCILLATORIALES

Род *Nepia* Golubkova, gen. nov.

Название рода — по непскому региональному горизонту, в отложениях которого обнаружены описываемые формы.

Типовой вид — *Nepia calycina* Golubkova, sp. nov.

Диагноз. Однорядные, неветвящиеся многоклеточные гомоцитные трихомы в чехле. Клетки однотипные, короткие, цилиндрической формы. Гормогонии чашевидной, реже бочонковидной формы, короткие. В трихомах содержатся мелкие сферические включения, сконцентрированные преимущественно, в области сочленения соседних гормогониев. Размножение — вегетативное.

Diagnosis. Single row, unbranched multicellular trichomata, enclosed in a dense sheath. Cells are of similar type, short and cylindrical. Hormogonia are

cup-shaped, rarely barrel-shaped, short. Trichomata contain small spherical inclusions, concentrated mainly in the joint area of neighboring hormogonia. Reproduction vegetative.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От представителей рода *Oscillatoria* Schopf emend. Butterfield отличаются наличием чехла и характерных сферических образований, более короткими клетками, чашевидной формой гормогониев, а также значительно более крупными размерами трихома. От моновидового рода *Striatella* Assejeva описываемые нитчатые водоросли отличаются формой гормогониев, присутствием сферических образований внутри трихомов, а также более короткими клетками.

Nepia calycina Golubkova, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 1–14

Название вида от *calycinus* Lat. — чашевидный.

Голотип — ИГГД РАН, № II-7; Россия, Восточная Сибирь, Байкало-Патомского регион, Предпатомский р-н, Нюйско-Пелейдуйская зона, скв. Нижнехамакинская-21302, гл. 1590 м, обр. 13, пр. 3792/2; ?нижний—верхний венд, непский горизонт, верхняя подсвета паршинской свиты; обозначен здесь, табл. XI, фиг. 8.

Diagnosis. Single row, unbranched, multicellular trichomata in a sheath. The length of filament fragments is up to 0.8 mm. The width of the filaments are ranges from 48 to 110 μm . Cells are short, uniform in shape and size, up to 2–3 μm in length. Reproduction vegetative. Hormogonia are cup-shaped or barrel-shaped, 30–52 μm in length. Trichomata contain

small (about 1 μm in diameter) spherical formations, concentrated mainly in the joint area of neighboring hormogonia.

Описание. Одиночные, неветвящиеся, прямые или слабоизогнутые, многоклеточные трихомы в чехле. Максимальная длина фрагментов нитей в изученном материале составила 0.8 мм. Чехол плотный, редко сохраняется в ископаемом состоянии. Ширина нитей выдерживается на всем протяжении трихома и для разных экземпляров составляет от 48 до 110 мкм. Клетки короткие, одинаковые по форме и размерам, до 2–3 мкм длиной. Поперечные перегородки клеток четкие, сохраняются не всегда. Размножение – вегетативное. Нити распадаются на отдельные участки – гормогонии, которые затем отделяются от трихома и формируют новые организмы. Гормогонии длиной 30–52 мкм, чашевидной или бочковидной формы. Трихомы содержат многочисленные сферические образования диаметром около 1 мкм, которые располагаются, главным образом, в области сочленения соседних гормогониев, реже вдоль поперечных перегородок клеток. В ископаемом материале встречаются как отдельные, изолированные трихомы, так и фрагменты колоний, сложенные спутанными, незакономерно переплетенными нитями.

Распространение. Восточная Сибирь: паршинская свита Нюйско-Пелейдуйской зоны и харыстанская свита Вилочанской зоны Предпатомского р-на Байкало-Патомского региона; непский горизонт, ?нижний–нижняя часть верхнего венда.

Материал. 126 экз. хорошей и средней сохранности из паршинской свиты, скв. Чайкинская-367 (гл. 1419.7 м), Нижнехамакинская-843 (инт. 1508.7–1499.4 м), -844 (гл. 1706 м), -845 (инт. 1680–1557 м), -849 (инт. 1605–1596 м), -21301 (гл. 1592 м), -21302 (гл. 1590 м), и харыстанской свиты, скв. Вилуйско-Джербинская-642 (инт. 2221.6–2169.9 м).

Род *Talakania* Kolosov, 1983, emend. Golubkova

Типовой вид – *Talakania obscura* Kolosov, 1983.

Диагноз. Многорядные, однотипные, неветвящиеся трихомы в плотном чехле. Трихомы многоклеточные, перегородки клеток четкие. Клетки одинаковые по морфологии, прямоугольной формы, вытянуты в длину. Внутри клеток часто содержатся темные бесструктурные уплотнения, повторяющие их форму.

Diagnosis emended. Multiseriate, unbranched, multicellular trichomata, enclosed in a dense sheath. Trichomata are multicellular, cell partitions are clearly defined. Cells are of the same morphology, in rectangular shape, elongated. Dark struc-

tureless compactions are often observed within the cells.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От многорядных докембрийских водорослей рода *Polytrichoides* Hermann отличаются клеточным строением трихомов и наличием общего чехла.

Talakania obscura Kolosov, 1983, emend. Golubkova

Табл. XII, фиг. 1–13

Talakania obscura: Колосов, 1983, с. 945, рис. 1, фиг. 1а, б, в; 1984, с. 65, табл. XX, фиг. 4, табл. XXI, фиг. 1, табл. XXII, фиг. 1; Голубкова и др., 2010, с. 12, табл. II, фиг. 11, 12; 2012, с. 593, фиг. 3; Голубкова, Кузнецов, 2014, с. 139, табл. IV, фиг. 6; Наговицин, Кочнев, 2015, с. 754, рис. 4, фиг. 1–11.

Talakania diluta: Колосов, 1983, с. 945, рис. 1, фиг. 2; 1984, с. 66, табл. XXII, фиг. 3.

Talakania sp.: Колосова, 1990, табл. 5, фиг. 2.

Talakania diversa: Колосов, 2014, с. 109, табл. XVIII, фиг. 1

Arctacellularia doliformis: Станевич и др., 2015, с. 129, рис. 3, фиг. 12.

Arctacellularia sp.: Станевич и др., 2015, с. 129, рис. 3, фиг. 13.

Голотип – ИГАБМ СО РАН, № 87-82; Россия, Восточная Сибирь, Байкало-Патомский регион, Предпатомский р-н, Нюйско-Пелейдуйская зона, скв. Талаканская-809, инт. 1364.0–1371.2 м, пр. 427–81(б); ?нижний–верхний венд, непский горизонт, паршинская свита (Колосов, 1983, с. 945, рис. 1, фиг. 1а, б, в).

Diagnosis emended. Multiseriate, unbranched trichomata, enclosed in a dense cover. The maximum length of the filament fragments is 4 mm. Trichomata are multicellular. Identical in shape and size rectangular cells are in length up to 2 times of the width or equal to it. The cell wall is clearly defined. The width of the cells is 2.5–7 μm , the length is 3.5–12 μm . Dark, structureless compactions of a unknown origin locate inside the cells. The number of filaments in the bundle is not constant, up to 6–10 in averaged. Type of reproduction is unknown.

Описание. Многорядные, однотипные, прямые или изогнутые, неветвящиеся трихомы, заключенные в плотный чехол, редко сохраняющийся в ископаемом состоянии. Максимальная наблюдаемая длина фрагментов нитей составила 4 мм. Трихомы многоклеточные. Клетки одинаковые по форме и близкие по размерам, прямоугольной формы. Длина клеток в 2 раза превышает ширину, в единичных случаях равна ей. Перегородки клеток четкие. Длина клеток у разных экземпляров изменяется в пределах от 3.5 до 15.0 мкм, ширина – от 2.5 до 7.0 мкм. Внутри клеток часто наблюдаются темные бесструктурные уплотнения неясного генезиса, повторяющие их форму. Количество трихомов в пучке непостоянно, в среднем составляет 6–10 экземпляров. В ископаемом состоянии водоросли сохраняются в

виде одиночных трихомов, пучков нитей или скоплений.

З а м е ч а н и я. В составе рода *Talakania* было выделено три вида: *T. obscura*, *T. diluta* и *T. diversa* (Колосов, 1983, 2014). Отнесенные к этим таксонам водоросли имели близкое морфологическое строение и размеры. Так, длина и ширина клеток у представителей вида *T. obscura* определялась в интервалах 6.72–18.40 и 2.3–5.6 мкм соответственно. Те же самые параметры для *T. diluta* составили 7.6–10.4 мкм, 2.40–3.36 мкм и для *T. diversa* – 5–15 и 1.5–3.1 мкм. Число трихомов в пучке для всех трех видов не превышало восьми. В отличие от *T. diluta*, типовой вид *T. obscura* был установлен по наличию темных внутриклеточных уплотнений (Колосов, 1983). Описанный позднее вид *T. diversa* также содержал темные образования внутри клеток, но отличался “разобшенностью (раздвинутостью, расположением на некотором расстоянии друг от друга) клеток в рядах; различной длиной и толщиной клеток в пределах пучка; не соприкасающимися друг с другом клеточными рядами” (Колосов, 2014, с. 109). Анализ ископаемого материала из типовых местонахождений юго-востока Сибирской платформы позволяет предполагать, что темные внутриклеточные образования, характерные для видов *T. obscura* и *T. diversa*, являются “мумифицированными” остатками содержимого клеток, а их присутствие или отсутствие в трихомах определялось особенностями захоронения и последующей консервации ископаемых в толще осадка. С особенностями тафономии также связано неплотное прилегание трихомов друг другу (табл. XII, фиг. 3, 4, 11), отличающее представителей вида *T. diversa*. В случае, если пучок нити в процессе захоронения был “зафиксирован” на растительной пленке (табл. XII, фиг. 11), очертание трихома не удается распознать и создается ложное представление о том, что “клетки расположены на некотором расстоянии друг от друга” (Колосов, 2014, с. 109). К такому типу сохранности, по нашему мнению, относится фрагмент нити, предложенный Колосовым в качестве голотипа вида *T. diversa* (Колосов, 2014, табл. XVIII, фиг. 1). Клетки в пучке несколько отличаются по длине друг от друга не только у описанного Колосовым (2014) вида *T. diversa*, но и у нитчатых водорослей, отнесенных к *T. obscura* и *T. diluta* (напр., табл. XII, фиг. 7). Наблюдаемая разница в размерах клеток отражает естественную биологическую изменчивость в пределах вида и не выходит за пределы параметров, установленных для этих нитчатых водорослей. Сказанное выше позволяет объединить выделенные ранее таксоны в один общий вид *T. obscura*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Восточная Сибирь: харыстанская свита непского горизонта, бюкская свита тирского горизонта Сюгджерского р-на Турухано-Сюгджерского региона; хоронохская, ха-

рыстанская свиты непского горизонта Вилючанской зоны, талахская, паршинская свиты непского горизонта Нюйско-Пелейдуйской зоны, торгинская свита Березовской зоны Предпатомского р-на Байкало-Патомского региона; курсовская/паршинская свиты непского горизонта Ботуобинской и Приленско-Непской зон Непско-Ботуобинского р-на Катангско-Ботуобинского региона; ?кессюсинская свита Лена-Анабарского р-на; ?нижний–верхний венд.

М а т е р и а л. Сотни экземпляров хорошей и средней сохранности из скважин: Вилюйско-Джербинская-642, (инт. 2221.6–2179.8 м, харыстанская свита), -643 (инт. 2483–2136 м, хоронохская, харыстанская свиты), Верхне-Вилючанская-611 (инт. 2204–2184.6 м, харыстанская свита), Буягинская-664 (гл. 1801 м, харыстанская свита), Озерная-761 (инт. 1879.5–1859 м, паршинская свита), Чайкинская-367 (гл. 1419.7 м, паршинская свита), Нижнехамакинская-848 (гл. 1571.5 м, паршинская свита), -844 (гл. 1706 м, паршинская свита), -841 (инт. 1572.9–1570.5 м, паршинская свита), Талаканская-823 (инт. 1542–1536 м, паршинская свита), -824 (гл. 1623 м, паршинская свита), -826 (гл. 1560.8 м, паршинская свита), -809 (инт. 1371.2–1364.1 м, паршинская свита), -815 (инт. 1513.8–1430 м, паршинская свита), -806 (инт. 1590.3–1467 м, паршинская свита), -808 (инт. 1627–1620 м, паршинская свита), -804 (инт. 1676–1669.3 м, паршинская свита), Верхнеюйская-780 (инт. 1525.8–1523.8 м, паршинская свита), Верхнечонская-96 (инт. 1666–1645 м, талахская, паршинская свиты), -98 (инт. 1600.5–1587 м, паршинская свита), -20613 (инт. 1619.9–1607 м, паршинская свита), Западная-741 (инт. 1820–1796 м, паршинская свита), -742 (инт. 1886.5–1877.8 м, паршинская свита), Пелейдуйская-750 (гл. 1836 м, паршинская свита), Северо-Юрегинская-1591 (инт. 1962.3–1958.1 м, курсовская свита), Накынская-2950 (инт. 3066.6–3062.5 м, харыстанская свита), Дюданская-2910 (инт. 3415.3–3414.8 м, нижняя подсвита бюксской свиты), Усть-Бирюкская-1 (инт. 3101–3120 м, нижняя подсвита торгинской свиты).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные палеонтологические исследования показали, что подавляющая часть нитчатых водорослей (*Talakania*, *Oscillatoriopsis*, *Obruchevella*, *Siphonophycus*) имеют широкое вертикальное и латеральное распространение в вендских отложениях непского горизонта внутренних районов Сибирской платформы. Они обнаружены во всех обстановках, за исключением крайнего мелководья, где фиксируются лишь редкие планктонные эврифациальные акритархи *Leiosphaeridia*. Ограниченное площадное распространение име-

ют водоросли *Nepia calycina*, выявленные в наиболее глубоководных частях непского бассейна.

Анализируемые в работе микрофоссилии сопоставляются с наиболее консервативной группой сине-зеленых водорослей (цианобактерий). Для новых нитчатых водорослей *Nepia calycina* проведено монографическое изучение и реконструирован цикл размножения, что позволило отнести их к современным осцилляториевым водорослям, близким к роду *Lyngbia*. Ископаемые микроорганизмы, выделенные ранее в формальный род *Talakania*, сопоставляются с политрихоматозными водорослями, морфологически близкими современным родам *Schizothrix* и *Microcoleus*. Полученные палеонтологические данные могут быть использованы в дальнейшем для проведения палеоэкологических и палеофациальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голубкова Е.Ю., Кузнецов А.Б.* Таксономическое разнообразие и корреляция эдиакарских комплексов акантоморфной палинофлоры мира // Водоросли в эволюции биосферы / Ред. Рожнов С.В. М.: ПИН РАН, 2014. С. 119–140.
- Голубкова Е.Ю., Раевская Е.Г., Ивановская А.В.* Закономерности латерального распространения микрофоссилий в вендских нефтегазоносных отложениях Непского свода Непско-Ботуобинской антеклизы Восточной Сибири // Проблемы зарождения и эволюции биосферы. Ч. 2 / Ред. Э.М. Галимов. М.: УРСС, 2012. С. 591–595.
- Голубкова Е.Ю., Раевская Е.Г., Кузнецов А.Б.* Нижневендские комплексы микрофоссилий Восточной Сибири в решении стратиграфических проблем региона // Стратигр. Геол. корреляция. 2010. Т. 18. № 4. С. 3–27.
- Колосов П.Н.* Нитчатые микрофоссилии в курсовской свите венда Якутии // Докл. Акад. наук. 1983. Т. 269. № 4. С. 944–946.
- Колосов П.Н.* Позднедокембрийские микроорганизмы востока Сибирской платформы. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1984. 84 с.
- Колосов П.Н.* Несколько видов микрофоссилий из торгинской свиты неопротерозоя Березовской впадины // Палеонтол. журн. 2014. № 3. С. 105–112.
- Колосова С.П.* Древнейшие акантоморфиты востока Сибирской платформы // Органический мир и стратиграфия отложений нефтегазоносных и рудоносных районов Якутии. Якутск: Якутский ин-т геол. наук СО АН СССР, 1990. С. 2–45.
- Кочнев Б.Б., Покровский Б.Г., Кузнецов А.Б., Марусин В.В.* С- и Sr-хемостратиграфия карбонатных отложений венда-нижнего кембрия центральных районов Сибирской платформы // Геол. и геофизика. 2018. Т. 59. № 6. С. 731–755.
- Лебедев М.В., Чернова Л.С.* Фациальные модели терригенных отложений венда северо-востока Непско-Ботуобинской антеклизы (Сибирская платформа) // Геол. и геофизика. 1996. Т. 37. № 10. С. 51–64.
- Микрофоссилии докембрия СССР / Ред. Янкаускас Т.В. Л.: Наука, 1989. 190 с.
- Наговицин К.Е., Кочнев Б.Б.* Микрофоссилии и биофация вендской ископаемой биоты юга Сибирской платформы // Геол. и геофизика. 2015. Т. 56. № 4. С. 748–760.
- Пятилетов В.Г.* Юдомский комплекс микрофитофоссилий Южной Якутии // Геол. и геофизика. 1980. № 7. С. 8–20.
- Станевич А.М., Корнилова Т.А., Мазукабзов А.М., Вахромеев А.Г.* Корреляция и микрофоссилии венд-кембрийских отложений, вскрытых Чайкинской параметрической скважиной 279 // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Сер. Науки о Земле. 2015. Т. 12. С. 124–135.
- Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Рифей и венд Сибирской платформы и ее складчатого обрамления / Ред. Конторович А.Е. Новосибирск: Гео, 2005. 432 с.
- Burzin M.B.* Late Vendian helicoids filamentous microfossils // Paleontol. J. 1995. V. 29. № 1A. P. 1–34.

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–14. *Nepia calycina* Golubkova, sp. nov.: 1–6 – “ювенильные” формы, отделившиеся от “материнского” трихома; 1, 2 – вид сверху, со стороны терминальной клетки, 3–6 – вид сбоку; 7–9, 12 – фрагменты трихомов, разделенные на отдельные участки – гормогонии; 10, 11, 14 – многоклеточные “зрелые” трихомы; 13 – фрагмент колонии.

Фиг. 1, 3, 5, 6, 12 – скв. Нижнехамакинская-845, гл. 1568,4 м, обр. 845/40: фиг. 1, 3, 5, 6 – пр. 40/1; фиг. 2, 8, 10, 11 – скв. Нижнехамакинская-21302, гл. 1590 м, обр. 13: фиг. 2, 8, 10 – пр. 3792/2, фиг. 11 – пр. 3792/1; фиг. 8 – голотип, № II-7; фиг. 4, 7, 9, 14 – скв. Нижнехамакинская-21301, гл. 1592 м, обр. 4, пр. 2947/2; фиг. 13 – скв. Верхне-Вилочанская-617, инт. 2250.8–2255.8 м, обр. 43, пр. 817/1. Восточная Сибирь, Байкало-Патомского регион; ?нижний–верхний венд, непский горизонт.

Условные обозначения: к – клетка, ч – чехол, г – гормогония, ц – ?цианофициновые зерна.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–13. *Talakania obscura* Kolosov, 1983, emend. Golubkova: 1, 5, 8, 11 – скв. Усть-Бирюкская-1, инт. 3101-3120 м, обр. 54, пр. 842/1; 2, 4, 7 – скв. Талаканская-823: 2, 4 – гл. 1537 м, обр. 38: 2 – пр. 2128/4, 4 – пр. 2128/1; 7 – гл. 1542 м, обр. 37, пр. 2127/2; 3 – скв. Озерная-761, гл. 1859 м, обр. 217, пр. 1960/1; 6 – скв. Накынская-2950, гл. 3065.2 м, обр. 10, пр. 3747/3; 9, 10 – скв. Дюданская-2910, гл. 3414.8 м, обр. 16, пр. 3788/1; 12 – скв. Буягинская-664, гл. 1801 м, пр. 1801/5; 13 – скв. Талаканская-806, инт. 1467-1473.9 м, пр. 1091/3.

Фиг. 1–5, 7, 8, 11–13 – Байкало-Патомский регион; фиг. 6, 9, 10 – Турухано-Сюгджерский регион; ?нижний–верхний венд, непский–нижняя часть тирского горизонта.

Условные обозначения: юн – “ювенильная” нить, зн – “зрелая” нить, к – клетка, ч – чехол.

Filamentous Cyanobacteria from the Vendian Deposits of the Nepa Regional Stage of Interior Areas of the Siberian Platform

E. Yu. Golubkova, B. B. Kochnev

The morphological diversity and stratigraphic distribution of filamentous microfossils in the Vendian sediments of the Nepa Regional Stage of the Siberian Platform were analyzed. Five genera (*Nepia*, *Talakania*, *Oscillatoriopsis*, *Obruchevella*, *Siphonophicus*) were identified and corresponded to the modern hormogonium cyanobacteria. Monographical description was made and reproductive cycle was reconstructed for new species of oscillatorian cyanobacteria *Nepia calicina* Golubkova, gen. et sp. nov. *Talakania obscura* species corresponded to the modern cyanobacteria *Schizothrix* sp. and *Microcoleus* sp.

Keywords: microfossils, cyanobacteria, Vendian, East Siberia

УДК 582.26:581.5

НАХОДКИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В СОДЕРЖИМОМ ХОБОТА И РОТОВОЙ ПОЛОСТИ МАМОНТА ИЗ ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА ЯКУТИИ

© 2020 г. С. И. Генкал^а, *, В. А. Габьшев^б, **, А. В. Протопопов^с, ***

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Ярославская обл., Россия

^бИнститут биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия

^сОтдел изучения мамонтовой фауны АН Республики Саха (Якутия), Якутск, Россия

*e-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru

**e-mail: v.a.gabyshev@yandex.ru

***e-mail: a.protopopov@mail.ru

Поступила в редакцию 21.08.2019 г.

После доработки 28.02.2020 г.

Принята к публикации 18.04.2020 г.

При изучении содержимого хобота и ротовой полости останков детеныша мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumenbach) из Якутии с помощью сканирующей электронной микроскопии обнаружено 14 видов и разновидностей Bacillariophyta и три формы определены только до рода. Полученные данные о видовом составе диатомей расширяют представления о плейстоценовой флоре Bacillariophyta региона. Экологические характеристики обнаруженных видов водорослей свидетельствуют о том, что место находки мамонта представляло собой стоячий или проточный олиготрофный пресный водоем с нейтральной или слабощелочной реакцией среды.

Ключевые слова: Bacillariophyta, поздний плейстоцен, альгофлора, останки мамонта, Якутия

DOI: 10.31857/S0031031X20050050

ВВЕДЕНИЕ

Исследования останков плейстоценовой фауны млекопитающих, сохранившихся в толще вечномерзлых грунтов, привлекают все более широкий круг специалистов-палеоэкологов и помогают собирать данные об окружающей среде, в которой жили эти животные (Ukrainceva, 1994). Для изучения водных тафоценозов предпринят анализ образцов из скопления шерсти мамонта (Kirillova et al., 2016), а также из вмещающих осадков, найденных в области черепа мамонтенка Юка (Neretina et al., 2020). Результаты этих работ приводят исследователей к выводу, что изучаемые осадки не современны останкам животного и не могут быть в полной мере использованы для палеорекострукции. Более ценными, в отличие от вмещающих отложений, могут являться осадки, отобранные из полости тела животного, поскольку они представляют собой “отпечаток” более узкого временного интервала, а не сумму отложений, интегрирующих широкий промежуток времени. В настоящем исследовании был предпринят анализ образцов, полученных из содержимого ротовой полости и дыхательного канала хобота мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumen-

bach) из Якутии. По данным радиоуглеродного анализа кожного покрова, был определен возраст останков животного – 41300 ± 900 л. (Машенко и др., 2013). Гибель животного произошла мгновенно в результате черепно-мозговой травмы в конце лета (июль–август), на что указывают результаты анализа его морфологии, а также данные спорово-пыльцевого анализа вмещавших труп отложений (Машенко и др., 2013). Спорово-пыльцевой спектр указывает на то, что первичное захоронение трупа мамонта происходило в водно-болотной среде (Боескоров и др., 2010). Полное выпадение шерстяного покрова и некоторые другие признаки указывают на то, что после гибели тело животного долгое время находилось в воде (Боескоров и др., 2010). Впоследствии труп был заморожен, а сохранению его в замерзшем состоянии способствовало то, что вскоре он был засыпан оползнем. Таким образом, исследованное нами содержимое останков несет информацию о диатомовой флоре, относящейся к позднеплейстоценовым водоемам надпойменной террасы. Конвенциональным подходом в изучении ископаемой диатомовой флоры является диатомовый анализ древних озерных отложений. Однако в осадках старше 40000 л. н. створки диатомей за-

частью не сохраняются из-за изменений химического состава воды (Diekmann et al., 2016), поэтому флора диатомей плейстоцена остается слабо изученной в регионе.

Цель настоящей работы: получить краткую экологическую характеристику древнего водоема — места гибели мамонта, а также пополнить сведения о плейстоценовой флоре диатомей региона.

Авторы выражают глубокую признательность Е.В. Лихошвай за предоставленную возможность работы на оборудовании ЦКП “Электронная микроскопия” Лимнологического ин-та СО РАН; В.И. Егорову (ОП ЦКП “Ультрамикроанализ” Лимнологического ин-та СО РАН) и В.Б. Тимофееву (СВФУ) за помощь в работе на СЭМ. Работа выполнена в рамках государственных заданий по следующим темам: “Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии” (№ АААА-А17-117020110056-0) и “Систематика, разнообразие и филогения водных автотрофных организмов России и других регионов мира” (№ АААА-А18-118012690095-4), а также в рамках гранта РФФИ 18-45-140007 р_а “Трансформация растительного покрова и распад мамонтового фаунистического комплекса в Якутии на рубеже плейстоцена и голоцена”.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Фрагмент трупа животного (его передняя часть) был найден в 2004 г. на территории прииска Ольчан (Оймяконский улус, Якутия), который расположен в 80 км северо-западнее пос. Усть-Нера, на Яно-Оймяконском плоскогорье, на высоте 600 м н. у. м. между хребтами Сияпским и Уольчанским; географические координаты находки — 64.8° с.ш., 142.4° в.д. Местонахождение останков располагалось на глубине 2.5–3.0 м в рыхлых отложениях позднего плейстоцена надпойменной террасы правого берега р. Уольчан. Материал из ротовой полости мамонта представлял собой твердый осадок в виде песчано-глинистой смеси, который замачивали в течение суток, добавляя дистиллированной воды. Затем суспендировали, и с аликвотой суспензии проводили пробоподготовку по освобождению створок диатомей от органики. Содержимое хобота представляло водную суспензию, образовавшуюся из растаявшего льда, находившегося внутри дыхательных каналов животного. Пробоподготовку из этой водной суспензии проводили без предварительных манипуляций. Освобождение панциря диатомей от органического вещества выполняли методом сжигания 30%-ным пергидролем с 6-ти часовой термической обработкой в термостате при 85°C (Диатомовые ..., 1974). Приготовленные препараты исследовали в растворе электронном

микроскопе FEI Company Quanta 200 и сканирующем электронном микроскопе JEOL 7800 F.

При определении водорослей использовали современные определители и систематические сводки (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, b; Lange-Bertalot, Moser, 1994; Krammer, 1997a, b, 2000, 2002, 2003; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Reichardt, 1999; Lange-Bertalot, 2001; Levkov, 2009; Lange-Bertalot et al., 2011, 2017; Levkov et al., 2013, 2016; Генкал и др., 2015; Куликовский и др., 2016; Генкал, Ярушина, 2018).

Коллекция препаратов СЭМ по диатомовым водорослям из содержимого ротовой полости (16366_MO, 16377_MO, MO, MO_glass, MOCu) и дыхательного канала хобота (16367_MB, 16378_MB) останков мамонта из Ольчана (Якутия) хранится в ботаническом гербарии SASY ИБПК СО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При изучении содержимого хобота и ротовой полости останков детеныша мамонта *Mammuthus primigenius* обнаружено 14 видов и разновидностей *Bacillariophyta*, и три формы определены только до рода. Ниже приведено их краткое описание. Материал получен из местонахождения Ольчан (Оймяконский улус, Якутия).

ОТДЕЛ BACILLARIOPHYTA

КЛАСС COSCINODISCACEAE

ПОРЯДОК THALASSIOSIRALES

СЕМЕЙСТВО STEPHANODISCACEAE GLEZER ET MAKAROVA, 1986

Род *Cyclotella* (Kützing) Brébisson, 1838

Cyclotella minuta (Skvortzow) Antipova, 1956

Табл. XIII, фиг. 1 (см. вклейку)

Описание. Створки овальные, с внутренней поверхности утолщенные альвеолярные перегородки расположены нерегулярно. Створки диаметром 18–26 мкм, штрихов 12–13 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *Cyclotella baicalensis* Skvortzow (Popovskaya et al., 2016), но отличается от последнего меньшими диаметром створки и числом центральных и краевых выростов.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

Род *Pantocsekiella* K.T. Kiss et Ács, 2016

Pantocsekiella ocellata (Pantocsek) K.T. Kiss et Ács, 2016

Табл. XIII, фиг. 2

Описание. Створка с наружной поверхности плоская, круглая, периферическая зона шириной 1/2 радиуса створки, штрихи прямые. Цен-

тральная часть створки с наружной поверхности неровно ограниченная, плоская, с тремя крупными и тремя меньшими лакунами. Створка диаметром 6.5 мкм, штрихов 22 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *P. tripartita* (Håkansson) K. T. Kiss et Ács (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего рельефом створки.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

К Л А С С FRAGILARIOPHYCEAE

П О Р Я Д О К FRAGILARIALES

СЕМЕЙСТВО FRAGILARIACEAE GREVILLE, 1833

Род *Fragilaria* Lyngbye, 1819

Fragilaria rumpens (Kützing) Carlson, 1913

Табл. XIII, фиг. 6

Описание. Створки с наружной поверхности линейно-ланцетные. Створки длиной 24.6–25.7 мкм, шириной 2.2–2.4 мкм, штрихов 20–24 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *F. sarcinica* Desmazieres (Krammer, Lange-Bertalot, 1991a), но отличается от последнего бóльшим числом штрихов в 10 мкм.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости и хобота.

Род *Hannaea* Patrick, 1966

Hannaea arcus (Ehrenberg) Patrick emend. Genkal et Kharitonov, 2008

Табл. XIII, фиг. 7

Описание. Створки с наружной поверхности дугообразные, дорсальная сторона равномерно выпуклая, вентральная вогнутая, имеет небольшое утолщение. Концы суженные, головчатые. Створки длиной 94.7–105.0 мкм, шириной 4.0–4.6 мкм, штрихов 18–19 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *H. inaequendentalis* (Lagerstedt) Genkal et Kharitonov (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего формой створки.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости и хобота.

Hannaea inaequendentalis (Lagerstedt) Genkal et Kharitonov, 2008

Табл. XIII, фиг. 8

Описание. Створки с наружной поверхности линейные, в средней части немного вздутые, концы оттянутые, головчатые. Створки длиной 49.0–59.3 мкм, шириной 5.2–5.4 мкм, штрихов 15–18 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *H. arcus* (Ehrenberg) Patrick emend. Genkal et Kharitonov (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего формой створки.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости и хобота.

Род *Tabularia* (Kützing) D. M. Williams et Round, 1986

Tabularia fasciculata (C. Agardh) D. M. Williams et Round, 1986

Табл. XIII, фиг. 9

Описание. Фрагмент створки линейно-ланцетной формы с внутренней поверхности. Осевое поле широкое, штрихи короткие. Створка шириной 4 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *Stenophora pulchella* (Ralfs ex Kützing) D. M. Williams et Round (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего формой створки и ее осевого и центрального поля.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

К Л А С С BACILLARIOPHYCEAE

ПОДКЛАСС EUNOTIOPHYCIDAE

П О Р Я Д О К EUNOTIALES

СЕМЕЙСТВО EUNOTIACEAE KÜTZING, 1844

Род *Eunotia* Ehrenberg, 1837

Eunotia scandiorussica Kylikovskiy, Lange-Bertalot, Genkal et Witkowski, 2010

Табл. XIII, фиг. 10

Описание. Створка с внутренней поверхности дорсивентральная, концы широко закругленные. Терминальные узелки шва хорошо заметные, расположены на полюсах створки. Створка длиной 21.0 мкм, шириной 5.9 мкм, штрихов 20 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *E. bilinaris* (Ehrenberg) Schaarschmidt (Lange-Bertalot et al., 2011), но отличается от последнего меньшей длиной створки, бóльшей ее шириной и меньшим числом ареол в штрихах.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

П О Р Я Д О К CYMBELLALES

СЕМЕЙСТВО CYMBELLACEAE GREVILLE, 1833

Род *Encyonema* Kützing, 1833

Encyonema silesiacum (Bleisch) D. G. Mann, 1990

Табл. XIII, фиг. 11

Описание. Створки с внутренней поверхности сильно дорсивентральные, полуланцетные, дорсальная сторона сильновыпуклая, вен-

тральная прямая, слабовыпуклая в центральной части. Концы узкозакругленные, не отклонены на вентральную сторону. Осевое поле узкое, находится ближе к вентральной стороне. Створки длиной 20.4–29.6 мкм, шириной 6.3–7.7 мкм, штрихов 11–14 в 10 мкм, ареол 20–25 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *E. perelginense* Krammer (Krammer, 1997a), но отличается от последнего меньшей длиной и шириной створки, бóльшим числом штрихов в 10 мкм и ареол в штрихах.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из хобота.

Eucyonema ventricosum (Agardh) Grunow, 1875

Табл. XIII, фиг. 12

Описание. Створки с внутренней поверхности дорсивентральные, полуланцетные, дорсальная сторона сильновыпуклая, вентральная прямая, слабовыпуклая в средней части. Концы остро закругленные, оттянутые, отклонены на вентральную сторону. Осевое поле узкое, линейное, сильно смещено к вентральной стороне. Створки длиной 13.8–15.8 мкм, шириной 4.6–4.8 мкм, штрихов 16–17 в 10 мкм, ареол в ряду 35–40 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *E. latecapitatum* Krammer (Krammer, 1997a), но отличается от последнего бóльшим числом штрихов в 10 мкм.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости и хобота.

СЕМЕЙСТВО GOMPHONEMATACEAE KÜTZING, 1844

Род *Gomphonema* Ehrenberg, 1832

Gomphonema productum (Grunow) Lange-Bertalot et Reichardt, 1991

Табл. XIII, фиг. 13

Описание. Створка с внутренней поверхности гетерополярная, эллиптически-ланцетная, головной и базальный концы клювовидные. Створка длиной 32.0 мкм, шириной 7.5 мкм, штрихов 108 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *G. micropus* Kützing (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего меньшей длиной и шириной створки.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

П О Р Я Д О К ACHNANTHALES

СЕМЕЙСТВО ACHNANTHIDIACEAE D. G. MANN, 1990

Род *Achnanthidium* Kützing, 1844

Achnanthidium cf. *helveticum* (Hustedt) Monnuer, Lange-Bertalot et Ector, 2007

Табл. XIII, фиг. 3

Описание. Фрагмент створки с наружной поверхности, створка эллиптическая с широко закругленными концами, длиной 15.5 мкм, шириной 5.7 мкм, штрихов 25 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *Psammothidium daonense* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего меньшим числом штрихов в 10 мкм.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

П О Р Я Д О К NAVICULALES

СЕМЕЙСТВО CAVINULACEAE D. G. MANN, 1990

Род *Cavinula* D. G. Mann et Stickle, 1990

Cavinula cocconeiformis (Gregory ex Greville) D. G. Mann et Stickle, 1990

Табл. XIII, фиг. 4

Описание. Створка с наружной поверхности ланцетная с широкозакругленными концами. Осевое поле узкое, линейное, центральное поле овальное. Штрихи радиальные, в центральной части створки имеется несколько укороченных штрихов. Створка длиной 17.3 мкм, шириной 11.8 мкм, штрихов 26 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *C. lapidosa* (Krasske) Lange-Bertalot (Lange-Bertalot et al., 2017), но отличается от последнего бóльшей шириной створки и формой центрального поля.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

СЕМЕЙСТВО NEIDIACEAE MERESCHKOWSKY, 1903

Род *Neidium* Pfitzer, 1871

Neidium bisulcatum (Lagerstedt) Cleve, 1894

Табл. XIII, фиг. 14

Описание. Створка с наружной поверхности линейная, концы широкозакругленные. Центральное поле круглое, штрихи нежные, пунктирные. Створка длиной 36.7 мкм, шириной 6.8 мкм, штрихов 38 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *N. alpinum* Hustedt (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего бóльшей длиной и шириной створки, меньшим числом штрихов в 10 мкм.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

СЕМЕЙСТВО DIPLONEIDACEAE D. G. MANN, 1990

Род *Diploneis* (Ehrenberg) P. T. Cleve, 1894

Diploneis elliptica (Kützing) P. T. Cleve, 1894

Табл. XIII, фиг. 5

Описание. Створка с внутренней поверхности эллиптическая, концы широко закругленные. Осевое поле узколанцетное, немного расширяющееся к центру, штрихи однорядные. Створка длиной 25.7 мкм, шириной 14.3 мкм, штрихов 11 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *D. subovalis* P.T. Cleve (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего большей шириной створки и меньшим числом штрихов в 10 мкм.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

* * *

Следующие таксоны (материал из ротовой полости мамонтенка) не определены до вида:

Naviculadicta sp. 1 (семейство Naviculaceae Kützing, 1844) (табл. XIII, фиг. 15). Створка с внутренней поверхности узкоэллиптическая, концы тупо закругленные. Осевое поле узкое, центральное поле небольшое, штрихи радиальные. Створка длиной 11.5 мкм, шириной 3.4 мкм, штрихов 28 в 10 мкм.

Форма имеет сходство с *Cymbellafalsa diluviana* (Krasske) Lange-Bertalot et Metzeltin (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего большим числом штрихов в 10 мкм.

Nitzschia sp. 1 (порядок Bacillariales, семейство Bacillariaceae Ehrenberg, 1831) (табл. XIII, фиг. 16). Створка с наружной поверхности линейная, концы слабо оттянутые, остро закругленные, штрихи нежные, однорядные. Створка длиной 36.2 мкм, шириной 6.2 мкм, штрихов 16 в 10 мкм.

Форма имеет сходство с *N. alpina* Hustedt (Krammer, Lange-Bertalot, 1988), но отличается от последнего большей шириной створки и меньшим числом штрихов в 10 мкм.

Nitzschia sp. 2 (табл. XIII, фиг. 17). Створка с наружной поверхности линейно-ланцетная, концы клиновидные, шов сильно смещен к загибу створки, штрихи однорядные. Створка длиной 17.3 мкм, шириной 3.8 мкм, штрихов 26 в 10 мкм.

Форма имеет сходство с *N. bacillum* Hustedt (Krammer, Lange-Bertalot, 1988), но отличается от последнего большей шириной створки и меньшим числом штрихов в 10 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Песчано-глинистая смесь из ротовой полости является материалом донных отложений древнего водоема, т.е. депонентом створок диатомей за

период одного или, вероятнее всего, нескольких вегетационных сезонов. Содержимое хобота — это замерзшая вода водоема, попавшая в дыхательные пути животного при его гибели (Боесков и др., 2010; Машенко и др., 2013), и фактически является не сгущенной планктонной пробой. В этом причина того, что большая часть водорослей обнаружена в ротовой полости (17) и только шесть в содержимом хобота. Все 14 представителей *Bacillariophyta* встречаются в водоемах разного типа (ручьи, реки, озера, водохранилища, эстуарии и т.д. (Диатомовый..., 1950; Козыренко и др., 1992; Генкал, Трифонова, 2009; Харитонов, Генкал, 2012; Корнева, 2015; Куликовский и др., 2016; Lange-Bertalot et al., 2017; Генкал, Ярушина, 2018). Виды *Achnantheidium cf. helveticum*, *Cavinula cocconeiformis*, *Cyclotella minuta*, *Encyonema ventricosum*, *Eunotia scandiorussica*, *Hannaea arcus*, *H. inaequidentata*, *Neidium bisulcatum* и *Pantocsekiella ocellata* относятся к пресноводным представителям, а *Diploneis elliptica*, *Encyonema silesiacum*, *Fragilaria rumpens* и *Gomphonema productum* — к пресноводно-солонатоводным (Определитель..., 1951; Харитонов, 2014; Корнева, 2015; Куликовский и др., 2016; Lange-Bertalot et al., 2017). Лишь один вид, *Tabularia fasciculata*, считается солонатоводно-морским, однако, известны его многочисленные находки в пресных водоемах разного типа (Харитонов, 2014; Генкал, Ярушина, 2018). Большая часть обнаруженных водорослей (*Cavinula cocconeiformis*, *Cyclotella minuta*, *Eunotia scandiorussica*, *Hannaea arcus*, *H. inaequidentata*, *Neidium bisulcatum* и *Pantocsekiella ocellata*) предпочитают олиготрофные воды, *Achnantheidium cf. helveticum*, *Diploneis elliptica*, *Fragilaria rumpens* и *Gomphonema productum* — олиготрофно-мезотрофные воды, *Encyonema silesiacum* и *Encyonema silesiacum* — мезотрофно-эвтрофные, а *Encyonema ventricosum* встречается в водоемах и водотоках разной трофности (Диатомовый..., 1950; Харитонов, Генкал, 2012; Харитонов, 2014; Куликовский и др., 2016; Lange-Bertalot et al., 2017; Генкал, Ярушина, 2018). Из 14 таксонов большая часть обнаруженных водорослей принадлежит к космополитам (12), *Encyonema ventricosum* (Agardh) Grunow — к широко распространенным (Определитель..., 1951; Козыренко и др., 1992; Генкал, Трифонова, 2009; Харитонов, 2014; Lange-Bertalot et al., 2017; Генкал, Ярушина, 2018), а *Cyclotella minuta* считается эндемиком Байкала (Козыренко и др., 1992).

Значительное число выявленных видов известно в ископаемом состоянии: *Cavinula cocconeiformis* из четвертичных отложений европейского севера России (Диатомовый..., 1950; Лосева и др., 2004); *Fragilaria rumpens*, *Gomphonema productum* и *Pantocsekiella ocellata* — из третичных и четвертичных отложений Дальнего Востока (Диатомовый..., 1950); *Cyclotella minuta* — из плиоце-

на (Прибайкалье), плиоцена—голоцена (Байкал), позднего плейстоцена (низовье р. Енисей) (Козыренко и др., 1992); *Gomphonema productum*, *Hannaea arcus*, *Neidium bisulcatum* и *Pantocsekiella ocellata* — из эоплейстоцена и неоплейстоцена севера европейской части России (Лосева и др., 2004).

В обобщающей работе для Якутии приводится 866 таксонов *Bacillariophyta* (Захарова и др., 2005), позднее этот список был расширен (Пестрякова, 2008; Potarova et al., 2014; Габышев, Габышева, 2018; Genkal, Gabyshev, 2018). Наше исследование выявило 14 таксонов диатомовых водорослей, в том числе три новых для флоры Якутии (*Cyclotella minuta*, *Eunotia scandiorussica*, *Tabularia fasciculata*). *Cyclotella minuta* для Якутии неизвестен (Захарова и др., 2005), однако, согласно нашим неопубликованным данным, в виде отдельных створок встречается в некоторых водоемах республики.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экологическая характеристика обнаруженных видов диатомей свидетельствует о том, что место находки мамонта представляло собой стоячий или проточный олиготрофный пресный водоем с нейтральной или слабощелочной реакцией среды. Наличие представителей как планктонной флоры, так и обрастаний, вероятно, указывает на то, что это был небольшой водоем, испытывающий влияние впадающих в него горных ручьев. Полученные данные о видовом составе диатомей расширяют данные о плейстоценовой флоре *Bacillariophyta* региона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боевский Г.Г., Лазарев П.А., Тихонов А.Н. и др. Комплексные исследования детеныша мамонта из Оймяконского района Якутии // Матер. IV Междунар. мамонтовой конф., 2007. Якутск: Ин-т прикл. экол. Севера, 2010. С. 32–40.
- Диатомовый анализ. Кн. 3. Л.: Госгеолгиздат, 1950. 398 с.
- Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. 1. Л.: Наука, 1974. 403 с.
- Габышев В.А., Габышева О.И. Фитопланктон крупных рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири. Новосибирск: Изд-во АНС СибАК, 2018. 416 с.
- Генкал С.И., Трифонова И.С. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоемов его бассейна. Рыбинск: Изд-во ОАО Рыбинский Дом печати, 2009. 72 с.
- Генкал С.И., Чекрыжева Т.А., Комулайнен С.Ф. Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии. М.: Научн. мир, 2015. 202 с.
- Генкал С.И., Ярушина М.И. Диатомовые водоросли слабоизученных водных экосистем Крайнего Севера Западной Сибири. М.: Научн. мир, 2018. 212 с.
- Захарова В.И., Кузнецова Л.В., Иванова Е.И. и др. Разнообразие растительного мира Якутии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. 328 с.
- Козыренко Т.Ф., Логинова Л.П., Генкал С.И. и др. *Cyclotella* Kütz. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II. Вып. 2. СПб.: Наука, 1992. С. 24–47.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
- Куликовский М.С., Глущенко А.М., Генкал С.И., Кузнецова И.В. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль: Филигрань, 2016. 804 с.
- Лосева Э.И., Стенина А.С., Марченко-Ваганова Т.И. Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей Европейского Северо-Востока. Сыктывкар: Геопринт, 2004. 160 с.
- Мащенко Е.Н., Боевский Г.Г., Баранов В.А. Морфология детеныша мамонта (*Mammuthus primigenius*) из Ольчана (Оймякон, Якутия) // Палеонтол. журн. 2013. № 4. С. 74–88.
- Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли. М.: Сов. наука, 1951. 619 с.
- Пестрякова Л.А. Диатомовые комплексы озер Якутии. Якутск: Изд-во ЯГУ, 2008. 197 с.
- Харитонов В.Г. Диатомовые водоросли Колымы. Магадан: Кордис, 2014. 496 с.
- Харитонов В.Г., Генкал С.И. Диатомовые водоросли озера Эльгыгытгын и его окрестностей (Чукотка). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2012. 402 с.
- Diekmann B., Pestryakova L.A., Nazarova L.B. et al. Late Quaternary lake dynamics in the Verkhojansk mountains of Eastern Siberia: implications for climate and glaciation history // *Polarforschung*. 2016. V. 86. P. 97–110.
- Genkal S.I., Gabyshev V.A. New records of centric diatoms from Yakutia (Bolshoe Toko Lake): SEM morphology, ecology and distribution // *Новости сист. низш. раст.* 2018. Т. 52. Вып. 2. P. 245–252.
- Kirillova I.V., van der Plicht J., Gubin S.V. et al. Taphonomic phenomenon of ancient hair from Glacial Beringia: perspectives for palaeoecological reconstructions // *Boreas*. 2016. V. 45. № 3. P. 1–15. <https://doi.org/10.1111/bor.12162>
- Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1. Allgemeines und Encyonema part // *Bibl. Diatomologica*. 1997a. Bd 36. S. 1–382.
- Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. Encyonema part., Encyonopsis und Cymbellopsis // *Bibl. Diatomologica*. 1997b. Bd 37. S. 1–469.
- Krammer K. *Pinnularia* // *Diatoms of Europe*. 2000. V. 1. P. 1–703.
- Krammer K. *Cymbella* // *Diatoms of Europe*. 2002. V. 3. P. 1–584.
- Krammer K. *Cymboplectra*, *Delicata*, *Navicymbula*, *Gomphocymbellopsis*, *Afrocymbella* // *Diatoms of Europe*. 2003. V. 4. P. 1–530.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. *Bacillariophyceae*. Teil 1. *Naviculaceae* // *Die Süßwasserflora von Mitteleuropa*. 1986. Bd 2/1. S. 1–876.

- Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae. Teil 2. Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1988. Bd 2/2. S. 1–536.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1991a. Bd 2/3. S. 1–576.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae. Teil. 4. Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1991b. Bd 2/4. S. 1–437.
- Lange-Bertalot H.* Navicula sensu stricto, 10 genera separated from Navicula sensu lato Frustulia // Diatoms of Europe. 2001. V. 2. P. 1–526.
- Lange-Bertalot H., Bak M., Witkowski A.* Eunotia and some related genera // Diatoms of Europe. 2011. V. 6. P. 1–747.
- Lange-Bertalot H., Genkal S.I.* Diatoms of Siberia. I. // Iconographia Diatomologica. 1999. V. 6. S. 7–272.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M. et al.* Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmittens-Oberreifenberg: Koeltz Botanical Books, 2017. 942 p.
- Lange-Bertalot H., Moser G.* Brachysira—Monographie der Gattung. Wichtige indicator-species für das gewässer-monitoring und Naviculadicta nov. gen. Ein Lösungsvorschlag zu dem problem Navicula sensu lato ohne Navicula sensu strict // Bibl. Diatomologica. 1994. Bd 29. P. 1–212.
- Levkov Z.* Amphora sensu lato // Diatoms of Europe. 2009. V. 5. P. 1–916.
- Levkov Z., Mitić-Kopanja D., Reichardt E.* The diatom genus Gomphonema from the Republik of Macedonia // Diatoms of Europe. 2016. V. 8. P. 1–552.
- Levkov Z., Metzeltin D., Pavlov A.* Luticola, Luticolopsis // Diatoms of Europe. 2013. V. 7. P. 1–697.
- Neretina A.N., Gololobova M.A., Neplyukhina A.A. et al.* Crustacean remains from the Yuka mammoth raise questions about non-analogue freshwater communities in the Beringian region during the Pleistocene // Sci. Reports. 2020. V. 10. № 859.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-57604-8>
- Popovskaya G.I., Genkal S.I., Likhoshway Ye.V.* Diatoms of the plankton of Lake Baikal. Novosibirsk: Nauka, 2016. 180 p.
- Potapova M.G., Hamilton P.B., Kopyrina L.I., Sosina N.K.* New and rare diatom (Bacillariophyta) species from a mountain lake in Eastern Siberia // Phytotaxa. 2014. V. 156. № 3. P. 100–116.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.156.3.2>
- Reichardt E.* Zur revision der gattung Gomphonema // Iconographia Diatomologica. 1999. V. 8. S. 1–203.
- Ukrainseva V.V.* Vegetation cover and environment of the “mammoth epoch” in Siberia. Hot Springs, S.D.: Mammoth Site of Hot Springs, 1994. 309 p.

Объяснение к таблице XIII

- Фиг. 1. *Cyclotella minuta* (Kützing) Brébisson, 1838, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МОСу, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 2. *Pantocsekiella ocellata* (Pantocsek) K.T. Kiss et Ács, 2016, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МО_glass, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 3. *Achnanthidium cf. helveticum* (Hustedt) Monnuer, Lange-Bertalot et Ector, 2007, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16377_МО, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 4. *Savinula cocconeiformis* (Gregory ex Greville) D.G. Mann et Stickle, 1990, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МОСу, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 5. *Diploneis elliptica* (Kützing) P.T. Cleve, 1894, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МОСу, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 6. *Fragilaria gumpens* (Kützing) Carlson, 1913, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16366_МО, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 7. *Hannaea arcus* (Ehrenberg) Patrick emend. Genkal et Kharitonov, 2008, дыхательный канал хобота, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16378_МВ, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 8. *Hannaea inaequidentata* (Lagerstedt) Genkal et Kharitonov, 2008, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16366_МО, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 9. *Tabularia fasciculata* (C. Agardh) D.M. Williams et Round, 1986, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16366_МО, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 10. *Eunotia scandiorussica* Kylikovskiy, Lange-Bertalot, Genkal et Witkowski, 2010, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МОСу, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 11. *Encyonema silesiacum* (Bleisch) D.G. Mann, 1990, дыхательный канал хобота, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16367_МВ, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 12. *Encyonema ventricosum* (Agardh) Grunow, 1875, дыхательный канал хобота, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16367_МВ, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 13. *Gomphonema productum* (Grunow) Lange-Bertalot et Reichardt, 1991, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16366_МО, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 14. *Neidium bisulcatum* (Lagerstedt) Cleve, 1894, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МО, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 15. *Naviculadicta* sp. 1, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МО_glass, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 16. *Nitzschia* sp. 1, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МО, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 17. *Nitzschia* sp. 2, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МО, створка с наружной поверхности.
- Длина масштабной линейки: фиг. 1, 7 — 10 мкм; фиг. 2, 3, 9, 10, 12, 17 — 2 мкм; фиг. 4–6, 8, 11, 13, 14, 16 — 5 мкм; фиг. 15 — 1 мкм.

Findings of Diatom Algae in the Trunk and Buccal Cavity Content of a Mammoth from Sediments of the Late Pleistocene of Yakutia

S. I. Genkal, V. A. Gabyshev, A. V. Protopopov

This electron microscopy study of the trunk and buccal cavity content of remains of a baby mammoth (*Mammuthus primigenius*) from Yakutia has revealed 14 species and varieties of Bacillariophyta and 3 forms which have been identified only to the genus. Our data on the diatom species composition enhance scarce information on Pleistocene flora of Bacillariophyta in the region. Ecological characteristics of the detected diatom species indicate that the location where the mammoth was found represented a stagnant or flowing oligotrophic body of freshwater with neutral or slightly alkaline Ph.

Keywords: Bacillariophyta, electron microscopy, *Mammuthus primigenius*, Late Pleistocene, Yakutia

АЛЕКСАНДР ВАСИЛЬЕВИЧ КАНЬГИН (1936–2020)



28 января 2020 г. ушел из жизни широко известный российский ученый геолог-палеонтолог, главный научный сотрудник Института нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, доктор геолого-минералогических наук, профессор, член-корреспондент РАН Александр Васильевич Каныгин. А.В. Каныгин был признанным специалистом в области систематики палеозойских остракод, биогеохронологии, бассейновой стратиграфии и палеобиогеографии седиментационных палеобассейнов азиатской части России.

Александр Васильевич родился 10 января 1936 г. в Омске, в 1960 г. окончил геологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Вся творческая деятельность А.В. Каныгина прошла в двух организациях. Первая из них – Новосибирское геологическое управление, где он работал на Салаире в геолого-съёмочной партии в 1960–1962 гг. Вторая – геологический институт Сибирского отделения Академии наук. В 1962 г. он поступил в аспирантуру Института геологии и геофизики СО АН СССР (ныне Институт нефтегазовой геологии и

геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН), где в 1965 г. защитил кандидатскую диссертацию. В этом институте он работал в должностях старшего научного сотрудника, заведующего лабораториями микропалеонтологии (1975–1995), затем палеонтологии и стратиграфии палеозоя (1995–2009), с 1987 по 2005 гг. являлся научным руководителем Отдела палеонтологии и стратиграфии. В 1987 г. А.В. Каныгин защитил докторскую диссертацию, в 1988 г. стал профессором, в 1991 г. был избран членом-корреспондентом РАН.

Будучи продолжателем традиций, заложенных в Новосибирске акад. Б.С. Соколовым и чл.-корр. АН БССР А.В. Фурсенко, А.В. Каныгин не только возглавил микропалеонтологические исследования в Сибири, но и сформировал сибирскую школу палеонтологов-стратиграфов, получившую официальный статус. Специфические особенности этой школы: 1) глубокое изучение морфологии таксономических групп для воссоздания истории фаунистических сообществ, 2) анализ взаимоотношений элементов экосистем при изменениях фациально-географических обстановок, с использованием эколого-тафономических методов, и 3) изучение истории палеобиот в максимальном эволюционном диапазоне (от позднего протерозоя до голоцена).

Значительную часть исходных геологических материалов для своих исследований А.В. Каныгин получал, работая в труднодоступных районах страны: в горной системе Черского, Верхоянье, бассейне р. Колымы, на Чукотке, Сибирской платформе, Ямале. Каныгиным были выполнены пионерные исследования древнейших остракод на территории Сибири, позволившие ему доказать принадлежность эпиконтинентального бассейна Сибирского кратона и континентальных блоков Верхояно-Чукотской складчатой области к единой Колымо-Сибирской биохории. На основе палеоэкологического анализа А.В. Каныгиным были выделены биогеографические типы сообществ бентосной и пелагической фауны и показана их связь с климатическими условиями. В последние годы А.В. Каныгиным с позиций экологической концепции эволюции биосферы дано обоснование причин и следствий кардинальных экосистемных перестроек в раннем палеозое, в частности, феномена взрывного роста биоразнообразия в ордовикском периоде.

А.В. Каныгин — автор 350 научных работ по палеонтологии, стратиграфии, эволюционной биологии и геобиологии. Им выделены новые таксоны остракод — два семейства, 24 рода и 120 видов. Свои научные результаты Александр Васильевич успешно докладывал на российских конференциях, а также на международных симпозиумах и конгрессах во Франции, Англии, Канаде, Германии, Бразилии, Австралии и других странах.

Александр Васильевич успешно сочетал научные исследования и работу по подготовке кадров высшей квалификации. Под его руководством были защищены многочисленные кандидатские и одна докторская диссертации. На геолого-геофизическом факультете Новосибирского университета он возглавлял кафедру исторической геологии и палеонтологии (2000–2016 гг.) и вел спецкурсы “Основы стратиграфии” и “Геологическая история биосферы”.

На протяжении многих лет А.В. Каныгин был председателем Диссертационного ученого совета по специальности “палеонтология и стратиграфия” при ИНГГ СО РАН, членом экспертного совета РФФИ и членом редколлегий журнала “Геология и геофизика”. Он был председателем Новосибирского отделения Всероссийского палеонтологического общества и избран почетным членом этого общества.

За свои выдающиеся научные достижения А.В. Каныгин был удостоен медали ордена “За заслуги перед Отечеством II степени”, орденом “За вклад в развитие горно-геологической службы России”, медалью “За труд на благо Новосибирска”.

До конца своих дней А.В. Каныгин сохранил в себе задор пытливого исследователя, верность служения науке, широту охвата областей исследования, глубину проработки материала, строгую логику в научных построениях и пунктуальность в выводах. Светлая память об Александре Васильевиче Каныгине будет еще долгие годы оставаться в сердцах работавших с ним коллег, учеников и друзей.

*Т. В. Гонта, А. В. Дронов, Е. А. Жегалло,
В. Б. Кушлина, Л. А. Мельникова, Б. Л. Никитенко,
П. Ю. Пархаев, С. В. Рожнов, А. Ю. Розанов,
Н. В. Сенников, А. В. Тимохин, Г. Т. Ушатинская,
Б. Н. Шурыгин, А. В. Ядренкин*