

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Номер 3, 2021

---

---

Новые представители рода <i>Parrelloides</i> (фораминиферы) из верхнего мела Западной Сибири <i>В. А. Маринов</i>	3
Радиолярии из класса <i>Stauraxonaria</i> позднего карбона—средней перми: <i>Nazarovispongius Kozur sensu Kozur et Mostler, restituo et emend. nov.</i> и новый род <i>Kozurispongius gen. nov.</i> <i>М. С. Афанасьева</i>	10
Пермские двустворчатые моллюски кряжа Прончищева (Север Сибири): новые данные по таксономическому составу, биостратиграфии и биогеографическим связям <i>А. С. Бяков, М. К. Данукалова, А. Б. Кузьмичев, Е. С. Соболев</i>	24
Переописание вида <i>Chama clavaticostata Klushnikov (Bivalvia)</i> из среднего эоцена Украины <i>А. А. Березовский</i>	35
О видах-индексах зон стандартной шкалы рязанского яруса Русской платформы <i>В. В. Митта</i>	40
Новый и малоизвестные виды <i>Blattinopsidae</i> (Insecta: <i>Blattinopsida</i> ) из средней перми России <i>Д. С. Аристов, А. П. Расницын</i>	49
<i>Periplaneta</i> (?) <i>perialla</i> sp. nov., личинка таракана подсемейства <i>Blattinae</i> ( <i>Dictyoptera, Blattidae</i> ) из ровенского янтаря <i>Л. Н. Анисюткин, Е. Э. Перковский</i>	54
Новая фебодонтидная акула из девона Урала и распространение видов рода <i>Phoebodus</i> <i>А. О. Иванов</i>	61
Возрастная изменчивость в гистологическом строении посткраниального скелета <i>Platurosaurus stuckenbergi</i> ( <i>Temnospondyli, Archegosauridae</i> ) из средней перми Восточной Европы <i>А. В. Уляхин, П. П. Скучас, П. Г. Сабуров</i>	70
Ревизия палеоцен—эоценовых монгольских <i>Presbyornithidae</i> ( <i>Aves: Anseriformes</i> ) <i>Н. В. Зеленков</i>	83
Мелкие позвоночные из плейстоценовых отложений восточной галереи Денисовой пещеры, Северо-Западный Алтай <i>А. К. Агаджанян, М. В. Шуньков, М. Б. Козликин</i>	92
Железистые кварциты (джеспилиты) — взгляд палеонтолога <i>М. М. Астафьева</i>	104

---

---

# Contents

---

---

No. 3, 2021

---

---

Representatives of the Genus <i>Parrelloides</i> (Foraminifera) from Upper Cretaceous of the West Siberia <i>V. A. Marinov</i>	3
Radiolarians of the Class Stauraxonaria from the Late Carboniferous–Middle Permian: <i>Nazarovispongius</i> Kozur sensu Kozur et Mostler, restituo et emend. nov. and a New Genus <i>Kozurispongius</i> gen. nov. <i>M. S. Afanasieva</i>	10
Permian Bivalves of the Pronchishchev Ridge (North of Siberia): New Data on Taxonomic Composition, Biostratigraphy, and Biogeographic Relationships <i>A. S. Biakov, M. K. Danukalova, A. B. Kuzmichev, E. S. Sobolev</i>	24
Redescription of <i>Chama clavaticostata</i> Klushnikov (Bivalvia) from the Middle Eocene of Ukraine <i>A. A. Berezovsky</i>	35
On the Zonal Index–Species of the Ryazanian Stage Standard Scale of Russian Platform <i>V. V. Mitta</i>	40
New and Little Known Blattinopsidae (Insecta: Blattinopsida) from Middle Permian of Russia <i>D. S. Aristov, A. P. Rasnitsyn</i>	49
<i>Periplaneta</i> (?) <i>perialla</i> sp. nov., Cockroach Larva of the Subfamily Blattinae (Dictyoptera, Blattidae) from Rovno Amber <i>L. N. Anisyutkin, E. E. Perkovsky</i>	54
New Phoebodontid Shark from the Devonian of Urals and Distribution of <i>Phoebodus</i> Species <i>A. O. Ivanov</i>	61
Age Variability in the Histological Structure of the Postcranial Skeleton of <i>Platyoposaurus stuckenbergi</i> (Temnospondyli, Archegosauridae) from the Middle Permian of Eastern Europe <i>A. V. Uliakhin, P. P. Skutschas, P. G. Saburov</i>	70
A Revision of the Palaeocene–Eocene Mongolian Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) <i>N. V. Zelenkov</i>	83
Small Vertebrates from Pleistocene Deposits of the East Chamber of Denisova Cave, N.-W. Altay <i>A. K. Agazhanyan, M. V. Shunkov, M. B. Kozlikin</i>	92
Banded Iron Formations (Jaspilites)—a Paleontologist’s View <i>M. M. Astafieva</i>	104

---

---

УДК 563.12:551.763.(571.1)

## НОВЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ РОДА *PARRELLOIDES* (ФОРАМИНИФЕРЫ) ИЗ ВЕРХНЕГО МЕЛА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2021 г. В. А. Маринов\*

Тюменский нефтяной научный центр, Тюмень, Россия

\*e-mail: vamarinov@tnnc.rosneft.ru

Поступила в редакцию 30.04.2020 г.

После доработки 12.09.2020 г.

Принята к публикации 12.09.2020 г.

Выполнено монографическое описание представителей рода *Parrelloides* из верхнего мела Западной Сибири (кампанского и маастрихтского ярусов). Приводится описание установленных видов этого рода, в том числе двух новых – *Parrelloides aquilonius* и *P. variabilis*. Расширен стратиграфический интервал распространения рода. Пересмотрена родовая принадлежность видов *P. sibiricus* (Neckaja) и *P. prorpius* (Podobina). В маастрихте в северных акваториях Западносибирского бассейна были распространены виды *P. aquilonius* sp. nov. и *P. variabilis* sp. nov., в центральных и южных – *P. sibiricus* (Neckaja), в южных – *P. prorpius* (Podobina).

*Ключевые слова:* род *Parrelloides*, новые виды, верхний мел, Западная Сибирь

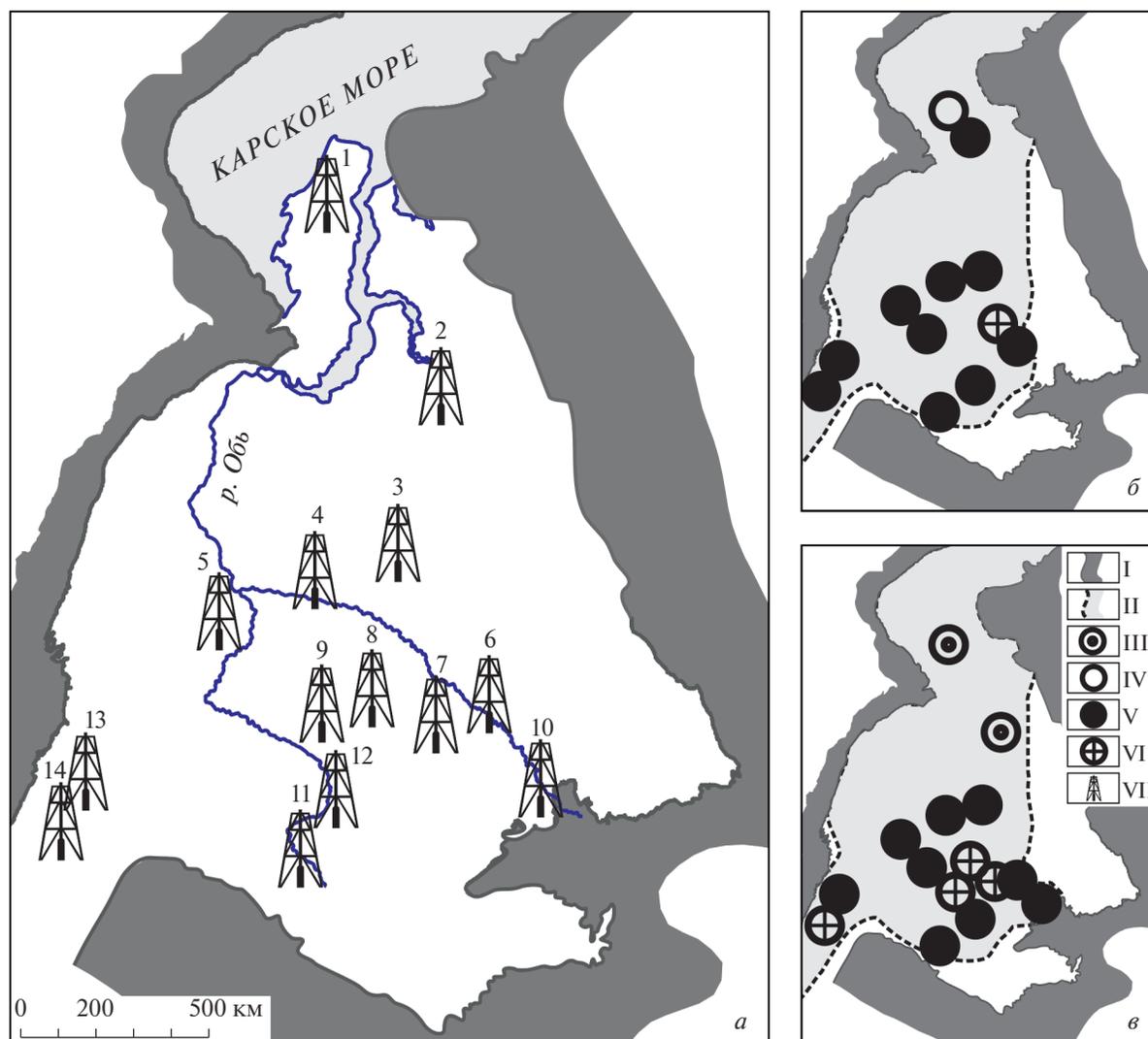
**DOI:** 10.31857/S0031031X21030107

Представители рода *Parrelloides* в Западной Сибири распространены в верхнем кампане и маастрихте. Они принадлежат к доминантам сообщества и образуют массовые скопления. Широкое географическое распространение и доминирование в широком диапазоне фациальных обстановок определяют важное значение рода для стратиграфических и палеогеографических построений. Изучение деталей морфологии на сканирующем микроскопе и размерно-количественных параметров раковин позволило установить присутствие в кампане и маастрихте Западной Сибири четырех видов рода *Parrelloides*, в том числе двух новых – *P. variabilis* и *P. aquilonius*. Проведена ревизия видов, относимых ранее к другим родам (*P. sibiricus* и *P. prorpius*). Основными признаками, позволяющими разделить виды, являются контур раковины и характер ее поверхности, степень угловатости периферического края, углубленность септальных швов, пупочной области и положение устья. В маастрихтском веке (поздний мел) представители рода *Parrelloides* населяли различные акватории Сибирского бассейна. На севере были распространены виды *P. aquilonius* и *P. variabilis*; в центральных и южных районах – *P. sibiricus*; в южных – *P. prorpius*. Расширен стратиграфический интервал распространения рода. Ранее представители рода были установлены в палеоген–четвертичных отложениях.

Материалом для работы послужили коллекции микрофауны, собранные автором из керн скважин Бованенковская 4, Новочасельская, Ван-Еганская, Васюганская 3С, Западно-Иголь-

ская, Русскополянская, из разреза карьера Качар, естественных выходов верхнего мела на р. Уй, а также коллекции, предоставленные автору для изучения из опорных скважин Омская 1Р, Покурская 1Р, Уватская 1Р (рис. 1). Кроме того, автор использовал опубликованные данные В.М. Подобиной (1975, 2009) о распространении фораминифер в скважинах Тарская 1Р, Парабельская, Северского химкомбината (Подобина, 2009). Фотографии раковин выполнены на сканирующем микроскопе “TESCAN MIRA 3LMU” (Чехия) в Центре исследований керн ООО “ТННЦ”. Ранее западносибирские представители рода изучались только с помощью оптического микроскопа. Применение электронного сканирования позволило получить информацию о морфологических признаках, которые не различимы при изучении с использованием оптического микроскопа или диагностируются неуверенно. Это строение устья и дополнительных элементов устьевого аппарата, рельеф стенки и степень ее перфорации, характер поверхности септальных и спиральных швов. При замерах учитывались следующие параметры раковин:  $D$  – диаметр раковины,  $D_0$  – диаметр начальной камеры (пролокулума),  $D_1$  – диаметр первого оборота,  $D_2$  – второго оборота,  $D_3$  – третьего оборота,  $K$  – количество камер в наружном обороте,  $K_1$  – в первом обороте,  $K_2$  – во втором обороте,  $K_3$  – в третьем обороте,  $K$  общ. – общее количество камер,  $T$  – толщина раковины.

Экземпляры, изображенные на фототаблицах, хранятся в эталонной коллекции палеонтологических образцов ООО “ТННЦ”, г. Тюмень, в кол-



**Рис. 1.** Схема расположения изученных разрезов; *а* – местоположение изученных разрезов; *б, в* – распространение видов рода *Parrelloides*: *б* – в верхнем маастрихте, *в* – в нижнем маастрихте. Обозначения: I – границы осадочного чехла Западной Сибири; II – границы морского бассейна; III–VI – места находок видов: III – *Parrelloides aquilonius* sp. nov., IV – *P. variabilis* sp. nov., V – *P. sibiricus* (Neckaja), VI – *P. proprius* (Подобина); VII – изученные разрезы: 1 – скв. Бованенковская; 2 – скв. Новочасельская; 3 – Ван-Еганская; 4 – Покурская; 5 – Уватская; 6 – Васюганская; 7 – Парабельская (Подобина, 1975); 8 – Западно-Игольская; 9 – Тарская; 10 – скв. Северского химкомбината (Подобина, 2009); 11 – скв. Омская 1Р; 12 – скв. Русскополянская; 13 – р. Уй, 14 – карьер Качар.

лекциях: Бованенковская, Западно-Игольская, Васюганская.

\* \* \*

Понимание объема рода *Parrelloides* неоднозначное. В первоописании рода (Hofker, 1956) в качестве типового вида указан современный *P. hyalinus* (Hofker, 1951), но изображен другой вид – *P. cookei* (Cushman et Garrett, 1939) из эоцена Эквадора.

Диагноз рода на основе морфологии раковины типового вида *P. hyalinus* (Loeblich, Tarran, 1988, с. 573) указывает, что представители *Parrelloides*

имеют очень маленькую трохоспиральную раковину со спиральной стороной, от низкой до высокой. Периферический край угловато-закругленный. В наружном обороте шесть–восемь камер. На спиральной стороне спиральный шов углубленный, межкамерные швы изогнутые, косые. Пупочная сторона менее выпуклая, межкамерные швы прямые, радиальные и углубленные. Устье в виде низкой и короткой арки, прикрытое губой, базальное, расположено вблизи периферического края или в центре основания устьевой поверхности. Поры на спиральной стороне редкие, широко расставленные и не видны на пупочной стороне.

С. Реветс (Reverts, 1996, с. 68) при характеристике рода использует диагноз вида *P. cookei*. Это раковина средних размеров, с угловатым периферическим краем; линзовидной, двояковыпуклой и неравносторонней формы, с низкотрохоидным навиванием спирали. Спинная сторона раковины эволютная, брюшная инволютная, обычно более выпуклая. Пупочная область закрытая, периферический край угловатый, может нести неперфорированный пояс, контур слаболопастной, раковина образована 2.5 оборотами спирали. Камеры широкие, поверхностные, последняя камера может быть немного выпуклой, на спиральной стороне почти прямоугольной формы. В наружном обороте семь–восемь камер. Межкамерные швы слегка углубленные, слабоизогнутые на спиральной стороне, прямые на пупочной стороне, поверхностные и более широкие, спиральный шов поверхностный или выпуклый. Устье в виде небольшой короткой и узкой щели, с отчетливо утолщенной губой в основании септальной поверхности, протягивается приблизительно от половины расстояния от пупочной области до периферического края и заходит на спиральную сторону на очень короткое расстояние; устья предыдущих камер не видны. Стенка прозрачная, оптически зернистая, мелко перфорированная на спинной стороне. На пупочной стороне поры редкие или отсутствуют.

Диапазон изменчивости морфологических признаков представителей рода из верхнего мела Западной Сибири соответствует обоим приведенным выше диагнозам. Периферический край может быть приостренным, угловатым и закругленно-угловатым, с неперфорированным поясом или без него. Межкамерные швы выпуклые или поверхностные. Пупочное отверстие открытое или заполненное раковинным веществом. Устье может иметь форму низкой арки вблизи периферического края или короткой щели в основании септальной поверхности, ближе к периферическому краю с отчетливо утолщенной губой; расположено вблизи периферического края, иногда протягивается на периферический край. Контур раковины ровный, волнистый или лопастной. Спиральная сторона обычно более выпуклая, эволютная, пупочная сторона инволютная, пупочная область неширокая, может быть закрыта натеком раковинного вещества. Камеры широкие, изогнуто-прямоугольные, почти ромбические, поверхностные, последние камеры обычно немного выпуклые. На брюшной стороне септальные швы поверхностные, радиальные, почти прямые. Камеры треугольные или изогнуто-треугольные. Межкамерные швы поверхностные или слегка углубленные, слабоизогнутые и скошенные на спиральной стороне, прямые на пупочной стороне, спиральный шов поверхностный или выпуклый. В наружном обороте шесть–девять очень постепенно увеличивающихся ка-

мер. Стенка прозрачная, мелко перфорированная. Размер пор на брюшной и спинной сторонах одинаковый. Перфорация спинной стороны более интенсивная, на брюшной стороне поры редкие или отсутствуют.

Представители *Parrelloides* относятся к роталидам, имеющим двояковыпуклую линзовидную раковину с эволютной спиральной стороной, широко распространенной у фораминифер отряда *Rotaliida*. Гомеоморфное сходство приводит к отождествлению видов *Parrelloides* с фораминиферами других родов роталиид из различных семейств: *Eponides* Montfort, 1808, *Angulogavelinella* Hofker, 1957, *Gavellinopsis* Hofker, 1951, *Globorotalites* Brotzen, 1942. От перечисленных родов *Parrelloides* отличается строением устья, характером перфорации стенки раковины, формой камер и устьевой поверхности.

От рода *Eponides* отличается прямыми или слабоизогнутыми швами; строением устья, формой камер на спиральной стороне раковины. У *Eponides* швы изогнутые и на спинной, и на брюшной стороне раковины, отчетливо выпуклые на спиральной стороне; устье в виде широкой и высокой арки с дополнительными отверстиями на устьевой поверхности раковины; изогнуто-треугольные камеры на спинной стороне.

От рода *Angulogavelinella* отличается характером пористости стенки, формой устья, формой и степенью выпуклости септальных швов на спинной стороне раковины, меньшим количеством камер в наружном обороте. У видов *Angulogavelinella* частые и грубые поры на брюшной стороне, спиральная сторона неперфорированная. Устье щелевидной формы, ареальное, расположено почти перпендикулярно к основанию устьевой поверхности. Септальные швы на брюшной стороне сильноизогнутые, внутренние края камер заметно утолщаются и становятся выпуклыми возле пупочной области. В наружном обороте большое количество камер (10 и больше).

От рода *Globorotalites* отличается характером пупочной области, слабым изгибом септальных швов, равномерной перфорацией стенки и положением устья. У рода *Globorotalites* глубокий узкий пупок, сильный изгиб септальных швов на брюшной стороне раковины, грубая перфорация брюшной стороны раковины. На спиральной стороне поры отсутствуют, щелевидное устье протягивается от периферического края до пупочной области.

От рода *Gavellinopsis* *Parrelloides* отличается линзовидной формой раковины, положением устья, характером пупочной области и равномерной перфорацией стенки. Род *Gavellinopsis* имеет плоско-выпуклую или двояковыпуклую раковину с уплощенной спинной стороной, внутрикраевым или умбиликальным основным устьем, дополнительные (реликтовые) устья расположены вдоль внутреннего края камер на протяжении

всего оборота, пупочная область узкая, поры на спиральной стороне раковины отсутствуют.

## СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

СЕМЕЙСТВО PARRELLOIDIDAE HOFKER, 1956

Род *Parrelloides* Hofker, 1956

*Parrelloides aquilonius* Marinov, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1–4 (см. вклейку)

Название вида *aquilonius* *лат.* – северный.

Голотип – эталонная палеонтологическая коллекция ООО “ТННЦ”, экз. № 4-Бов-505/3; Западно-Сибирская низменность, п-ов Ямал, скв. Бованенковская 4, глуб. 505 м; нижний маастрихт, зона *Spiroplectamina variabilis*, *Gaudryina rugosa spinulosa*, ганькинская свита.

Описание. Раковина крупная, двояковыпуклая, почти линзовидная, представляет низкую трохонидную спираль, состоящую из 1.5–3.5 оборотов. Спиральная сторона эволютная, чаще более выпуклая, чем брюшная. Пупочная сторона на ранних оборотах инволютная, в третьем обороте может быть частично эволютной. Пупочное углубление неглубокое, открытое, может иметь

различную ширину. Периферический край угловатый или угловатозакругленный, перфорированный, без килеподобного пояса. Контур раковины лопастной или волнистый. На брюшной стороне раковины камеры имеют субтреугольную форму, в первом обороте – поверхностные, позднее слабовыпуклые, септальные швы слабоуглубленные, чаще прямые, радиальные; реже слабоизогнутые, скошенные. На спиральной стороне камеры почти ромбовидной формы, поверхностные или слабовыпуклые, спиральный шов поверхностный или слабовыпуклый. В наружном обороте от шести до девяти камер. Устье в виде низкой и короткой щели в основании устьевого поверхности около периферического края, может на очень короткое расстояние заходить на спиральную сторону, частично (около периферического края) прикрыто утолщенной губой. Стенка прозрачная, поверхность раковины гладкая, на спиральной стороне перфорация более интенсивная около внешнего края камер. На брюшной стороне раковины поры редкие или отсутствуют. Размер пор на спинной и брюшной стороне одинаковый, около 2.5 мкм.

Размеры в мм. Скважина Бованенковская 4, глуб. 505 м.

Экз.	Кобщ.	Д	Д <sub>0</sub>	К <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub>	К <sub>2</sub>	Д <sub>2</sub>	К <sub>3</sub>	Д <sub>3</sub>	Т	К
Голотип	28	0.480	0.025	6	0.100	8	0.270	8	0.350	0.220	8
4-Бов-505/3											
4-Бов-505/2		0.375								0.175	8
4-Бов-505/4		0.175								0.175	6.5
4-Бов-505/1	21	0.350	0.025	6	0.100	8	0.225			0.150	8
4-Бов-505/5		0.275	0.030	6	0.125	8	0.270			0.150	8
4-Бов-505/6	20	0.420	0.040	6	0.100	8	0.275			0.170	8.5
4-Бов-505/7	20	0.400	0.040	6	0.200	8	0.250	8	0.400	0.180	8

Максимальные размеры раковины: диаметр 0.5 мм, толщина 0.22 мм. Средние размеры: диаметр 0.30–0.35 мм, толщина 0.18 мм.

Изменчивость. В онтогенезе закономерно изменяется количество камер в наружном обороте. В первом обороте шесть камер, во втором восемь, реже девять, в третьем 7–8.5. В онтогенезе увеличивается степень выпуклости камер, изменяются очертания контура раковины. В первом и втором обороте камеры и швы поверхностные, контур раковины ровный. Раковины, состоящие из трех оборотов спирали, имеют лопастной или волнистый контур, углубленные септальные швы, выпуклую поверхность камер.

Сравнение. От морфологически сходного вида *P. sibiricus* (Neskaја, 1948) отличается большими максимальными размерами, выпуклыми камерами в последнем обороте, углубленными септальными швами, наличием расширенного пупочного углубления, не заполненного рако-

винным веществом, волнистым или лопастным контуром раковины, угловатым, а не приостренным периферическим краем, отсутствием перфорированного пояса на периферическом крае, арковидной формой устья. От *P. variabilis* sp. nov. отличается широкой пупочной областью, менее выраженным лопастным контуром раковины и большим количеством камер в третьем обороте (восемь, реже семь или девять против шести, реже семи камер) (рис. 2). От вида *P. proprius* (Podobina, 1975) сравниваемый вид отличается крупной раковиной, открытой пупочной областью и большим количеством камер в наружном обороте.

Распространение. П-ов Ямал, скв. Бованенковская 4, Красноселькупский р-н, скв. Новочасельская, ганькинский горизонт, верхний кампан и нижний маастрихт, зона *Spiroplectamina variabilis*, *Gaudryina rugosa spinulosa*.

Материал. 1950 раковин хорошей и удовлетворительной сохранности.

*Parrelloides variabilis* Marinov, sp. nov.

Табл. I, фиг. 5–7

Название вида *variabilis* *лат.* — изменчивый.

Голотип — эталонная палеонтологическая коллекция ООО “ТНЦ”, экз. № 4-Бов-369/3, Западно-Сибирская низменность, п-ов Ямал; скв. Бованенковская 4, глуб. 369 м; верхний маастрихт, зона *Spiroplectamina kasanzevi*, *Bulimina rosenkrantzi*, ганькинская свита.

Описание. Раковина средних размеров, двояковыпуклая, почти линзовидная. Контур раковины лопастной, у первого оборота волнистый или слабоволнистый. Периферический край угловатый, без неперфорированного пояса (краевой каймы). Раковина имеет до 24 камер, образующих 3.5 оборота спирали, в последнем обороте чаще шесть–восемь, реже 8.5 камер. На брюшной стороне септальные швы радиальные, слабоизогнутые, углубленные. Камеры изогнуто-треугольной формы. На спинной стороне септальные швы прямые, скошенные, углубленные, камеры субтрапециевидной формы. Пупочное углубление узкое, углубленное. Поры имеют одинаковый диаметр 2.5–3.5 мкм на брюшной и спинной поверхности раковины. Спинная сторона перфори-

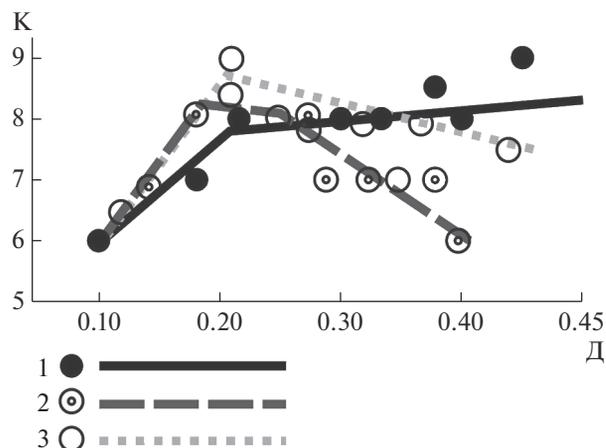


Рис. 2. Изменение в онтогенезе количества камер у видов рода *Parrelloides*. Обозначения: 1 — *P. sibiricus*, 2 — *P. variabilis*, 3 — *P. aquilonius*, Д — диаметр раковины (мм), К — количество камер в наружном обороте.

рована интенсивней, чем брюшная. Устье в виде низкой арки, низкое, базальное, расположено на брюшной стороне около периферического края, протягивается от периферического края на длину от трети до половины расстояния до пупочной области. Прикрыто узкой утолщенной губой.

Размеры в мм. Скв. Бованенковская 4, интервал 369–374 м.

Экз.	Кобц.	Д	Д <sub>0</sub>	К <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub>	К <sub>2</sub>	Д <sub>2</sub>	К <sub>3</sub>	Д <sub>3</sub>	Т	К
4-Бов-369/5	24	0.375	0.025	6	0.120	8	0.200	7	0.350	0.160	6
Голотип	18	0.360	0.025	6	0.100	8	0.250			0.175	6
4-Бов-369/3											
4-Бов-369/1	18	0.370	0.030	6	0.100	8	0.270			0.155	6
4-Бов-369/2	18	0.250	0.030	6	0.120	8	0.225			0.120	8
4-Бов-369/12	14	0.275		6	0.125	8	0.275			0.120	8
4-Бов-369/9	14	0.300	0.037	6	0.150	7	0.275			0.120	7
4-Бов-369/11	13	0.280	0.035	6	0.150	7	0.280				7
4-Бов-369/8		0.320								0.150	7
4-Бов-369/10	23	0.300	0.020	6	0.075	7	0.120	7	0.250	0.150	7
4-Бов-369/7	14	0.325	0.040	6	0.138	7	0.300				6
4-Бов-369/6		0.375									6

Изменчивость. Изменяется выпуклость раковины ( $T/D = 0.4–0.5$ ) и ее форма, от почти линзовидной до плоско-выпуклой, с уплощенной брюшной поверхностью, степень углубления септальных швов и пупочного отверстия. В онтогенезе закономерно меняется количество камер. В первом обороте шесть камер, во втором семь–восемь, в третьем шесть, реже семь камер.

Сравнение. Наиболее морфологически сходным видом является *P. aquilonius* sp. nov., сравнение с которым приведено выше. От вида *P. sibiricus* (Neskaја) сравниваемый вид отличается открытой углубленной пупочной областью, лопастным контуром раковины, угловатым пери-

ферическим краем, отсутствием неперфорированной краевой каймы.

Материал. Более 150 раковин хорошей и удовлетворительной сохранности из скв. Бованенковская 4.

*Parrelloides proprius* (Podobina, 1975)

Табл. II, фиг. 4–7 (см. вклейку)

*Eponides proprius*: Подобина, 1975, с. 96–98, табл. XXIV, фиг. 5, 6; табл. XXV, фиг. 1, 2.

Голотип — колл. Томского государственного ун-та, экз. № 512; Западная Сибирь, Томская обл., скв. Сенькинская 27, глуб. 294.0–301.9 м;

нижний маастрихт, зона *Spiroplectammina variabilis*, *Gaudryina rugosa spinulosa*, ганькинский горизонт.

**Описание.** Раковина небольшая, двояковыпуклая, почти линзовидная. Контур раковины слаболопастной или волнистый. Периферический край угловато-закругленный. Максимальное общее количество камер 21, которые образуют 3.5 оборота трохлоидной спирали. В наружном обороте чаще шесть, реже пять или семь камер. На брюшной стороне септальные швы радиальные, слабоизогнутые, поверхностные или слабоуглубленные. Камеры поверхностные или слабо выпуклые, почти треугольные. На спинной стороне септальные швы прямые, наклонные, слабоуглубленные, спиральный шов поверхностный, камеры трапециевидной формы. Пупочное углубление узкое, частично или полностью заполнено прозрачным раковинным веществом. Поры имеют одинаковый размер на брюшной и спинной поверхности раковины, около 1 мкм. На спиральной стороне поры редкие, на брюшной единичные или отсутствуют. Устье щелевидное, низкое, базальное, протягивается от периферического края на половину расстояния до пупочной области, прикрыто узкой утолщенной губой.

**Размеры** в мм. Скв. Западно-Игольская, глуб. 711.9 м.

№ экз.	Д	Т	Д/Т	К
31-ЗИ-2/3	0.200	0.110	0.55	7
31-ЗИ-2/4	0.240	0.130	0.54	6
31-ЗИ-2/5	0.210	0.110	0.52	6.5
31-ЗИ-2/6	0.240	0.130	0.54	6

**Сравнение.** От меловых представителей рода отличается малыми максимальными размерами раковины, меньшим количеством камер в наружном обороте, выпуклыми тремя последними камерами, положением устья, которое не доходит до периферического края, угловато-закругленным периферическим краем (у *P. sibiricus* край приостренный, у *P. aquilonius* и *P. variabilis* угловатый), меньшим числом камер в наружном обо-

роте (шесть, реже семь), которое не изменяется в онтогенезе.

**Распространение.** Западно-Сибирская низменность: Омская обл., скв. Тарская 1Р; Томская обл., скважины Парабельская, Западно-Игольская, Северского химкомбината; нижний маастрихт, ганькинский горизонт.

**Материал.** 11 раковин удовлетворительной сохранности.

*Parrelloides sibiricus* (Neckaja, 1948)

Табл. II, фиг. 1–3

*Eponides sibiricus*: Neckaja, 1948, с. 219, табл. 2, рис. 1; Основы..., 1959, с. 269, рис. 479; Балахматова (в: Глазунова и др., 1960), с. 111, табл. 18, фиг. 7–8; Подобина, 1975, с. 95, табл. XXIII, фиг. 6, табл. XXIV, фиг. 1–4.

*Gavelinopsis sibiricus*: Субботина и др., 1981, с. 80, табл. XXIV, фиг. 5.

*Angulogavelinella sibirica*: Беньямовский (в: Олферьев и др., 2007), с. 91, табл. VI, фиг. 19.

**Голотип** – ВНИГРИ, № 1717; Западно-Сибирская низменность, Омская обл.; маастрихт.

**Описание.** Раковина средних размеров, двояковыпуклая, почти линзовидная. Контур раковины ровный или слабоволнистый. Периферический край приостренный, с выделяющимся неперфорированным поясом. Раковина имеет до 24 камер, составляющих три оборота спирали, в последнем обороте чаще восемь, реже шесть, семь или девять камер. На брюшной стороне септальные швы радиальные, почти прямые, поверхностные. Камеры треугольной формы. На спинной стороне септальные швы поверхностные, прямые, наклонные, расположены практически по касательной к поверхностному спиральному шву, камеры изогнуто-прямоугольной формы. Пупочное углубление узкое, полностью заполнено прозрачным раковинным веществом. Поры имеют одинаковый размер, около 3 мкм, на брюшной и спинной поверхности раковины. Спинная сторона перфорирована интенсивней, чем брюшная. Устье в виде низкой арки, низкое, базальное, расположено на брюшной стороне около периферического края, иногда на очень небольшое расстояние заходит на спинную сторону. Прикрыто узкой утолщенной губой.

**Размеры** в мм. Скв. Русскополянская 8, глуб. 274.5 м, обр. 3; верхний маастрихт.

Экз.	Кобш.	Д	Д <sub>0</sub>	К <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub>	К <sub>2</sub>	Д <sub>2</sub>	К <sub>3</sub>	Д <sub>3</sub>	Т	К
8РП-3/1	23	0.375	0.030	6	0.100	8	0.220	8	0.33	0.175	8.5
8РП-3/2	20	0.335	0.035	6	0.125	8	0.220			0.160	8
8РП-3/3	22	0.350		6	0.100	8	0.200	8	0.35	0.175	8
8РП-3/4	21	0.300		6		7	0.175	8		0.160	7

**Изменчивость.** В онтогенезе закономерно изменяется количество камер. В первом обо-

роте шесть камер, во втором – семь–восемь, в третьем – восемь, реже девять. Контур раковины

у ранних оборотов ровный, у третьего оборота может быть слабоволнистым. Значительно изменяется диаметр начальной камеры, от 20 до 40 мкм.

**Сравнение.** Отличия от видов *P. aquilonius* sp. nov. и *P. variabilis* sp. nov. приведены выше.

**Распространение.** В большом количестве скважин по всей территории Западно-Сибирской низменности; верхний кампан и маастрихт, ганькинский горизонт.

**Материал.** Более 2000 раковин хорошей и удовлетворительной сохранности.

ской области. Статья 1. Разрез у д. Вишневое. Лито- и биостратиграфический анализ // Стратигр. Геол. корреляция. 2007. Т. 15. № 6. С. 62–109.

Основы палеонтологии. Т. 1. Общая часть. Простейшие / Ред. Раузер-Черноусова Д.М., Фурсенко А.В. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 482 с.

*Подобина В.М.* Фораминиферы верхнего мела и палеогена Западно-Сибирской низменности, их значение для стратиграфии. Томск: ТГУ, 1975. 163 с.

*Подобина В.М.* Фораминиферы, биостратиграфия верхнего мела и палеогена Западной Сибири. Томск: ТГУ, 2009. 432 с.

*Субботина Н.Н., Волошинова Н.А., Азбель А.Я.* (Ред.). Введение в изучение фораминифер (Классификация мелких фораминифер мезо-кайнозоя). Л.: Недра, 1981. 211 с.

*Hofker J.* Tertiary foraminifera of coastal Ecuador: Part II. Additional notes on the Eocene species // *J. Paleontol.* 1956. V. 30. P. 891–958.

*Loeblich A.R., Tappan H.* Foraminiferal Genera and Their Classification. N.-Y.: Van Nostrand Reinhold, 1988. 970 p.

*Revs S.A.* The generic revision of five families of the rotaline foraminifera. Part II. The Anomalinidae, Alabaminidae, Cancrisidae and Gavelinellidae // *Cushman Found. Foraminiferal Res.* 1996. Spec. Publ. № 34. P. 57–113.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Глазунова А.Е., Балахматова В.Т., Романова В.И., Липман Р.Х.* Стратиграфия и фауна меловых отложений Западно-Сибирской низменности. Л.: ВСЕГЕИ, 1960. 348с.

*Нецкая А.И.* О некоторых фораминиферах верхнестрионских отложений Западной Сибири // *Микрофауна СССР.* 1948. Сб. 1. С. 213–226 (Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. Вып. 31).

*Олферьев А.Г., Беньямовский В.Н., Вишневецкая В.С. и др.* Верхнемеловые отложения северо-запада Саратов-

## Объяснение к таблице I

Для всех изображений: а – вид раковины с брюшной (боковой) стороны; б – вид раковины со спинной стороны; в – вид раковины с устьевой стороны. Увеличение ×120. Экземпляры хранятся в эталонной коллекции палеонтологических образцов ООО “ТННЦ”, г. Тюмень, в колл.: Бованенковская, Западно-Игольская, Васюганская.

Фиг. 1–4. *Parrelloides aquilonius* sp. nov.: 1 – экз. 4-Бов-505/1; 2 – экз. 4-Бов-505/2; 3 – голотип 4-Бов-505/3; 4 – экз. 4-Бов-505/4; п-ов Ямал, скв. Бованенковская 4, глуб. 505 м; нижний маастрихт, зона *Spiroplectammina variabilis*, *Gaudryina rugosa spinulosa*, ганькинская свита.

Фиг. 5–7. *Parrelloides variabilis* sp. nov.: 5 – экз. 4-Бов-369/1; 6 – экз. 4-Бов-369/2; 7 – голотип 4-Бов-369/3; п-ов Ямал, скв. Бованенковская 4, глуб. 369 м; верхний маастрихт, зона *Spiroplectammina kasanzevi*, *Bulimina rosenkrantzi*, ганькинская свита.

## Объяснение к таблице II

Фиг. 1–3. *Parrelloides sibiricus* (Neckaja, 1948): 1 – экз. 3-В-324/1; 2 – экз. 3-В-324/2; Томская обл., скв. Васюганская 3С, глуб. 324–327 м, 1.5 м от верха интервала, обр. 1; верхний маастрихт, зона *Spiroplectammina kasanzevi*, *Bulimina rosenkrantzi*, ганькинская свита; 3 – экз. 4-Бов-369/4; п-ов Ямал, скв. Бованенковская 4, глуб. 369 м; верхний маастрихт, зона *Spiroplectammina kasanzevi*, *Bulimina rosenkrantzi*, ганькинская свита.

Фиг. 4–7. *Parrelloides proprius* (Podobina, 1975): 4 – экз. 31-ЗИ-2/3; 5 – экз. 39-ЗИ-2/4; 6 – экз. 39-ЗИ-2/5; 7 – экз. 39-ЗИ-2/6; Томская обл., скв. Западно-Игольская, глуб. 710–716 м, 1.04 м от верха интервала, обр. 31-ЗИ-2; нижний маастрихт, зона *Spiroplectammina variabilis*, *Gaudryina rugosa spinulosa*.

## Representatives of the Genus *Parrelloides* (Foraminifera) from Upper Cretaceous of the West Siberia

V. A. Marinov

Tyumen Oil Research Center, Tyumen, Russia

A monographic description of representatives of the genus *Parrelloides* from the Upper Cretaceous of West Siberia (Campanian and Maastrichtian) was performed. The established species of this genus are described, including two new ones, *P. aquilonius* and *P. variabilis*. The stratigraphic interval of the genus distribution has been extended. The generic affiliation of *P. sibiricus* (Neckaja) and *P. proprius* (Podobina) were revised. Maastrichtian species *P. aquilonius* sp. nov. and *P. variabilis* sp. nov. were distributed in the northern part of the West Siberian basin, *P. sibiricus* (Neckaja) in central and southern parts, and *P. proprius* (Podobina) in southern part.

**Keywords:** genus *Parrelloides*, Upper Cretaceous, new species, West Siberia

УДК 563.14:551.735.2/.736.2

## РАДИОЛЯРИИ ИЗ КЛАССА STAURAXONARIA ПОЗДНЕГО КАРБОНА–СРЕДНЕЙ ПЕРМИ: NAZAROVISPONGUS KOZUR SENSU KOZUR ET MOSTLER, RESTITUO ET EMEND. NOV. И НОВЫЙ РОД KOZURISPONGUS GEN. NOV.

© 2021 г. М. С. Афанасьева\*

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

\*e-mail: [afanasieva@paleo.ru](mailto:afanasieva@paleo.ru)

Поступила в редакцию 02.10.2020 г.

После доработки 20.10.2020 г.

Принята к публикации 27.10.2020 г.

Анализ морфологических особенностей скелетов радиолярий из класса Stauraxonaria позднего карбона и ранней перми Южного Урала России и Западных Мугоджар Казахстана, а также средней перми Западного Техаса США позволил восстановить валидность рода *Nazarovispongus Kozur, 1980* и пересмотреть систематическое положение видов *N. pavlovi* и *N. permicus*, установленных Х. Коцуром (Kozur, 1980). Дополнен диагноз восстановленного рода *Nazarovispongus Kozur, 1980 sensu Kozur et Mostler, 1989, restituo et emend. nov.*, а видовой состав расширен до шести видов: *N. pavlovi Kozur, 1980* (типовой вид), *N. aequilateralis* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, comb. nov.), *N. delicatus* (Nazarov et Ormiston, 1985, part., comb. nov.), *N. globosus* Nestell et Nestell 2010, *N. inflatus* (Nazarov et Ormiston, 1985, comb. nov.) и *N. subrotundus* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, comb. nov.). Описан новый род *Kozurispongus gen. nov.*, объединяющий шесть видов: *K. aktastiensis* (Nazarov et Ormiston, 1993, comb. nov.), *K. circumfusus* (Nazarov et Ormiston, 1985, comb. nov.), *K. permicus* (Kozur, 1980, comb. nov.), *K. semilaminus* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, part., comb. nov.) и два новых вида, *K. concavilatus sp. nov.* и *K. rotundatus sp. nov.* Предложена новая схема последовательных этапов формирования игл скелета.

**Ключевые слова:** радиолярии, Stauraxonaria, морфология, ревизия, новые таксоны, поздний карбон, ранняя и средняя пермь, Южный Урал, Западные Мугоджары, Западный Техас

DOI: 10.31857/S0031031X21030028

### ВВЕДЕНИЕ

Детальное изучение раннепермских радиолярий Южного Урала и Западных Мугоджар потребовало обратить особое внимание и на общие вопросы систематики и таксономии двух родов ставраксонных радиолярий.

Морфологическое и таксономическое исследование радиолярий из отложений гжельского яруса верхнего карбона и ассельского, сакмарского и артинского ярусов нижней перми в опорных разрезах Кондуровский, Верхнеозерный, Никольский и Донское на Южном Урале России и Актасты в Западных Мугоджарах Казахстана (рис. 1) было осуществлено по литературным данным и на основании собственных наблюдений автора (Kozur, 1980; Nazarov, Ormiston, 1985, 1993; Исакова, Назаров, 1986; Афанасьева и др., 2014, 2015). Кроме этого, был привлечен литературный материал по радиоляриям из отложений роудского и кептенского ярусов средней перми

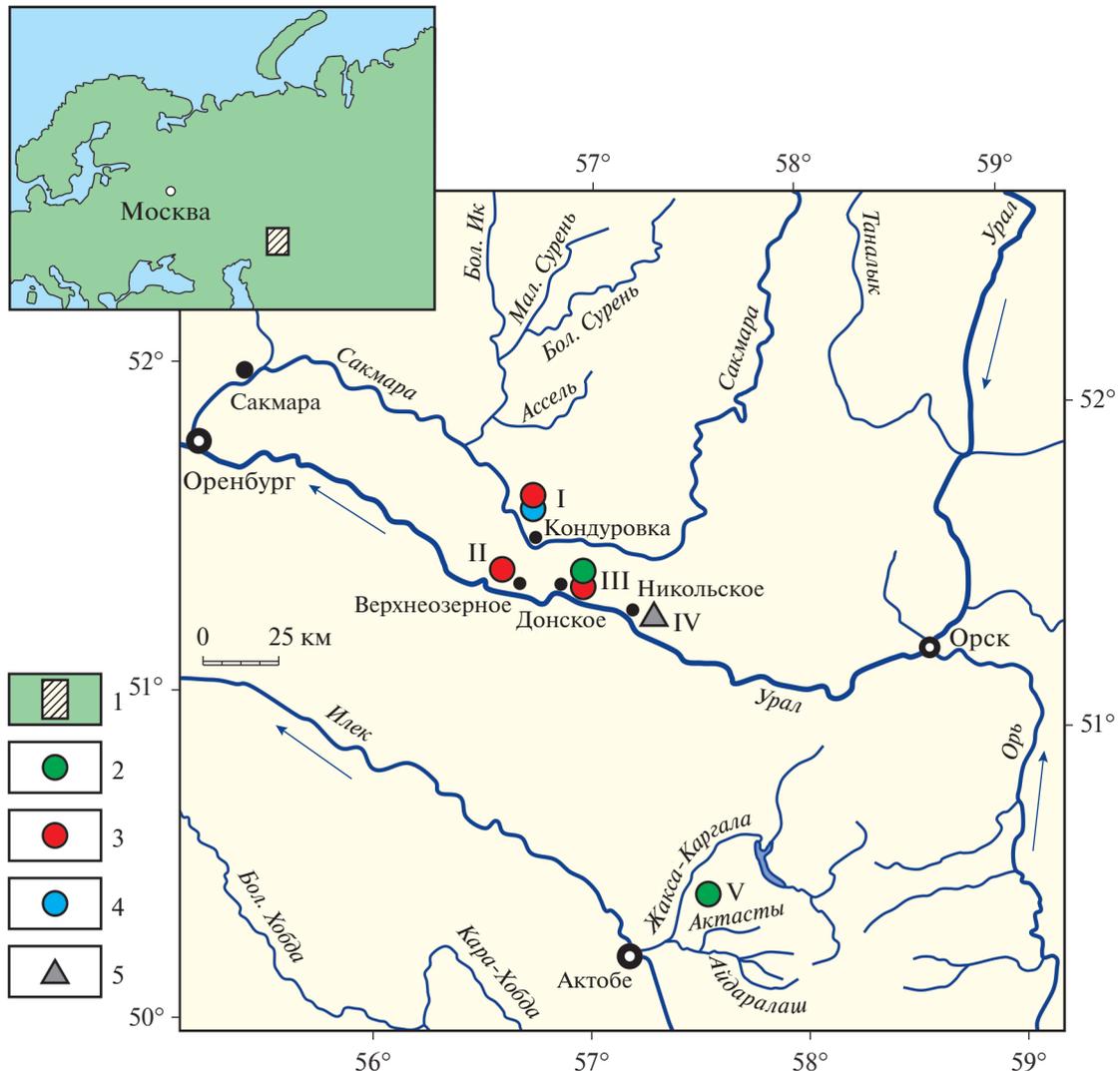
Западного Техаса США (Nazarov, Ormiston, 1985; Nestell, Nestell, 2010).

Анализ морфологических особенностей скелетов ставраксонных радиолярий позволил восстановить валидность рода *Nazarovispongus Kozur, 1980 sensu Kozur et Mostler, 1989, restituo et emend. nov.*, а его видовой состав расширить до шести видов (рис. 2).

В результате исследований пересмотрено систематическое положение *Nazarovispongus permicus*, который в настоящее время рассматривается в составе нового рода *Kozurispongus gen. nov.* Новый род объединяет шесть видов, среди которых два являются новыми (рис. 2).

### ТРЕУГОЛЬНЫЕ МОРФОТИПЫ СКЕЛЕТОВ РАДИОЛЯРИЙ

Исследование радиолярий проводилось под разными углами зрения: (1) анализ морфологиче-



**Рис. 1.** Местонахождения радиолярий верхнего карбона и нижней перми на Южном Урале (I–IV) и Западных Мугоджарах (V): I – р. Сакмара, разрез Кондуровский (Назаров, 1984; Афанасьева и др., 2014); II–IV – р. Урал: II – разрез Верхнеозерный (Kozur, 1980; Назаров, 1984), III – разрез Донское (Назаров, 1984; Nazarov, Ormiston, 1985), IV – разрез Никольский (Назаров, 1984; Исакова, Назаров, 1986); V – Западные Мугоджары, разрез Актасты на р. Актасты (Назаров, 1984; Nazarov, Ormiston, 1993; Афанасьева и др., 2015). Обозначения: 1 – район исследований; 2–4 – нижняя пермь: 2 – артинский ярус, 3 – сакмарский ярус, 4 – ассельский ярус; 5 – верхний карбон, гжелский ярус.

ских особенностей треугольных скелетов; (2) конструктивно-морфологические исследования.

Проведенное всестороннее изучение радиолярий позволило раскрыть основные особенности треугольных морфотипов скелетов и установить последовательные этапы формирования игл в скелете радиолярий.

#### *Треугольные морфотипы скелетов*

Анализ морфологических особенностей треугольных скелетов радиолярий позднего карбона и ранней перми Южного Урала России и Западных Мугоджар Казахстана, а также средней перми Западного Техаса США позволил установить

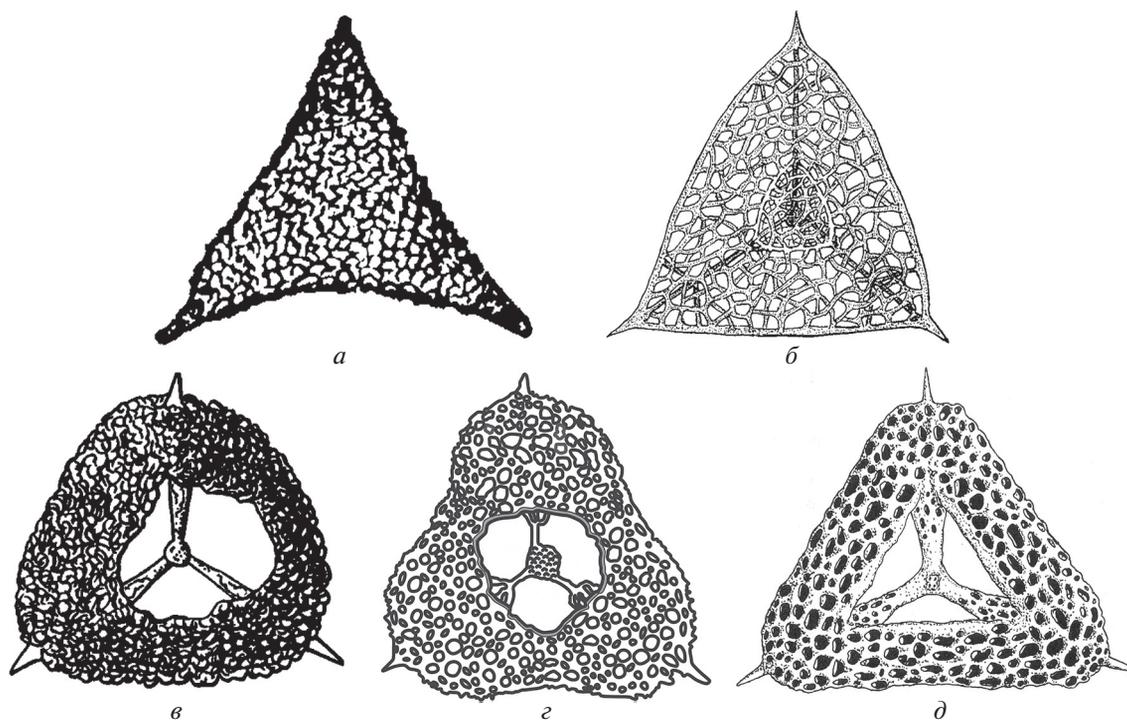
четыре морфотипа, характеризующих четыре рода (рис. 3):

- *Ruzhencevispongia* Kozur, 1980 sensu Kozur et Mostler, 1989 (рис. 3, а; 4, а) [non *Ruzhencevispongia* Kozur, 1980 sensu Nazarov et Ormiston, 1983 (рис. 3, б)] отличается формированием треугольного скелета с прямыми или слегка вогнутыми боковыми и слегка выпуклыми верхней и нижней сторонами, а также закрытой центральной частью внешней оболочки;

- *Nazarovispongia* Kozur, 1980 (рис. 3, в; 4, б–п) характеризуется образованием скелета от сильно выпуклой субтреугольной до почти субсферической формы с выпуклыми боковыми сторонами и

Система	Камен.	Пермская				
Отдел	Верх.	Нижний			Средний	
Ярус	g	as	sk	ar	г	с
Местонахождение						
Радиолярии	1	2	3	4	5	6
<i>Kozurispongus semilaminus</i> (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986)						
<i>Kozurispongus aktastiensis</i> (Nazarov et Ormiston, 1993)						
<i>Kozurispongus concavilatus</i> Afanasieva, sp. nov.						
<i>Kozurispongus rotundatus</i> Afanasieva, sp. nov.						
<i>Kozurispongus circumfusus</i> (Nazarov et Ormiston, 1985)						
<i>Kozurispongus permicus</i> (Kozur, 1980)						
<i>Nazarovispongus aequilateralis</i> (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986)						
<i>Nazarovispongus subrotundus</i> (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986)						
<i>Nazarovispongus pavlovi</i> Kozur, 1980						
<i>Nazarovispongus delicatus</i> (Nazarov et Ormiston, 1985)						
<i>Nazarovispongus globosus</i> Nestell et Nestell, 2010						
<i>Nazarovispongus inflatus</i> (Nazarov et Ormiston, 1985)						

**Рис. 2.** Распространение видов из родов *Nazarovispongus* и *Kozurispongus*: 1–3 – Россия, Южный Урал: 1 – р. Урал, разрез Никольский (Назаров, 1984; Исакова, Назаров, 1986), 2 – р. Сакмара, разрез Кондуровский (Афанасьева и др., 2014), 3 – р. Урал, разрез Верхнеозерный (Kozur, 1980; Назаров, 1984), р. Урал, разрез Донское (Назаров, 1984; Nazarov, Ormiston, 1985), р. Сакмара, разрез Кондуровский (Назаров, 1984; Афанасьева и др., 2014); 4 – Казахстан, Западные Мугоджары, разрез Актасты на р. Актасты (Назаров, 1984; Nazarov, Ormiston, 1993; Афанасьева и др., 2015), Россия, Южный Урал, р. Урал, разрез Донское (Назаров, 1984); 5, 6 – США, Западный Техас: 5 – роудский ярус (Nazarov, Ormiston, 1985), 6 – кептенский ярус (Nazarov, Ormiston, 1985; Nestell, Nestell 2010). Обозначения ярусов: g – гжельский, as – ассельский, sk – сакмарский, ar – артинский, г – роудский, с – кептенский. Двойной линией отмечен перерыв во временном распространении видов.



**Рис. 3.** Схема строения скелетов радиолярий: *a* – *Ruzhencevispongus* Kozur, 1980 sensu Kozur et Mostler, 1989 (по Назаров, 1988, рис. 23м); *б* – *Ruzhencevispongus* Kozur, 1980 sensu Nazarov et Ormiston, 1983 (по Nazarov, Ormiston, 1983, рис. 5); *в* – *Nazarovispongus* Kozur, 1980; *г* – *Kozurispongus* gen. nov.; *д* – *Foremanhelena* De Wever et Caridroit, 1984 (по Caridroit, De Wever, 1986, рис. 23).

всегда закрытой центральной частью внешней оболочки скелета;

- *Kozurispungus* gen. nov. (рис. 3, з; 5) выделяется формированием скелета уплощенной субтреугольной формы с прямыми или вогнутыми боковыми сторонами и, как правило, со слегка вогнутой и открытой центральной частью внешней оболочки (рис. 5, а, б, з, д; табл. III, см. вклейку), которая, однако, может быть частично или полностью закрыта очень тонким покровным слоем (рис. 5, в, е–з; табл. IV, см. вклейку);

- *Foremanhelena* De Wever et Caridroit, 1984 (рис. 3, д) отличается развитием треугольного скелета со всегда открытой центральной частью внешней оболочки скелета, образованной грубой губчатой скелетной тканью.

#### Формирование игл радиолярий

Внешние иглы разнообразной формы очень характерны для радиолярий. Иглы закладываются на самом первом этапе становления скелетов у всех радиолярий. Процесс формирования игл подобен на начальном этапе заложения игл, но имеет существенные отличия на последующих этапах развития.

Исследования *Sphaerellaria* и *Stauraxonaria* палеозоя позволили построить две схемы последовательных этапов формирования игл (рис. 6).

**Сферические скелеты радиолярий.** Строение внутреннего скелета *Bientactinosphaera pinica* Afanasieva, 2000 позволило предложить схему последовательных этапов формирования основных игл у сферических скелетов радиолярий (Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006; Афанасьева, 2007). В сферическом скелете сначала закладывается внутренний каркас в виде многолучевой спикулы (рис. 6, в, з). Затем образуется первичная внутренняя сфера. На поверхности первичной внутренней сферы и на продолжении лучей спикулы закладываются первичные шипы. Первичные шипы служат основой для начального этапа формирования основной иглы: она как бы “насаживается” на первичную иглу по принципу матрешки или *cone-in-cone*.

Далее наступает завершающий этап – формирование собственно основной иглы. Он несколько отличается отдельными деталями в разных классах *Sphaerellaria* и *Spumellaria*, но в целом прослеживается закономерное постепенное нарастание скелета иглы от основания к дистальной части.

**Ставраксонные радиолярии.** Анализ прижизненного дефекта в строении скелета *Kozurispungus concavilatus* sp. nov. (рис. 6, б; табл. III, фиг. 6) позволяет восстановить возможную последовательность образования игл на первичной сфере.

Процесс формирования игл начинается с образования внутреннего каркаса в форме неперфорированной полый сферы (рис. 6, а, б). На поверхности первичной внутренней сферы, так же как и у *Sphaerellaria*, закладываются первичные шипы. Они также служат основой для начального этапа формирования полых цилиндрических игл, которые как бы “насаживаются” на первичный шип по принципу матрешки или *cone-in-cone*.

Завершающий этап формирования цилиндрических игл *Ruzhencevispongidae* отличается от образования основных игл *Sphaerellaria*, поскольку связан со спецификой нарастания губчатой скелетной ткани внешней оболочки скелета.

Иглы расширяются по направлению к внешней оболочке, и на их окончании формируются высокие структурные конусы за счет обрастания игл губчатой скелетной тканью внешней оболочки скелета (рис. 6, а, б; табл. III, фиг. 1–9).

Кроме этого, среди исследованных радиолярий распространены формы с терминальными шипами, обрастающими скелетной тканью внешней оболочки скелета (табл. IV, фиг. 4, 5).

#### ПОД NAZAROVISPONGUS

История изучения рода *Nazarovispungus* началась в 1980 г., когда Х. Коцур (Kozur, 1980) установил и описал новый род *Nazarovispungus* Kozur, 1980 с двумя видами *N. pavlovi* Kozur, 1980 (типовой вид) и *N. permicus* Kozur, 1980.

Род *Nazarovispungus* характеризуется наличием уплощенно-выпуклого треугольного губчатого скелета с выпуклыми сторонами, короткими терминальными трехлопастными шипами и первичной неперфорированной сферой. Пространство между внешней губчатой оболочкой и первичной сферой остается свободным.

Б.Б. Назаров и А.Р. Ормистон (Nazarov, Ormiston, 1983) без какого-либо пояснения отметили, что, вероятно, род *Nazarovispungus*, выделенный Коцуром (Kozur, 1980), принадлежит к семейству *Tormentidae* и может быть отнесен к категории родов-спутников. П. Думитрика также без объяснения причин указал *Nazarovispungus* Kozur, 1980 в качестве младшего синонима *Ruzhencevispongus* Kozur, 1980: “*Ruzhencevispongus* Kozur (?=*Nazarovispungus* Kozur)” (Думитрика, 1984, с. 100).

В 1985 г. Назаров и Ормистон (Nazarov, Ormiston, 1985, с. 11) вновь предложили рассматривать *Nazarovispungus* в качестве рода-спутника в семействе *Tormentidae* и подвергли род *Nazarovispungus* необъективной критической оценке:

- неясна структура внутренней сферы *N. pavlovi* и соединение ее лучей с наружными шипами и губчатым слоем;

- не указано строение центральной сферы *N. permicus*;

**Рис. 4.** *Ruzhencevispongius uralicus* Kozur, 1980 (а) и виды рода *Nazarovispongius* Kozur, 1980 (б–н): а–е – Россия, Южный Урал: а – нижняя пермь, верхнекунгурский подъярус, кошелевская свита, Южный Урал, р. Ай, с. Алегазово (Kozur, 1980), б, в – нижняя пермь, сакмарский ярус, сарабильская свита, р. Урал, разрез Верхнеозерный (Kozur, 1980), г – нижняя пермь, артинский ярус, р. Урал, разрез Донское (Назаров, 1984), д, е – верхний карбон, гжельский ярус, р. Урал, разрез Никольский (Исакова, Назаров, 1986); ж–н – США, Западный Техас, средняя пермь: ж – роудский ярус (Nazarov, Ormiston, 1985), з–н – кептенский ярус (Nazarov, Ormiston, 1985; Nestell, Nestell, 2010). [Авторские права на фотографии радиолярий (а–е) из: Kozur, 1980 принадлежат “©Universität Innsbruck, Institut für Geologie” и используются с любезного разрешения проф. Д. Сандерса. Фотографии радиолярий (г–з) приведены из фотоархива Б.Б. Назарова. Авторские права на фотографии радиолярий (и–н) из: Nestell, Nestell, 2010 принадлежат “©Micropaleontology” и используются с любезного разрешения д-ра М. Камински]. а – *Ruzhencevispongius uralicus* Kozur, 1980, экз. № Ко-1979/III-1, штрих = 57 мкм (Kozur, 1980, табл. 1, фиг. 1); б–г – *Nazarovispongius pavlovi* Kozur, 1980, экз. № Ко-1979/III-3: б – штрих = 84 мкм (Kozur, 1980, pl. 1, fig. 6), в – фрагмент, штрих = 22 мкм (Kozur, 1980, pl. 2, fig. 1), г – экз. № ГИН 4673/121, штрих = 136 мкм; д – *N. aequilateralis* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986), экз. ГИН, № 4488/162, штрих = 125 мкм (Исакова, Назаров, 1986, табл. 26, фиг. 9); е – *N. subrotundus* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986), экз. ГИН, № 4488/179, штрих = 115 мкм; ж – *N. delicatus* (Nazarov et Ormiston, 1985), экз. № USNM 257613, штрих = 107 мкм (Nazarov, Ormiston, 1985, табл. 5, фиг. 4); з–л – *N. inflatus* (Nazarov et Ormiston, 1985): з – экз. № USNM 257614, штрих = 100 мкм (Nazarov, Ormiston, 1985, табл. 5, фиг. 6), и – экз. № USNM 538706, штрих = 109 мкм (Nestell, Nestell, 2010, табл. 17, фиг. 9), к – экз. № USNM 538710, фрагмент, штрих = 300 мкм (Nestell, Nestell, 2010, табл. 17, фиг. 13а), л – экз. № USNM 538709, штрих = 100 мкм (Nestell, Nestell, 2010, табл. 17, фиг. 12а); м–н – *N. globosus* Nestell et Nestell, 2010: м – экз. № USNM 538711, штрих = 110 мкм (Nestell, Nestell, 2010, табл. 17, фиг. 14), н – экз. № USNM 538713, штрих = 120 мкм (Nestell, Nestell, 2010, табл. 17, фиг. 16), о – экз. № USNM 538712, штрих = 120 мкм (Nestell, Nestell, 2010, табл. 17, фиг. 15), п – экз. № USNM 538714, фрагмент, штрих = 300 мкм (Nestell, Nestell, 2010, табл. 17, фиг. 17а).

• неясно, является ли скелетная ткань внутренней сферы *N. permicus* губчатой, мелкопористой или пластинчатой, или внутренняя сфера вообще отсутствует.

Между тем в работе Коцура (Kozur, 1980) четко сказано:

– строение скелетной ткани внутренней сферы *N. pavlovi* и *N. permicus* соответствует ее описанию в диагнозе рода: оболочка внутренней сферы неперфорированная, с тремя цилиндрическими иглами, в основании которых находятся три большие поры<sup>1</sup> (рис. 4, в) (Kozur, 1980, с. 237, табл. 2, фиг. 1, 2);

– внутренняя сфера у *N. permicus* присутствует, а ее строение Коцуром изображено (рис. 5, а) (Kozur, 1980, с. 237, табл. 1, фиг. 5).

В 1984–1993 гг. Назаров и Ормистон (Назаров, 1984, 1988; Назаров, Ормистон, 1984, 1990; Nazarov, Ormiston, 1985, 1993) больше не упоминают *Nazarovispongius*.

В 1989 г. Х. Коцур и Х. Мостлер (Kozur, Mostler, 1989) не согласились с выводами Назарова, Ормистона (Nazarov, Ormiston, 1983, 1985) и Думитрики (1984). Они справедливо заметили<sup>2</sup>, что *Nazarovispongius* имеет многослойный губчатый внешний скелет с тонкопористым, не всегда сохранившимся внешним покровным слоем и более крупнопористой внутренней скелетной тканью, что указано в диагнозе семейства и также хо-

рошо видно на снимках SEM. Более того, Коцур и Мостлер (Kozur, Mostler, 1989) исправили диагноз рода *Tormentum*, оставив в его составе только виды, сходные по морфологии с типовым видом *T. protei* Nazarov et Ormiston, 1983, и показали, что виды, описанные как *Tormentum* Назаровым и Ормистоном (Nazarov, Ormiston, 1985), принадлежат к двум различным родам – *Tormentum* s.s. и *Nazarovispongius*. Виды с “вздутыми” скелетами, такими как у *Nazarovispongius pavlovi* и *Tormentum inflatum*, были включены в состав рода *Nazarovispongius*.

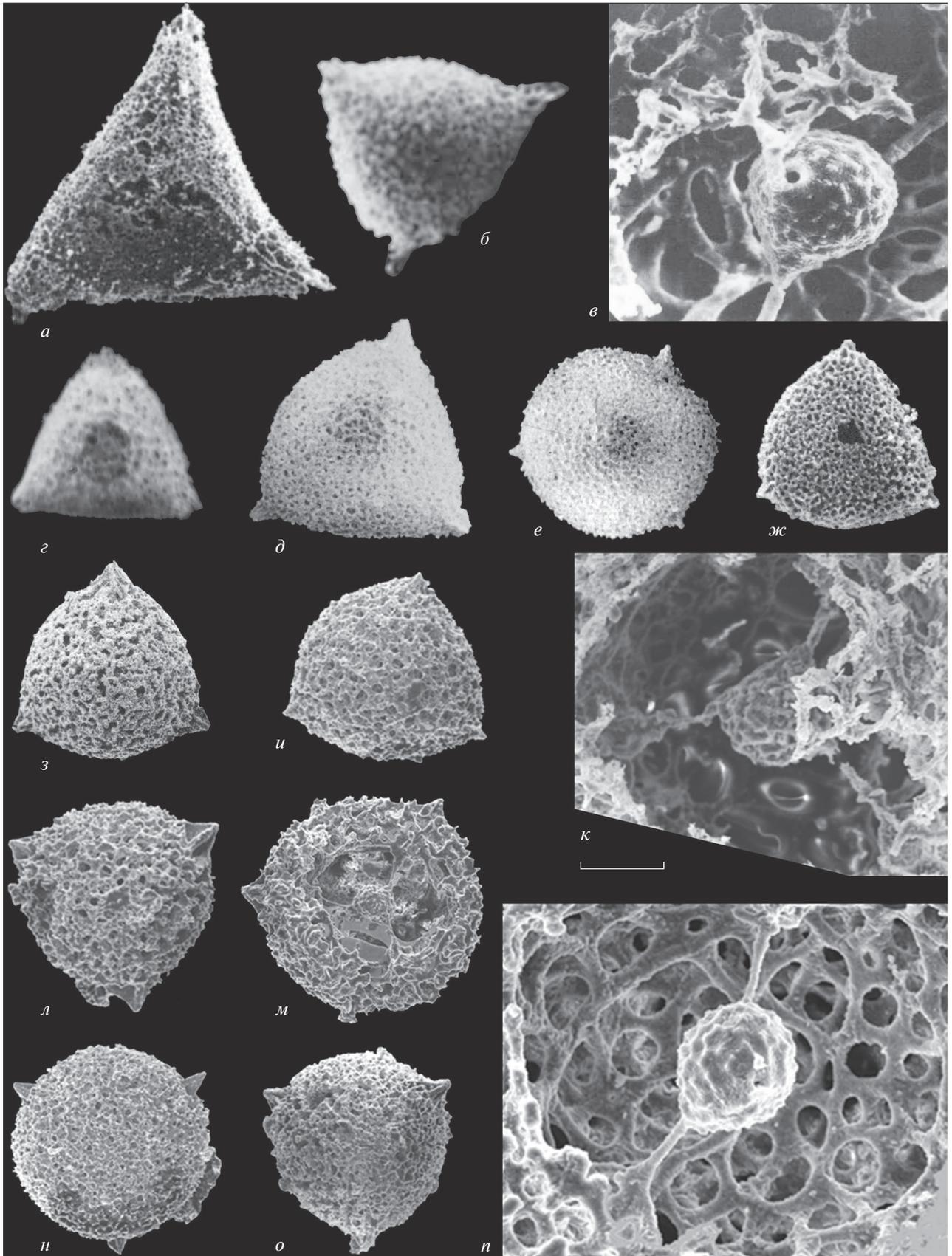
Кроме этого Коцур и Мостлер (Kozur, Mostler, 1989) обратили внимание на то, что голотип *Tormentum delicatum* Nazarov et Ormiston, 1985 по морфологическим признакам внешнего скелета может быть отнесен к роду *Nazarovispongius*. Однако внутренняя сфера *T. delicatum*, согласно данным Назарова и Ормистона (Nazarov, Ormiston, 1985), отличается формированием пористой оболочки, тогда как у *Nazarovispongius* первичная внутренняя сфера непористая.

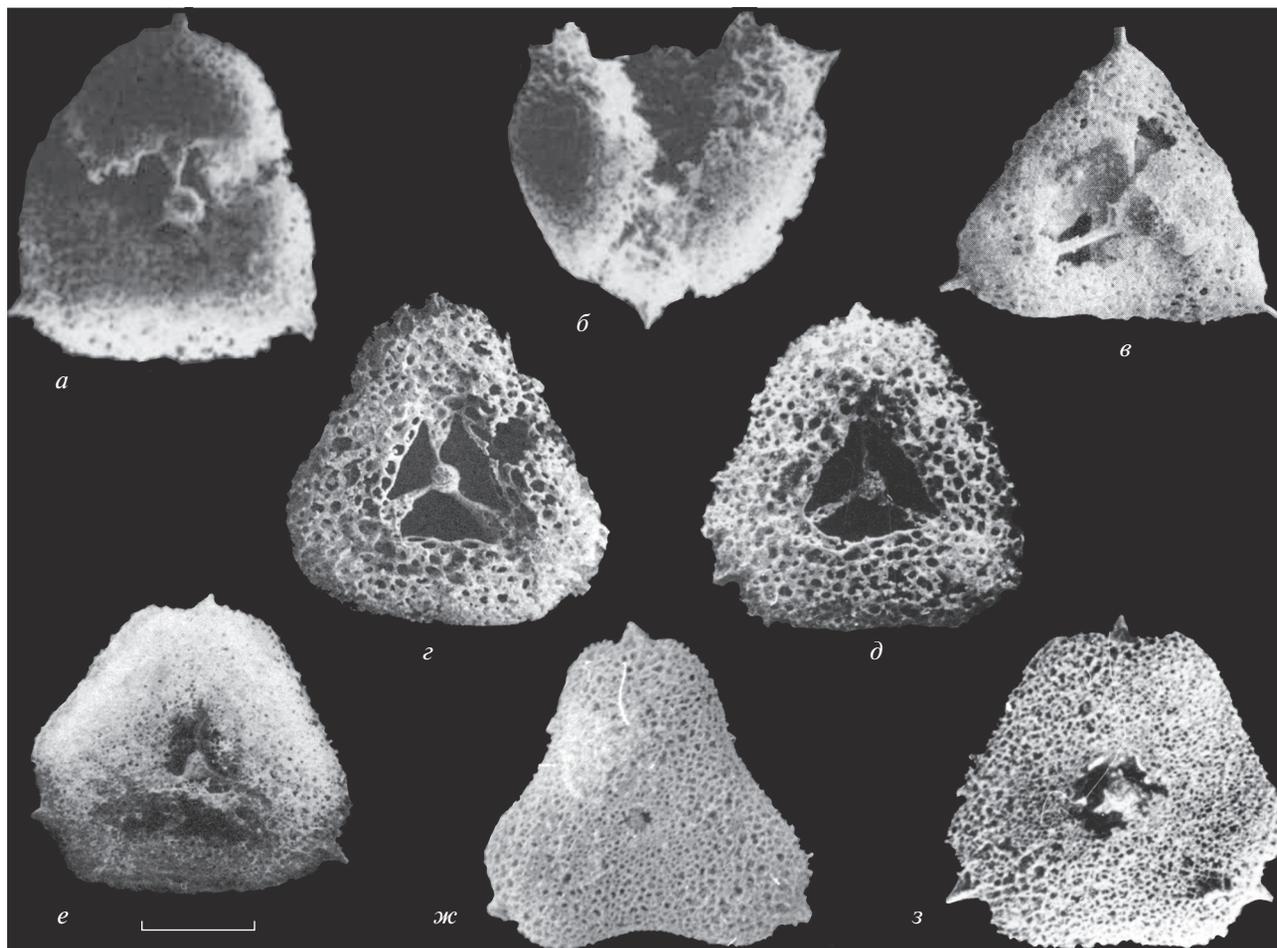
Следует обратить внимание на то, что при первичном описании *Tormentum delicatum* Назаров и Ормистон указали на изменение конфигурации скелета от округло-треугольной до формы клеверного листа<sup>3</sup> и привели изображения двух совершенно разных морфотипов (Nazarov, Ormiston, 1985, табл. 5, фиг. 4 и 5). При этом у “округло-треугольного” голотипа внутренняя сфера не видна (рис. 4, ж), а у “клеверного” морфотипа внутренняя сфера присутствует, но структура ее пористой поверхности может быть установлена с большим трудом в силу плохого качества изображения. Кроме этого, следует отметить, что у

<sup>1</sup> “Markschale unperforiert, beknotet Oder fein bestachelt, mit drei runden Stacheln, an deren Basis drei groBe Poren sitzen” (Kozur, 1980, с. 237, табл. 2, фиг. 1, 2).

<sup>2</sup> “... ein mehrschichtiges spongiöses Außenskelett (mit einer feinporigen, nicht immer erhaltenen äußeren Deckschicht und größerem innerem Gewebe) aufweisen (in der Familiendiagnose angeführt). Das ist auch an den REM-Aufnahmen klar zu erkennen” (Kozur, Mostler, 1989, с. 157).

<sup>3</sup> “...shell-shaped, ranging from rounded-triangular to clover-leaf. Shell inflated” (Nazarov, Ormiston, 1985, с. 41).





**Рис. 5.** Виды рода *Kozurispongus* gen. nov.: *a–ж* – Россия, Южный Урал: *a, б* – нижняя пермь, сакмарский ярус, сарабильская свита, р. Урал, разрез Верхнеозерный (Kozur, 1980), *в, е* – верхний карбон, гжельский ярус, р. Урал, разрез Никольский (Исакова, Назаров, 1986), *г, д* – нижняя пермь, сакмарский ярус, малоикская свита, р. Урал, разрез Донское (Назаров, 1984; Nazarov, Ormiston, 1985), *ж* – нижняя пермь, артинский ярус, р. Урал, разрез Донское (Назаров, 1984; Nazarov, Ormiston, 1993). [Авторские права на фотографии радиолярий (*a, б*) из работы Kozur, 1980 принадлежат “©Universität Innsbruck, Institut für Geologie” и используются с любезного разрешения проф. Д. Сандерса. Фотографии радиолярий (*в–з*) приведены из фотоархива Б.Б. Назарова]. *a, б* – *K. permicus* (Kozur, 1980): *a* – экз. № Ко-1979/III-5, штрих = 128 мкм (Kozur, 1980, табл. 1, фиг. 5), *б* – экз. № Ко-1979/III-4, штрих = 150 мкм (Kozur, 1980, табл. 1, фиг. 4); *в* – *K. semilaminus* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986), экз. ГИН, № 4488/264, штрих = 134 мкм (Исакова, Назаров, 1986, табл. 21, фиг. 8); *г, д* – *K. circumfusis* (Nazarov et Ormiston, 1985): *г* – экз. ГИН, № 4672/16, штрих = 158 мкм (Nazarov, Ormiston, 1985, табл. 5, фиг. 7), *д* – экз. ГИН, № 4672/26, штрих = 156 мкм; *е–з* – *K. aktastiensis* (Nazarov et Ormiston, 1993): *е* – экз. ГИН, № 4488/285, штрих = 167 мкм (Исакова, Назаров, 1986, табл. 24, фиг. 2), *ж* – экз. ГИН, № 4673/104, штрих = 156 мкм, *з* – экз. ГИН, № 4673/138, штрих = 150 мкм (Nazarov, Ormiston, 1993, табл. 6, фиг. 1).

представителей семейства *Ruzhencevispongidae* поверхность внутренней сферы имеет бугристую структуру (рис. 4, *в, к, н*). При плохом качестве изображения бугристость поверхности можно принять за пористость.

К сожалению, Назаров и Ормистон (Nazarov, Ormiston, 1983, 1985; Исакова, Назаров, 1986; Назаров, 1988) достаточно вольно обращались с определением характера пористости или не пористости внутренней сферы:

- в диагнозах семейства *Tormentidae* и рода *Tormentum* показано присутствие полой внутрен-

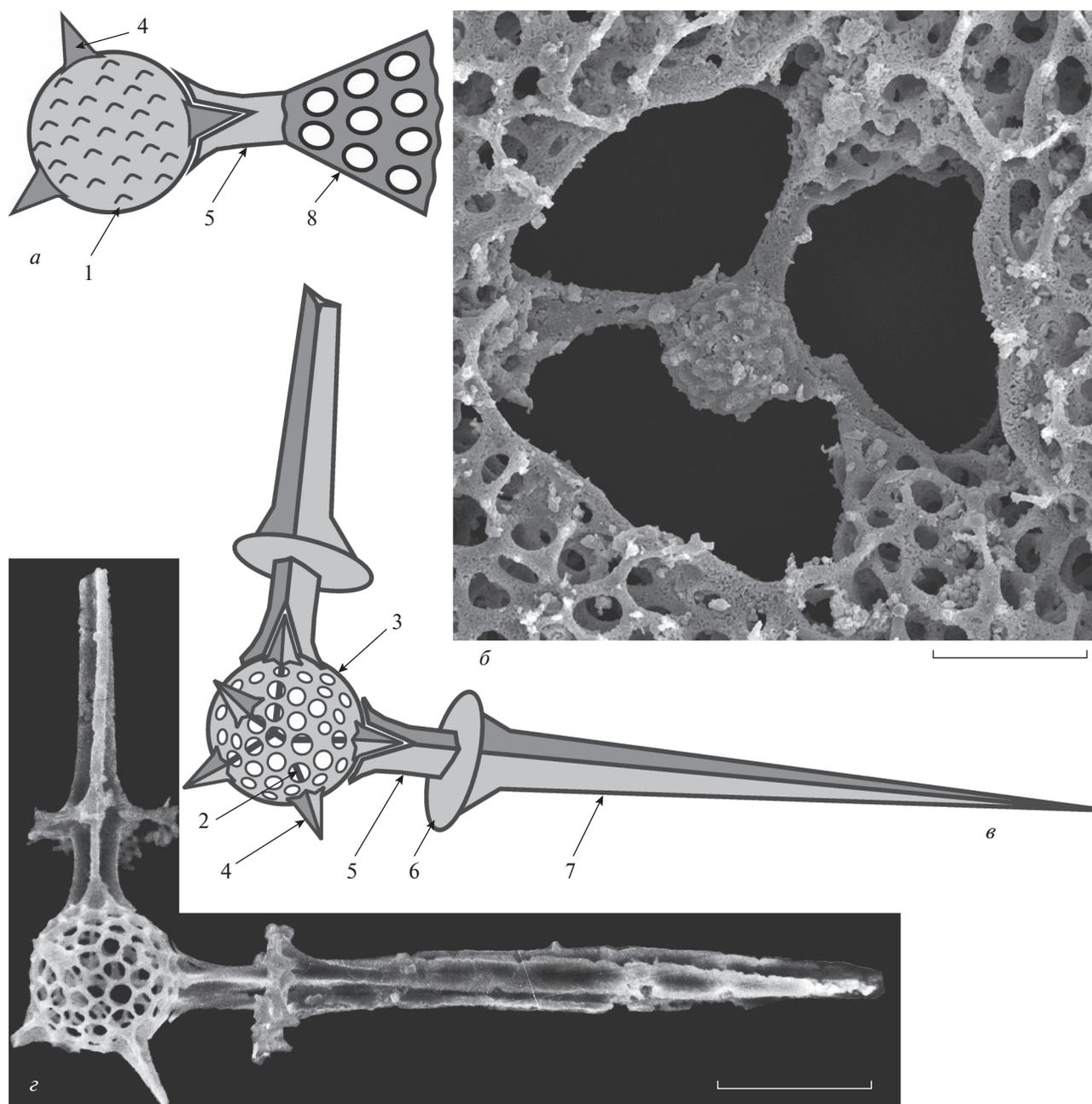
ней сферы, но без указания наличия или отсутствия пор;

- только в 1988 г. Назаров отметил наличие неперфорированной внутренней сферы при описании семейства *Tormentidae*;

- в диагнозах видов из рода *Tormentum* также не акцентируется внимание на наличии или отсутствии пор на внутренней сфере, отмечается только присутствие полой внутренней сферы;

- два вида из рода *Tormentum* являются исключением:

- типовой вид *T. protei*, в диагнозе которого указано присутствие неперфорированной внут-



**Рис. 6.** Схемы формирования игл: *а, б* – *Kozurispongus concavilatus* sp. nov.: *а* – схема иглы, *б* – экз. ПИН, № 5481/16667, фрагмент, штрих = 40 мкм; Южный Урал, р. Сакмара, разрез Кондуровский; нижняя пермь, сакмарский ярус, карамурунская свита; *в, з* – *Vientactinosphaera pinica* Afanasieva, 2000: *в* – схема иглы, *з* – экз. ПИН, № 5311/08604, фрагмент, штрих = 50 мкм; Тимано-Печорский бассейн, скв. Шуда-Яг-1003, обр. 72 (инт. 71.9–72.4 м); верхний девон, среднефранский подъярус, доманиковская свита. Обозначения: 1, 2 – внутренний каркас: 1 – полая сфера, 2 – спикула; 3 – первичная внутренняя сфера, 4 – первичные шипы, 5 – начальный этап формирования игл, 6 – часть внешней сферы скелета, 7 – основная игла, 8 – структурный конус.

ренной сферы (Nazarov, Ormiston, 1983, 1985; Исакова, Назаров, 1986);

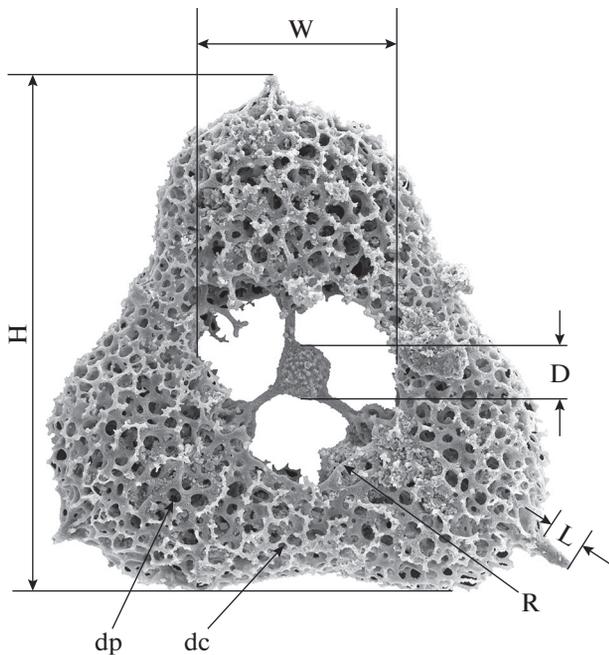
– *T. delicatum*, характеризующийся наличием пористой внутренней оболочки<sup>4</sup> (Nazarov, Ormiston, 1985), которая с большим трудом наблюдается

<sup>4</sup> “Internal sphere porous” (Nazarov, Ormiston, 1985, с. 41).

у морфотипа с клеверной формой скелета, но отсутствует у голотипа округло-треугольной формы.

Таким образом, можно допустить принадлежность “округло-треугольного” голотипа *T. delicatum* к роду *Nazarovispongus*: *N. delicatus*:

(1) исходя из не определенной однозначно структуры внутренней сферы у представителей



**Рис. 7.** Измерение скелета: H – максимальная высота, W – ширина внутренней полости, R – валик, D – диаметр внутренней сферы, L – длина терминальных шипов, dp – диаметр пор внешней оболочки, dc – диаметр ячеек покровной оболочки.

семейства Tormentidae и рода Tormentum в работах Назарова и Ормистона (Nazarov, Ormiston, 1983, 1985; Исакова, Назаров, 1986);

(2) ориентируясь на указание наличия непорфированной внутренней сферы при описании семейства Tormentidae (Назаров, 1988) и типового вида *T. protei* (Nazarov, Ormiston, 1983, 1985; Исакова, Назаров, 1986);

(3) учитывая отсутствие изображения пористой первичной сферы в округло-треугольном скелете голотипа *T. delicatum* в какой-либо публикации Назарова и Ормистона.

С другой стороны “клеверный” морфотип *T. delicatum* должен быть рассмотрен в составе иного рода. По мнению Коцура и Мостлера (Kozur, Mostler, 1989) этот вид, возможно, принадлежит к *Scharfenbergia* Won, 1983 (Won, 1983), скелеты которого отличаются наличием внутренней пористой сферы. Вместе с тем, название *Scharfenbergia* преокупировано и оказалось младшим омонимом паукообразных *Scharfenbergia* Oudemans, 1936 (Oudemans, 1936). В связи с этим для радиолярий было предложено (Özdikmen, 2009) новое замещающее название *Wonia* Özdikmen, 2009. К сожалению, истинная родовая приуроченность “клеверного” морфотипа *Tormentum delicatum* до сих пор остается неопределенной.

Г. и М. Нестелл (Nestell, Nestell, 2010) на основании исследования радиолярий из среднепермских, кептенских отложений Западного Техаса

рассматривают род *Nazarovispongus* в качестве самостоятельного валидного таксона, включающего три вида: *N. pavlovi* Kozur, 1980 (типовой вид), *N. inflatus* (Nazarov et Ormiston, 1985) и *N. globosus* Nestell et Nestell, 2010.

П. Нобл с коллегами (Noble et al., 2017, с. 470) включили *Nazarovispongus* в состав рода *Ruzhencevispongus* в качестве младшего синонима на основании необоснованного заключения Думитрики (1984, с. 100). Видовой состав рода объединяет три вида (Aitchison et al., 2017, с. 594): *Nazarovispongus pavlovi*, *N. permicus* и *N. globosus*. К сожалению, эти авторы (Aitchison et al., 2017; Noble et al., 2017) не обратили должного внимания на аргументированное восстановление самостоятельности и валидного статуса рода *Nazarovispongus*, а также на видовой состав рода, предложенные Нестелл и Нестелл (Nestell, Nestell, 2010).

В настоящей публикации автор позволяет себе усомниться в правильности решения об упразднении *Nazarovispongus* в качестве самостоятельной систематической единицы (Думитрика, 1984; Noble et al., 2017) и согласен с мнением Нестелл и Нестелл (Nestell, Nestell, 2010) о валидности рода *Nazarovispongus*.

Новый уточненный диагноз вновь восстановленного и валидного рода *Nazarovispongus* Kozur, 1980 sensu Kozur et Mostler, 1989, restituo et emend. nov. принимается в редакции Коцура и Мостлера (Kozur, Mostler, 1989) с дополнениями на основе собственного анализа морфологии скелета и с учетом диагноза, сделанного ранее Нестелл и Нестелл (Nestell, Nestell, 2010, с. 56). Видовой состав рода расширен до шести видов: *N. pavlovi* Kozur, 1980 (типовой вид), *N. aequilateralis* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, comb. nov.), *N. delicatus* (Nazarov et Ormiston, 1985, part., comb. nov.), *N. globosus* Nestell et Nestell 2010, *N. inflatus* (Nazarov et Ormiston, 1985, comb. nov.) и *N. subrotundus* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, comb. nov.) (рис. 2; 4, б–н).

## РОД KOZURISPONGUS

При описании рода *Nazarovispongus* Коцур (Kozur, 1980) указал в его составе два вида – *N. pavlovi* (типовой вид) и *N. permicus*. Однако Коцур и Мостлер (Kozur, Mostler, 1989) предложили перевести *N. permicus* в состав рода *Foremanhelena* De Wever et Caridroit, 1984 и рассматривать его в качестве переходной формы между двумя родами: *Nazarovispongus* и *Foremanhelena*. Вместе с тем, морфотип *Nazarovispongus permicus* отличается от морфотипов рода *Foremanhelena* (рис. 3, д) формированием более тонкой губчатой скелетной ткани внешней оболочки скелета и менее открытой центральной частью скелета, которая, в случае очень хорошо сохранившихся форм, может быть частично или полностью закрыта

очень тонким покровным слоем (рис. 5, *e–z*; табл. IV).

Нестелл и Нестелл (Nestell, Nestell, 2010) не упоминают *N. permicus* в составе рода *Nazarovispongus*, но и не относят его к какому-либо другому роду. С другой стороны, Дж. Ачисон и др. (Aitchison et al., 2017, с. 594) рассматривают *N. permicus* в составе рода *Nazarovispongus*.

Новое изучение треугольных морфотипов из авторской коллекции раннепермских радиолярий, происходящих из ассельских и сакмарских отложений опорного разреза Кондуровский на Южном Урале, а также привлечение литературных данных по радиоляриям: (1) из артинских отложений разреза Актасты (рис. 1, V) (Назаров, 1988; Nazarov, Ormiston, 1993), (2) из сакмарских отложений разрезов Верхнеозерный (рис. 1, II) (Kozur, 1980) и Донское (рис. 1, III) (Nazarov, Ormiston, 1985), (3) из гжельских отложений разреза Никольский (рис. 1, IV) (Исакова, Назаров, 1986), позволяет установить самостоятельный новый род *Kozurispongus* gen. nov. Видовой состав нового рода представлен шестью видами: *K. aktastiensis* (Nazarov et Ormiston, 1993, comb. nov.), *K. circumfusus* (Nazarov et Ormiston, 1985, comb. nov.), *K. permicus* (Kozur, 1980, comb. nov.), *K. semilaminus* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, part., comb. nov.) и два новых вида, *K. concavilatus* sp. nov. и *K. rotundatus* sp. nov. (рис. 2; 5; табл. III; IV).

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ  
ТИП RADIOLARIA  
НАДКЛАСС POLYCYSTINA  
КЛАСС STAURAXONARIA  
ОТ РЯД PYRAMIDATA

СЕМЕЙСТВО RUZHENCEVISPONGIDAE KOZUR, 1980  
SENSU KOZUR ET MOSTLER, 1989

Род *Nazarovispongus* Kozur, 1980 sensu Kozur et Mostler,  
1989, restituo et emend. nov.

*Nazarovispongus*: Kozur, 1980, с. 237; Kozur, Mostler, 1989, с. 205; Nestell, Nestell, 2010, с. 56; Noble et al., 2017, с. 470.

Типовой вид – *Nazarovispongus pavlovi* Kozur, 1980; Россия, Южный Урал; нижняя пермь, сакмарский ярус, сарабильская свита (Kozur, 1980, с. 238, табл. 1, фиг. 6; табл. 2, фиг. 1, 2).

Диагноз<sup>5</sup>. Скелет от субтреугольной до субсферической формы с выпуклыми сторонами (верхней, нижней и боковыми) и с острыми или закругленными углами (рис. 3, *e*; 4, *b–n*). Внешняя оболочка скелета губчатая, в большей или меньшей степени заполняет внутреннюю часть

скелета, при этом внутреннее пространство скелета вокруг внутренней сферы всегда свободно. Внутренний каркас представлен непористой поллой сферой, поверхность которой имеет бугристую структуру. От поверхности внутренней сферы в плоскости гипотетического треугольника под углом 120° друг к другу отходят три полых цилиндрических иглы, при этом центр гипотетического пересечения игл смещен относительно центра внутренней сферы (рис. 4, *к*). На базе игл формируются высокие структурные конусы за счет обрастания игл губчатой скелетной тканью внешней оболочки скелета. В основании одной из игл образуется базальная пора (рис. 4, *в*). На внешней поверхности скелета, в вершинах гипотетического треугольника расположены три коротких трехгранных или конических шипа.

Видовой состав. Шесть видов из верхнего карбона – средней перми (рис. 2): типовой вид *N. pavlovi* Kozur, 1980, *N. aequilateralis* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, comb. nov.), *N. delicatus* (Nazarov et Ormiston, 1985, part., comb. nov.), *N. globosus* Nestell et Nestell 2010, *N. inflatus* (Nazarov et Ormiston, 1985, comb. nov.), *N. subrotundus* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, comb. nov.).

Сравнение. От *Ruzhencevispongus* Kozur, 1980 sensu Kozur et Mostler, 1989 (рис. 3, *a*; 4, *a*) [non *Ruzhencevispongus* Kozur, 1980 sensu Nazarov et Ormiston, 1983 (рис. 3, *б*)], отличающегося формированием треугольного скелета с прямыми или слегка вогнутыми боковыми и слегка выпуклыми верхней и нижней сторонами, *Nazarovispongus* отличается формированием вздутого скелета от субтреугольной до субсферической формы.

Род *Kozurispongus* Afanasieva, gen. nov.

Название рода в честь палеонтолога и стратиграфа Х. Коцура; м. р.

Типовой вид – *Kozurispongus concavilatus* sp. nov.

Диагноз. Скелет уплощенной субтреугольной формы с прямыми или вогнутыми боковыми сторонами, со слегка вогнутой центральной частью и с острыми, закругленными или плоскими углами гипотетического равностороннего треугольника (рис. 3, *г*; 5). Внешняя оболочка скелета губчатая. Центральная часть внешней оболочки, как правило, открыта (рис. 5, *a, б, г, д*; табл. III), но может быть частично или полностью закрыта очень тонким покровным слоем (рис. 5, *в, e–z*; табл. IV). Внутренний каркас представлен непористой поллой сферой, поверхность которой имеет бугристую структуру. Внутреннее пространство скелета вокруг внутренней сферы всегда свободно. От поверхности внутренней сферы в плоскости гипотетического треугольника под углом 120° друг к другу отходят три полых цилиндрических иглы, при этом центр гипотетического пересечения игл

<sup>5</sup> Новый уточненный диагноз рода *Nazarovispongus* составлен на основе собственного анализа морфологии скелета, с учетом диагноза Коцура и Мостлера (Kozur, Mostler, 1989, р. 205) и дополнений к диагнозу, сделанному Нестелл и Нестелл (Nestell, Nestell, 2010, с. 56).

смещен относительно центра внутренней сферы (рис. 5, а, г–е; табл. III; табл. IV, фиг. 3а). Иглы расширяются по направлению к внешней оболочке скелета, и на их окончании формируются высокие структурные конусы за счет обрастания игл губчатой скелетной тканью внешней оболочки (рис. 6, а, б). В основании одной из игл образуется базальная пора (табл. III, фиг. 9). На внешней поверхности скелета, в вершинах гипотетического треугольника расположены три коротких конических шипа.

**Видовой состав.** Шесть видов из верхне-го карбона – нижней перми (рис. 2): типовой вид *K. concavilatus* sp. nov., *K. aktastiensis* (Nazarov et Ormiston, 1993, comb. nov.), *K. circumfusus* (Nazarov et Ormiston, 1985, comb. nov.), *K. permicus* (Kozur, 1980, comb. nov.), *K. rotundatus* sp. nov., *K. semilaminus* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, part., comb. nov.).

**Сравнение.** От *Ruzhencevispongius* Kozur, 1980 sensu Kozur et Mostler, 1989 (рис. 3, а; 4, а) [non *Ruzhencevispongius* Kozur, 1980 sensu Nazarov et Ormiston, 1983 (рис. 3, б)], отличающегося формированием треугольного скелета со слегка выпуклыми верхней и нижней сторонами, а также закрытой центральной частью внешней оболочки, новый род отличается формированием уплощенного субтреугольного скелета со слегка вогнутой и, как правило, открытой центральной частью внешней оболочки. От *Nazarovispongius* Kozur, 1980 (рис. 3, в; 4, б–н), характеризующегося образованием скелета от сильно выпуклой субтреугольной до почти субсферической формы с выпуклыми боковыми сторонами и всегда закрытой центральной частью внешней оболочки скелета, новый род отличается формированием уплощенного субтреугольного скелета со слегка вогнутой и, как правило, открытой центральной частью внешней оболочки. От *Foremanhelena* De Wever et Caridroit, 1984 (рис. 3, д), отличающегося развитием грубой губчатой скелетной ткани и всегда открытой центральной частью внешней оболочки треугольного скелета, новый род отличается наличием тонкой губчатой скелетной ткани и менее открытой центральной частью скелета, которая, может быть частично или полностью закрыта очень тонким покровным слоем.

***Kozurispongius concavilatus* Afanasieva, sp. nov.**

Табл. III, фиг. 1–8

**Название вида** от *concavus* *лат.* – вогнутый, и *latus* *лат.* – сторона, бок.

**Голотип** – ПИН, № 5481/16679; Южный Урал, р. Сакмара, разрез Кондуровский, слой 17; нижняя пермь, сакмарский ярус, тастубский горизонт, карамурунская свита, экозона радиоларий *Arcoclathrata alekseevi*–*Apophysiacus sakmar-aensis*, конодонтовая зона *Sweetognathus merrilli*.

**Описание** (рис. 6, б). Скелет большой ( $H = 327–369$  мкм), уплощенный, с округлыми, вогнутыми боковыми сторонами и с закругленными углами гипотетического равностороннего треугольника. Внешняя оболочка скелета губчатая и состоит из переплетения относительно толстых прутьев ( $w_p = 4$  мкм), образующих крупные полигональные поры ( $d_p = 8–12$  мкм) (рис. 7,  $d_p$ ). Центральная часть внешней оболочки открыта, имеет лепестковидную или округлую форму и окаймлена валиком (рис. 7, R; табл. III, фиг. 6). Она составляет около 1/3 от высоты скелета ( $W = 107–122$  мкм) (рис. 7, W). Центральная часть скелета может быть частично или полностью закрыта очень тонким покровным решетчатым слоем. Покровный слой развивается непосредственно на каркасе внешней оболочки и потенциально закрывает всю поверхность скелета (табл. III, фиг. 4). Он образован переплетением тонких прутьев ( $w_c = 2–3$  мкм), образующих крупные полигональные ячейки ( $d_c = 5–9$  мкм) (рис. 7,  $d_c$ ). В некоторых случаях прутья покровного слоя могут частично разрастаться, формируя тонкий слой почти пластинчатой скелетной ткани с очень маленькими порами ( $1–1.5$  мкм) (табл. III, фиг. 3, 7а, 8б). Внутренний каркас представлен очень маленькой ( $D = 32–35$  мкм) непористой полый сферой, поверхность которой имеет бугристую структуру (рис. 7, D; табл. III). Диаметр сферы составляет 9.4–10.1% от максимальной высоты скелета. На внешней поверхности скелета, в вершинах гипотетического треугольника расположены три коротких конических шипа ( $L = 20–29$  мкм) (рис. 7, L).

**Размеры**<sup>6</sup> в мкм (рис. 7):

Экз. №	H	W	D	L	wL	d <sub>p</sub>	w <sub>p</sub>	d <sub>c</sub>	w <sub>c</sub>
5481/16679 (голотип)	327	108	33	29	13	9	4	9	2
5481/16667	369	122	35	27	16	12	4	9	3
5481/16668	361	107	34	20	14	8	4	5	2
5481/16606	334	110	32	22	13	10	4	5	2

**Сравнение.** От *K. permicus* Kozur, 1980 (рис. 5, а, б), отличающегося слегка припухлой формой треугольного скелета и плотной губчатой тканью внешней оболочки, новый вид отличается более уплощенной формой и слегка вогнутыми сторонами скелета, а также развитием более рыхлой губчатой ткани внешней оболочки скелета и развитием покровного слоя. От *K. semilaminus* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, part., comb.

<sup>6</sup> H – максимальная высота, W – ширина внутренней полости, D – диаметр внутренней сферы, L – длина терминальных шипов, wL – ширина основания терминальных шипов, d<sub>p</sub> – диаметр пор внешней оболочки, w<sub>p</sub> – ширина прутьев межпоровой перегородки внешней оболочки, d<sub>c</sub> – диаметр ячеек покровной оболочки, w<sub>c</sub> – ширина прутьев между ячейками покровной оболочки.

nov.) (рис. 5, в), отличающегося образованием равностороннего или равнобедренного треугольного скелета с пластинчатой скелетной тканью в центре внешней оболочки и губчатой на сетчатом основании по периферии, новый вид отличается развитием округлых вершин треугольного скелета и в той или иной степени вогнутыми боковыми сторонами скелета. От *K. circumfusus* (Nazarov et Ormiston, 1985, comb. nov.) (рис. 5, з, д), характеризующегося уплощенной формой скелета с прямыми сторонами, рыхлой губчатой тканью внешней оболочки и правильной треугольной формой открытой центральной части внешней оболочки, новый вид отличается слегка вогнутыми боковыми сторонами скелета, лепестковидной формой открытой центральной части внешней оболочки, а также развитием тонкого покровного слоя. От *K. aktastiensis* (Nazarov et Ormiston, 1993, comb. nov.) (рис. 5, е–з), выделяющегося развитием прямых, как бы усеченных вершин треугольного скелета и, как правило, закрытой покровным слоем центральной частью внешней оболочки, новый вид отличается формированием округлых вершин треугольного скелета, более вогнутыми боковыми сторонами и, как правило, открытой центральной частью внешней оболочки. От *K. rotundatus* sp. nov., для которого характерно образование округло-треугольного скелета, иногда практически округлого, поверхность которого полностью закрыта тонкой покровной тканью, новый вид отличается развитием скелета с открытой центральной частью и с вогнутыми боковыми сторонами.

**Материал.** 19 экз. из типового местонахождения: десять экз. из ассельских и девять экз. из сакмарских отложений.

*Kozurispongus rotundatus* Afanasieva, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1–9

**Название вида** *rotundatus* lat. – округлый.

**Голотип** – ПИН, № 5481/16246; Южный Урал, р. Сакмара, разрез Кондуровский, слой 17; нижняя пермь, сакмарский ярус, тастубский горизонт, карамурунская свита, экозона радиолярий *Arcoclathrata alekseevi*–*Apophysiacus sakmar-aensis*, конодонтовая зона *Sweetognathus merrilli*.

**Описание.** Скелет большой (H = 316–353 мкм), уплощенный, как правило, округло-треугольный, но иногда формируется почти круглый скелет (табл. IV, фиг. 2). Внешняя оболочка скелета губчатая и состоит из переплетения относительно толстых прутьев (wp = 4–6 мкм), образующих крупные полигональные поры (dp = 7–8 мкм) (рис. 7, dp). Покровный слой развивается непосредственно на каркасе внешней оболочки и закрывает всю поверхность скелета. Он образован переплетением тонких прутьев (wc = 2 мкм), образующих крупные полигональные ячейки

(dc = 4–5 мкм) (рис. 7, dc). В центральной части покровного слоя прутья разрастаются, формируя тонкий слой почти пластинчатой скелетной ткани с очень маленькими порами (1–1.5 мкм). Внутренний каркас представлен очень маленькой (D = 31–35 мкм) непористой полый сферой, поверхность которой имеет бугристую структуру (рис. 7, D; табл. IV, фиг. 3а). Диаметр сферы составляет 9.6–10.2% от максимальной высоты скелета. На внешней поверхности скелета, в вершинах гипотетического треугольника расположены три коротких конических шипа (L = 18–24 мкм) (рис. 7, L). Нижняя половина шипа обрастает скелетной тканью внешней оболочки скелета, что создает иллюзию формирования укрепляющих распорок (табл. IV, фиг. 5а).

**Размеры в мкм** (рис. 7):

Экз. №	H	D	L	wL	dp	wp	dc	wc
5481/16246 (голотип)	353	–	24	11	7	4	4	2
5481/16238	316	32	18	15	7	4	4	2
5481/16240	342	35	24	18	8	6	5	2
5481/16247	322	31	21	16	8	6	4	2

**Сравнение.** От всех других видов рода *Kozurispongus* (рис. 5; табл. III) новый вид отличается образованием округло-треугольного скелета, поверхность которого полностью закрыта тонкой покровной тканью, вплоть до образования очень тонкопористой, практически пластинчатой скелетной ткани в центральной части скелета.

**Материал.** 11 экз.: 10 экз. из типового местонахождения (один экз. из ассельских и девять экз. из сакмарских отложений); один экз. из фотоархива Б.Б. Назарова: артинские отложения разреза Актасты на р. Актасты, Западные Мугоджары, Казахстан.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ морфологических особенностей треугольных скелетов радиолярий позднего карбона и ранней перми Южного Урала России и Западных Мугоджар Казахстана, а также средней перми Западного Техаса США позволил: (1) установить четыре морфотипа, характеризующих четыре рода: *Ruzhencevispongus*, *Nazarovispongus*, *Kozurispongus*, *Foremanhelena*; (2) предложить новую схему последовательных этапов формирования игл скелета; (3) восстановить валидность и дополнить диагноз рода *Nazarovispongus* Kozur, 1980 sensu Kozur et Mostler, 1989, restituo et emend. nov.; (4) расширить видовой состав рода *Nazarovispongus* до шести видов (рис. 2): *N. pavlovi* Kozur, 1980 (типовой вид), *N. aequilateralis* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, comb. nov.), *N. delicatus* (Nazarov et Ormiston, 1985, part., comb. nov.), *N. globosus* Nestell et Nestell 2010, *N. inflatus*

(Nazarov et Ormiston, 1985, comb. nov.) и *N. subrotundus* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, comb. nov.); (5) установить новый род *Kozurispongus* gen. nov., объединяющий шесть видов (рис. 2): *K. aktastiensis* (Nazarov et Ormiston, 1993, comb. nov.), *K. circumfusus* (Nazarov et Ormiston, 1985, comb. nov.), *K. permicus* (Kozur, 1980, comb. nov.), *K. semilaminus* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, part., comb. nov.) и два новых вида *K. concavilatus* sp. nov. и *K. rotundatus* sp. nov.; (6) пересмотреть систематическое положение *Nazarovispongus permicus*, который рассматривается в составе нового рода *Kozurispongus permicus* (Kozur, 1980, nov. comb.).

\* \* \*

Автор выражает свою признательность А.С. Алексееву, В.С. Вишневской и Г.П. Нестелл за ценные советы и конструктивные замечания; А.Ф. Банникову, Я.М. Кузьминой и М.А. Кнорре за помощь при подготовке рукописи к печати.

Авторские права на фотографии радиоларий из работ Kozur, 1980 и Nestell, Nestell, 2010 принадлежат “©Universität Innsbruck, Institut für Geologie” и “©Micropaleontology” и используются с любезного разрешения проф. Д. Сандерса (Diethard Sanders) и д-ра М. Камински (Mike Kaminski).

Систематика радиоларий приведена по работам автора (Афанасьева, 2000; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). Исследование морфологии радиоларий проводилось на сканирующем электронном микроскопе CamScan на базе Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН. Коллекция радиоларий нижней перми № 5481 Южного Урала и коллекция фотографий радиоларий из архива Б.Б. Назарова хранятся в лаборатории протистологии ПИН РАН.

Работа выполнена в рамках бюджетной программы (государственного задания) ПИН РАН и при поддержке программы Президиума РАН “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева М.С.* Атлас радиоларий палеозоя Русской платформы. М.: Научн. мир, 2000. 480 с.
- Афанасьева М.С.* Скелет радиоларий: морфология игл, внутреннего каркаса и первичной внутренней сферы // Палеонтол. журн. 2007. № 1. С. 3–14.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Радиоларии. М.: ПИН РАН, 2006. 320 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О., Черных В.В.* Радиоларии пограничных отложений асельского и сакмарского ярусов (нижняя пермь) разреза Кондуровский (западный склон Южного Урала) // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2014. Т. 89. Вып. 4. С. 64–82.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О., Черных В.В.* Артинские (нижняя пермь) радиоларии из опорного разреза Актасты, Северные Мугоджары // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2015. Т. 90. Вып. 5. С. 9–27.
- Думитрика П.* Систематика радиоларий *Sphaerellaria* // Морфология, экология и эволюция радиоларий: Матер. IV симп. европейских радиоларистов EURORAD IV / Ред. Петрушевская М.Г., Степаньянц С.Д. Л.: Наука, 1984. С. 91–102.
- Исакова Т.Н., Назаров Б.Б.* Стратиграфия и микрофауна позднего карбона – ранней перми Южного Урала. М.: Наука, 1986. 184 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 402).
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. четвертое. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 223 с.
- Назаров Б.Б.* Радиоларии палеозоя. Дис. ... докт. геол.-мин. наук. М.: ГИН АН СССР, 1984. 642 с.
- Назаров Б.Б.* Радиоларии палеозоя. Практическое руководство по микрофауне СССР. Справочник для палеонтологов и геологов. Т. 2. Л.: Недра, 1988. 231 с.
- Назаров Б.Б., Ормистон А.Р.* Возможная система радиоларий палеозоя // Морфология, экология и эволюция радиоларий: Матер. IV симп. европейских радиоларистов EURORAD IV / Ред. Петрушевская М.Г., Степаньянц С.Д. Л.: Наука, 1984. С. 64–87.
- Назаров Б.Б., Ормистон А.Р.* Биостратиграфический потенциал радиоларий палеозоя // Радиоларии в биостратиграфии. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 3–25.
- Aitchison J.C., Suzuki N., O'Dogherty L.* Inventory of Paleozoic radiolarian species (1880–2016) // Catalogue of Paleozoic radiolarian genera / Eds. Danelian T., Caridroit M., Noble P., Aitchison J. C. (Geodiversitas. 2017. V. 39. № 3. P. 533–637).
- Afanasieva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S.* Radiolarians in the geological record // Paleontol. J. 2005. V. 39. Suppl. 3. P. 135–392.
- Caridroit M., De Wever P.* Some Late Permian radiolarians from Pelitic Rocks of the Tatsuno Formation (Hyogo Prefecture), Southwest Japan // Marine Micropaleontol. 1986. V. 11. P. 55–90.
- Kozur H.* Ruzhencevispongidae, eine neue Spumellaria Familie aus dem oberen Kungurian (Leonardian) und Sakmarian des Vorurals // Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck. 1980. Bd 10. H. 6. S. 235–242.
- Kozur H., Mostler H.* Radiolarien und Schwammskleren aus dem Unterperm des Vorurals // Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck. 1989. Sonderband 2. S. 147–275.
- Nazarov B.B., Ormiston A.R.* A new superfamily of stauraxon polycystine Radiolaria from the Late Paleozoic of the Soviet Union and North America // Senckenb. Lethaea. 1983. Bd 64. № 2/4. P. 363–379.
- Nazarov B.B., Ormiston A.R.* Radiolaria from Late Paleozoic of the Southern Urals, USSR, and West Texas, USA // Micropaleontology. 1985. V. 31. № 1. P. 1–54.
- Nazarov B.B., Ormiston A.R.* New biostratigraphically important Paleozoic Radiolaria of Eurasia and North America // Radiolaria of giant and subgiant fields in Asia. Micropaleontology. 1993. Spec. Publ. № 6. P. 22–60.
- Nestell G.P., Nestell M.K.* Late Capitanian (latest Guadalupian, Middle Permian) radiolarians from the Apache Mountains, West Texas // Micropaleontology. 2010. V. 56. № 1–2. P. 7–68.

Noble P., Aitchison J. C., Danelian T. et al. Taxonomy of Paleozoic radiolarian genera // Catalogue of Paleozoic radiolarian genera / Eds. Danelian T., Caridroit M., Noble P., Aitchison J. C. (Geodiversitas. 2017. V. 39. № 3. P. 419–502).

Oudemans A. C. Neues über Anystidae (Acari) // Archiv für Naturges. N.S. 1936. Bd 5. S. 364–446.

Özdikmen, H. Substitute names for some unicellular animal taxa (Protozoa) // Munis Entomol. and Zool. 2009. V. 4. № 1. P. 233–256.

Won M.-Z. Radiolarien aus dem Unter-Karbon des Rheinischen Schiefergebirges (Deutschland) // Palaeontogr. Abt. A. 1983. Bd 182. № 4–6. S. 116–175.

### Объяснение к таблице III

Россия, Южный Урал, р. Сакмара, разрез Кондуровский. Нижняя пермь, тастубский горизонт, карамурунская свита: ассельский ярус, слой 14 – фиг. 1–3; сакмарский ярус, слой 17 – фиг. 5–8.

Фиг. 1–8. *Kozurispongus concavilatus* sp. nov.: 1 – экз. ПИН, № 5481/16412, штрих = 109 мкм; 2 – экз. ПИН, № 5481/16609, штрих = 108 мкм; 3 – экз. ПИН, № 5481/16413, фрагмент, штрих = 42 мкм; 4 – экз. ПИН, № 5481/16410, штрих = 100 мкм; 5 – голотип ПИН, № 5481/16679: 5а – штрих = 97 мкм, 5б – фрагмент, штрих = 43 мкм; 6 – экз. ПИН, № 5481/16667: 6а – штрих = 122 мкм, 6б – фрагмент, штрих = 49 мкм; 7 – экз. ПИН, № 5481/16668: 7а – штрих = 122 мкм, 7б – фрагмент, штрих = 32 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5481/16606: 8а – штрих = 112 мкм, 8б – фрагмент, штрих = 35 мкм, 8в – фрагмент, штрих = 20 мкм.

### Объяснение к таблице IV

Россия, Южный Урал, р. Сакмара, разрез Кондуровский; нижняя пермь, тастубский горизонт, карамурунская свита: ассельский ярус, слой 14 – фиг. 1; сакмарский ярус, слой. 17 – фиг. 2–8. Казахстан, Западные Мугоджары, р. Актасты, разрез Актасты; нижняя пермь, артинский ярус – фиг. 9 (фотография приведена впервые из фотоархива Б.Б. Назарова).

Фиг. 1–9. *Kozurispongus rotundatus* sp. nov.: 1 – экз. ПИН, № 5481/16411: 1а – фрагмент, штрих = 30 мкм, 1б – штрих = 110 мкм; 2 – экз. ПИН, № 5481/16245, штрих = 100 мкм; 3 – экз. ПИН, № 5481/16238: 3а – фрагмент, штрих = 22 мкм, 3б – штрих = 100 мкм; 4 – экз. ПИН, № 5481/16237, штрих = 97 мкм; 5 – голотип ПИН, № 5481/16246: 5а – фрагмент, штрих = 33 мкм, 5б – штрих = 100 мкм; 6 – экз. ПИН, № 5481/16240, штрих = 97 мкм; 7 – экз. ПИН, № 5481/16244, штрих = 107 мкм; 8 – экз. ПИН, № 5481/16247, штрих = 97 мкм; 9 – экз. ГИН, № 4673/139, штрих = 150 мкм.

## Radiolarians of the Class Stauraxonaria from the Late Carboniferous–Middle Permian: *Nazarovispongus Kozur sensu Kozur et Mostler, Restituo et emend. nov.* and a New Genus *Kozurispongus* gen. nov.

M. S. Afanasieva

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

An analysis of the morphological features of the radiolarian skeletons of the class Stauraxonaria from the Late Carboniferous and Early Permian of the South Urals of Russia and the Western Mugodzhars of Kazakhstan, as well as the Middle Permian of Western Texas in the United States made it possible to restore the validity of the genus *Nazarovispongus* Kozur, 1980 and revise the systematic position of the species *N. pavlovi* and *N. permicus* established by H. Kozur (1980). The diagnosis of the reinstated genus *Nazarovispongus* Kozur, 1980 sensu Kozur et Mostler, 1989, restituo et emend. nov. is emended, and the species composition is expanded to six species: *N. pavlovi* Kozur, 1980 (type species), *N. aequilateralis* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, comb. nov.), *N. delicatus* (Nazarov et Ormiston, 1985, part., comb. nov.), *N. globosus* Nestell et Nestell, 2010, *N. inflatus* (Nazarov et Ormiston, 1985, comb. nov.), and *N. subrotundus* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, comb. nov.). A new genus *Kozurispongus* gen. nov. is described, to accommodate six species: *K. aktastiensis* (Nazarov et Ormiston, 1993, comb. nov.), *K. circumfusum* (Nazarov et Ormiston, 1985, comb. nov.), *K. permicus* (Kozur, 1980, comb. nov.), *K. semilaminus* (Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, part., comb. nov.), and two new species *K. concavilatus* sp. nov. and *K. rotundatus* sp. nov. A new scheme of sequential stages of the formation of skeletal spines is proposed.

**Keywords:** Radiolaria, Stauraxonaria, morphology, revision, new genus and species, Late Carboniferous, Lower and Middle Permian, South Urals, Western Mugodzhary, Western Texas

УДК 564.1:551.736(571.1/.5)

## ПЕРМСКИЕ ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ КРЯЖА ПРОНЧИЩЕВА (СЕВЕР СИБИРИ): НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ТАКСОНОМИЧЕСКОМУ СОСТАВУ, БИОСТРАТИГРАФИИ И БИОГЕОГРАФИЧЕСКИМ СВЯЗЯМ

© 2021 г. А. С. Бяков<sup>a, b, \*</sup>, М. К. Данукалова<sup>c</sup>, А. Б. Кузьмичев<sup>c</sup>, Е. С. Соболев<sup>d</sup>

<sup>a</sup>Северо-Восточный комплексный научно-исследовательский институт им. Н.А. Шило ДВО РАН, Магадан, Россия

<sup>b</sup>Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия

<sup>c</sup>Геологический институт РАН, Москва, Россия

<sup>d</sup>Институт нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН им. А.А. Трофимука, Новосибирск, Россия

\*e-mail: abiakov@mail.ru

Поступила в редакцию 13.07.2020 г.

После доработки 17.07.2020 г.

Принята к публикации 04.08.2020 г.

Впервые систематически изучены пермские морские двустворчатые моллюски кряжа Прончищева (север Сибири). Фаунистически доказано присутствие среднего и верхнего отделов перми, где установлены пять биостратиграфических уровней. В средней перми это бивальвиевые зоны *Kolymia inosagamiformis* – *K. plicata* (нерасчлененные) и *Kolymia multiformis*, а в верхней – зоны *Maitaia bella* (слои с *Phestia ex gr. ovata*), *Maitaia belliformis* и *Intomodesma costatum*. Комплексы двустворок средней и большей нижней части верхней перми (до зоны *Intomodesma costatum*) по своему таксономическому составу близки к комплексам Западного и Северного Верхоянья. Ископаемые сообщества верхов перми очень своеобразны и представлены почти исключительно монотаксонными скоплениями крупных пектинид *Streblopteria rotunda* (Lutkevich et Lobanova) и довольно редких представителей рода *Intomodesma*. Почти на протяжении всей перми морской бассейн, существовавший на территории кряжа Прончищева, имел устойчивые связи с Верхоянским. Этот бассейн был весьма мелководным и, возможно, испытывал некоторое опреснение. В конце перми палеогеографическая ситуация изменилась, и резко усилились связи морского бассейна кряжа Прончищева с акваторией Восточного Таймыра. Приведены изображения наиболее характерных видов двустворчатых моллюсков, описан новый вид *Kolymia rutskovi* Biakov, sp. nov.

**Ключевые слова:** морские двустворчатые моллюски, зоны по двустворкам, средняя–верхняя пермь, кряж Прончищева, север Сибирской платформы

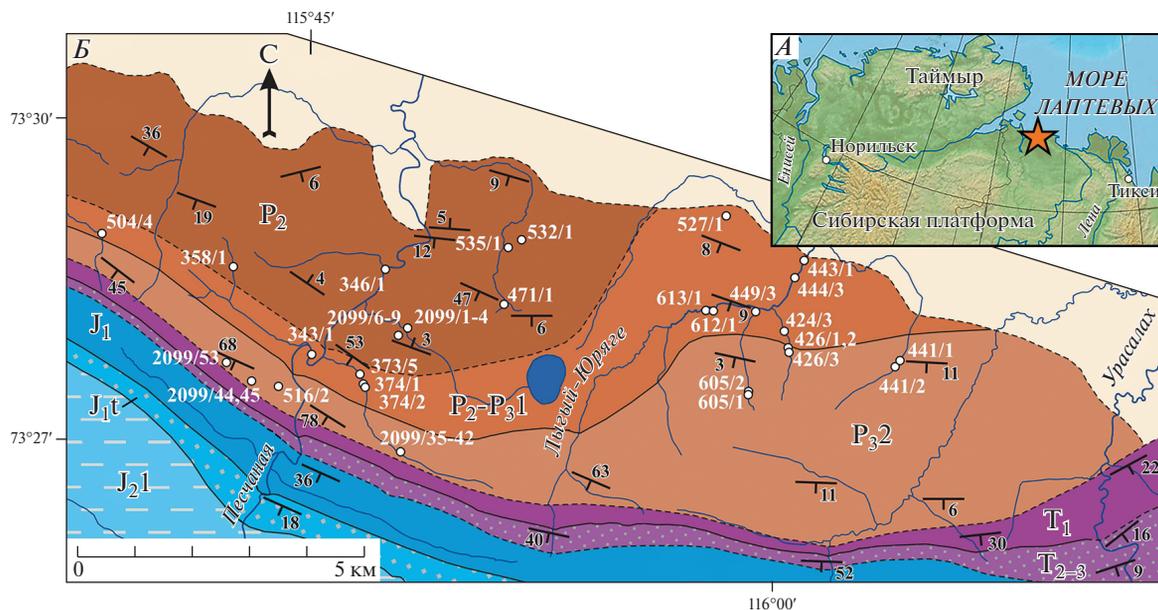
DOI: 10.31857/S0031031X21030089

### ВВЕДЕНИЕ

В последние годы в связи с разворачиванием работ по изучению арктических регионов России активизировалось стратиграфическое изучение этих обширных слабо исследованных территорий, весьма перспективных на горючие полезные ископаемые. Не стал исключением север Сибирской платформы, в частности, кряж Прончищева. Он представляет собой узкую протяженную квестобразную возвышенность высотой 150–250 м, вытянутую в запад-северо-западном направлении более чем на 150 км между Анабарской губой и Оленекским заливом (рис. 1). Большая часть кряжа сложена породами мезозоя, отложения перми фрагментарно обнажены лишь в центральном сегменте возвышенности – в бассейнах рек

Синнигес, Песчаной, Лыгый-Юряге и Урасалах. Пермские породы слагают переходную часть от северного подножья первой гряды кряжа к приморской низменности. До последнего времени пермские отложения кряжа были очень слабо изучены, а их возраст ненадежно обоснован из-за плохой обнаженности и крайне редких находок ископаемой фауны.

Настоящая работа посвящена результатам изучения представительной коллекции морских двустворчатых моллюсков, систематически собранной авторами из пермских толщ кряжа Прончищева. Это впервые позволило провести обоснование их возраста и установить биогеографические связи с соседними пермскими бореальными акваториями.



**Рис. 1.** Расположение изученных местонахождений пермской фауны на кряже Прончищева: А – расположение района исследований на Севере Сибири. Звездочкой отмечен изученный участок пермских отложений в пределах кряжа Прончищева. Б – схематичная геологическая карта исследованного участка (составлена А.Б. Кузьмичевым и М.К. Данукаловой с добавлениями Е.С. Соболева). Цветом и индексами показаны: P<sub>2</sub> – средняя пермь; P<sub>2</sub>–P<sub>3</sub><sup>1</sup> – верхняя часть средней и низы верхней перми; T<sub>1</sub> – нижний триас; T<sub>2</sub>–3 – средний–верхний триас, J<sub>1</sub> – нижняя юра (геттанг–плинсбах); J<sub>1t</sub> – нижняя юра (тоар); J<sub>2</sub><sup>1</sup> – средняя юра (аален–бат). Белыми точками обозначены номера местонахождений пермской фауны.

### КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ И ФАУНЫ КРЯЖА ПРОНЧИЩЕВА

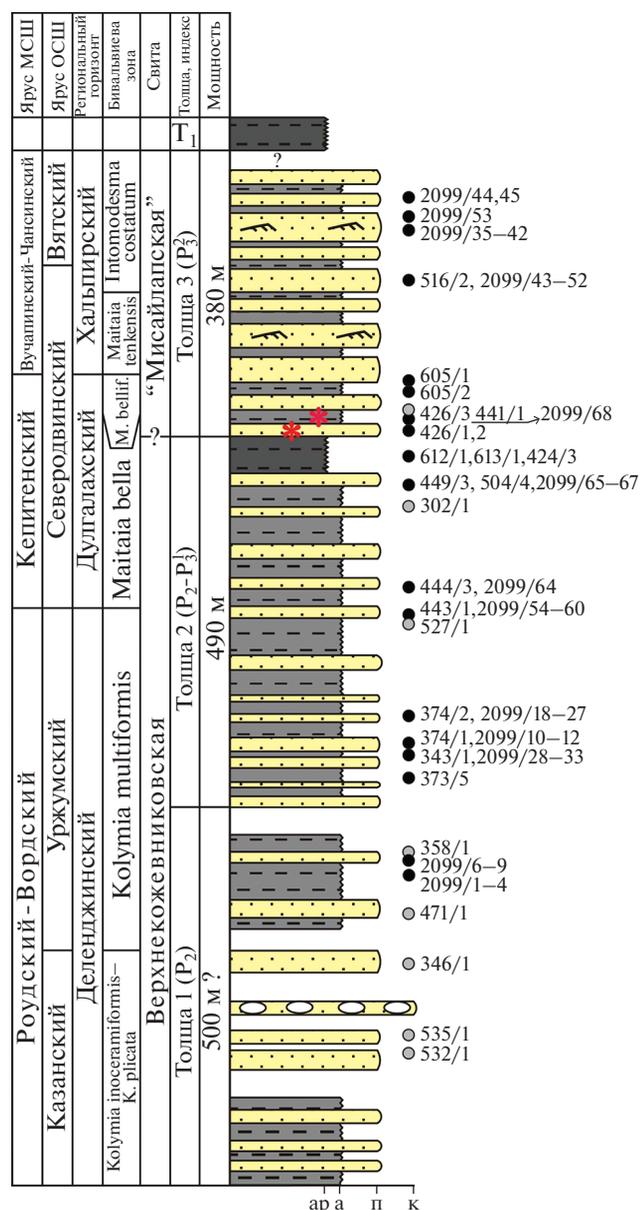
Пермские отложения в пределах кряжа Прончищева впервые были обнаружены и изучены В.А. Рудцовым, проводившим в этом районе геологическую съемку масштаба 1 : 200000 (Рудцов, 1955). Они были отнесены целиком к верхней перми (в старом, двучленном понимании объема системы)<sup>1</sup> на основании находок в нижней видимой части разреза комплексов мелких фораминифер и палинокомплексов, а в средней части – одной раковины *Kolymia* sp. indet.

Позже, на единственной изданной на сегодня геологической карте масштаба 1 : 200000 (Бобров, Горшкова, 1992), верхнепермские отложения кряжа Прончищева были расчленены на три безымянные толщи общей мощностью чуть более 1000 м. Толщи были охарактеризованы редкими находками морских двустворок (фестий, мионий

и единичных колымиид), брахиопод-ринхопор и фораминифер (псевдонодозарий, нодозарий, фрондикулярий и ректогландулин), приуроченных, в основном, к верхней половине средней – нижней половине верхней толщ и датирующих позднюю пермь (в старом понимании).

В записке к мелкомасштабной карте третьего поколения (Проскурнин и др., 2017) стратиграфия пермских отложений кряжа Прончищева была пересмотрена (при сохранении литологической и фаунистической характеристик разреза). Авторы записки попытались выделить на кряже аналоги пермских свит Нордвикского р-на, расположенного к западу от рассматриваемой территории, где пермские отложения были изучены по скважинам (Бобров и др., 2000 и ссылки в этой работе). Так, нижняя толща была отнесена к нижнекожевниковской свите (кунгурский – уфимский ярусы нижней перми в современном понимании), а средняя толща и нижняя половина верхней толщ – к верхнекожевниковской свите (казанский – северодвинский ярусы средней–верхней перми). Вышележащие отложения были отнесены к мисайлапской свите (по-видимому, отвечающей вятскому ярусу). Однако, следует заметить, что в своей стратотипической местности последняя свита охарактеризована исключительно пресноводными комплексами микрофауны

<sup>1</sup> Авторами статьи принято российское деление пермской системы на отделы, т.е., северодвинский ярус перми Общей (русской) стратиграфической шкалы, примерно отвечающий кепитенскому и большей части вучапинского яруса Международной стратиграфической шкалы (МСШ) рассматривается нами в составе верхнего отдела перми, тогда как кепитенский ярус в МСШ является самым верхним ярусом среднего отдела пермской системы.



**Рис. 2.** Сводная стратиграфическая колонка пермских отложений кряжа Прончищева. Справа от колонки показаны уровни отбора и номера образцов с фауной. Серым цветом обозначены образцы, собранные вне основного разреза. Звездочками показаны находки глендонитов. МСШ – Международная стратиграфическая шкала, ОСШ – Общая (российская) стратиграфическая шкала. Сокращения в гранулометрической шкале (под колонкой): а – аргиллиты и алевролиты, ар – аргиллиты и глины, п – песчаники, к – конгломераты.

(остракод и конхострак) и листовой флорой (Бобров и др., 2000). Это делает невозможным ее выделение на кряже Прончищева, где весь видимый разрез перми сложен мелководно-морскими отложениями с соответствующей фауной, преимущественно двустворчатых моллюсков.

Таким образом, до начала наших исследований отсутствовали сколько-нибудь детальные сборы ископаемой фауны из пермских толщ кряжа Прончищева, в связи с чем оставался открытым вопрос обоснования их возраста. Кроме присутствия здесь аналогов казанского яруса, установленных по остаткам фораминифер (Бобров, Горшкова, 1992 и более ранние неопубликованные работы), другие биоистратиграфические уровни не были фаунистически подтверждены. Также было неясным, насколько обосновано здесь картирование стратонов, установленных в Нордвикском р-не по скважинам. Это делало предположительным и мало обоснованным построение даже мелкомасштабных палеогеографических карт на рассматриваемую территорию (Budnikov et al., 2020).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Летом 2012 г. трем соавторам настоящей статьи (А.Б. Кузьмичеву и М.К. Данукаловой в составе экспедиционного отряда Геологического ин-та РАН, Москва и Е.С. Соболеву в составе отряда Ин-та нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН, Новосибирск) впервые удалось осуществить целенаправленное изучение пермских отложений кряжа Прончищева. В результате были изучены все три толщи перми и собрана достаточно представительная коллекция ископаемой фауны, включающая в себя, главным образом, двустворчатых моллюсков, а также более редких гастропод и брахиопод.

**Стратиграфия.** Весь видимый разрез перми общей мощностью около 1400 м (рис. 2) сложен чередованием полимиктовых, в том числе известковистых, песчаников, алевролитов и аргиллитов в разных сочетаниях (рис. 3). Песчаники нередко биотурбированы, содержат растительный детрит, демонстрируют волновую рябь, горизонты уплощенной гальки эродированных местных пород. Авторами, как и предшественниками, выделено три толщи. Для нижней из них (плохо обнаженной) характерно обилие песчаников, встречаются единичные развалы полимиктовых конгломератов и в одной точке – высыпки пластинчатого угля. В верхней части толщи заметную роль играют тонкообломочные породы. Для второй толщи характерно чередование глинистых или тонкоритмичных пачек (переслаивание аргиллитов и алевролитов, иногда маломощных песчаников) с менее мощными песчаниковыми. В кровле толщи залегают 50-метровая пачка аргиллитов с тонкими конкрециивидными прослоями сидерита и известняка. Завершает разрез перми толща, сложенная преимущественно песчаниками с крупномасштабной кривой слоистостью, вероятно, барового типа. В основании этой толщи задокументированы многочисленные глендониты (рис. 4). В види-



Рис. 3. Характер обнаженности пермских пород нижней части толщи 3 по правому притоку р. Лыгый-Юряге (в районе места отбора образца 426/1, см. рис. 1, Б). Высота уступа в русле 0.7 м.

мой кровле пермского разреза присутствуют известковистые песчаники с карбонатными конкрециями, пачки аргиллитов. Выше необнаженного интервала мощностью около 50–60 м залегают пестроцветные глины инда (?), перекрытые фаунистически охарактеризованными отложениями оленекского яруса (Бобров, Горшкова, 1992).

На основании определений двустворчатых моллюсков (табл. 1) и, в меньшей степени, по литологии нижнюю и среднюю толщи перми можно соотносить с верхнекожевниковской свитой Нордвикского р-на (Бобров и др., 2000). Таким образом, присутствие на кряже возрастных аналогов нижнекожевниковской свиты (Проскурнин и др., 2017) не подтверждается. Верхняя толща примерно соответствует мисайлапской свите. Однако иной литологический состав отложений, иные условия их образования и характер палеонтологических остатков указывают на необходимость отказа от использования свиты в пределах кряжа Прончищева. В задачи нашей статьи не входит разбор этого вопроса, поэтому на стратиграфической колонке название свиты дано условно.

**Биостратиграфия и таксономический состав комплексов.** Определение коллекции двустворчатых моллюсков позволяет установить присутствие пяти биостратиграфических уровней.

В средней перми, согласно зональной бивальвиевой схеме северо-востока Азии (Бяков, 2000, 2012), выделяются:

1) зоны *Kolymia inoceramiformis* – *K. plicata* (нерасчлененные) на основании находок *Kolymia* ex gr. *yurii* Astafieva;

2) зона *Kolymia multiformis*, охарактеризованная *Kolymia multiformis* Biakov, *K. ex gr. multiformis* Biakov, *K. nikolaewi* (Voronez), *Evenia lenaensis* (Voronez).

В верхней перми могут быть выделены:

3) зона *Maitaia bella* (слои с *Phestia* ex gr. *ovata*) на основании находок *Glyptoleda* sp., *Phestia* ex gr. *ovata* (Laseron), *Pachymyonia elata* Popow, *Myonia* aff. *gibbosa* (Maslennikov), *Streblopteria levis* (Lutkevich et Lobanova);

4) зона *Maitaia belliformis* с многочисленными *Maitaia bella* Biakov;

5) зона *Intomodesma costatum*, где определены скопления крупных *Streblopteria rotunda* (Lutkevich et Lobanova), *Intomodesma* ex gr. *costatum* Popow и *Intomodesma* sp.

**Первый биостратиграфический уровень** (зоны *Kolymia inoceramiformis* – *K. plicata*) охарактеризован *Kolymia* ex gr. *yurii* Astafieva (табл. V, фиг. 19; см. вклейку), *K. rutskovi* Biakov, sp. nov. (табл. V,



Рис. 4. Многочисленные глендониты в породах низов толщи 3 (т.н. 426/3). Фото М.К. Данукаловой.

фиг. 21–23) и *Kolymia* sp. (возможно, *K. ex gr. inosegamiformis* Licharew) (табл. V, фиг. 20). Первый из этих видов встречается на северо-востоке Азии (Верхоянье, Охотский массив и его обрамление) в интервале бивальвиевых зон *Aphanaia dilatata* – *K. plicata* (Бяков, 2012). Вид *Kolymia inoceramiiformis* характерен преимущественно для одноименной бивальвиевой зоны, но в некоторых разрезах Верхоянья сходные формы встречены и в зоне *Kolymia multiformis*.

В целом на рассматриваемом стратиграфическом уровне находок фауны, представленной исключительно иноцерамоподобными двустворками, мало, и они имеют неважную сохранность.

**Второй биостратиграфический уровень** (зона *Kolymia multiformis*) является одним из наиболее хорошо охарактеризованных. Здесь установлены многочисленные *Kolymia multiformis* Biakov (табл. V, фиг. 5–7, 9–12), *K. cf. multiformis*, *K. ex gr. multiformis* (табл. V, фиг. 18), *K. nikolaewi* (Voronez) (табл. V, фиг. 13, 15, 16), *K. aff. nikolaewi*, *K. ex gr. nikolaewi* (табл. V, фиг. 17), *Streblopteria ex gr. levis* (Lutkevich et Lobanova) (редкие), *Evenia le-*

*naensis* (Voronez) (табл. V, фиг. 14), *Australomya longa* (Astafieva-Urbajtis) (табл. VI, фиг. 1; см. вклейку), *Myonia* sp., *Pachymyonia* sp. indet., *Nuculopsis* sp. (табл. V, фиг. 1), *Phestia* sp. indet. (табл. V, фиг. 8). Иногда встречаются скопления брахиопод *Rhynchopora lobjaensis* Tolmatchew и гастропод *Mourlonia aff. yabeshigerui* (Kobayashi).

Перечисленные иноцерамоподобные двустворки, за исключением *Evenia lenaensis*, очень характерны для зоны *Multiformis* и встречаются практически повсеместно на северо-востоке Азии (Бяков, 2012). Вид *E. lenaensis* встречен в разрезах Северного Верхоянья, а также на севере Восточно-Европейской платформы (где он описан как *Atomodesma menneri* Kulikov), п-ове Каннин (Куликов, 1978; Канев, 2006) и в Восточной Гренландии, где он описан Н. Ньюэллом (Newell, 1955) под названием *Posidonia permica* Newell (Бяков, 2013). Вид *Australomya longa* (Astafieva-Urbajtis) впервые описан с Центрального Таймыра (Люткевич, Лобанова, 1960), часто встречается также в Северном Верхоянье (Астафьева-Урбайтис и др., 1976). В целом таксономический состав описываемого комплекса очень близок к северо-верхоянскому (Biakov, Kutugin, 2018).

*Streblopteria levis* впервые описан с Восточного Таймыра (район мыса Цветкова) без точно установленной стратиграфической привязки из верхнепермских отложений (в старом понимании) (Люткевич, Лобанова, 1960). На северо-востоке Азии этот вид распространен в диапазоне зон *Belliformis*–*Costatum* в Верхоянье и на Омолонском массиве (Бяков, 2012). Данные находки расширяют (на две зоны) нижний диапазон стратиграфического распространения вида.

**Третий биостратиграфический уровень** (зона *Maitaia bella*, слои с *Phestia ex gr. ovata*) установлен на основании находок *Phestia ex gr. ovata* (Laserson) (табл. V, фиг. 3), многочисленных *Pachymyonia elata* Popow (табл. VI, фиг. 3) и *Myonia aff. gibbosa* (Maslennikow) (табл. VI, фиг. 2, 7). Хотя на крыже Прончищева в зоне *Maitaia bella* отсутствуют находки вида–индекса зоны, но присутствуют вышеуказанные виды зонального комплекса (Бяков, 2012), что позволяет достаточно уверенно выделять эту зону.

Также здесь встречены многочисленные *Streblopteria levis* (Lutkevich et Lobanova) (табл. VI, фиг. 5, 6, 9) и единичные *Glyptoleda* sp. indet. (табл. V, фиг. 2), *Maitaia* sp. (табл. V, фиг. 24), *Streblopteria cf. englehardti* (Etheridge et Dun), *Myonia* sp. indet., *Puramus?* sp. indet., а также многочисленные брахиоподы *Rhynchopora lobjaensis* Tolmatchew (в низах), единичные *Beecheria* sp. и частые гастроподы *Mourlonia aff. yabeshigerui* (Kobayashi).

*Phestia ex gr. ovata* известна из разрезов Западного (Кутыгин и др., 2003) и Южного Верхоянья

Таблица 1. Фауна пермских отложений кряжа Прончищева

Бивальвиевые зоны (слои)	Местонахождения	Номера образцов с фауной	Фауна
Kolymia inoceramiformis— K. plicata	р. Песчаная	346/1	Kolymia rutskovi Biakov, sp. nov. (табл. V, фиг. 21–23) (многочисленные), Kolymia ex gr. yurii Astafieva (табл. V, фиг. 19), Kolymia sp. (K. ex gr. inoceramiformis Licharew ?)
	северные выходы на правом берегу р. Песчаной	532/1 535/1 471/1	Kolymia ex gr. yurii Astafieva Kolymia sp. (возможно, K. ex gr. inoceramiformis Licharew) (табл. V, фиг. 20) Kolymia multiformis Biakov, K. ex gr. nikolaewi (Voronez), Maitaia vel, Evenia? sp. indet.
Kolymia multiformis	правые притоки р. Песчаной	2099/1-4  2099/6-9 373/5 374/1, 2099/10-12 374/2, 2099/18-27  374/3	отпечаток неопределимой колымииды, Myonia sp., Nuculopsis sp. indet. (табл. V, фиг. 1), Mournalonia aff. yabeshigerui (Kobayashi) Kolymia sp. indet., Phestia sp. indet. (табл. V, фиг. 8) Rhynchopora lobjaensis Tolmatchew (скопление) Kolymia sp. indet., Kolymia multiformis Biakov (табл. V, фиг. 10), Evenia lenaensis (Voronez) Kolymia cf. nikolaewi (Voronez), K. multiformis Biakov, Streblopteria ex gr. levis (Lutkevich et Lobanova), Pachymyonia sp. indet., Mournalonia aff. yabeshigerui (Kobayashi) Myonia sp.
	р. Песчаная (излучина)	343/1, 2099/28-33	Kolymia aff. nikolaewi (Voronez), K. multiformis Biakov (табл. V, фиг. 11), K. ex gr. multiformis Biakov
	левые притоки р. Песчаной	358/1	Kolymia nikolaewi (Voronez), K. ex gr. nikolaewi (Voronez) (табл. V, фиг. 17), Evenia lenaensis (Voronez) (табл. V, фиг. 14).
	северные выходы в бассейне р. Лыгый-Юряге	527/1	Australomya longa (Lutkevich et Lobanova) (табл. VI, фиг. 1), Kolymia ex gr. multiformis Biakov, K. cf. pergamenti Muromzeva
	р. Лыгый-Юряге	443/1, 2099/54-60  444/3, 2099/64  449/3, 2099/65-67  612/1, 613/1	Kolymia nikolaewi (Voronez) (табл. V, фиг. 13, 15, 16) (многочисленные), K. multiformis Biakov (табл. V, фиг. 5–7, 9, 12), K. ex gr. multiformis Biakov (табл. V, фиг. 18) Rhynchopora lobjaensis Tolmatchew (скопления), Rhynchopora sp. indet. Phestia ex gr. ovata (Laseron) (табл. V, фиг. 3), Maitaia sp. (табл. V, фиг. 24), Mournalonia aff. yabeshigerui (Kobayashi), Beecheria sp. Phestia sp. indet., Streblopteria cf. englehardti (Etheridge et Dun), Myonia sp. indet., Pyramus ? sp. indet., гастроподы Mournalonia aff. yabeshigerui (Kobayashi)
	Maitaia bella (слои с Phestia ex gr. ovata)	правый приток р. Лыгый-Юряге	424/3  426/1, 426/2 426/3, 2099/68
правые притоки р. Синнигес-Песчаной		504/4	Streblopteria levis (Lutkevich et Lobanova) (табл. VI, фиг. 6) (многочисленные), Myonia aff. gibbosa (Maslennikow)
левые притоки р. Синнигес-Песчаной		302/1	Rhynchopora lobjaensis Tolmatchew (скопление)

Таблица 1. Окончание

Бивальвиевые зоны (слои)	Местонахождения	Номера образцов с фауной	Фауна
Maitaia belliformis	между р. Лыгый-Юряге и р. Ураса-лах	441/1	Maitaia sp. indet. (возможно, <i>M. ex gr. bella</i> Biakov)
	правый приток р. Лыгый-Юряге	605/2 605/1	Streblopteria cf. levis (Lutkevich et Lobanova) Maitaia bella Biakov (табл. V, фиг. 25–27)
Intomodesma costatum	левые притоки р. Песчаной	516/2, 2099/43–52	Streblopteria rotunda (Lutkevich et Lobanova) (табл. VI, фиг. 10–12) (многочисленные), Phestia sp. indet. (табл. V, фиг. 4)
	правые притоки р. Песчаной	2099/35–42	Intomodesma ex gr. costatum Popow (табл. VI, фиг. 4), Intomodesma sp. (табл. VI, фиг. 8), Maitaia sp.
	левые притоки р. Песчаной	2099/44, 45 2099/53	Intomodesma ? sp. indet. Intomodesma ex gr. costatum Popow

(определения первого автора из колл. Р.В. Кутыгина) из низов дулгалахского горизонта. *Pachygonia elata* Popow встречается во многих разрезах Верхоянья, Охотского массива и его обрамления, на Омолонском массиве и на Центральном и Восточном Таймыре в узком стратиграфическом диапазоне – зоне *Multiformis* и низах зоны *Bella*. *Myonia* aff. *gibbosa* (Maslennikow), определенная нами, несколько отличается от типичных экземпляров, описанных Д.Ф. Масленниковым с Омолонского массива (Каширцев, 1959) из более молодых (хивачских = хальпирских) отложений. Аналогичные нашим экземпляры нередко встречаются в разрезах Западного Верхоянья на рассматриваемом биостратиграфическом уровне (Кутыгин и др., 2003).

**Четвертый биостратиграфический уровень** (зона *Maitaia belliformis*) выделен на основании многочисленных находок *Maitaia bella* Biakov (табл. V, фиг. 25–27). Хотя сам вид–индекс зоны *belliformis* здесь не обнаружен, именно для этой зоны характерны многочисленные находки (эпиболь) вида *M. bella*, в частности, в стратотипических разрезах зоны на Омолонском массиве (Бяков, 2012). Такая же картина наблюдается в большинстве разрезов северо-востока Азии, правда, там, как правило, присутствуют находки и самого вида–индекса. Поэтому мы сочли возможным выделить и на кряже Прончищева эту зону. Этот вид очень широко распространен не только на северо-востоке Азии, но и на Новой Земле (Бяков, 2013), Восточном Таймыре (авторские определения из колл. М.К. Данукаловой и А.Б. Кузьмичева), в Восточном Забайкалье, Приморье (Бяков, 2013) и, вероятно, на Шпицбергене (Bond et al., 2015). В последнем регионе “*Retroceramus* sp.” (там же, рис. 6F), скорее всего, является *M. bella*. Также на рассматриваемом уровне встречены многочисленные *Streblopteria* cf. *levis*.

**Пятый биостратиграфический уровень** (зона *Intomodesma costatum*) установлен на основании находок местами многочисленных *Intomodesma* ex gr. *costatum* Popow (табл. VI, фиг. 4), *Intomodesma* sp. (табл. VI, фиг. 8), а также крупных *Streblopteria* *rotunda* (Lutkevich et Lobanova) (табл. VI, фиг. 10–12), образующих массовые скопления. Такие ракушечники характерны для разрезов Восточного Таймыра (Люткевич, Лобанова, 1960). Также здесь встречены единственная *Phestia* sp. indet. (табл. V, фиг. 4) и более многочисленные *Maitaia* sp.

*Intomodesma costatum*, вид–индекс одноименной бивальвиевой зоны, широко распространен на северо-востоке Азии (Бяков, 2012, 2013) и встречен на Новой Земле (Муромцева, 1981). *Streblopteria rotunda* впервые был описан с Восточного Таймыра без точно установленной стратиграфической привязки из “верхнепермских (в старом понимании) отложений” (Люткевич, Лобанова, 1960). На северо-востоке Азии изредка встречается в низах зоны *Costatum* (подзона *Maitaia hurenensis*) Северного и Западного Верхоянья (Кутыгин и др., 2003) и восточного обрамления Охотского массива (Бяков, 2007).

Определения пермской макрофауны с кряжа Прончищева сведены в табл. 1.

## СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

В описании приняты сокращения: В – высота раковины, Вп – выпуклость створки, ГД – длина раковины по главной диагонали, Д – длина раковины, ДУ – длина переднего ушка, ДЗК – длина замочного края раковины, МУ – макушечный угол, УС – угол скоса створки.

Изученный материал хранится в музее Северо-Восточного комплексного научно-исследовательского ин-та им. Н.А. Шило ДВО РАН (СВК-НИИ), г. Магадан, колл. № 02-06.106; в Центре

коллективного пользования (ЦКП) “Геохрон” Ин-та нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, г. Новосибирск, колл. № 2099.

СЕМЕЙСТВО КОЛЫМИИДЫ KUSNEZOV, 1973

Род *Kolymia* Licharew, 1941

*Kolymia rutskovi* Biakov, sp. nov.

Табл. V, фиг. 21–23

Название вида в память геолога В.А. Руцкова, впервые установившего пермские отложения на кряже Прончищева.

Голотип – СВКНИИ, № 12/02-06.106, ядро правой створки; север Якутии, кряж Прончищева, р. Песчаная; средняя пермь, средняя часть деленжинского горизонта, бивальвиевые зоны *Kolymia inosegamiformis*–*K. plicata*.

Описание. Раковина от небольшого до среднего размера, до 60 мм по ГД, треугольно-овальная, от более развитой в длину до чуть вытянутой в высоту (Д : В = 0.94–1.11), умеренно скошенная (УС = 50°–60°). У большинства изученных экземпляров на задне-нижнем поле раковины имеется слабо выраженная депрессия, подчеркиваемая слабым изгибом концентрических морщин-складок. Замочный край длинный, значительно больше половины длины створок

(ДЗК : Д = 0.60–0.72). Передний край почти прямой или слабо вогнутый, длинный, по крутой дуге переходит в выпуклый длинный нижний край, который постепенно переходит в почти прямой или в различной степени выпуклый, умеренно длинный задний край. Последний косо соединяется с замочным краем под углом 125°–135°. Выпуклость створок умеренная (Вп : В = 0.22–0.27), точка наибольшей выпуклости расположена примерно посередине створки или чуть сдвинута вверх и несколько приближена к переднему краю.

Макушки умеренно высокие, широкие, нависающие над замочным краем, притупленные. Скульптура створок представлена сглаженными, относительно неправильными концентрическими морщинами-складками, хорошо выраженными на ядрах раковин. На заднее-нижней части раковины скульптура более неправильная. Переднее ушко обычно хорошо выражено, от маленького до умеренно развитого (ДУ : Д = 0.08–0.16), в виде неправильного, вытянутого в высоту треугольника. Заднее крыло, как правило, хорошо выражено, умеренной величины, обычно хорошо обособлено от остальной части раковины. Призматический слой, реликты которого сохранились кое-где на ядрах раковин (в частности, у голотипа), был очень тонким, доли мм в толщину.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Вп	ГД	ДЗК	ДУ	Д : В	Вп : В	ДЗК : Д	ДУ : Д	УС	ДУ
12/02-06.106 голотип	37.7	34	8	41	26.5	6	1.11	0.24	0.70	0.16	55°	60°
11/02-06.106	34.6	34	8	39.2	20.5	3	1.02	0.22	0.60	0.09	50°	60°
14/02-06.106	50	45.2	11	58.2	31.3	4	1.11	0.24	0.63	0.08	50°	60°
13/02-06.106	29.8	31.6	8.5	34.8	21.5	4	0.94	0.27	0.72	0.13	60°	65°

Изменчивость. Может варьировать отношение Д : В (от 0.94 до 1.11); у более зрелых экземпляров оно более единицы. Изменяется также степень выраженности переднего ушка – от слабо заметного до хорошо сформированного, а также степень выраженности депрессии на задне-нижнем поле раковины.

Сравнение. По форме раковины некоторые экземпляры имеют сходство с *K. nikolaewi* (Voronez), впервые описанным Н.С. Воронец (1936) из верхов деленжинского горизонта Северного Верхоянья, Булкурская антиклиналь, отличающаяся более треугольной, расширяющейся в нижне-заднем направлении раковинной, как правило, имеющей слабо выраженную депрессию, неправильной скульптурой и обычно более крупными размерами. От *K. yurii* Astafieva (Астафьева, 1993), с которым новый вид также имеет некоторое сходство по очертаниям раковины, отличается

гораздо меньшей (почти в два раза) выпуклостью створок, присутствием депрессии на задне-нижнем поле, более неправильной скульптурой и, как правило, меньшими размерами.

Материал. 7 ядер створок из типового местонахождения; обр. 346/1.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение коллекции двустворчатых моллюсков позволяет сделать следующие выводы. Доказано присутствие на кряже Прончищева верхнего и среднего отделов перми, где установлено пять биоостратиграфических уровней.

В средней перми выделяются зоны *Kolymia inosegamiformis*–*K. plicata* (нерасчлененные) и *Kolymia multiformis*. В верхней перми могут быть выделены зоны *Maitaia bella* (слои с *Phestia ex gr. ovata*), *Maitaia belliformis* и *Intomodesma costatum*.

Кроме двустворчатых моллюсков, в зоне *Kolymia multiformis* определены также брахиоподы *Rhynchopora lobjaensis* Tolmatchew и гастроподы *Mourlonia* aff. *yabeshigerui* (Kobayashi), а в зоне *Maitaia bella* их дополняют единичные брахиоподы *Beecheria* sp.

На основании приведенных определений можно сделать некоторые палеобиогеографические и палеогеографические выводы. Комплексы двустворок средней и большей нижней части верхней перми (до зоны *Intomodesma costatum*) по своему таксономическому составу близки к комплексам Западного и Северного Верхоянья (Муромцева, Гуськов, 1984; Кутыгин и др., 2003; Бяков, 2013; Biakov, Kutugin, 2018). В то же время, в нижней–средней части средней перми присутствует специфичный новый вид *Kolymia rutskovi* Biakov, sp. nov., а в верхней части средней перми нет характерных североверхоянских эндемиков — *K. verchoyanica* Lutkevich et Lobanova и *K. peregodovi* Biakov.

В низах верхней перми много пектинид *Streblopteria levis* (Lutkevich et Lobanova), присутствуют своеобразные *Myonia* aff. *gibbosa* (Maslennikow), *Pachymyonia elata* Popow, характерные как для Северного Верхоянья, так и для Восточного Таймыра. Особенно следует отметить скопления стреплоптерий, доминирующих в восточно-таймырских мелководных сообществах. Здесь же встречены многочисленные глендониты, фиксирующие эпизод похолодания климата.

Ископаемые комплексы верхов перми очень своеобразны и представлены почти исключительно монотаксонными скоплениями крупных (до 10 см) пектинид *Streblopteria rotunda* (Lutkevich et Lobanova) и отдельных представителей родов *Intomodesma* и *Maitaia*. Такой состав позднепермских сообществ известен только на Восточном Таймыре (Люткевич, Лобанова, 1960) и, очевидно, характеризует мелководные прибрежные фации.

Таким образом, можно сделать вывод, что на протяжении почти всей перми морской бассейн, существовавший на территории кряжа Прончищева, имел устойчивые связи с Верхоянским. Этот бассейн был весьма мелководным и, возможно, испытывал некоторое опреснение, о чем свидетельствует резко обедненный состав сообществ брахиопод, полное отсутствие среди них продуктид, и достаточно бедный в систематическом отношении состав комплексов двустворок. В конце перми палеогеографическая ситуация изменилась, и резко усилились связи бассейнов кряжа Прончищева и Восточного Таймыра. На протяжении перми эти связи постоянно усиливались и достигли максимума в конце пермского периода, о чем свидетельствует постепенное увеличение доли восточно-таймырских элементов в биоте первого.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проекты 18-05-00191, 19-05-00926 и 20-05-00604, а также за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному университету для выполнения государственного задания № 671-2020-0049 в сфере научной деятельности и в соответствии с госзаданиями СВКНИИ ДВО РАН, ГИН РАН и ИНГГ СО РАН (проект ФНИ № 0331-2019-0004). Часть исследований (палеогеографические выводы) выполнена по проекту РНФ № 19-17-00178.

Авторы выражают признательность А.В. Ядрёнкину, А.Ю. Попову и Л.Б. Хазину (ИНГГ СО РАН) за помощь в сборах ископаемой фауны, а также Т.В. Филимоновой (ГИН РАН) за консультации по пермским фораминиферам, И.Л. Ведерникову (СВКНИИ ДВО РАН) за подготовку изображений двустворчатых моллюсков, С.В. Попову и А.В. Гужову (ПИН РАН), замечания и предложения которых сделали текст статьи более полным и логично построенным.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астафьева М.М.* Пермские иноцерампоподобные двустворчатые моллюски России. М.: Наука, 1993. 129 с.
- Астафьева-Урбайтис К.А., Лобанова О.В., Муромцева В.А.* Род *Myonia* (Bivalvia) в перми Северо-Востока СССР // Палеонтол. журн. 1976. № 1. С. 27–40.
- Бобров В.Н., Бардеева М.А., Клейкова Н.И. и др.* Легенда Оленекской серии листов Государственной геологической карты Российской Федерации масштаба 1 : 200000 (издание второе). Объяснительная записка. М.: ФГУ НПП “Аэрогеология”, 2000. 172 с.
- Бобров В.Н., Горшкова Е.Р.* Государственная геологическая карта СССР. Масштаб 1 : 200000. Оленекская серия. Листы S-50-XIX, XX. Л.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 1992.
- Бяков А.С.* Зональное расчленение перми Северо-Востока Азии по двустворчатым моллюскам // Стратигр. Геол. корреляция. 2000. Т. 8. № 1. С. 35–54.
- Бяков А.С.* Биостратиграфия пермских отложений Северного Приохотья (Северо-Восток Азии) // Стратигр. Геол. корреляция. 2007. Т. 15. № 2. С. 47–71.
- 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.* Новая зональная схема пермских отложений Северо-Востока Азии по двустворчатым моллюскам. Статья 2. Вопросы корреляции // Тихоокеанск. геол. 2013. Т. 32. № 1. С. 3–17.
- Воронец Н.С.* Мезозойская фауна хребта Хараулахского // Тр. Арктич. ин-та. 1936. Т. 37. С. 7–36.
- Канев Г.П.* Класс Bivalvia // Верхняя пермь полуострова Канин. М.: Наука, 2006. С. 116–119.
- Каширцев А.С.* Полевой атлас фауны пермских отложений Северо-Востока СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 85 с.
- Куликов М.В.* О некоторых редких представителях моллюсков из нижнеказанских отложений Русской плат-

формы // Докл. АН СССР. 1978. Т. 241. № 1. С. 177–180.

Кутыгин Р.В., Будников И.В., Бяков А.С. и др. Опорный разрез дулгалахского и хальпирского горизонтов Западного Верхоянья // Тихоокеанск. геол. 2003. Т. 22. № 6. С. 82–97.

Люткевич Е.М., Лобанова О.В. Пелециподы перми советского сектора Арктики. Л.: Гостоптехиздат, 1960. 294 с.

Муромцева В.А. Двустворчатые моллюски // Пермские отложения Новой Земли. Л.: Наука, 1981. С. 26–51.

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

Проскурнин В.Ф., Шкарубо С.И., Заварзина Г.А. и др. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1 : 1000000 (третье поколение). Серия Лаптево-Сибироморская. Лист S-50. Объяснительная записка. СПб.: Картофабрика ВСЕГЕИ, 2017. 264 с.

Руцков В.А. Геологическое строение кряжа Прончищева. Отчет о комплексной геологической съемке мас-

штаба 1 : 200000, проведенной летом 1953 года в северной части междуречья Анабар-Оленек партией № 1 третьей Оленекской экспедиции. Якутск, 1955. 276 с.

Biakov A.S., Kutygin R.V. Bivalves from the Delenzhian-Dulgalakhian boundary beds of the Middle Permian of the lower reaches of the Lena River (Northern Verkhoyansk region, Northern Siberia) // Paleontol. J. 2018. V. 52. № 7. P. 761–767.

Bond D.P.G., Wignall P.B., Joachimski M.M. et al. An abrupt extinction in the Middle Permian (Capitanian) of the Boreal Realm (Spitsbergen) and its link to anoxia and acidification // GSA Bull. 2015.

<https://doi.org/10.1130/B31216.1>

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

<https://doi.org/10.1016/j.jseae.2020.104365>

Newell N.D. Permian pelecipods of East Greenland // Medd. Grønland undgivne af kommissionen for videnskabelige undersøgelser i Grønland. 1955. Bd 110. № 4. 48 p.

### Объяснение к таблице V

Все экземпляры, кроме специально отмеченных, приведены в натуральную величину.

Фиг. 1. *Nuculopsis* sp., экз. ЦКП “Геохрон” № 2099/3, ядро двустворчатого экземпляра со стороны левой створки, ×2; правобережье р. Песчаной; средняя пермь, нижняя половина деленжинского горизонта, бивальвиевая зона *Kolymia multiformis*.

Фиг. 2. *Glyptoleda* sp. indet., экз. СВКНИИ № 1/02-06.106, обломок левой (?) створки, ×2.8; правый приток р. Лыгый-Юряге; верхняя пермь, нижняя половина дулгалахского горизонта, бивальвиевая зона *Maitaia bella*, слои с *Phestia ex gr. ovata*, обр. 424/3-12.

Фиг. 3. *Phestia ex gr. ovata* (Laserson), экз. СВКНИИ № 2/02-06.106, ядро правой створки с частично сохранившейся раковиной, ×2; р. Лыгый-Юряге; возраст тот же, обр. 449/3.

Фиг. 4. *Phestia* sp. indet., экз. ЦКП “Геохрон” № 2099/51, ядро правой створки; левобережье р. Песчаной; верхняя пермь, верхняя половина хальпирского горизонта, бивальвиевая зона *Intomodesma costatum*.

Фиг. 5–7, 9–12. *Kolymia multiformis* Biakov: 5 – экз. СВКНИИ № 3/02-06.106, 6 – экз. СВКНИИ № 4/02-06.106, 9 – экз. СВКНИИ № 5/02-06.106, ядра правых створок; р. Лыгый-Юряге; средняя пермь, верхняя часть деленжинского горизонта, бивальвиевая зона *Kolymia multiformis*, обр. 443/1; 7 – экз. ЦКП “Геохрон” № 2099/60, ядро левой створки, р. Лыгый-Юряге; 10 – экз. ЦКП “Геохрон” № 2099/12, неполное ядро правой створки, правые притоки р. Песчаной; 11 – экз. ЦКП “Геохрон” № 2099/28, р. Песчаная (излучина); 12 – экз. ЦКП “Геохрон” № 2099/56, р. Лыгый-Юряге, ядра правых створок; возраст тот же.

Фиг. 8. *Phestia* sp. indet., экз. ЦКП “Геохрон” № 2099/8, ядро правой створки, ×3.5; правобережье р. Песчаной; возраст тот же.

Фиг. 13, 15, 16. *Kolymia nikolaewi* (Voronez): 13 – экз. СВКНИИ № 6/02-06.106, ядро правой створки, обр. 443/1; 15 – экз. ЦКП “Геохрон” № 2099/58, ядро левой створки; 16 – экз. ЦКП “Геохрон” № 2099/54, ядро правой створки, р. Лыгый-Юряге; возраст тот же.

Фиг. 14. *Evenia lenaensis* Kusnezov, экз. СВКНИИ № 7/02-06.106, ядро левой створки; левые притоки р. Песчаной; возраст тот же, обр. 358/1.

Фиг. 17. *Kolymia ex gr. nikolaewi* (Voronez), экз. СВКНИИ № 28/02-06.106, ядро левой створки; местонахождение и возраст те же, обр. 358/1.

Фиг. 18. *Kolymia ex gr. multiformis* Biakov, экз. СВКНИИ № 8/02-06.106, ядро правой створки; местонахождение и возраст те же, что и у фиг. 9.

Фиг. 19. *Kolymia ex gr. yurii* Astafieva, экз. СВКНИИ № 9/02-06.106, ядро левой створки; р. Песчаная; средняя пермь, средняя часть деленжинского горизонта, бивальвиевые зоны *Kolymia inosegamiformis* – *K. plicata*, обр. 346/1.

Фиг. 20. *Kolymia* sp., экз. СВКНИИ № 10/02-06.106, ядро правой створки, ×1.4; северные выходы перми на правобережье р. Песчаной; возраст тот же, обр. 535/1.

Фиг. 21–23. *Kolymia gutskovi* Biakov, sp. nov.: 21 – экз. СВКНИИ № 11/02-06.106, 23 – экз. СВКНИИ № 14/02-06.106, ядра левых створок; 22 – голотип СВКНИИ № 12/02-06.106, ядро правой створки; местонахождение и возраст те же, что и у фиг. 19, обр. 346/1.

Фиг. 24. *Maitaia* sp., экз. СВКНИИ № 15/02-06.106, ядро правой створки, × 2; местонахождение, возраст и номер образца те же, что и у фиг. 3.

Фиг. 25–27. *Maitaia bella* Biakov: 25 – экз. СВКНИИ, № 16/02–06.109, ядро двустворчатого экземпляра с частично сохранившейся раковиной: 25а – со стороны правой створки, 25б – со стороны замочного края; 26 – экз. СВКНИИ, № 17/02–06.109, ядро левой створки с частично сохранившейся раковиной; 27 – экз. СВКНИИ, № 18/02–06.109, ядро двустворчатого экземпляра с частично сохранившейся раковиной: 27а – со стороны замочного края, 27б – со стороны переднего края; правый приток р. Лыгый-Юряге; верхняя пермь, верхняя половина дулгалахского горизонта, бивальвиевая зона *Maitaia belliformis*, обр. 605/1.

## Объяснение к таблице VI

Все экземпляры, кроме специально отмеченных, приведены в натуральную величину.

Фиг. 1. *Australomya longa* (Astafieva-Urbajtis), экз. СВКНИИ № 19/02-06.106, ядро правой створки; северные выходы перми в бассейне р. Лыгый-Юряге; средняя пермь, верхняя часть деленжинского горизонта, бивальвиевая зона *Kolymia multiformis*, обр. 527/1.

Фиг. 2, 7. *Myonia* aff. *gibbosa* (Maslennikow): 2 — экз. СВКНИИ № 20/02-06.106, ядро двустворчатого экземпляра с частично сохранившейся раковиной со стороны правой створки; 7 — экз. СВКНИИ № 21/02-06.106, ядро левой створки с частично сохранившейся раковиной; правый приток р. Лыгый-Юряге; верхняя пермь, нижняя половина дулгалахского горизонта, бивальвиевая зона *Maitaia bella*, слои с *Phestia ex gr. ovata*, обр. 426/3.

Фиг. 3. *Rachumyonia elata* Popow, экз. СВКНИИ № 22/02-06.106, несколько деформированное ядро двустворчатого экземпляра с частично сохранившейся раковиной со стороны правой створки; местонахождение и возраст те же, обр. 426/2.

Фиг. 4. *Intomodesma ex gr. costatum* Popow, экз. ЦКП “Геохрон” № 2099/40, неполное ядро правой створки с участками сохранившейся раковины, увел. 0.9; правые притоки р. Песчаной; верхняя пермь, верхняя половина хальпирского горизонта, зона *Intomodesma costatum*.

Фиг. 5, 6, 9. *Streblopteria levis* (Lutkevich et Lobanova): 5 — экз. СВКНИИ № 23/02-06.106, несколько деформированное ядро двустворчатого экземпляра с частично сохранившейся раковиной со стороны правой створки; правый приток р. Лыгый-Юряге, обр. 426/3; 6 — экз. СВКНИИ № 24/02-06.106, ядро двустворчатого экземпляра с участками сохранившейся раковины со стороны левой створки; правые притоки р. Синнигес-Песчаная, обр. 504/4; 9 — экз. СВКНИИ № 25/02-06.106, ядро двустворчатого экземпляра с участками сохранившейся раковины со стороны правой створки; правый приток р. Лыгый-Юряге; возраст тот же, что и у фиг. 2, обр. 424/3.

Фиг. 8. *Intomodesma* sp., экз. ЦКП “Геохрон” № 2099/42, неполное ядро левой створки с сохранившейся раковиной; правые притоки р. Песчаной; возраст тот же, что и у фиг. 4.

Фиг. 10–12. *Streblopteria rotunda* (Lutkevich et Lobanova): 10 — экз. СВКНИИ № 26/02-06.106, неполное ядро левой створки, увел. 0.9; 11 — экз. СВКНИИ № 27/02-06.106, неполное ядро правой створки с участками сохранившейся раковины, увел. 0.9; обр. 516/2; 12 — экз. ЦКП “Геохрон” № 2099/52, ядро правой створки с внутренней стороны с частично сохранившейся раковиной, увел. 0.9; левые притоки р. Песчаной; возраст тот же.

## Permian Bivalves of the Pronchishchev Ridge (North of Siberia): New Data on Taxonomic Composition, Biostratigraphy, and Biogeographic Relationships

A. S. Biakov<sup>a, b, #</sup>, M. K. Danukalova<sup>c</sup>, A. B. Kuzmichev<sup>c</sup>, E. S. Sobolev<sup>d</sup>

<sup>a</sup> Shilo North-East Interdisciplinary Scientific Research Institute, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia

<sup>b</sup> Kazan (Volga Region) Federal University, Kazan, Russia

<sup>c</sup> Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>d</sup> Trofimuk Institute of Petroleum-Gas Geology and Geophysics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

<sup>#</sup> E-mail: [abiakov@mail.ru](mailto:abiakov@mail.ru)

Permian marine bivalves of the Pronchishchev Ridge (North of Siberia) were systematically studied for the first time. The presence of the Middle and Upper Permian, where five biostratigraphic levels can be established, is faunistically proven. In the Middle Permian, these are the *Kolymia inoceramiformis*–*K. plicata* (undivided) bivalve Zones and the *Kolymia multiformis* Zone, and in the Upper Permian—the *Maitaia bella* Zone (Beds with *Phestia ex gr. ovata*), the *Maitaia belliformis* Zone, and the *Intomodesma costatum* Zone. The bivalve complexes of the Middle and the lower part of the Upper Permian (up to the *Intomodesma costatum* Zone) are similar in their taxonomic composition to the complexes of the Western and Northern Verkhoyansk Region. Fossil communities of the uppermost Permian (the *Intomodesma costatum* Zone) are very peculiar and are represented almost exclusively by monotaxonic aggregations of large pectinoids *Streblopteria rotunda* (Lutkevich et Lobanova) and rather rare representatives of the genus *Intomodesma*. During almost the entire Permian, the marine basin existed on the territory of the Pronchishchev Ridge had stable ties with the Verkhoyansk basin. This basin was very shallow water and may have experienced some desalination. At the end of the Permian, the paleogeographic situation changed and the ties of the Pronchishchev Ridge basin with the water area of the East Taimyr sharply intensified. Fotos of the most characteristic species of bivalves are given, and a new species, *Kolymia rutskovi* Biakov, sp. nov. is described.

**Keywords:** Marine bivalves, bivalve zones, Middle–Upper Permian, Pronchishchev Ridge, North of the Siberian Platform

УДК 564.1:551.781(477)

## ПЕРЕОПИСАНИЕ ВИДА *CHAMA CLAVATICOSTATA* KLUSHNIKOV (*BIVALVIA*) ИЗ СРЕДНЕГО ЭОЦЕНА УКРАИНЫ

© 2021 г. А. А. Березовский\*

*Криворожский национальный университет, Кривой Рог, Украина*

*\*e-mail: berez-08@mail.ru*

Поступила в редакцию 26.06.2020 г.

После доработки 13.11.2020 г.

Принята к публикации 23.12.2020 г.

На основе представительного материала из среднеэоценовых отложений окрестностей г. Кривого Рога переописывается вид *Chama clavaticostata* Klushnikov, 1958, первоначально выделенный по единственной юной створке.

*Ключевые слова:* моллюски, двустворчатые, палеоген

**DOI:** 10.31857/S0031031X21030077

В 50-х гг. XX в. М.Н. Ключников на отвалах шахты им. МЮД (МЮД – Международный юношеский день – международный праздник молодежи, проводившийся в 1915–1945 гг.) (рудник Ингулец, г. Кривой Рог) обнаружил одну маленькую (высотой 7 мм) правую створку рода *Chama*. По его мнению, эта створка обладала настолько яркими и специфическими характеристиками, что он решился на выделение нового вида по такому непредставительному материалу. Новый вид Ключников (1958) назвал *Chama clavaticostata*.

К сожалению, плохое изображение голотипа *S. clavaticostata* и его краткое описание в работе Ключникова не позволяют судить обо всех морфологических признаках, характерных для данного таксона. Очевидно, это было одной из причин, почему в последующих работах, посвященных изучению таксономического состава бивальвий палеогена Украины, упоминания о виде *S. clavaticostata* отсутствуют. Другой причиной послужил тот факт, что некоторые исследователи считали, что голотип *S. clavaticostata* является юной створкой какого-то уже известного вида, но отсутствие ископаемого материала из типового местонахождения не позволяло им принять окончательное решение по виду *S. clavaticostata*.

В 1987 г. мне удалось обнаружить, что среднеэоценовые отложения, вскрытые западным бортом карьера Ингулецкого горно-обогатительного комбината (ИнГОК, г. Кривой Рог), включают в себя большое количество створок двустворчатых моллюсков хорошей сохранности. Благодаря многолетним сборам из данного местонахождения ископаемой фауны было описано пять видов *Chama*: *S. calcarata* Deshayes, *S. sulcata* Deshayes, *S. fimbriata* Defrance, *S. papyracea* Deshayes (Бере-

зовский, 2000) и новый вид *S. pelata* (Березовский, 2002).

Сравнение криворожского материала со створками *S. calcarata*, *S. lamellosa* Lamarck, *S. fimbriata* и ряда других видов из среднеэоценовых отложений Парижского бассейна Франции привело к выводу, что экземпляры из карьера ИнГОКа, ранее определенные как *S. fimbriata*, относятся к другому виду. Сравнение криворожских “*S. fimbriata*” с голотипом *S. clavaticostata* из монографической коллекции к работе Ключникова 1958 г. (Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, г. Киев, колл. № 1495) показало, что они идентичны и принадлежат к одному виду.

Место сбора нового материала по *S. clavaticostata* располагается примерно в 2 км южнее ствола бывшей шахты им. МЮД и, судя по геологическим разрезам, принадлежит одному стратиграфическому интервалу. Поэтому можно считать, что экземпляры из карьера ИнГОКа происходят из типовой местности вида *S. clavaticostata*.

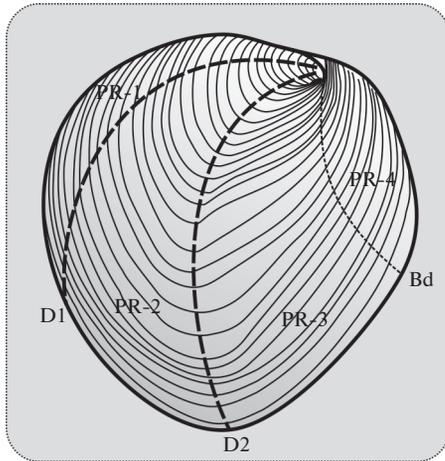
Строение геологического разреза западного борта карьера ИнГОКа, откуда происходит изученный материал, приведено ранее (Березовский, Пако, 2019). Створки *Chama* приурочены почти ко всей толще разреза (слои 3, 6, 8–14), но наибольшая их концентрация наблюдается в слое 12.

### ***Chama (Chama) clavaticostata* Klushnikov, 1958**

Табл. VII, фиг. 1–7 (см. вклейку)

*Chama clavaticostata*: Ключников, 1958, с. 93, табл. 8, фиг. 11.

*Chama lamellosa*: Коробков, 1962, с. 20, табл. 1, фиг. 9, табл. 3, фиг. 7; Березовский, 2000, с. 138, рис. 2а, 2б, 2е, по рис. 2в, 2г и 2д.



**Рис. 1.** Расположение участков с различной скульптурой на свободных правых створках *Chama clavaticostata* Klushnikov, 1958. Объяснения символов см. в тексте.

Г о л о т и п (по монотипии) — Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, экз. № 1495/64 (табл. VII, фиг. 1), правая (свободная) юная створка; Украина, окрестности г. Кривой Рог (отвалы шахты им. МЮД); средний эоцен.

О п и с а н и е (рис. 1, 3). Раковина сильно неравностворчатая, с более выпуклой обычно левой (прирастающей створкой). Правые створки умеренно выпуклые, сравнительно толстостенные (экземпляры высотой около 25 мм имеют стенку толщиной около 3 мм), в высоту до 30 мм. Макушка прозогирная, загнута конусовидная, невыступающая. Преобладают вытянутые в высоту створки с угловато изогнутым нижним краем (около 60% экз.) (табл. VII, фиг. 3) и более или менее округлые створки с плавным дуговидным нижним краем (около 30%) (табл. VII, фиг. 4). Также есть створки и иных очертаний.

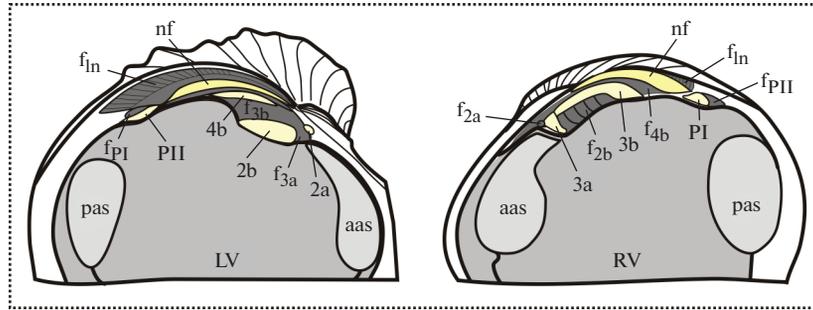
Характерной особенностью правых створок является наличие на их наружной поверхности двух узких, пологих и неглубоких депрессий, постепенно расширяющихся к нижнему краю (рис. 1). Задняя депрессия (D1) протягивается от кончика макушки до места соединения заднего и нижнего краев. Она отделяет заднее поле створки от остальной поверхности. Центральная депрессия (D2) тянется от макушки через центральное поле примерно к середине нижнего края, деля центральное поле на заднюю и переднюю части. Задняя депрессия немного уже и глубже, поэтому лучше выражена, чем передняя. Границы депрессий оценить трудно из-за плавного перехода в слегка выпуклые участки наружной поверхности. У створок высотой около 20 мм ширина задней депрессии достигает около 1 мм, центральной — около 2 мм. У вытянутых в высоту створок цен-

тральная депрессия всегда подходит к нижнему краю сразу за угловатым перегибом нижнего края.

Наружная поверхность правых створок покрыта тонкими, невысокими (высотой до 1.5 мм), сильно сближенными, пластинчатыми concentрическими ребрами, которые, в зависимости от степени кривизны поверхности, располагаются к ней под углом от 40° до 90°. Обычно ребра располагаются примерно перпендикулярно к наружной поверхности, сильнее наклоняясь на краевом участке. Поперечное сечение ребер узко-треугольное. Ребра имеют расширенные основания и пластинчатые среднюю и верхнюю части. Вершины ребер зубчатые из-за заостренных шипов различных размеров.

Самые крупные шипы обладают сложным строением (рис. 3). Они имеют мощный плоский центральный ствол (tr), от которого по бокам отходят очень нежные, тонкие и короткие отростки (sh), последние снабжены расходящимися более тонкими и очень короткими прямыми веточками (br). Центральный ствол имеет сравнительно широкие, плоские нижние и верхние грани и очень узкие слабовыпуклые боковые стороны. Нижняя грань ровная. Посередине верхней грани проходит отчетливая, расширяющаяся к основанию шипа (до 0.5–0.8 мм) бороздка с полукруглым поперечным сечением (fur). Отростки отходят от боковых сторон ближе к верхней грани, по две–три пары на шип. Они обычно загнуты вниз.

На молодых створках присутствуют шипы одного типа (I). Они выглядят как низкие заостренные зубцы, которые с ростом раковины развиваются до сложных ветвящихся шипов, описанных выше. В 10–12 мм от верхнего края между шипами первого типа появляются по одному более маленькому зубцу. В дальнейшем зубцы трансформируются в шипы второго типа (II). Они аналогичны шипам первого типа, но короче и уже. Створки высотой до 14–17 мм несут только чередующиеся между собой шипы первого и второго типов. В нижней части более крупных экземпляров появляются изогнутые вниз шипы третьего типа с морфологией, как у боковых отростков в шипах первых двух типов. На переднем поле створки основания некоторых шипов (по два–три шипа подряд) соединены между собой тонкими пластинчатыми перегородками. Кроме этого, на переднем поле шипы часто сильно деформированные и искривленные. Ширина основания у шипов первого типа до 1.3 мм, шипов второго типа — 1.1 мм, шипов третьего типа — 0.25 мм. Расстояние между серединами соседних шипов первого и второго типов достигает 1.7–1.9 мм. Так как шипы появляются раньше на переднем и заднем участках створки, то они развиты там лучше, чем посередине створки. На ребрах в нижней ча-



**Рис. 2.** Строение замочного аппарата у створок рода *Chama*: *a* – левая створка, *б* – правая створка. Символами обозначены: 2а, 2б, 3а, 3б и 4б – кардинальные зубы, PI и PII – латеральные зубы, *f*<sub>2а</sub> – ямка для зуба 2а, *f*<sub>2б</sub> – ямка для зуба 2б, *f*<sub>3а</sub> – ямка для зуба 3а, *f*<sub>3б</sub> – ямка для зуба 3б, *f*<sub>4б</sub> – ямка для зуба 4б, *f*<sub>P1</sub> – ямка для зуба PI, *f*<sub>P1I</sub> – ямка для зуба PII, *f*<sub>1n</sub> – ямка для наружной связки, aas – отпечаток переднего мускула, pas – отпечаток заднего мускула. Высота изображенных створок равна 30 мм.

сти взрослых створок шипы распределены на одних участках по формуле –I–II–I–II–, а на других участках по формуле –I–III–II–III–I–.

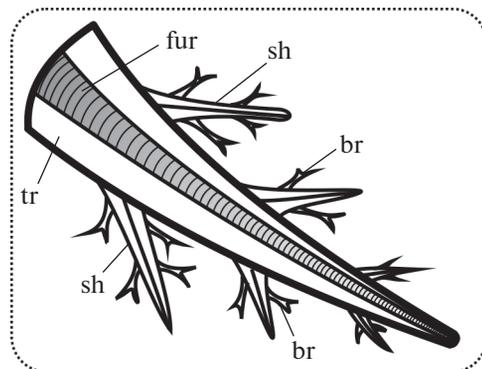
На нижней грани ребер имеются многочисленные поперечные валикообразные утолщения, более или менее широко прямоугольные в поперечном сечении. Вверху эти утолщения переходят в шипы. Ширина этих утолщений варьирует в зависимости от типа шипов. Верхние грани ребер ровные, иногда с едва различимыми продольными канавками, которые продолжают в канавки на шипах.

На одинаковом удалении от макушки на разных участках наружной поверхности расстояние между вершинами ребер неодинаково. Выделяются четыре участка с различающейся скульптурой (рис. 1). Первый участок включает поле позади задней депрессии (PR-1). На нем ребра расположены почти вплотную, налегают друг на друга, а интеркостальные промежутки постепенно расширяются от заднего края к депрессии. У створок высотой около 25 мм расстояние между вершинами ребер обычно не превышает 0.25 мм, и только у депрессии оно увеличивается до 0.5 мм. Второй участок располагается между задней и центральной депрессиями (PR-2). Он характеризуется более широкими и одинаковыми по ширине интеркостальными промежутками. У створок высотой около 25 мм расстояние между вершинами ребер на втором участке составляет около 0.5 мм. Третий участок занимает переднюю половину центрального поля (PR-3). На нем ребра наиболее широко расставлены. У створок высотой около 25 мм расстояние между вершинами ребер на третьем участке обычно равно 1–1.5 мм, изредка увеличивается до 1.7 мм. Четвертый участок находится на переднем поле (PR-4) и ограничен сзади неясным перегибом наружной поверхности (Bd). Ребра расставлены так же, как на втором участке, но ширина промежутков не одинакова, а уменьшается к кардинальному краю.

В правой створке зубы 3а и 3б слиты друг с другом в дуговидно изогнутый валик, под которым находится отчетливая, неправильно эллиптическая ямка для зуба 2б (рис. 2). Дно ямки покрыто тонкими и низкими поперечными валиками. Зуб PI низкий, короткий, уплощенно-бугорчатый. Нимфа хорошо развита, пластинчатая, сравнительно высокая, короткая, дуговидно изогнутая. Мускульные отпечатки крупные, отчетливые. Передний отпечаток неправильной формы, узкоовальный, сверху усечен; задний – широкоовальный, не усеченный, уже и ниже переднего.

Левые створки сильновыпуклые, неправильно клиновидные, двугранные, высотой до 32 мм. Передней гранью створки крепятся к субстрату, она без скульптуры, ее рельеф негативно отражает поверхность субстрата. Вторая грань выпуклая, покрыта сближенными, низкими пластинчатыми концентрическими ребрами. Грани разделены резким угловатым перегибом под углом около 110°.

Ребра на левой створке расставлены немного шире, чем на правой. Расстояние между их вершинами обычно 1.5–1.6 мм, местами уменьшаясь



**Рис. 3.** Морфология шипов *Chama clavaticostata* Klushnikov, 1958 (×15). Объяснения символов см. в тексте.

до 1 мм или увеличиваясь до 2 мм. Посередине второй грани на участке высотой 10 мм уместаются восемь, реже семь—девять ребер. Нижние склоны ребер с поперечными перемычками, верхние склоны гладкие. Интеркостальные промежутки гладкие.

В левой створке зуб 2а едва намечается, зуб 2b крупный, высокий, уплощенный, его верхняя грань с неясными тонкими поперечными валиками (рис. 2, а). Зуб 4b очень низкий, короткий, дуговидно изогнутый, имеет треугольное поперечное сечение. Латеральный зуб РII слабый. Нимфа тонкая, сравнительно высокая, пластинчатая, дуговидно изогнутая, длиной до 7 мм. Мускульные отпечатки крупные, слабо вдавленные, овальные. Внутренняя поверхность створок без пор.

#### Размеры и отношения.

Экз. №	Д	В	Вп	СУ	СВ
И-84/50 (RV)	25.5	24.3	9.0	0.95	0.37
И-84/02 (RV)	24.9	25.4	8.6	1.02	0.33
И-84/03 (RV)	20.1	19.3	6.2	0.96	0.32
И-84/95 (LV)	28.1	30.5	13.8	1.08	0.45
И-84/96 (LV)	24.0	32.0	13.2	1.33	0.41

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

**Возрастные изменения.** Молодые правые створки (высотой менее 7–10 мм) покрыты низкими, пластинчатыми, поперечно складчатыми ребрами (без валикообразных утолщений на своих нижних гранях), черепацеобразно налегающими друг на друга и имеющими зубчатогольчатые вершины (табл. VII, фиг. 1, 2). Зубцы и иголки являются прообразами шипов первого и второго типа. Верхняя поверхность зубцов, иглолок и складок гладкая. Верхние своды зубцов и иглолок являются продолжением таковых у складок. Одновозрастные зубцы и иглолочки шире на задней половине створок, чем на передней. Расстояние между вершинами ребер не превышает 0.25–0.3 мм. В нижней половине створок высотой 7–8 мм на участке высотой 1 мм обычно уместаются пять ребер.

**Сравнение.** *S. clavaticostata* отличается от *S. lamellosa* Lamarck правыми створками с двумя радиальными депрессиями и более частыми ребрами, особенно в макушечной области. На участке высотой 5 мм, верхняя граница которого удалена от вершины макушки на 3 мм, у *S. clavaticostata* находятся девять или десять ребер, а у *S. lamellosa* — четыре или пять. Расстояние между вершинами ребер на этом же участке у *S. clavaticostata* не превышает 0.7 мм, а у *S. lamellosa* достигает 1.3–1.7 мм. Это различие позволяет легко

отличать два вида даже при беглом осмотре. На остальной поверхности створок *S. clavaticostata* ребра расположены чаще, чем у *S. lamellosa*. У створок высотой 20–25 мм обычно расстояние между вершинами ребер у *S. clavaticostata* составляет не более 1.7 мм, у *S. lamellosa* — 2–2.5 мм.

Виды *S. clavaticostata* и *S. lamellosa* хорошо различаются по частоте ребер на левых створках. У створок высотой 26–28 мм расстояние между вершинами ребер по центру центрального поля достигает у *S. clavaticostata* 1–2 мм, у *S. lamellosa* — 3.5–4 мм. Там же на участке высотой 10 мм у *S. clavaticostata* расположено семь—девять ребер; у *S. lamellosa* — три ребра.

Сворки *S. clavaticostata* с обломанными шипами напоминают экземпляры *S. fimbriata* DeFrance (оверз Парижского бассейна). *S. clavaticostata* отличается от *S. fimbriata* более частыми ребрами на макушечной области и, как правило, на остальной поверхности (ширина интеркостальных промежутков у *S. fimbriata* такая же, как у *S. lamellosa*).

**З а м е ч а н и я.** И.А. Коробков (1962) под названием *S. lamellosa* Lamarck описал экземпляры, полученные из кернов скважин, пробуренных при разведке Высокопольского бокситового месторождения. Сравнение этого материала, хранящегося в Палеонтолого-стратиграфическом музее С.-Петербургского университета (колл. № 242), со взрослыми створками *S. clavaticostata* показало их полную идентичность.

В верхнеэоценовых детритусовых песках Рыбальского карьера г. Днепра (Украина) известны находки *Chama*, которые ошибочно относили к виду *S. fimbriata*. Они очень похожи на *S. clavaticostata*, но отличаются морфологией шипов и более сильно расставленными ребрами. У *S. clavaticostata* нижняя грань центральных створков шипов первого и второго типа всегда плоская, а у рыбальских экземпляров отчетливо выпуклая. На участке высотой 10 мм, верхняя граница которого удалена от верхнего края на расстояние 10 мм, у *S. clavaticostata* расстояние между вершинами ребер равно 0.5–1.7 мм, а у рыбальских створок — 1.5–2.0 мм. Из-за разницы в ширине интеркостальных промежутков на данном участке у *S. clavaticostata* уместается 11–14 ребер, у рыбальских створок — 8–13 ребер.

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

**М а т е р и а л.** 108 правых и 8 левых створок.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

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

Березовский А.А., Пако Ж.-М. Новый вид *Chelotia* (Pleurotomariidae, Gastropoda) из среднего эоцена Украины // Палеонтол. журн. 2019. № 6. Р. 40–43.

Клюшников М.Н. Стратиграфия и фауна нижнетретичных отложений УССР // Тр. Ин-та геол. наук. Сер. стратигр. и палеонтол. 1958. Вып. 13. С. 1–549.

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

#### Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–7. *Chama (Chama) clavaticostata* Klushnikov, 1958: 1 – голотип, Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, № 1495/64, очень молодая правая створка снаружи высотой 7 мм; 2 – экз. ГМ КНУ, № И–84/80, очень молодая правая створка снаружи высотой 7 мм; 3 – экз. ГМ КНУ, № И–84/02, взрослая правая створка снаружи высотой 24.9 мм; 4 – экз. ГМ КНУ, № И–84/50, взрослая правая створка высотой 25.5 мм: 4а – снаружи, 4б – изнутри, 4в – со стороны макушки; 5 – экз. ГМ КНУ, № И–84/03, молодая правая створка высотой 20.3 мм, отчетливо просматривается узкая расширенная задняя депрессия; 6 – экз. ГМ КНУ, № И–84/11, молодая правая створка высотой 19.3 мм, отчетливо просматривается срединная депрессия; 7 – экз. ГМ КНУ, № И–84/95, левая створка высотой около 30.5 мм: 7а – снаружи, 7б – вид со стороны задней грани, 7в – изнутри; г. Кривой Рог, фиг. 1 – отвалы шахты им. МЮД, фиг. 2–7 – карьер Ингулецкого горно-обогатительного комбината; средний эоцен [слой 12 (Березовский, Пако, 2019)].

### Redescription of *Chama clavaticostata* Klushnikov (Bivalvia) from the Middle Eocene of Ukraine

A. A. Berezovsky

Krivoi Rog National University, Krivoi Rog, Ukraine

The species *Chama clavaticostata* Klushnikov, 1958, which was originally described based on one juvenile exemplar from the Middle Eocene of Ukraine, is redescribed.

**Keywords:** mollusca, Bivalvia, Paleogene

УДК 551.763.1:564.53(470.3)

## О ВИДАХ-ИНДЕКСАХ ЗОН СТАНДАРТНОЙ ШКАЛЫ РЯЗАНСКОГО ЯРУСА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

© 2021 г. В. В. Митта<sup>a, b, \*</sup>

<sup>a</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

<sup>b</sup>Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия

\*e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 07.08.2020 г.

После доработки 27.08.2020 г.

Принята к публикации 27.08.2020 г.

Обсуждаются правомерность выделения и виды-индексы стандартных зон рязанского яруса типового региона по аммонитам (снизу вверх: зоны Rjasanensis, Spasskensis, и Tzikwinianus). Приведены описания *Surites spasskensis* (Nikitin, 1888) и *S. tzikwinianus* (Bogoslowsky, 1896). Установлено, что эти два филогенетически последовательных вида характеризуют два соседних интервала геологического разреза. Впервые публикуются фотографии голотипов (по монотипии) этих видов, и лектотипа *Riasanites rjasanensis* (Nikitin, 1888).

**Ключевые слова:** Ammonoidea, Craspeditidae, Tolliinae, Surites, нижний мел, рязанский ярус, зона Spasskensis, зона Tzikwinianus, Русская платформа

**DOI:** 10.31857/S0031031X21030119

### ВВЕДЕНИЕ

Биостратиграфические подразделения в ранге зон и подзон устанавливаются на основе различий в таксономическом составе той или иной группы фоссилий в последовательных интервалах геологического разреза. Несомненно, что важная роль при определении зональной принадлежности тех или иных слоев отводится видам-индексам. От состояния изученности видов-индексов на современном уровне, в первую очередь на материале из типовой местности, зачастую зависит признание обоснованности выделения характеризующих ими биостратиграфических подразделений.

Длительное время существуют разногласия относительно биостратиграфического расчленения рязанского яруса Русской платформы, хотя первые его подразделения в ранге зон были предложены более века назад. В немалой степени эти разночтения обусловлены отсутствием описания видов-индексов на современном уровне — до сих пор не были опубликованы даже фотографии типовых экземпляров этих видов, и исследователи опирались на не всегда точно выполненные рисунки в работах XIX в.

В настоящей работе приведены результаты ревизии видов-индексов зон рязанского яруса Русской платформы, включая уточнение интервалов их стратиграфического распространения.

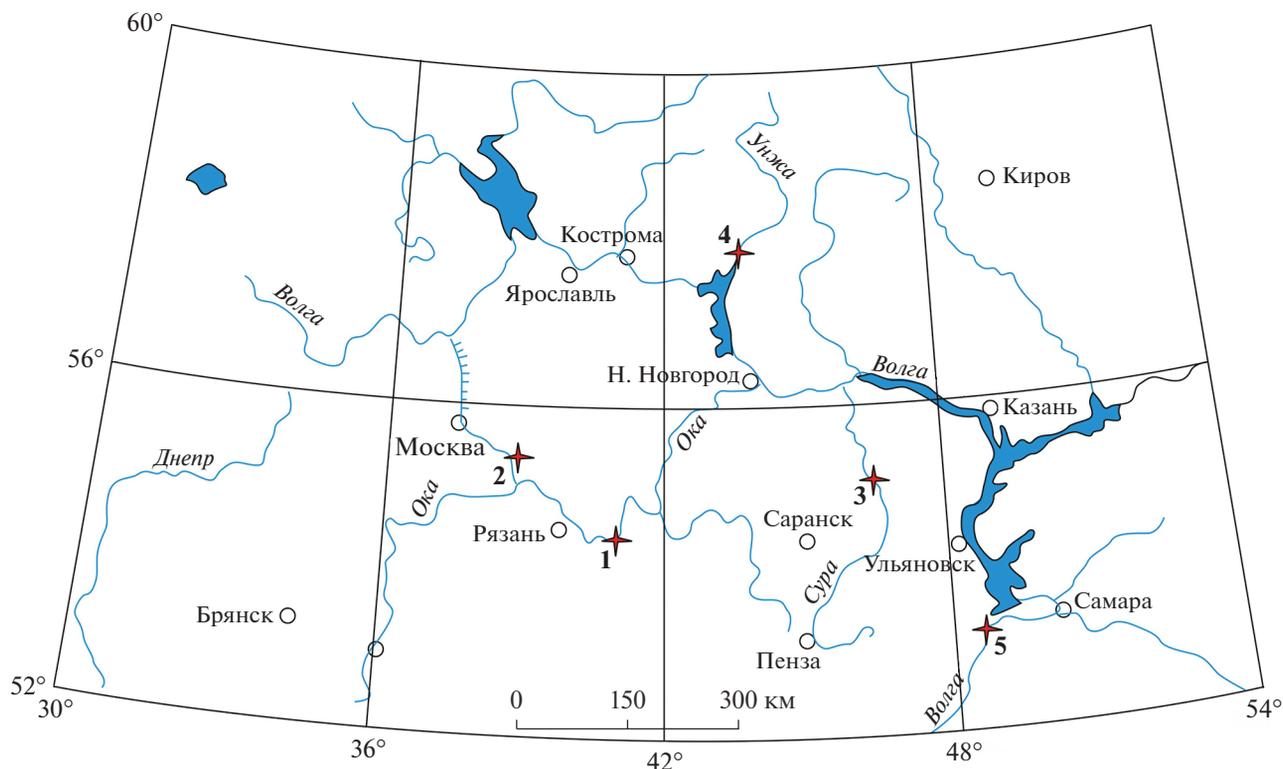
### МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ И МАТЕРИАЛ

В основу работы положены наблюдения и коллекции автора, несколько последних десятилетий регулярно проводившего полевые работы на разрезах рязанского яруса Русской платформы. Это, прежде всего, известные с конца XIX в. естественные обнажения на р. Оке в Рязанской обл., на р. Мене (бассейн р. Суры) в Чувашии, на р. Унже в Костромской обл., и получившие известность в середине XX в. разрезы в карьерах Егорьевского и Воскресенского месторождений фосфоритов Московской обл. (рис. 1).

Кроме того, изучались музейные коллекции, в том числе оригиналы к монографическим работам С.Н. Никитина (1888), Н.А. Богословского (1896а), И.Г. Сазоновой (1971, 1977), хранящиеся в Центральном научно-исследовательском геолого-разведочном музее им. Ф.Н. Чернышева в С.-Петербурге (ЦНИГР музей) и Горном музее Санкт-Петербургского горного ун-та (ГМ). Оригиналы аммонитов из коллекции автора хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Интервал геологического разреза, понимаемый в настоящее время как рязанский ярус, получил широкую известность со времени выхода в свет работы Никитина (1888). Никитин опубли-



**Рис. 1.** Схема расположения упомянутых местонахождений рязанского яруса Русской платформы: 1 – урочище Старая Рязань на р. Оке (дер. Никитино, дер. Чевкино, дер. Щатрище, городище Старая Рязань); 2 – карьеры Лопатинского фосфоритного рудника; 3 – Мишуково на р. Мене; 4 – Огарково на р. Унже; 5 – Кашпир на Волге.

ковал описание нескольких обнажений этого интервала в бассейне р. Оки, обозначив его как слой с *Noplites rjasanensis*, а также некоторых видов аммонитов из этих слоев, в том числе *N. rjasanensis* Nikitin и *Olcostephanus spasskensis* Nikitin. Немного позже появились статьи Н.И. Криштафовича (1892а, б), Богословского (1894) и А.П. Павлова (1894), посвященные обсуждению положения слоев с *N. rjasanensis* в стратиграфической шкале. Фундаментальная работа Богословского (1896а), с описанием многочисленных разрезов на р. Оке и целого ряда вновь установленных видов аммонитов, заложила основы современного понимания объема рязанского яруса (горизонта, согласно терминологии конца XIX в.). В наиболее полных разрезах рязанского горизонта Богословским выделялось три слоя (нижний, средний и верхний), но это были скорее литостратиграфические подразделения, нежели биостратиграфические. Хотя, если сопоставить наиболее представительные разрезы, из которых, кстати, были описаны типовые экземпляры видов *N. rjasanensis*, *O. spasskensis* и *O. tzikwinianus* (табл. 1), и полные списки найденных в них аммонитов, биостратиграфическая природа этих подразделений представляется несомненной.

Слои с *Olcostephanus spasskensis* (и даже зона) фигурируют в развернувшейся далее полемике (Богословский, 1896б; Павлов, 1899; Pavlow, 1901). Однако первой работой, где от интервала с *Rjasanensis* вполне определенно был отделен интервал со *Spasskensis*, является, по-видимому, монография Павлова (Pavlow, 1907). В этой работе имеются разночтения в названиях зон (в тексте на с. 76 и на схеме стратиграфического распространения и филогенетических взаимоотношений двустворок, относящихся ныне к роду *Buchia*). Но, тем не менее, здесь ясно обозначены зоны верхов волжского и низов рязанского ярусов (принимавшихся Павловым в составе предложенного им аквилонского яруса) и верхов рязанского–низов валанжинского ярусов (отнесенных им к низам неокома) (рис. 2).

В последующие десятилетия объем, расчленение и виды-индексы биостратиграфических подразделений рязанского яруса принимались исследователями по-разному. Эти расхождения, по-видимому, были вызваны различным пониманием объема и стратиграфического распространения вида *Surites spasskensis*, обусловленным, в свою очередь, его недостаточной изученностью. Кроме того, ошибочным было сопоставление ча-

**Таблица 1.** Сокращенное и адаптированное сравнительное описание типовых для *Riasanites rjasanensis* (Nikitin), *Surites spasskensis* (Nikitin) и *S. tzikwinianus* (Bogoslowsky) местонахождений на р. Оке

Возраст		Старая Рязань (по: Никитин, 1888)	Цыквино (по: Богословский, 1896а)
Валанжин	Hoplitoides	Песок ожелезненный крупнозернистый с фосфоритовыми конкрециями	Песок ожелезненный с песчано-фосфоритовыми конкрециями Конгломерат галечный с железистым цементом
Рязань	Tzikwinianus	Песчаник ожелезненный плитообразный	Песчаник ожелезненный глинистый, с <i>Surites tzikwinianus</i>
	Spasskensis	Песчаник серовато-зеленый глауконитовый, рыхлый, с многочисленными <i>Buchia</i> и <i>Surites spasskensis</i>	Песчаник темный фосфоритовый, рыхлый, с многочисленными <i>Buchia</i> и <i>Surites cf. spasskensis</i>
	Rjasanensis	Песок темный глауконитовый, с конкрециями глауконитового и фосфоритового песчаника, с <i>Riasanites rjasanensis</i>	Песок темно-зеленый глауконитовый, с рассеянными черными гальками, с <i>Riasanites rjasanensis</i>

сти рязанских отложений бассейна Оки в Рязанской обл. с базальными отложениями валанжина р. Мени в Чувашии (Герасимов, 1959, 1962, 1971; Сазонова, 1977).

Предпринимались попытки инфразонального расчленения рязанского яруса, с выделением дополнительных подразделений разного ранга (Кейси и др., 1977, 1988; Месежников и др., 1979; Varaboshkin, 1999; Митта 2007, 2011б; Митта, Богомол, 2008; Митта, Ша, 2011; Барабошкин в: Рогов и др., 2015); критический анализ большинства этих вновь предложенных биостратиграфических подразделений произведен ранее (Mitta, 2017). Недавние изыскания (Митта, 2019б) со всей определенностью показали, что *Nectoroceras* и *Riasanites* встречаются совместно в нижней части рязанского яруса. Это делает излишним выделе-

ние на Русской платформе восточно-гренландской (Spath, 1947) зоны *Kochi*, при наличии валидного названия зоны *Rjasanensis*. Хотя интервал распространения *Nectoroceras kochi* Spath и является межрегиональным корреляционным репером в бореальных районах, право приоритета для рязанского яруса Русской платформы принадлежит виду *Riasanites rjasanensis* (Nikitin).

С учетом всех имеющихся данных, я считаю необходимым вернуться к схеме, опубликованной М.С. Месежниковым (1984) в его заключительной статье по этой теме, но без двойных видов-индексов, где рязанский ярус представлен зонами *Riasanites rjasanensis*, *Surites spasskensis* и *Surites tzikwinianus* (рис. 2). Ассоциации аммонитов, характерные для каждой из трех зон, хорошо различаются на родовом уровне (Митта, 2019б);

Ярус		Pavlow, 1907	Герасимов, 1971	Сазонова, 1971	Месежников, 1984	Митта, 2019б
Валанжин	Неоком	Gevrili и <i>Stenomphalus</i>	Undulatoplicatilis	Undulatoplicatilis	Undulatoplicatilis	Undulatoplicatilis
Rjasanensis и <i>Kaschpuricus</i>	Rjasanensis и Spasskensis	Rjasanensis	Rjasanensis и <i>Kochi</i>	Spasskensis		
					Волга	Аквилон

**Рис. 2.** Схема развития взглядов на зональное расчленение рязанского яруса Русской платформы.

при этом транзитные роды обеспечивают “смыкаемость” зон, что важно при расчленении сильно конденсированных отложений. Кроме того, в этой схеме полностью соблюдается исторический приоритет.

Комплекс аммонитов, характерный для зоны Rjasanensis, хорошо изучен в Московской обл., где представлен видами *Riasanites swistowianus* (Nikitin), *R. rjasanensis* (Nikitin) morpha  $\alpha$ , *Riasanella rausingi* Mitta, *R. plana* Mitta, *R. olorizi* Mitta, *R. riasanitoides* Mitta, *Subalpinites krischtawitschi* Mitta, *S. gruendeli* Mitta, *S. faurieformis* Mitta, *S. remaneiformis* Mitta, *Mazenoticerias ceccai* Mitta, *Dalmasiceras crassicoatum* (Djanelidze), *Craspedites ultimus* Mitta et Sha, *Hectoroceras kochi* Spath, *Praesurites unshensis* (Nikitin), *Pseudocraspedites bogomolovi* Mitta и др. (Митта, 2002, 2004, 2005, 2008, 2009, 2011a, б, 2019a, б; Митта, Ша, 2011). В бассейне Оки в Рязанской обл. эта зона из-за высокой конденсации часто неотделима от зоны Spasskensis, но в наиболее полных разрезах обе зоны достаточно хорошо выделяются и литологически (табл. 1).

Комплекс аммонитов зоны Spasskensis лучше всего изучен в бассейне Оки в Рязанской обл., и представлен *Riasanites rjasanensis* (Nikitin) morpha  $\beta$ , *R. rulevae* (Mitta), *Subalpinites* aff. *krischtawitschi* Mitta, *Transcaspiites transfigurabilis* (Bogoslowsky), *T. micheicus* (Bogoslowsky), *T. tscheffkini* Mitta, *T. transitionis* Mitta, *Karasyazites bajarunasi* (Lupпов), *Surites spasskensis* (Nikitin), *S. analogus* (Bogoslowsky), *Pronjaites bidevexus* (Bogoslowsky), *Gerassimovia mostjae* (Bogoslowsky), *Externiceras solowaticum* (Bogoslowsky) и др. (Никитин, 1888; Богословский, 1896a; Митта, 2007, 2008, 2018).

Комплекс аммонитов зоны Tzikwinianus хорошо представлен как на Оке в Рязанской обл., так и на р. Мене в Чувашии. Он включает в себя *Surites tzikwinianus* (Bogoslowsky), *S. subtzikwinianus* (Bogoslowsky), *S. kosakowianus* (Bogoslowsky), *S. clementianus* (Bogoslowsky), *Caseyceras caseyi* Sazonova, *Peregrinoceras pressulum* (Bogoslowsky), *P. subpressulum* (Bogoslowsky) и др. (Богословский, 1896a, 1902; Сазонова, 1971, 1972, 1977; Месежников и др., 1979).

Из приведенных списков видно, что поздняя морфа *Riasanites rjasanensis* встречается в интервале распространения *Surites spasskensis*, хотя мною эти два вида ни разу не были встречены в одном стяжении песчаника (а они достигают здесь до метра в длину и нередко переполнены фрагментами вполне определимых аммонитов). Это обстоятельство совместной встречаемости двух видов-индексов, по моему мнению, никак не может мешать разграничению зон Rjasanensis и

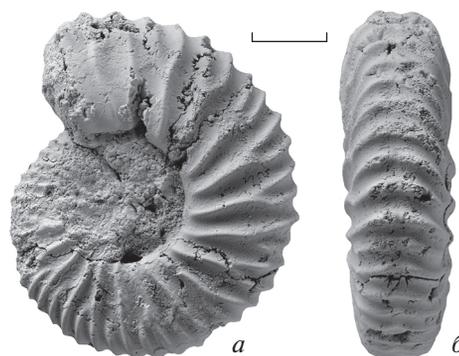


Рис. 3. *Riasanites rjasanensis* (Nikitin, 1888), лектотип Горный музей, № 1/81, фрагмокон: а – сбоку, б – с вентральной стороны; Рязанская обл., Спасский р-н, прав. берег р. Оки выше городища Старая Рязань; рязанский ярус, зона Rjasanensis. Длина масштабной линейки 10 мм.

Spasskensis. Аммонитовые зоны, по сути, являются зонами комплексного обоснования, где вид-индекс может характеризовать только очень узкий стратиграфический интервал внутри зоны, в том числе в ее кровле. В последнем случае не исключено последнее появление (LAD) вида-индекса одной зоны в базальной части следующей зоны.

Ниже приведено описание двух представительей рода *Surites* – видов-индексов средней и верхней зон рязанского яруса. Ревизия *Riasanites rjasanensis* была произведена относительно недавно (Митта, 2008), и я ограничусь здесь приведением фотографии лектотипа (рис. 3), известного до настоящего времени только по рисунку в работе Никитина (1888).

## ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

### НАДСЕМЕЙСТВО PERISPHINCTOIDEA STEINMANN, 1890

#### СЕМЕЙСТВО CRASPEDITIDAE SPATH, 1924

#### ПОДСЕМЕЙСТВО TOLLINAE SPATH, 1952

#### Род *Surites* Sazonov, 1951

#### *Surites spasskensis* (Nikitin, 1888)

Табл. VIII, фиг. 1–4 (см. вклейку)

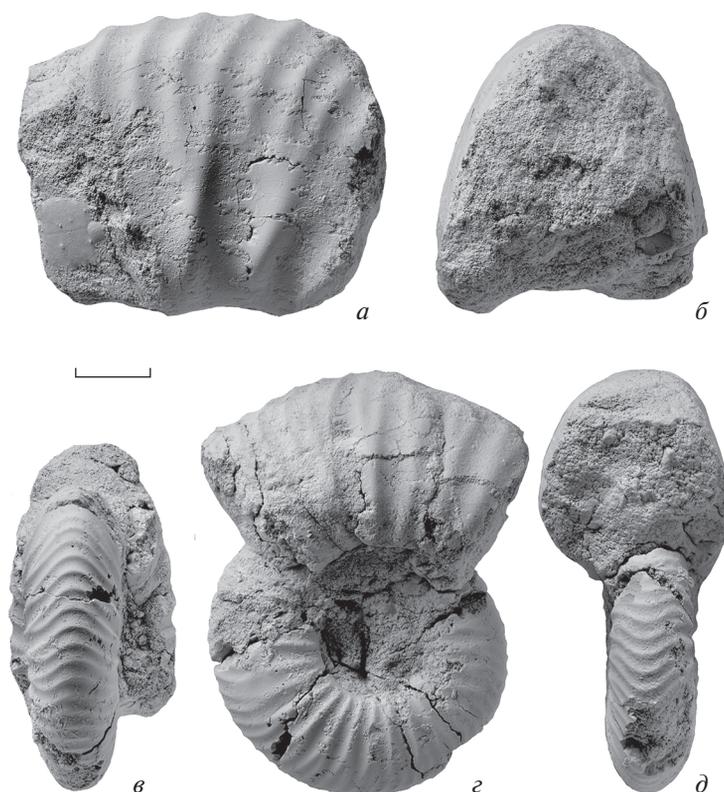
*Olcostephanus spasskensis*: Никитин, 1888, с. 95, табл. I, фиг. 9–11; Богословский, 1896a, с. 50, табл. II, фиг. 1.

*Surites spasskensis*: Сазонова, 1971, с. 40, табл. IX, фиг. 2; Месежников и др., 1979, табл. I, фиг. 9; Митта, Богомолов, 2008, табл. 1, фиг. 1, 3 (поп Сазонова, 1971, с. 40, табл. X, фиг. 2; 1977, с. 48, табл. IV, фиг. 1, табл. VII, фиг. 4, табл. XXIV, фиг. 2).

*Surites* (*Surites*) *spasskensoides*: Шульгина, 1972a, с. 127; 1972b, с. 152.

*Surites* (*Surites*) *subspasskensis*: Шульгина, 1985, с. 131.

aff. *Surites* cf. *spasskensis*: Луппов и др., 1988, с. 114, табл. XIII, фиг. 2.



**Рис. 4.** *Surites spasskensis* (Nikitin, 1888), голотип Горный музей, №№ 9/81 и 10/81, фрагмокон: *а*, *г* – сбоку, *б*, *д* – с устья, *в* – с вентральной стороны; Рязанская обл., Спасский р-н, прав. берег р. Оки выше городища Старая Рязань; рязанский ярус, зона Spasskensis. Длина масштабной линейки 10 мм.

Голотип (по монотипии) – Горный музей, №№ 9/81, 10/81 (Никитин, 1888, с. 95, табл. I, фиг. 9–11); прав. берег р. Оки напротив пос. Спасск-Рязанский (ур. Старая Рязань выше городища); глауконитовый песчаник в средней части рязанского яруса.

**Описание** (рис. 4). Фрагмоконы взрослых экземпляров достигают диаметра 100 мм. Молодые обороты (Д до 50 мм) средней толщины, субтреугольного сечения со слабо выпуклыми боками; с возрастом обороты становятся более вздутыми. Пупок умеренно широкий. Довольно пологая на ранних стадиях пупковая стенка на последнем обороте фрагмокона и на жилой камере становится более крутой, перегиб закругленный. Длина взрослой жилой камеры и экземпляры с сохранившимся устьем неизвестны.

Скульптура молодых оборотов представлена субрадиальными первичными ребрами, на середине боков, а чаще ближе к вентральной стороне разделяющимися на две слабоизогнутые вперед ветви. С возрастом между двураздельными ребрами появляется одно, реже два вставных ребра. Языковидный изгиб вторичных ребер на вентральной стороне, характерный для рода в целом, выражен еще довольно слабо.

#### Размеры в мм и отношения:

Экземпляр №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
ПИН 3990/485	98	39.5	39	24	0.4	0.4	0.25
	85	38.5	34	20	0.45	0.4	0.24
ГМ 9/81 (голотип)	56	27	24	–	0.48	0.43	–
	40	15.5	13	14	0.39	0.33	0.35
ЦНИГР музей 5/623	52.5	22.3	22	16.5	0.43	0.42	0.31
	42	16	13	13	0.38	0.31	0.31
ПИН 3990/486	42.5	17	15	11.5	0.4	0.35	0.27
	34	15.5	12	8	0.45	0.35	0.24

**Изменчивость.** Выражается в небольших различиях в форме сечения оборотов и количестве вставных ребер взрослых раковин.

**Сравнение.** Отличия от *S. tzikwinianus* (Vogoslawsky) приведены ниже, при описании последнего.

**Замечания.** Сазонова (1971, с. 40, табл. X, фиг. 2) ошибочно указала в качестве лектотипа экземпляр из своей коллекции. Впрочем, из описания вида следует, что как лектотип она все же понимала экземпляр, изображенный Никитиным, что подтверждается в более поздней работе



Рис. 5. *Surites tzikwinianus* (Bogoslovsky, 1896), голотип ЦНИГР музей, № 15/623, фрагмокон: *а* – с устья, *б* – сбоку, *в* – с вентральной стороны; Рязанская обл., Спасский р-н, прав. берег р. Оки у дер. Цыквино [= Чевкино]; рязанский ярус, зона Tzikwinianus. Длина масштабной линейки 10 мм.

(Сазонова, 1977, с. 48). Однако из работы Никитина (1888) ясно следует, что он изобразил части одного и того же экземпляра, при этом единственного, послужившего для описания его нового вида. Следовательно, этот экземпляр является голотипом, как правильно указала Н.И. Шульгина (1972б, с. 151), по монотипии.

От, вероятно всего, непосредственного предка, вида *Praesurites unshensis* (Nikitin) из зоны *Rjasanensis* (Митта, 2019а), описываемый вид отличается прежде всего иной формой сечения оборотов, более рельефной, хорошо выраженной и на взрослых стадиях скульптурой, отсутствием отчетливо трехраздельных ребер.

Аммониты с р. Мени, отнесенные Сазоновой (1971, 1977) к *S. spasskensis* (см. синонимику), отличаются сильно выраженным изгибом ребер на вентральной стороне, что характерно для более поздних представителей рода. Сохранность этих аммонитов, выполненных полностью или частично кальцитом, обычно для базальной зоны валанжина (*Unduloplicatilis*) разрезов бассейна Суры (Mitta, 2018).

Экземпляр, отнесенный к *S. spasskensis* Богословским, Шульгиной (1972а, б) был номинально обозначен как *S. spasskoides* sp. nov., а позднее (Шульгина, 1985) как *S. subspasskensis* nom. nov. pro *S. spasskensis* Bogoslovsky. Оба этих названия я считаю младшими субъективными синонимами *S. spasskensis*.

Имеющиеся в моей коллекции аммониты из разреза Кашпир на Волге, откуда еще Богословским (1896б) указывались *Olcostephanus spassken-*

*sis*, сильно сдавлены; их можно определить только как *Surites* cf. *spasskensis*.

Материал. Три экз. из карьеров Лопатинского фосфоритного рудника, Воскресенский р-н Московской обл.; восемь экз. из обнажения ниже дер. Никитино на Оке, Спасский р-н Рязанской обл.; все – рязанский ярус, зона *Spasskensis*.

#### *Surites tzikwinianus* (Bogoslovsky, 1896)

Табл. IX, фиг. 1–6 см. вклейку)

*Olcostephanus tzikwinianus*: Богословский, 1896а, с. 59, табл. II, фиг. 6.

*Olcostephanus* cf. *tzikwinianus*: Богословский, 1902, с. 25, табл. V, фиг. 1.

*Surites tzikwinianus*: Сазонова, 1971, с. 35, табл. IV, фиг. 1; 1977, с. 48, табл. X, фиг. 1, табл. XXIII, фиг. 4; Митта, Богомолов, 2008, табл. 1, фиг. 4; Рогов и др., 2015, табл. VII, фиг. 10.

non *Paracraspedites tzikwinianus*: Герасимов и др., 1962, табл. IX, фиг. 3 [= *Caseyiceras?* sp.].

Голотип (по монотипии) – ЦНИГР музей, № 15/623 (Богословский, 1896а, с. 59, табл. II, фиг. 6); Рязанская обл., Спасский р-н, правый берег р. Оки у дер. Цыквино [=Чевкино]; ожелезненный песок в верхней части рязанского яруса.

Описание (рис. 5). Фрагмоконы самых крупных имеющихся в коллекции экземпляров достигают диаметра 100 мм. Обороты средней толщины, овального сечения; на молодых стадиях (Д до 50–60 мм) наибольшая толщина в средней части боков, с возрастом перемещается к пупковому краю. Боковые стороны почти плоские или очень слабо выпуклые. Пупок умеренно широкий; невысокая пупковая стенка спадает до-

вольно круто. Раковины со взрослой жилой камерой неизвестны.

Скульптура представлена относительно короткими субрадиальными первичными ребрами, разделяющимися на две, реже (при  $D$  более 60 мм) три слабо изогнутые вперед ветви. Точка ветвления ребер у одного и того же экземпляра может располагаться ближе к пупковому краю или, напротив, сдвигаться к середине боков. С возрастом появляются вставные ребра, за счет утери связи с первичным ребром одной из ветвей. Языковидный изгиб вторичных ребер на вентральной стороне отчетливо выражен. Иногда наблюдаются нерегулярные пережимы.

#### Размеры в мм и отношения:

Экземпляр №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	
ПИН 3990/492	98.5	~35	~35	~32	0.35	0.35	0.32	
ПИН 3990/493	86	31	31	31.5	0.36	0.36	0.32	
ЦНИГР музей 15/623	76.7	32	26.3	22.7	0.42	0.34	0.3	
ПИН 3990/479	68	28	21	21	0.41	0.31	0.31	
ПИН 3990/480	58	23	21	17	0.4	0.36	0.29	
ПИН 3990/481	57	23	~22	16	0.4	0.39	0.28	
		47	20	~17	14.5	0.42	0.36	0.31
ПИН 3990/478	55.5	21	19	17.5	0.38	0.34	0.31	
	46.5	18	15.5	15	0.39	0.33	0.32	
ПИН 3990/494	41	16	14	13	0.39	0.34	0.32	

**Сравнение.** От *S. spasskensis* (Nikitin) описываемый вид хорошо отличают менее вздутые обороты с почти плоскими боковыми сторонами, неглубокий пупок, расположенная ближе к пупку точка ветвления ребер.

**Материал.** Шесть экз. из карьеров Лопатинского фосфоритного рудника, Воскресенский р-н Московской обл.; четыре экз. из обнажения на р. Унже между дер. Огарково и Ефимово, Макарьевский р-н Костромской обл.; 17 экз. из обнажений на р. Мене ниже дер. Мишуково, Поречский р-н Чувашии; все — рязанский ярус, зона *Tzikwinianus*.

\* \* \*

В сборе полевых материалов в последние два десятилетия принимали активное участие А.В. Ступаченко (Москва), О. Нагель (О. Nagel, Радеберг, Германия), В. Пиркль (V. Pirkl, Герлинген, Германия), Ш. Гребенштайн (S. Gräbenstein, Бодельсхаузен, Германия). Фотографии выполнены В.Т. Антоновой и С.В. Багировым (ПИН РАН). Автор искренне благодарен всем, кто способствовал подготовке этой работы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богословский Н.А.* Волжские, верхне-титонские и неокомские отложения в Рязанской губернии // Матер. для геол. России. 1895. (отд. отт. 1893 [1894]). Т. 17. С. 97–103.
- Богословский Н.А.* Рязанский горизонт. Фауна, стратиграфические отношения и вероятный возраст этого горизонта // Матер. для геол. России. 1897. (отд. отт. 1896а). Т. 18. С. 1–148.
- Богословский Н.А.* Несколько новых данных о рязанском горизонте // Зап. Имп. СПб. минер. об-ва. 1896б. Ч. 34. Вып. 1. С. 161–164.
- Богословский Н.А.* Материалы для изучения нижнемеловой аммонитовой фауны центральной и северной России // Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1902. Вып. 2. 161 с.
- Герасимов П.А.* Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей Европейской части России. Аммониты нижнемеловых (берриас, валанжин) отложений // Бюлл. научно-технич. информации Научно-технич. горного об-ва Геол. управления центральных р-нов. 1959. № 3. С. 16–17.
- Герасимов П.А.* О берриасе и нижнем валанжине Русской платформы // Докл. АН СССР. 1971. Т. 198. № 5. С. 1156–1157.
- Герасимов П.А., Мигачева Е.Е., Найдин Д.П., Стерлин Б.П.* Юрские и меловые отложения Русской платформы. М.: Изд-во МГУ, 1962. 196 с.
- Кейси Р., Месежников М.С., Шульгина Н.И.* Сопоставление пограничных отложений юры и мела Англии, Русской платформы, Приполярного Урала и Сибири // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1977. № 7. С. 14–33.
- Кейси Р., Месежников М.С., Шульгина Н.И.* Аммонитовые зоны пограничных отложений юры и мела в Борельской области // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1988. № 10. С. 71–84.
- Криштафович Н.* О волжских отложениях в Московской губернии // Зап. Имп. СПб. минер. об-ва. Сер. 2. 1892а. Ч. 29. С. 186–189.
- Криштафович Н.* Верхне-титонские отложения центральной России // Вестн. естествозн. 1892б. № 1–9. С. 319–322.
- Луптов Н.П., Богданова Т.Н., Лобачева С.В. и др.* Берриас Мангышлака. Л.: Наука, 1988. 204 с.
- Месежников М.С.* Зональное подразделение рязанского горизонта // Пограничные ярусы юрской и меловой систем / Ред. Меннер В.В. М.: Наука, 1984. С. 54–66 (Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 644).
- Месежников М.С., Захаров В.А., Шульгина Н.И., Алексеев С.Н.* Стратиграфия рязанского горизонта на р. Оке // Верхняя юра и граница ее с меловой системой. Новосибирск: Наука, 1979. С. 71–81.
- Митта В.В.* Новые данные о Neosomitidae (Ammonoidea) из берриаса Московской области // Палеонтол. журн. 2002. № 4. С. 30–33.
- Митта В.В.* О последовательности комплексов аммонитов в пограничных отложениях юры и мела Московской синеклизы // Палеонтол. журн. 2004. № 5. С. 17–24.
- Митта В.В.* Новые данные о возрасте подошвы рязанского яруса // Стратигр. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. № 5. С. 51–59.
- Митта В.В.* Аммонитовые комплексы базальной части рязанского яруса (нижний мел) Центральной России // Стратигр. Геол. корреляция. 2007. Т. 15. № 2. С. 80–92.

- Mitta V.V.* Аммониты тетического происхождения в рязанском ярусе Русской платформы: род *Riasanites* Spath // Палеонтол. журн. 2008. № 3. С. 30–37.
- Mitta V.V.* Аммониты тетического происхождения в рязанском ярусе Русской платформы: род *Subalpinites* Mazenot // Палеонтол. журн. 2009. № 6. С. 16–23.
- Mitta V.V.* Аммониты тетического происхождения в рязанском ярусе Русской платформы: род *Riasanella* gen. nov. // Палеонтол. журн. 2011а. № 1. С. 14–21.
- Mitta V.V.* Аммониты тетического происхождения в рязанском ярусе Русской платформы: род *Mazenoticeras* и другие Neocomitidae // Палеонтол. журн. 2011б. № 2. С. 25–33.
- Mitta V.V.* Аммониты тетического происхождения в рязанском ярусе Русской платформы: роды *Transasprites* Luppov и *Karasyazites* gen. nov. // Палеонтол. журн. 2018. № 3. С. 25–32.
- Mitta V.V.* Craspeditidae (Ammonoidea) Русской платформы на рубеже юры и мела. I. Род *Praesurites* Mesezhnikov et Alekseev // Палеонтол. журн. 2019а. № 5. С. 39–49.
- Mitta V.V.* Craspeditidae (Ammonoidea) Русской платформы на рубеже юры и мела. II. Род *Hectoroceras* Spath // Палеонтол. журн. 2019б. № 6. С. 44–54.
- Mitta V.V., Богомолов Ю.И.* Подразделение рязанского яруса Русской платформы // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Матер. 4-го Всеросс. совещ. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. С. 126–129.
- Mitta V.V., Ша Ингенг.* Особенности распространения аммонитов Центральной России на рубеже юры и мела // Палеонтол. журн. 2011. № 4. С. 26–34.
- Никитин С.Н.* Следы мелового периода в центральной России // Тр. Геол. ком. 1888. Т. 5. № 2. 205 с.
- Павлов А.П.* О мезозойных отложениях Рязанской губернии. Отчет о геол. экскурсии, предпринятой летом 1893 г. // Учен. зап. Московск. ун-та. Отд. естеств.-ист. 1894. Вып. 11. 32 с. (отд. отд.).
- Павлов А.П.* Успехи изучения юрских отложений России (1896). Литературный обзор // Ежегодн. по геол. и минерал. России. 1899. Т. 3. Вып. 1. С. 1–24 (отд. отд.).
- Рогов М.А., Барбошкин Е.Ю., Гужиков А.Ю. и др.* Граница юры и мела в Среднем Поволжье (путеводитель экскурсии международной научной конференции по границе юрской и меловой систем). Тольятти: Касандра, 2015. 130 с.
- Сазонова И.Г.* Берриасские и нижневаланжинские аммониты Русской платформы // Тр. ВНИГНИ. 1971. Вып. 110. С. 3–110.
- Сазонова И.Г.* Аммониты Русской равнины // Граница юры и мела и берриасский ярус в Бореальном поясе / Ред. Сакс В.Н. Новосибирск: Наука, 1972. С. 175–194.
- Сазонова И.Г.* Аммониты пограничных слоев юрской и меловой систем Русской платформы. М.: Недра, 1977. 97 с. (Тр. ВНИГНИ. Вып. 185).
- Шульгина Н.И.* Обзор аммонитов Бореального пояса // Граница юры и мела и берриасский ярус в Бореальном поясе. Новосибирск: Наука, 1972а. С. 117–137.
- Шульгина Н.И.* Аммониты севера Средней Сибири // Граница юры и мела и берриасский ярус в Бореальном поясе. Новосибирск: Наука, 1972б. С. 137–175.
- Шульгина И.И.* Бореальные бассейны на рубеже юры и мела. Л.: Недра, 1985. 163 с.
- Baraboshkin E.Ju.* Berriasian–Valanginian (Early Cretaceous) seaways of the Russian platform basin and the problem of Boreal/Tethyan correlation // Geol. Carpathica. 1999. V. 50. №1. P. 5–20.
- Mitta V.V.* The Ryazanian (basal Lower Cretaceous) standard zonation: state of knowledge and potential for correlation with the Berriasian primary standard // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2017. V. 286/2. P. 141–157.
- Mitta V.V.* Genus *Delphinites* Sayn (Ammonoidea: Neocomitidae) in the Lower Valanginian of the Russian Platform // Paleontol. J. 2018. V. 52. № 13. P. 1504–1516.
- Pavlov A.P.* Le Crétacé inférieur de la Russie et sa faune // Nouv. Mém. Soc. Imp. Natur. Moscou. 1901. T. 16. Liv. 3. P. 1–87.
- Pavlov A.P.* Enchaînement des Aucelles et Aucellines du Crétacé Russe // Nouv. Mém. Soc. Imp. Natur. Moscou. 1907. T. 17. Liv. 1. P. 1–93.
- Spath L.F.* Additional observations on the invertebrates (chiefly ammonites) of the Jurassic and Cretaceous of East Greenland. 1. The *Hectoroceras* fauna of S.W. Jameson-Land // Medd. Grønland. 1947. V. 132. № 3. P. 1–69.

### Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–4. *Surites spasskensis* (Bogoslowsky): 1 – экз. ПИН, № 3990/486, фрагмокон: 1а, 1в – сбоку, 1б, 1г – с вентральной стороны; 2 – экз. ЦНИГР музей, № 5/623, фрагмокон: 2а – сбоку, 2б – с устья; 3 – экз. ПИН, № 3990/487, фрагмокон взрослой раковины с частью жилой камеры сбоку; 4 – экз. ПИН, № 3990/485, фрагмокон взрослой раковины с частью жилой камеры: 4а – сбоку, 4б – с вентральной стороны. Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (\*) отмечено начало жилой камеры.

1 – Московская обл., Лопатинский фосфоритный рудник, сб. автора; 2 – Рязанская обл., берег р. Оки у дер. Щатрище (изображен в: Богословский, 1896а, табл. IX, фиг. 1); 3, 4 – Рязанская обл., берег р. Оки ниже дер. Никитино, сб. автора; все – рязанский ярус, зона *Surites spasskensis*.

### Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–6. *Surites tzikwinianus* (Bogoslowsky): 1 – экз. ПИН, № 3990/481, фрагмокон: 1а – сбоку, 1б – с вентральной стороны; 2 – экз. ПИН, № 3990/480, фрагмокон сбоку; 3 – экз. ПИН, № 3990/479, фрагмокон сбоку; 4 – экз. ПИН, № 3990/478, фрагмокон: 4а – сбоку, 4б – с вентральной стороны; 5 – экз. ПИН, № 3990/494, фрагмокон: 5а – сбоку, 5б – с вентральной стороны; 6 – экз. ПИН, № 3990/493, фрагмокон: 6а – сбоку, 6б – с устья. Длина масштабной линейки 10 мм.

1, 2, 6 – Московская обл., Воскресенский р-н, Лопатинский фосфоритный рудник; 3–5 – Чувашия, Поречский р-н, берег р. Мени ниже д. Мишуково; все – рязанский ярус, зона *Surites tzikwinianus*; сб. автора.

## On the Zonal Index-Species of the Ryazanian Stage Standard Scale of Russian Platform

V. V. Mitta<sup>a, b, #</sup>

<sup>a</sup> *Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences,  
Moscow, Russia*

<sup>b</sup> *Cherepovets State University, Cherepovets, Russia*

<sup>#</sup> *E-mail: mitta@paleo.ru*

The relevance of recognition and indexes species of the standard ammonite-based zones of the Ryazanian Stage in the type region (from bottom to top of the Rjasanensis, Spasskensis, and Tzikwinianus zones) are discussed. The species *Surites spasskensis* (Nikitin, 1888) and *S. tzikwinianus* (Bogoslowsky, 1896) are re-examined and re-described. It has been established that these two phylogenetically successive species characterize two adjacent intervals of the geological section. For the first time, photographs of holotypes (by monotypy) of these species and of the lectotype of *Riasanites rjasanensis* (Nikitin, 1888) are published.

*Keywords:* Ammonoidea, Craspeditidae, Toliinae, *Surites*, Lower Cretaceous, Ryazanian, Spasskensis zone, Tzikwinianus zone, Russian Plattform

УДК 565.7:551.736.2(470.1)

## НОВЫЙ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ВИДЫ BLATTINOPSIDAE (INSECTA: BLATTINOPSIDA) ИЗ СРЕДНЕЙ ПЕРМИ РОССИИ

© 2021 г. Д. С. Аристов<sup>a, b, \*</sup>, А. П. Расницын<sup>a, c, \*\*</sup>

<sup>a</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

<sup>b</sup>Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия

<sup>c</sup>Музей естественной истории, Лондон, Великобритания

\*e-mail: danil\_aristov@mail.ru

\*\*e-mail: alex.rasnitsyn@gmail.com

Поступила в редакцию 31.08.2020 г.

После доработки 11.09.2020 г.

Принята к публикации 11.09.2020 г.

Рассмотрена фауна блаттинопсидовых насекомых из местонахождений Сояна и Тихие Горы (средняя пермь России). Описан *Glaphyrophlebia iva* sp. nov. из местонахождения Сояна. Переописаны *G. subcostalis* (Martynov, 1928) из Сояны и *G. gossica* (Martynov, 1930), nom. gessur. из Тихих Гор.

**Ключевые слова:** Insecta, Blattinopsida, Blattinopsidae, средняя пермь, Россия

**DOI:** 10.31857/S0031031X21030053

Небольшой палеозойский отряд Blattinopsida включает в себя одно семейство и два рода: Blattinopsis Giebel, 1867 и Glaphyrophlebia Handlirsch, 1906 с 12 и 15 видами, соответственно, распространенными в позднем карбоне и в ранней и начале средней перми [Hörschmeyer, Stapf, 2001; Beckemeyer, 2013; Аристов, 2015, и настоящая работа; другие роды, указанные в составе семейства (Hörschmeyer, Stapf, 2001; Béthoux, Jarzembowski, 2010), по нашему мнению, требуют дополнительного обоснования для отнесения к Blattinopsida]. Отряд Blattinopsida выделен сравнительно недавно (Родендорф, 1977), до этого, а нередко и сейчас, семейство Blattinopsidae включается в отряды Protoblattodea или Protorthoptera (Основы ..., 1962; Carpenter, 1992; Hörschmeyer, Stapf, 2001 и др.). Эта своеобразная группа вместе с другим небольшим позднепалеозойским отрядом Caloneurida занимает важное положение у корней огромного ствола Cimiciformes + Scarabaeiformes или Paraneoptera + Oligoneoptera в системе Мартынова–Родендорфа (Расницын, 1980a; Rasnitsyn, 2002).

Первые представители отряда Blattinopsida появляются в верхнем карбоне и известны из отложений Северной Америки и Европы (Hörschmeyer, Stapf, 2001; Rasnitsyn, 2002). В асельских отложениях Германии разнообразие блаттинопсидовых возрастает, при этом они составляют 11% остатков насекомых (Hörschmeyer, 1999). В разновозрастных отложениях Чехии и кунгурских местонахождениях США и России Blattinopsidae пред-

ставлены единичными видами (Kukalová, 1965; Beckemeyer, 2013; Аристов, 2015), составляющими менее 1% остатков насекомых (Beckemeyer, Hall, 2007; наши данные). В роудских, ранее уфимских (Лозовский и др., 2009), отложениях России возрастает доля блаттинопсид среди насекомых. Она составляет от 12% (воркутская серия Печорского бассейна) до 22% (местонахождение Тюлькино). В низах казанского яруса наблюдается падение доли и разнообразия отряда, более молодые его представители неизвестны. Ниже рассматриваются фауны российских местонахождений этого возраста (Сояна и Тихие Горы). В первом местонахождении известно два вида блаттинопсидовых, во втором — один. В обоих местонахождениях Blattinopsidae составляют менее 1% остатков насекомых. Подробнее о стратиграфии и палеонтологической характеристике Сояны и Тихих Гор см., соответственно, Naugolnykh (2015) и Наугольных, Пономаренко (2010).

На границе ранней и поздней казани происходит существенная смена фаун насекомых. Среди отрядов фитофагов, появившихся в карбоне (Caloneurida, Huperlida, Dictyoneurida, Mischopterida, Diaphanopterida и Blattinopsida), на этой границе вымирает 47% семейств, в том числе и Blattinopsidae, единственное семейство отряда. Остальные отряды, кроме Caloneurida и Huperlida, представлены после ранней казани единичными находками (Rasnitsyn et al., 2015). Возможно, это связано с аридизацией климата и сменой

типов захоронения с прибрежно-морских на внутриконтинентальные (Щербаков, 2008).

На этой же границе происходит и существенное обновление состава флоры (С.В. Наугольных, личн. сообщ., 2019). Полностью исчезают последние реликтовые представители крупных каламитов *Calamites gigas* Brongniart, 1828, имевших ксерофильные адаптации и, по всей видимости, представлявших собой фреатофиты, растения с глубоко расположенной корневой системой, использующие в качестве источника влаги грунтовые воды (Наугольных, 2005). Понижается видовое разнообразие гигро- и гидрофильных хвощевидных родов *Paracalamites* Zalessky, 1932 и *Paracalamitina* Zalessky, 1934 (о таксономическом статусе и экологических предпочтениях последнего рода см. Zalessky, 1934 и Naugolnykh, 2002) и папоротников (Есаулова, 1986). Заметно сокращается видовое разнообразие пельтаспермовых и гингофитов. При этом, в количественном отношении их представленность на фоне понижения разнообразия, напротив, увеличивается (аналитические данные см.: Есаулова, 1986, с. 43, рис. 9).

Все это могло послужить причиной вымирания блаттинопсидовых. Во всяком случае, из крупнейших (как и из всех остальных) верхнепермских местонахождений Исады (северодвинский ярус Вологодской обл. России) и Бельмонт (чаньсиньский ярус Нового Южного Уэльса, Австралия) блаттинопсиды неизвестны. При этом в этих местонахождениях найдены представители ряда отрядов, считавшихся вымершими после средней перми (Aristov et al., 2013).

Авторы признательны С.В. Наугольных (ГИН РАН) и А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) за важные замечания по тексту рукописи, С.В. Наугольных — также за консультацию по смене флоры в середине казанского века.

## ОТРЯД BLATTINOPSIDA

### СЕМЕЙСТВО BLATTINOPSIDAE BOLTON, 1925

#### Род *Glaphyrophlebia* Handlirsch, 1906

##### *Glaphyrophlebia subcostalis* (Martynov, 1928)

Табл. X, фиг. 1–5 (см. вклейку)

*Sindonopsis subcostalis*: Martynov, 1928, с. 61, табл. XII, фиг. 3; Handlirsch, 1937, с. 120.

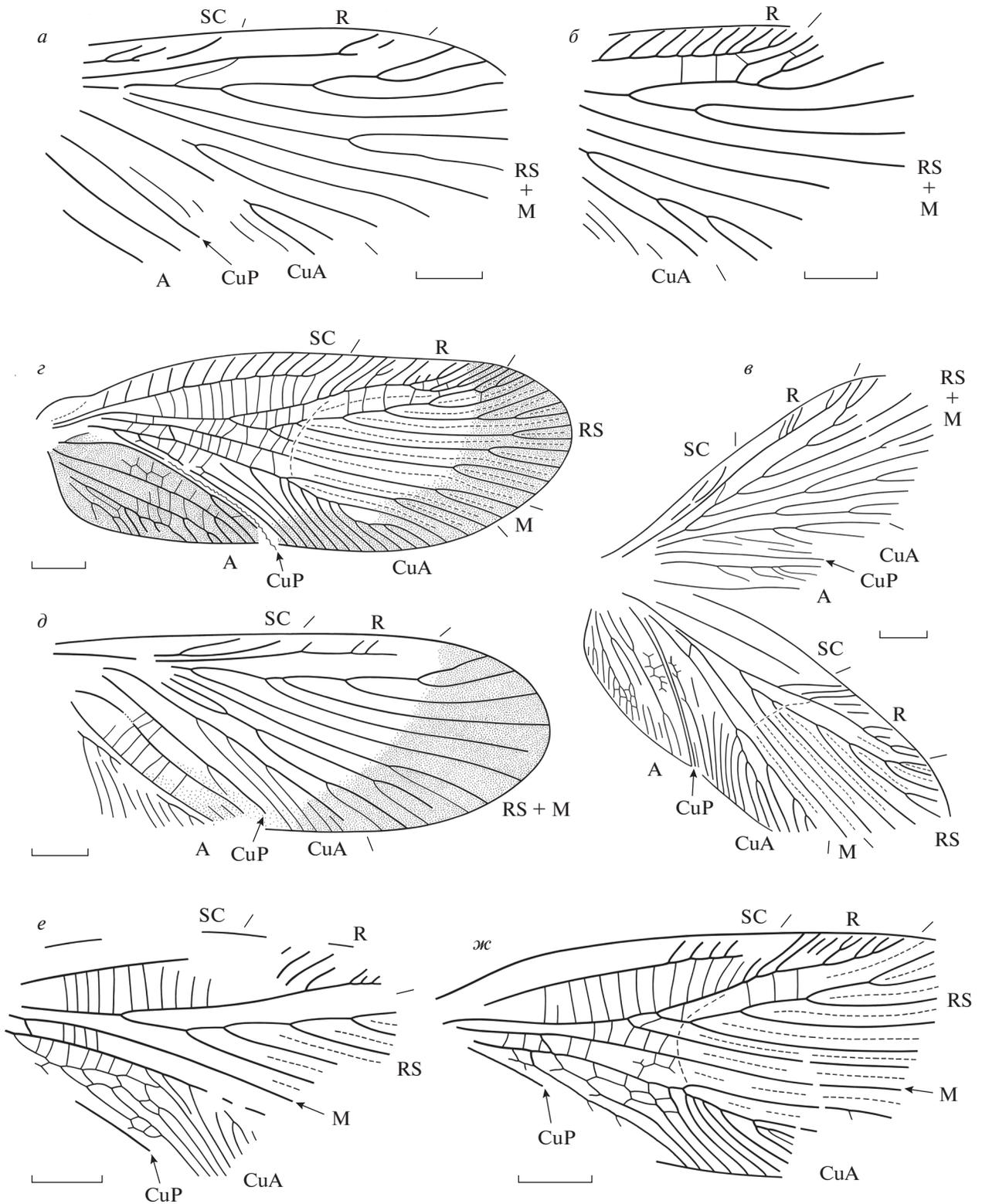
*Sindonopsis reducta*: Martynov, 1928, с. 61, табл. VII, фиг. 7; Handlirsch, 1937, с. 120; сведено в синонимы: Расницын, 1980б, с. 40; Hörschemeyer, Stapf, 2001, с. 85.

*Glaphyrophlebia subcostalis*: Расницын, 1980б, с. 40; Rasnitsyn, 2002, с. 108, рис. 110б, с; Hörschemeyer, Stapf, 2001, с. 85; Голубев и др., 2007, с. 232.

Г о л о т и п — ПИН, № 2050/18; отпечаток дистальной половины заднего крыла; Архангельская обл., прав. берег р. Союна в 56–60 км от устья; средняя пермь, казанский ярус, нижнеказанский подъярус, ивагорские слои.

О п и с а н и е (рис. 1, *a–d*). Мелкие насекомые с широкими передними крыльями (длина переднего крыла в 2.7 раза больше ширины). Переднее крыло с прекостальной лопастью (расширение основания костального поля, отделенное от остальной его части складкой). Передний край крыла выпуклый до его середины, далее слабоогнутый. Вершина крыла смещена к его переднему краю. Костальное поле у основания RS в 1.3 раза уже субкостального. SC с простыми передними ветвями, заканчивается у середины крыла, ее вершина резко изогнута вперед параллельно ветвям. Ствол R до и после основания RS изогнут S-образно. RS начинается сразу за базальной третью крыла, отходит от R одним стволом, гребенчатый назад, с пятью–шестью простыми основными ветвями и 10–13 окончаниями. M<sub>5</sub> впадает в CuA после ее разделения на ветви; M простая, с коротким концевым развилком, у середины крыла не параллельна его заднему краю. CuA начинает ветвиться до впадения M<sub>5</sub>, задняя (отходящая до впадения M<sub>5</sub>) ветвь простая или с двумя ветвями, не параллельна стволу CuA. Передняя ветвится беспорядочно, с 13–14 ветвями. CuP слабо изогнута к заднему краю крыла. Анальная область ланцетовидная, слабовыпуклая, отделена от ремигиума (основной части крыла) глубокой подвижной складкой вдоль CuP, т.е., преобразована в клавиш в понимании А.В. Горохова (2004). A<sub>1</sub> в основании с короткой слепой веткой вперед и с коротким концевым развилком, A<sub>2</sub> с несколькими ветвями, с 13–15 окончаниями. Поперечные жилки простые и образующие двойной ряд ячеек между A<sub>1</sub> и A<sub>2</sub>. Окраска в виде полосы вдоль вершины и заднего края, клавиш окрашен целиком. Нодальная линия слабо изогнута, хорошо заметна как тонкая складка от R до CuA.

Передний край заднего крыла вогнут в основании, далее слабовыпуклый, вершина закругленная. Субкостальное поле очень узкое, SC заканчивается перед серединой крыла, с небольшим количеством простых, пологих передних ветвей. R слабо S-образно изогнут, за вершиной SC с короткими, частыми, прямыми передними ветвями. RS лишен собственного основания [если только оно не было в самом основании крыла; видимое двойное основание M у экз. (на рис. 1, *d*) — вероятно индивидуальное уклонение, скорее всего анастомоз ветвей]. RS изогнут S-образно, гребенчатый назад, его граница с M не ясна, RS + M с девятью или более основными ветвями, некоторые ветви, выходящие на задний край крыла, с концевыми развилками. CuA плавно изогнута в основании, далее прямая, гребенчатая назад, с четырьмя–пятью тонкими задними ветвями. CuP слабо S-образно изогнута, простая или с короткой, тонкой, слепой ветвью в кубитальном поле. A<sub>1</sub> изогнута S-образно, с тонкими, частью слепыми задними



**Рис. 1.** Представители семейства Blattinopsidae из средней перми России: *a–д* – *Glaphyrophlebia subcostalis* (Martynov, 1928): *a* – голотип ПИН, № 2050/18, переднее крыло; *б* – экз. ПИН, № 2050/19 (голотип *Sindonopsis reducta* Martynov, 1928), переднее крыло; *в* – экз. ПИН, № 3353/198, переднее и заднее крылья; *г* – реконструкция переднего крыла на основе экз. ПИН, №№ 3353/203 и 210; *д* – экз. ПИН, № 3353/200, заднее крыло; местонахождение Сояна; *е* – *Glaphyrophlebia rossica* (Martynov, 1931) nom. reSUR., голотип ПИН, № 2295/113; местонахождение Тихие Горы; *ж* – *Glaphyrophlebia iva* sp. nov., голотип ПИН, № 2455/128, переднее крыло; местонахождение Сояна. Длина масштабной линейки на *a, б, г–ж* соответствует 1 мм, на *в* – 2 мм.

ветвями.  $A_2$  простая, изогнута к заднему краю крыла.  $A_3$  (югальная жилка) с задним гребнем тонких ветвей. Поперечные жилки простые, окраска вдоль вершины и заднего края крыла.

Размеры в мм: длина переднего крыла 10–11, заднего 8–9.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 2050/19 (голотип *Sindonopsis reducta* Martynov, 1928) и экз. ПИН, №№ 3353/198, 200, 203 и 210 из того же местонахождения.

*Glaphyrophlebia rossica* (Martynov, 1931) nom. ressur.

Табл. X, фиг. 6

*Sidon rossicum*: Martynov, 1931, с. 154, рис. 4.

*Glaphyrophlebia rossicum*: Carpenter, 1966, с. 70; сведен в синонимы к *Glaphyrophlebia subcostalis*: Расницын, 1980б, с. 40.

Голотип — ПИН, № 2295/113; Татарстан, Менделеевский р-н, прав. берег р. Кама у пристани Тихие горы, местонахождение Тихие Горы; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, лингуловые слои байтуганской свиты.

Описание (рис. 1, е). Мелкие насекомые. Передний край переднего крыла выпуклый посредине. Костальное поле у основания RS в 1.2 раза шире субкостального, SC заканчивается перед серединой крыла. Ствол R до основания RS прямой, далее слабо S-образно изогнут. RS начинается в базальной трети крыла, отходит от R одним стволом, гребенчатый назад, более чем с пятью ветвями.  $M_5$  впадает в CuA после ее разделения на ветви, M до дистальной трети крыла простая, у середины крыла не параллельна его заднему краю. CuA начинает ветвиться до впадения  $M_5$ , с более чем 10 окончаниями, ее задняя (отходящая до впадения  $M_5$ ) ветвь гребенчатая вперед, идет параллельно стволу CuA. Основание CuP прямое. Поперечные жилки простые и образующие двойной ряд ячеек в медиальном поле и в поле между ветвями CuA.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 8.

Замечание. *G. rossica* был сведен в синонимы к *G. subcostalis* (Расницын, 1980б). Переописание этих видов показало, что задняя ветвь CuA у *G. subcostalis* простая у всех многочисленных экземпляров (у *G. rossica* эта ветвь гребенчатая, см. выше). Это, как и находка этих видов в разных местонахождениях, позволяет нам восстановить *G. rossica* из синонимов.

Материал. Голотип.

*Glaphyrophlebia iva* Aristov et Rasnitsyn, sp. nov.

Табл. X, фиг. 7

Название вида от местонахождения Ива-Гора (=Сояна).

Голотип — ПИН, № 2455/128, обратный отпечаток неполного переднего крыла; Архангельская обл., прав. берег р. Сояна в 56–60 км от устья; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, ивагорские слои.

Описание (рис. 1, ж). Мелкие насекомые. Передний край переднего крыла слабоогнутый в основании, далее слабовыпуклый. Костальное поле у основания RS в 1.5 раза уже субкостального, SC заканчивается перед серединой крыла. Ствол R до и после оснований RS слабо S-образно изогнут; R с девятью передними ветвями, заканчивается перед дистальной третью крыла. RS начинается на границе базальной трети крыла, отходит от R двумя стволами, передний правильно гребенчатый назад, с пятью основными ветвями, задний до дистальной трети крыла простой. M до дистальной трети крыла простая, у середины крыла параллельна его заднему краю.  $M_5$  впадает в CuA после ее разделения на ветви. Передняя ветвь CuA до нодальной линии простая, задняя не параллельна ее стволу, обильно ветвится; в целом CuA с более чем с 10 ветвями. CuP в средней части прямая. Поперечные жилки простые. Нодальная линия выглядит как слабое вдавление, в остальном как у *G. subcostalis*.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 10.

Сравнение. Новый вид наиболее близок к *G. subcostalis* (Martynov, 1928) из местонахождения Сояна, от которого отличается за счет RS, отходящего от R двумя стволами. У *G. subcostalis* RS отходит от R одним стволком (см. выше).

Материал. Голотип.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов Д.С. Членистоногие // Жужгова Л.В., Пономарева Г.Ю., Аристов Д.С., Наугольных С.В. Чекарда — местонахождение пермских ископаемых насекомых и растений. Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т, 2015. С. 58–112.
- Голубев В.К., Щербаков Д.Е., Аристов Д.С. и др. Тихие Горы. Местонахождение насекомых, рыб и растений казанского яруса // Геологические памятники природы Республики Татарстан / Ред. Ларочкина И.А., Силантьев В.В. Казань: Акварель-Арт, 2007. С. 223–229.
- Горохов А.В. Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera // Лекции памяти Н.А. Холодковского. 2004. Вып. 57. № 1. С. 1–54.
- Есаулова Н.К. Флора казанского яруса Прикамья. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1986. 174 с.
- Лозовский В.Р., Миних М.Г., Грунт Т.А. и др. Уфимский ярус Восточно-Европейской шкалы: статус, валидность, корреляционный потенциал // Стратигр. Геол. корреляция. 2009. Т. 17. № 6. С. 46–58.
- Наугольных С.В. Пермский каламит *Calamites gigas* Brongniart, 1828: морфологическая концепция, палеоэкология и значение для палеофитогеографии и палеоклиматологии // Палеонтол. журн. 2005. № 3. С. 94–103.

- Наугольных С.В., Пономаренко А.Г.* Предполагаемые следы питания жуков в древесине кониферофита из казанского яруса Прикамья // Палеонтол. журн. 2010. № 4. С. 105–110.
- Основы палеонтологии. Членистоногие. Трахейные и хелицеровые / Ред. Родендорф Б.Б. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 560 с.
- Расницын А.П.* Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980а. 192 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 174).
- Расницын А.П.* Надотряд Caloneuroidea. Отряд Blattinopsida // Историческое развитие класса насекомых / Ред. Родендорф Б.Б., Расницын А.П. М.: Наука, 1980б. С. 38–41 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 178).
- Родендорф Б.Б.* О рационализации названий таксонов высокого ранга в зоологии // Палеонтол. журн. 1977. № 2. С. 14–22.
- Щербаков Д.Е.* О пермских и триасовых энтомофаунах в связи с биогеографией и пермо-триасовым кризисом // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 15–32.
- Aristov D.S., Bashkuev A.S., Golubev V.K. et al.* Fossil insects of the Middle and Upper Permian of European Russia // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 7. P. 641–832.
- Beckemeyer R.J.* A new species of Glaphyrophlebia Handlirsch, 1906 (Insecta: Neoptera: Blattinopsidae) from the Lower Permian Wellington Formation of Noble County, Oklahoma, USA // The Carboniferous-Permian Transition. Bull. New Mexico Mus. Natur. Hist. and Sci. 2013. V. 60. P. 7–11.
- Beckemeyer R.J., Hall J.D.* The entomofauna of the Lower Permian fossil insect beds of Kansas and Oklahoma, USA // Afr. Invertebr. 2007. V. 48. № 1. P. 23–39.
- Béthoux O., Jarzembowski E.A.* New basal neopterans from Writhlington (UK, Pennsylvanian) // Alavesia. 2010. V. 3. P. 87–96.
- Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Pt 11. The orders Protorthoptera and Orthoptera // Psyche. 1966. V. 73. P. 46–88.
- Carpenter F.M.* Superclass Hexapoda // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. 4: Arthropoda, Vol. 3–4 / Eds. Moore R.C. et al. Boulder; Lawrence: Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press, 1992. 655 p.
- Handlirsch A.* Neue Untersuchungen über die Fossilen Insecten. I. Teil // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1937. Bd 48. P. 1–140.
- Hörschemeyer T.* Fossil insects from the Lower Permian of Niedermoschel (Germany) // Proc. 1st Intern. Palaeoentomol. Conf. Moscow. 1998. Bratislava: AMBA projects, 1999. P. 57–60.
- Hörschemeyer T., Stapf H.* Review of Blattinopsidae (Protorthoptera) with description of new species from the Lower Permian of Niedermoschel (Germany) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abhandl. 2001. V. 221. № 1. P. 81–109.
- Kukalová J.* Permian Protelytroptera, Coleoptera and Protorthoptera (Insecta) of Moravia // Sborn. Geol. Ved, Paleontol. 1965. V. 6. P. 61–95.
- Martynov A.* Permian fossil insects of North-East Europe // Тр. Геол. Муз. АН СССР. 1928. Т. 4. С. 37–130.
- Martynov A.* New Permian insects from Tikhie Gory. II. Neoptera (excluding Miomoptera) // Тр. Геол. Муз. АН СССР. 1931. Т. 8. С. 149–212.
- Naugolnykh S.V.* Paracalamitina striata – a newly reconstructed equisetophyte from the Permian of Angaraland // J. Paleontol. 2002. V. 76. № 2. С. 377–385.
- Naugolnykh S.V.* Fossil flora from the Kazanian (Middle Permian) Iva-Gora locality, Soyana river, Arkhangelsk Region, Russia // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 11. P. 1193–1205.
- Rasnitsyn A.P.* Order Blattinopsida Bolton, 1906 // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.Q. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 106.
- 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.
- Zalessky M.D.* Observations sur les végétaux permien du bassin de la Petchora. I. // Bull. Acad. Sci. USSR. 1934. № 1–2. P. 241–290.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1–5. *Glaphyrophlebia subcostalis* (Martynov, 1928): 1 – голотип ПИН, № 2050/18, переднее крыло; 2 – экз. ПИН, № 2050/19, переднее крыло; 3 – экз. ПИН, № 3353/198, переднее и заднее крылья; 4 – переднее крыло; 5 – экз. ПИН, № 3353/200, заднее крыло; местонахождение Сояна; средняя пермь.

Фиг. 6. *Glaphyrophlebia rossica* (Martynov, 1931) nom. ressur., голотип ПИН, № 2295/113; местонахождение Тихие Горы; средняя пермь.

Фиг. 7. *Glaphyrophlebia iva*, sp. nov., голотип ПИН, № 2455/128, переднее крыло; местонахождение Сояна; средняя пермь.

**New and Little Known Blattinopsidae (Insecta: Blattinopsida)  
from Middle Permian of Russia**

**D. S. Aristov<sup>a, \* #</sup>, A. P. <sup>#</sup>Rasnitsyn<sup>a, c, ##</sup>**

<sup>a</sup> *Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

<sup>b</sup> *Cherepovets State University, Cherepovets, Russia*

<sup>c</sup> *The Natural History Museum, London, London, Great Britain*

<sup>#</sup> *E-mail: danil\_aristov@mail.ru*

<sup>##</sup> *E-mail: alex.rasnitsyn@gmail.com*

Fauna of the insect order Blattinopsida in the fossil sites Soyana and Tikhie Gory (Middle Permian of Russia) is considered. *Glaphyrophlebia iva* sp. nov. from Soyana is described, *G. subcostalis* (Martynov, 1928) from Soyana and *G. rossica* (Martynov, 1930), nom. ressur. from Tikhie Gory are redescribed, and *G. rossicum* is resurrected from a synonym of *G. subcostalis*.

**Keywords:** Insecta, Blattinopsida, Blattinopsidae, Middle Permian, Russia

УДК 595.722

## PERIPLANETA (?) PERIALLA SP. NOV., ЛИЧИНКА ТАРАКАНА ПОДСЕМЕЙСТВА BLATTINAE (DICTYOPTERA, BLATTIDAE) ИЗ РОВЕНСКОГО ЯНТАРЯ

© 2021 г. Л. Н. Анисюткин<sup>a, \*, \*\*</sup>, Е. Э. Перковский<sup>b, c, \*\*\*</sup>

<sup>a</sup>Зоологический институт РАН, Санкт Петербург, Россия

<sup>b</sup>Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, Украина

<sup>c</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

\*e-mail: Leonid.Anisyutkin@zin.ru

\*\*e-mail: leonid.dictyoptera@gmail.com

\*\*\*e-mail: perkovsk@gmail.com

Поступила в редакцию 18.08.2020 г.

После доработки 16.10.2020 г.

Принята к публикации 16.10.2020 г.

По личинке из ровенского янтаря описан вид *Periplaneta (?) perialla* sp. nov., условно отнесенный к роду *Periplaneta*. Дано подробное морфологическое описание нового вида и его сравнение с современными тараканами. Показано, что ископаемая личинка, как и современные личинки и бескрылые имаго *Blattidae*, уже обладала характерно модифицированной вершиной брюшка. Это первое обнаружение тараканов современного подсемейства *Blattinae* в эоценовых отложениях Украины и первая находка янтарного насекомого из местонахождения Маневичи Волынской области.

**Ключевые слова:** тараканы, *Dictyoptera*, *Blattidae*, *Periplaneta (?) perialla* sp. nov., систематика, морфология, палеонтология, прибор

**DOI:** 10.31857/S0031031X21030041

### ВВЕДЕНИЕ

Все современные тараканы (*Blattoidea* Latreille, 1810) являются монофилетической группой (Анисюткин, Горохов, 2005; Grimaldi, Engel, 2005), вероятно, возникшей в юре. В настоящее время практически нет сомнений в том, что термиты являются пedomорфными тараканами современного типа (Nalepa, 2011; Krishna et al., 2013). Бесспорные термиты появляются в неокоме Забайкалья (Vršansky, Aristov, 2014). В ровенском янтаре термиты представлены почти исключительно остатками крылатых особей, именно с этой группы началось систематическое изучение ровенского янтаря (Перковский, 2000; Perkovsky, Vasilenko, 2020; Perkovsky, Nel, 2021). В отличие от термитов, почти все семейства которых миниатюризованы по сравнению с близкородственными тараканами, нередкие в ровенском янтаре тараканы представлены преимущественно личинками или неполными остатками, определенными в лучшем случае до семейства (Perkovsky et al., 2010), либо указанными только в качестве сининклюзов (Ignatov et al., 2019). Тараканы и термиты составили 0.7% от всех артропод первой из иссле-

дованных ровенских репрезентативных коллекций (Perkovsky et al., 2007).

Эволюция тараканов изучена недостаточно, поэтому ценна любая информация об ископаемых *Blattoidea*. В этой работе из ровенского янтаря описывается личинка таракана из современного подсемейства *Blattinae* Latreille, 1810, имеющая специализированный, аналогично современным представителям, VII тергит брюшка.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Рисунки и фотографии выполняли с помощью бинокулярного микроскопа Leica MZ 16, дальнейшую прорисовку и изучение деталей проводили с использованием бинокулярного микроскопа МБС-10. Номенклатура вооружения переднего края передних бедер дается по Г.Я. Бей-Биенко (1950) и Л. Роту (Roth, 2003).

Голотип нового вида хранится в коллекции Ин-та зоологии НАН Украины в Киеве (ИЗШК). Это второй вид ископаемых насекомых из Волынской области и первая находка янтарного таракана из Маневичского р-на. Местонахождение находится в 7 км сев. Маневичей. Ранее из Во-

лынской обл. была описана ископаемая цикадка (Dietrich, Perkovsky, 2020). Маневичский р-н находится в бассейнах рр. Стырь и Стоход. Предположительно новая находка происходит из той же части ровенского янтарного леса, что и янтари Зареченского и Владимирецкого р-нов Ровенской области (Martynova et al., 2019; Mamontov et al., 2019, 2020; Perkovsky, Makarkin, 2019, 2020; Lyubarsky, Perkovsky, 2020; Makarkin, Perkovsky, 2020; Perkovsky, Vasilenko, 2020; Perkovsky et al., 2020; Simutnik et al., 2020).

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

СЕМЕЙСТВО BLATTIDAE LATREILLE, 1810

ПОДСЕМЕЙСТВО BLATTINAE LATREILLE, 1810

Род *Periplaneta* Burmeister, 1838

Типовой вид — *Blatta americana* L., 1758, по последующему обозначению (Opinion 104, 1928).

Видовой состав и распространение. 53 современных вида, всеветно распространенных, преимущественно в тропиках и субтропиках (Beccaloni, 2014). Некоторые виды, например, *P. japonica* Karny, 1908, могут переносить зимовку в условиях умеренного климата (Tanaka, Tanaka, 1997; Aoyama et al., 2013). Современные широко распространенные перипланеты, например, *P. americana* (L., 1758), *P. australasiae* (Fabricius, 1775) и *P. fuliginosa* Serville, 1838, обязаны своими широчайшими ареалами человеческой деятельности.

Из эоцена известны *P. succinica* Shelford, 1910 (приабон, балтийский янтарь: Shelford, 1910a), а также *P. eocenica* Meunier, 1921 и *P. relictata* Meunier, 1921 из позднего ипра Месселя (Meunier, 1921; Lenz et al., 2015). Ряд известных по отпечаткам палеогеновых и неогеновых видов, отнесенных к роду *Periplaneta*, включая *P. eocenica* и *P. relictata*, нуждаются в ревизии (Vršanský et al., 2011). В любом случае, между ними и описываемым ниже *P. (?) perialla* sp. nov. лежит слишком большая временная (более 15 млн лет) и пространственная дистанция, чтобы подозревать синонимию.

З а м е ч а н и я. Согласно Р. Шельфорду (Shelford, 1910b), род *Periplaneta* характеризуется следующими признаками: половой диморфизм слабо выражен; надкрылья и крылья самцов и самок полностью развиты (могут быть слабо укорочены, но всегда полностью прикрывают брюшко сверху); пронотум достигает наибольшей ширины в своей каудальной половине; антенны, ноги, церки и стилусы длинные; вооружение бедер и голени хорошо развито. Нетрудно заметить, что род диагностируется по плезиоморфиям, возможно, за исключением формы пронотума, т.е., в его состав включают неспециализированных представителей Blattinae. Таким образом, очень вероятна

пара- или даже полифилия рода в его нынешнем понимании.

Принадлежность нового вида к подсемейству Blattinae (Blattidae) поддерживается следующими признаками: передненижние края передних бедер вооружены по типу А; VII тергит брюшка вогнутый, образует чашу с секретом тергальной железы; гипандрий почти симметричный, с цилиндрическими стилусами (подробнее см. раздел “Обсуждение”).

Наличие отчетливых крыловых зачатков уже у личинки младшего или среднего возраста (см. описание ниже) указывает на полнокрылость имаго.

Новый вид отнесен к роду *Periplaneta* условно, как к наиболее плезиоморфному в подсемействе Blattinae, включающему полнокрылых особей, к тому же, известному из балтийского янтаря (Shelford, 1910b).

*Periplaneta (?) perialla* Anisyutkin et Perkovsky, sp. nov.

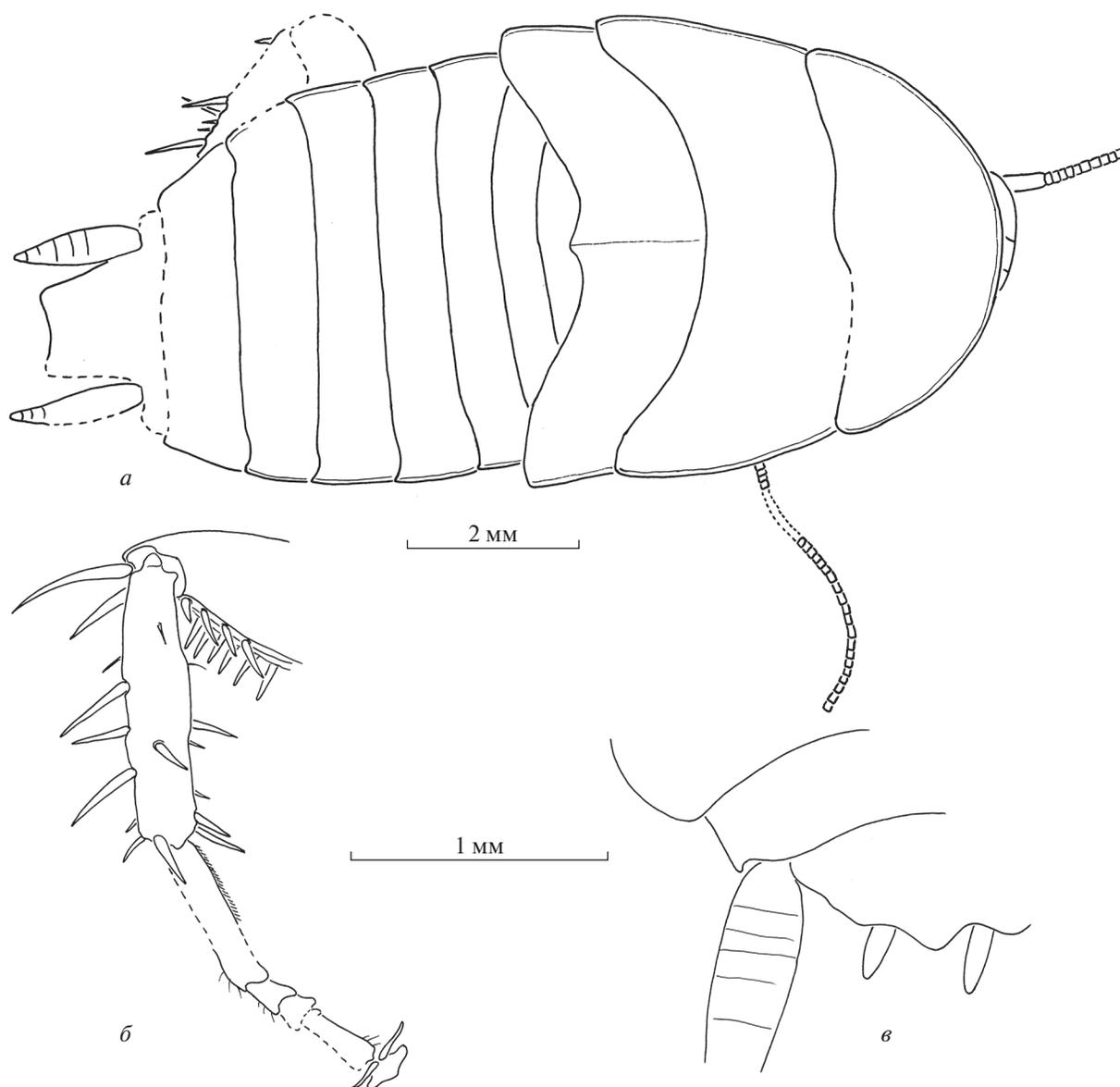
Табл. XI, фиг. 1–3 (см. вклейку)

Н а з в а н и е вида от *periallos* *греч.* — прежде всех; ж. р.

Г о л о т и п — ИЗШК Ма-12, личинка самца младшего или среднего возраста; Маневичи, ровенский янтарь; поздний эоцен.

Инклюз неправильно прямоугольной формы, приблизительно  $20 \times 16 \times 9$  мм, сверху (со стороны дорсальной стороны таракана) округленный, снизу плоский; вес 9.7 г после первичной обработки, включает только голотип нового вида; прозрачный, но с многочисленными трещинами. Экземпляр расположен в дорсальном положении, практически целый, но многочисленные трещины затрудняют изучение и почти закрывают его снизу.

О п и с а н и е (рис. 1). Личинка самца младшего или среднего возраста. Окраска, насколько можно судить по инклюзу, черно-коричневая, местами красноватая; боковые участки про-, мезо- и метанотума более светлые (табл. XI, фиг. 1). Опушение слабо выражено, отдельные более крупные щетинки располагаются по краям тергитов груди и брюшка, на церках и антеннах (табл. XI, фиг. 1). Тергиты груди и брюшка гладкие, не скульптурированы, какие-либо выросты или бугорки на них отсутствуют. Голова слабо выступающая из-под пронотума; глаза крупные, не соприкасающиеся на темени (табл. XI, фиг. 1; рис. 1, а). Антенны длинные; скапус короткий, примерно в 2–3 раза длиннее своей ширины, шире последующих сегментов антенн; педицеллум примерно равной длины и ширины; за педицеллумом располагается удлинённый сегмент (именно он виден на табл. XI, фиг. 1 и рис. 1, а); далее сегменты короткие, поперечные (табл. XI, фиг. 1;



**Рис. 1.** *Periplaneta (?) perialla* sp. nov., голотип ИЗШК Ма-12: *a* – тело сверху, верхне-боковой вид; *б* – левая передняя нога слева и сзади; *в* – вершина брюшка снизу.

рис. 1, *a*). Пронотум колоколовидный, поперечный, передний и боковые края закругленные, задний – почти прямой, медиально слабо выступающий (табл. XI, фиг. 1; рис. 1, *a*). Мезо- и метанотум поперечные, зачатки крыльев хорошо заметны, оттянуты назад, боковые края слабо выпуклые, почти прямые; задний край мезонотума вогнутый и округленный, метанотума – угловидно выступающий, метанотум с продольной бороздой (табл. XI, фиг. 1; рис. 1, *a*). Передненижние края передних бедер вооружены по типу А; на инклизе различимы 8 шипов, из них два крупных вершинных (табл. XI, фиг. 2; рис. 1, *б*). Передние голени не утолщены; вооружение средних и задних бедер и голени хорошо развито (табл. XI,

фиг. 2, 3; рис. 1, *б*). Первые членики (=метатарзусы или базитарзусы) передней и средней лапок в длину примерно равны остальным членикам вместе взятым, с рядами коротких шипиков по нижнему краю, аролии (=присоски между коготками) крупные, в длину более половины длины коготка; коготки простые, симметричные (табл. XI, фиг. 2, 3; рис. 1, *б*). I и II тергиты брюшка по заднему краю округленные; III–VI тергиты с почти прямыми задними краями, слабо округленными боковыми и оттянутыми назад заднебоковыми углами (табл. XI, фиг. 1; рис. 1, *a*); VII тергит вогнут, покрыт комковатой массой, распространяющейся назад, до анальной пластинки (табл. XI, фиг. 1). Анальная пластинка трапециевидная, по

заднему краю вогнутая; церки веретеновидные, уплощенные, с отчетливыми, но плотно соединенными члениками (табл. XI, фиг. 1; рис. 1, а, в). Гипандрий по заднему краю синусоидально изогнутый, выступающий между стилусами; стилусы короткие, цилиндрические, левый стилус немного длиннее и тоньше правого (рис. 1, в).

Размеры в мм: длина тела ~11.0, длина пронотума 2.5, длина мезонотума 1.6, длина метанотума 1.6, ширина пронотума 4.0, ширина мезонотума 5.5, ширина метанотума 5.4, длина передней голени – 1.3, длина задней голени – ~2.8, длина церка – ~1.8.

Сравнение. *Periplaneta* (?) *perialla* sp. nov. отличается от *P. succinica*, как и от прочих представителей родов *Periplaneta* и *Blatta* L., 1758, наличием крупных аролиумов (табл. XI, фиг. 2, 3; рис. 1, б). Также новый вид отличается от *P. succinica* вооружением передних бедер, а именно наличием как минимум четырех шипов по задне-нижнему краю (табл. XI, фиг. 2; рис. 1, б), тогда как у *P. succinica* на задне-нижнем краю располагается только один шип (Shelford, 1910b).

Следует отметить, что *P. succinica* был описан по единственной самке из балтийского янтаря (Shelford, 1910b). В настоящее время место хранения экземпляра неизвестно: вероятно, он был утрачен в ходе бурных событий XX в. Вид известен только по первоначальному описанию, достаточно подробно, но не сопровождающемуся рисунками. Описание не вызывает сомнений в принадлежности этого вида к роду *Periplaneta*, за исключением необычно малых размеров: длина тела – 18 мм, длина надкрылий – 12 мм (Shelford, 1910b), тогда как представители *Periplaneta*, как правило, крупнее.

Замечания. Строение VII тергита брюшка, вогнутого и покрытого комковатой массой, очевидно, аналогично таковому многих современных личинок и короткокрылых представителей *Blattidae*, у которых вогнутые VI и/или VII тергиты брюшка образуют чашу, заполненную липким секретом железы или желез, расположенных на межсегментной мембране. Таким образом, *P. (?) perialla* sp. nov. демонстрирует, что уже третичные Blattidae имели характерную железистую структуру на вершине брюшка. Поскольку данные структуры хорошо развиты у личинок и короткокрылых самок, реже у короткокрылых или бескрылых самцов (Anisyutkin, 2014, рис. 9), то можно предположить их защитную функцию.

Укороченные цилиндрические стилусы характерны для личинок *Blattidae*; в то же время их асимметрия необычна для семейства, но она может объясняться неравномерностью роста у личинок.

Хорошо развитые аролиумы не свойственны представителям *Periplaneta*; такое их строение мо-

жет отражать большую фитофильность *P. (?) perialla* sp. nov. Необходимо отметить, что наличие развитых аролиумов не является редкостью для *Blattidae*: в частности, у *P. americana* аролиумы хорошо различимы, но при этом они заметно меньше по ловины длины коготка лапки. У описанного из бирмита (Qiu et al., 2020) и очень близкого к *Periplaneta* рода *Cretaperiplaneta* Qiu, Che et Wang, 2020 аролиумы хорошо развиты, хотя и относительно меньших размеров, чем у *P. (?) perialla* sp. nov.

Материал. Голотип.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Размер куска янтаря свидетельствует о том, что таракан попал в смолу на стволе или толстой ветви (Перковский и др., 2012); современные Blattidae также встречаются на стволах и толстых ветвях деревьев.

Поскольку личинки даже современных тараканов, как правило, неопределимы вне надежной ассоциации с имаго, следует подробнее остановиться на систематическом положении нового вида.

В настоящее время выделяют девять семейств современных тараканов (Beccaloni, 2014): *Corydiidae* Saussure, 1864, *Nocticolidae* Bolivar, 1892, *Cryptocercidae* Handlirsch, 1925, *Blattidae*, *Lamproblattidae* McKittrick, 1964, *Tryonicidae* McKittrick et Mackerras, 1965, *Anaplectidae* Walker, 1868, *Ectobiidae* Brunner von Wattenwyl, 1865 и *Blaberidae* Saussure, 1864.

Изученный экземпляр хорошо отличается от представителей *Nocticolidae* и *Anaplectidae* более плотным габитусом, большими размерами и относительно более короткими ногами; от *Cryptocercidae* – наличием крыльев и свободной вершинной брюшка (у личинок *Cryptocercus* сравнимых размеров вершина брюшка уже отчетливо втянута в 7-й сегмент брюшка); от большинства *Corydiidae* – отсутствием густого опушения покровов и хорошо развитым вооружением бедер (для *Corydiidae* характерно густое опушение и ослабленное вооружение бедер). От некоторых мелких *Corydiidae* (напр., представителей *Stenoneura*, *Homopteroidea*, *Latindia*), которые могут не иметь хорошо заметного опушения, данный экземпляр отличается крупными размерами (имаго этих коридиид сравнимы по размерам с описываемой личинкой), вооружением передне-нижних краев передних бедер типа А (у мелких коридиид вооружение типов В и С) и уплощенными церками с плотно соединенными члениками (у мелких коридиид церки удлиненные с отчетливо разделенными члениками) (Roth, 1993, 1995; Qiu et al., 2019), а от *Lamproblattidae* и *Tryonicidae* – наличием крыльев (все представители этих семейств полностью бескрылы).

Для большинства представителей семейства Blaberidae характерно вооружение передних краев передних бедер по типу В и С; тип А отмечен только у некоторых представителей подсемейства Epilamprinae, например у *Gurneya rothi* Anisyutkin, 2016 (Anisyutkin, 2016). Но для большинства личинок и короткокрылых форм эпиламприн характерны ряды бугорков вдоль задних краев тергитов брюшка (Анисюткин, Горохов, 2001, рис. 20; Анисюткин, 2018, рис. 1, 7; Anisyutkin, Yushkova, 2017, рис. 7В), отсутствующие у нового вида.

Таким образом, наиболее вероятно принадлежность нового вида к семейству Blattidae или к семейству Ectobiidae. Однако имеется признак, позволяющий уточнить систематическое положение нового вида. Это характерное строение вершины брюшка: VI и/или VII тергиты брюшка вогнутые, по краям приподнятые, образуют чашу, заполненную липким секретом железы или желез, расположенных на межсегментной мембране (Anisyutkin, 2014, рис. 9). Подобная модификация брюшка присутствует у личинок и короткокрылых имаго представителей семейства Blattidae и подсемейства Nuctiborinae семейства Ectobiidae. Но для никтиборин характерно плотное мелкое опушение покровов (Shelford, 1908; Princis, 1960), отсутствующее у нового вида. Таким образом, можно утверждать, что новый вид принадлежит к семейству Blattidae.

Семейство Blattidae в настоящее время включает в себя четыре подсемейства (Beccaloni, 2014): Blattinae, Archiblattinae Kirby, 1904, Macrocerinae Roth, 1993 и Polyzosteriinae Handlirsch, 1925. Новый вид отличается от Archiblattinae хорошо развитым вооружением бедер и голеней (для архиблаттин характерна сильная редукция вооружения бедер и голеней) (Handlirsch, 1930); от Macrocerinae — умеренно длинными церками и простыми симметричными коготками лапок (у макроцерцин очень длинные церки и асимметричные, зазубренные по нижнему краю коготки) (Roth, 2003); от Polyzosteriinae — наличием крыльев и симметричными коготками лапок (большинство полизостериин бескрылы или короткокрылы и всегда имеют асимметричные коготки лапок) (Princis, 1960). Таким образом, новый вид может относиться только к подсемейству Blattinae. Мы условно относим его к роду *Periplaneta*, осознавая, что в его нынешнем понимании род является сборным и включает наиболее плезиоморфных блаттин.

Достоверный представитель Blattinae известен из бирмита (Qiu et al., 2020), поэтому обнаружение блаттин в ровенском янтаре не выглядит удивительным; более теплый климат ровенского янтарного леса (Legalov et al., 2018; Colombo et al.,

2020; Sokolov, Perkovsky, 2020) был благоприятнее для блаттин по сравнению с балтийским.

\* \* \*

Авторы искренне благодарны А.П. Власкину (Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины) за помощь в работе и рецензентам за их ценные замечания.

Исследование Л.Н. Анисюткина было выполнено в рамках гостемы АААА-А19-119020690101-6 (таксономическая).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анисюткин Л.Н.* Новый вид рода *Placoblatta* Bey-Bienko (Dictyoptera, Blaberidae, Epilamprinae) из Южного Вьетнама // Энтомол. обозр. 2018. Т. 97. № 2. С. 287–292.
- Анисюткин Л.Н., Горохов А.В.* Новые материалы о представителях рода *Morphna* Shelford (Dictyoptera, Blattida, Blaberidae) Индокитайского полуострова // Энтомол. обозр. 2001. Т. 80. № 2. С. 403–410.
- Анисюткин Л.Н., Горохов А.В.* О предполагаемом эволюционном сценарии возникновения высших таксонов таракановых (Dictyoptera) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Первая всеросс. научн. школа молодых ученых-палеонтологов, 20–22 октября 2004 г. Тез. докл. / Ред. Розанов А.Ю., Лопатин А.В., Пархаев П.Ю. М.: ПИН РАН, 2005. С. 109–116.
- Бей-Биенко Г.Я.* Насекомые таракановые. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 343 с. (Фауна СССР, нов. сер. № 40).
- Перковский Е.Э.* Первая находка суходревесных термитов (Isoptera, Kalotermitidae) эоценового возраста из ровенского янтаря // Доп. НАН України. 2000. № 9. С. 190–192.
- Перковский Е.Э., Расницын А.П., Власкин А.П., Расницын С.П.* К познанию структуры сообществ янтарного леса по данным сининкклюзов членистоногих в ровенском янтаре (поздний эоцен Украины) // Палеонтол. журн. 2012. № 3. С. 70–78.
- Anisyutkin L.N.* New and little known Blattidae (Dictyoptera) from the collection of the Muséum d'histoire naturelle de Genève // Rev. Suisse. Zool. 2014. V. 121. № 1. P. 33–50.
- Anisyutkin L.N.* New and little known Epilamprinae (Dictyoptera: Blaberidae) from the collections of the Muséum d'histoire naturelle de Genève and the Zoological Institute of Saint Petersburg. Part 2 // Rev. Suisse. Zool. 2016. V. 123. № 1. P. 139–152.
- Anisyutkin L.N., Yushkova O.V.* New data on cockroaches of the subfamily Epilamprinae (Dictyoptera: Blaberidae) from India and Sri Lanka, with descriptions of new species and the genital complex of *Aptera fusca* (Thunberg, 1784) // Zootaxa. 2017. V. 4236. № 1. P. 41–64. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4236.1.2>
- Aoyama S., Aoyama T., Mase N., Sasaki H.* New record of Japanese cockroach, *Periplaneta japonica* (Stoll), from Sapporo, Hokkaido, Japan // Med. Entomol. Zool. 2013. V. 64. № 4. P. 219–222.

- Beccaloni G.W.* Cockroach Species File Online. Version 5.0/5.0. World Wide Web electronic publication // 2014. <http://Cockroach.SpeciesFile.org> (accessed 28.09.2020).
- Colombo W.D., Gobbi F.T., Perkovsky E.E., Azevedo C.O.* Synopsis of the fossil Pristocerinae (Hymenoptera, Bethyloidea), with description of two new genera and species from Burmese, Taimyr, Baltic and Rovno ambers // *Hist. Biol.* 2020. <https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1733551>
- Dietrich C.H., Perkovsky E.E.* The first leafhopper (Hemiptera: Cicadellidae) from Eocene Rovno amber representing a new genus and species // *Palaeoentomology*. 2020. V. 3. № 2. P. 180–187.
- Grimaldi D., Engel M.S.* Evolution of the Insects. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 2005. 755 p.
- Handlirsch A.* Ordnung der Pterygogenea: Blattariae oder Schaben. Bd. 4. Progoneata Chilopoda Insecta. Lief. 8 // *Handbuch der Zoologie* / Eds. Kükenthal W., Krumbach T. Berlin; Leipzig: Walter de Gruyter & Co., 1930. S. 820–839.
- Ignatov M.S., Lamkowski P., Ignatova E.A. et al.* Mosses from Rovno Amber (Ukraine). 5. New findings and comparison of mosses from Rovno and Baltic amber // *Paleontol. J.* 2019. V. 53. № 10. P. 1084–1094.
- Krishna K., Grimaldi D.A., Krishna V., Engel M.S.* Treatise on the Isoptera of the World. V. I. Introduction // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 2013. V. 377. P. 1–200. <https://doi.org/10.1206/377.6>
- Legalov A.A., Nazarenko V.Yu., Perkovsky E.E.*, A new genus of fungus weevils (Coleoptera: Anthribidae) in Rovno amber // *Foss. Rec.* 2018. V. 21. P. 207–212.
- Lenz O.K., Wilde V., Mertz D.F., Riegel W.* New palynology-based astronomical and revised  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  ages for the Eocene maar lake of Messel (Germany) // *Intern. J. Earth Sci.* 2015. V. 104. P. 873–889.
- Lyubarsky G.Yu., Perkovsky E.E.* First Rovno amber species of the genus *Telmatophilus* (Coleoptera: Clavicornia: Cryptophagidae) from Veselukha floodplain // *Invertebr. Zool.* 2020. V. 17. № 1. P. 25–35. <https://doi.org/10.15298/invertzool.17.1.03>
- Makarkin V.N., Perkovsky E.E.* A new species of *Proneuronema* (Neuroptera, Hemerobiidae) from the late Eocene Rovno amber // *Zootaxa*. 2020. V. 4718. № 2. P. 292–300. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4718.2.11>
- Mamontov Yu.S., Atwood J.J., Perkovsky E.E., Ignatov M.S.* Hepatics from Rovno amber (Ukraine): *Frullania pycnoclada* and a new species, *F. vanae* // *The Bryologist*. 2020. V. 123. № 3. P. 421–430. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-123.3.421>
- Mamontov Yu.S., Ignatov M.S., Perkovsky E.E.* Liverworts from Rovno Amber (Ukraine). 8. *Frullania ekaterinae* sp. nov. and *F. schmalhauseni* sp. nov. // *Paleontol. J.* 2019. V. 53. № 10. P. 1095–1103.
- Martynova K.V., Perkovsky E.E., Olmi M., Vasilenko D.V.* New records of Upper Eocene chrysidoid wasps (Hymenoptera: Chrysoidea) from basins of Styr and Stokhod rivers (Rovno amber) // *Paleontol. J.* 2019. V. 53. № 10. P. 998–1023.
- Meunier F.* Die Insektenreste aus dem Lutetien // *Abhandl. Hess. Geol. Landes. Darmstadt*. 1921. V. 7. № 3. P. 2–16.
- Nalepa C.A.* Body size and termite evolution // *Evol. Biol.* 2011. V. 38. P. 243–257. <https://doi.org/10.1007/s11692-011-9121-z>
- Opinion 104. 57 generic names Placed in the Official List // *Smithson. misc. coll.* 1928. V. 73. № 5. P. 25–28.
- Perkovsky E.E., Makarkin V.N.* A new species of *Succinoraphidia* Aspöck and Aspöck, 2004 (Raphidioptera: Raphidioidea) from the late Eocene Rovno amber, with venation characteristics of the genus // *Zootaxa*. 2019. V. 4576. № 3. P. 570–580. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4576.3.9>
- Perkovsky E.E., Makarkin V.N.* A new species of *Symphorobius* Banks (Neuroptera: Hemerobiidae) from the late Eocene Rovno amber // *Palaeoentomology*. 2020. V. 3. № 2. P. 196–203.
- Perkovsky E.E., Nel A.* A new Rovno amber termite genus (Isoptera, Rhinotermitidae) from Styr river basin // *Palaeont. Electron.* 2021. V. 24. № 1. P. a05. <https://doi.org/10.26879/1127>
- Perkovsky E.E., Olmi M., Vasilenko D.V. et al.* First *Bocchus* Ashmead (Hymenoptera: Dryinidae) from Upper Eocene Rovno amber: *B. schmalhauseni* sp. nov. // *Zootaxa*. 2020. V. 4819. № 3. P. 544–556. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4819.3.6>
- Perkovsky E.E., Rasnitsyn A.P., Vlaskin A.P., Taraschuk M.V.* A comparative analysis of the Baltic and Rovno amber arthropod faunas: representative samples // *Afr. Invertebr.* 2007. V. 48. № 1. P. 229–245.
- Perkovsky E.E., Vasilenko D.V.* Evolution of tropical termites in early Paleogene with description of a new species of *Stylotermitidae* (Isoptera) from Rovno amber (late Eocene of Ukraine) // *Invertebr. Zool.* 2020. V. 17. № 3. P. 231–246.
- Perkovsky E.E., Zosimovich V.Yu., Vlaskin A.P.* Rovno amber // *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits* / Ed. Penney D. Manchester: Siri Sci. Press, 2010. P. 116–136.
- Princis K.* Zu Systematik der Blattarien // *Eos*. 1960. V. 36. P. 427–449.
- Qiu L., Liu Y.-C., Wang Z.-Q., Che Y.-L.* The first blattid cockroach (Dictyoptera: Blattodea) in Cretaceous amber and the reconsideration of purported Blattidae // *Cret. Res.* 2020. V. 109. P. 104359. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104359>
- Qiu L., Wang Z.-Q., Che Y.-L.* New and little known *Latindiinae* (Blattodea, Corydiidae) from China, with discussion of the Asian genera and species // *ZooKeys*. 2019. V. 867. P. 23–44.
- Roth L.M.* Revision of the cockroach genus *Ctenoneura* Hanitsch (Blattaria, Polyphagidae) // *Tijdschr. Entomol.* 1993. V. 136. P. 83–109.
- Roth L.M.* Revision of the cockroach genus *Homopteroidea* Shelford (Blattaria, Polyphagidae) // *Tijdschr. Entomol.* 1995. V. 138. P. 103–116.
- Roth L.M.* Systematics and phylogeny of cockroaches (Dictyoptera: Blattaria) // *Orient. Insect.* 2003. V. 37. P. 1–186.
- Shelford R.* Orthoptera. Fam. Blattidae. Subfam. Nyctiborinae // *Gen. Insect.* 1908. V. 74. P. 1–5.
- Shelford R.* On a collection of Blattidae preserved in amber, from Prussia // *J. Linn. Soc. Lond. Zool.* 1910a. V. 30. P. 336–355. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1910.tb02140.x>

Shelford R. Orthoptera. Fam. Blattidae. Subfam. Blattinae (=Periplanetinae) // Gen. Insect. 1910b. V. 109. P. 1–25.

Simutnik S.A., Perkovsky E.E., Vasilenko D.V. First record of *Leptoomus janzeni* Gibson (Hymenoptera, Chalcidoidea) from Rovno amber // J. Hymenoptera Res. 2020. V. 80. P. 137–145.

<https://doi.org/10.3897/jhr.80.58882>

Sokolov A.V., Perkovsky E.E. The first Eocene species of *Bacanius* (Coleoptera: Histeridae: Dendrophilinae) from Rovno amber // Russ. Entomol. J. 2020. V. 29. № 2. P. 157–160.

<https://doi.org/10.15298/rusentj.29.2.06>

Tanaka K., Tanaka S. Winter survival and freeze tolerance in a northern cockroach, *Periplaneta japonica* (Blattidae: Dictyoptera) // Zool. Sci. 1997. V. 14. № 5. P. 849–853. <https://doi.org/10.2108/zsj.14.849>

Vršanský P., Aristov D. Termites (Isoptera) from the Jurassic/Cretaceous boundary: Evidence for the longevity of their earliest genera // Eur. J. Entomol. 2014. V. 111. № 1. P. 137–141.

Vršanský P., Cifuentes-Ruiz P., Vidlička L. et al. Afro-Asian cockroach from Chiapas amber and the lost Tertiary American entomofauna // Geol. Carpat. 2011. V. 62. № 5. P. 463–475.

### Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–3. *Periplaneta* (?) *perialla* sp. nov., голотип ИЗШК Ма-12: 1 – тело сверху, верхне-боковой вид, стрелкой показан удлинённый сегмент антенн; 2 – голова, антенна и левая передняя нога слева и сзади; 3 – средняя и задняя ноги и брюшко слева.

## *Periplaneta* (?) *perialla* sp. nov., Cockroach Larva of the Subfamily Blattinae (Dictyoptera, Blattidae) from Rovno Amber

L. N. Anisyutkin<sup>a, #, ##</sup>, E. E. Perkovsky<sup>b, c, ###</sup>

<sup>a</sup> Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

<sup>b</sup> Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, Ukraine

<sup>c</sup> Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>#</sup>E-mail: Leonid.Anisyutkin@zin.ru

<sup>##</sup>E-mail: leonid.dictyoptera@gmail.com

<sup>###</sup>E-mail: perkovsk@gmail.com

A fossil cockroach, *Periplaneta* (?) *perialla* sp. nov., is described on the base of larva from Rovno amber. This species is provisionally ascribed to the genus *Periplaneta*. This is the first indication of a representative of the subfamily Blattinae, provisionally assigned to the modern genus *Periplaneta*, from the Eocene of Ukraine, and the first find of an amber insect from Manevychi location of Volyn Oblast. A detailed morphological description of the new species and comparison with modern cockroaches are given. It is shown that fossil larva has specifically modified abdominal apex characteristic of extant larval and wingless Blattidae.

**Keywords:** cockroaches, Dictyoptera, Blattidae, *Periplaneta* (?) *perialla* sp. nov., morphology, palaeontology, Rovno amber, systematics, taxonomy

УДК 567.31:551.734(470)

## НОВАЯ ФЕБОДОНТИДНАЯ АКУЛА ИЗ ДЕВОНА УРАЛА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ РОДА PHOEBODUS

© 2021 г. А. О. Иванов<sup>a, b, \*</sup>

<sup>a</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

<sup>b</sup>Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия

\*e-mail: [IvanovA-Paleo@yandex.ru](mailto:IvanovA-Paleo@yandex.ru)

Поступила в редакцию 10.07.2020 г.

После доработки 22.09.2020 г.

Принята к публикации 24.09.2020 г.

Из отложений среднего и верхнего девона Среднего и Южного Урала описывается новый вид фебодонтидных хрящевых рыб *Phoebodus curvatus*. Зубы нового вида отличаются от зубов других видов этого рода очень длинными, лингвально изогнутыми боковыми вершинами, узким лабиобазальным отростком, выступающим за лабиальный край. Проведен анализ распространения всех известных видов *Phoebodus*. Изменен объем пяти фебодонтидных зон. Две радиации видов отмечаются в позднем фране и в среднем–позднем фамене.

**Ключевые слова:** Хрящевые рыбы, Phoebodontidae, новый вид, зубы, девон, Урал, фебодонтидные зоны

**DOI:** 10.31857/S0031031X21030090

### ВВЕДЕНИЕ

Фебодонтидные хрящевые рыбы (отряд Phoebodontiformes) – одна из самых широко распространенных групп хрящевых рыб в позднем девоне. В данный отряд включено три рода: *Diademodus* Harris, 1951, *Phoebodus* St. John et Worthen, 1875 и *Thrinacodus* St. John et Worthen, 1875 (Ginter et al., 2010). Остатки фебодонтид в основном представлены изолированными зубами, но почти полный скелет *Thrinacodus* обнаружен в нижнекаменноугольных отложениях известного местонахождения Бер-Галч в Монтане, США (Grogan, Lund, 2008). Недавно скелет нового вида *Phoebodus saidselachus* найден в среднем фамене Марокко (Frey et al., 2019). Зубы акул, относящихся к 13 видам рода *Phoebodus*, встречены в морских отложениях живет–фаменского интервала многих регионов мира. Широкое распространение этих видов было использовано в предложенной фебодонтидной зональной шкале (Ginter, Ivanov, 1995, 2000).

Род *Phoebodus*, как и первый описанный его вид *Ph. sophiae* St. John et Worthen, были установлены по материалу из живетских отложений Айовы, США (St. John, Worthen, 1875). На протяжении достаточно продолжительного периода к этому роду относили зубы с тремя вершинами, почти равными по высоте, но, как выяснилось позже, некоторые из них к фебодонтидам не относятся (Ginter et al., 2010). Первая ревизия фебодонтид

(Ginter, Ivanov, 1992) позволила пересмотреть видовой состав рода, установить три новых вида и три неназванных таксона: *Phoebodus* sp. A, Ph. sp. B и Ph. sp. C. Два первых были позже описаны, как *Ph. latus* Ginter et Ivanov и *Ph. typicus* Ginter et Ivanov (Ginter, Ivanov, 1995). Ph. sp. C так и остался неописанным в качестве нового вида, несмотря на то, что его определяли в Австралии и Кузнецком бассейне (Trinajstic, George, 2009; Иванов, Родина, 2010), помимо тех местонахождений на Южном Урале и в Свентокшиских горах, где он был впервые отмечен. В предлагаемой работе описывается этот таксон, как новый вид, на основе ранее известных и новых экземпляров из живетских и франских отложений Среднего и Южного Урала.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Зубы нового вида рода *Phoebodus* обнаружены в нескольких местонахождениях на Среднем и Южном Урале. На Среднем Урале они найдены в двух местонахождениях – Покровское (рис. 1, б) и Кривой рог (рис. 1, а). Первое местонахождение находится в окрестностях с. Покровское на р. Бобровка (левый приток р. Ирбит), в 10 км к западу от г. Артемовский, Свердловская обл. Обнажения живетских и франских отложений расположены по обоим берегам р. Бобровки на протяжении более 2 км (Наседкина, Бороздина, 1999;

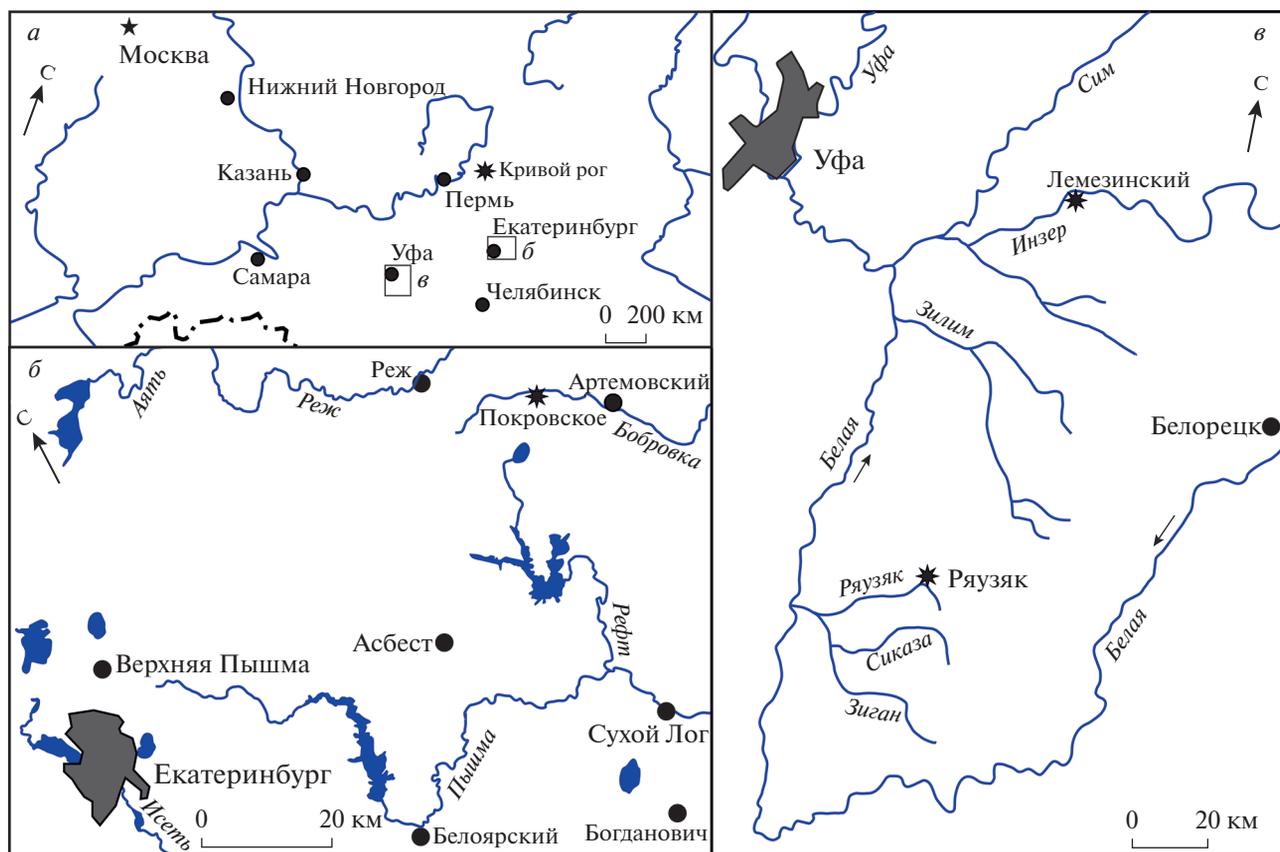


Рис. 1. Расположение изученных районов (а) и местонахождений нового вида в Свердловской области (б) и Башкортостане (в).

Бикбаев и др., 2014). Отложения высотинского горизонта среднего и верхнего живета представлены песчанистыми известняками с прослоями глин, а породы бродовского горизонта нижнего франа (возможно, и верхов живета) включают в себя неслоистые и массивные рифогенные известняки (Бикбаев и др., 2013). Кроме остатков разнообразных беспозвоночных, в местонахождении встречены микроостатки рыб: зубы *Phoebodus fastigatus* Ginter et Ivanov, *Ph. latus* Ginter et Ivanov и нового вида, разнообразные чешуи хрящевых, чешуи акантод, фрагменты пластинок птиктодонтидных плакодерм, зубы струнииформных саркоптеригий, зубы и чешуи лучеперых. Данные о присутствии зубов *Omalodus* sp. в этом местонахождении ошибочны (Бикбаев и др., 2014): омалодонтиды никогда не были найдены на Урале. Новый вид установлен в двух обнажениях в верхней части высотинского горизонта и нижней части бродовского горизонта, в интервале конодонтовых зон *disparilis* – *falsiovalis* (Бикбаев и др., 2014).

Местонахождение Кривой рог расположено на левом берегу р. Вильвы, в 2 км к юго-востоку от г. Гремячинска, Пермский край (рис. 1, а). Здесь в карбонатных отложениях мендымского горизон-

та верхнего франа, соответствующего конодонтовой зоне Lower rhenana, найдены зубы нового вида, а также *Phoebodus bifurcatus* Ginter et Ivanov, *Ph. latus* Ginter et Ivanov, фрагменты пластинок птиктодонтид и артродир, зубы струнииформов.

На Южном Урале новый вид встречен в двух местонахождениях Башкортостана – Лемезинский и Рязуяк (рис. 1, в). Лемезинский находится на левом берегу р. Инзер, у бывшего пос. Лемезинский, в 4 км к север-северо-западу от д. Габдюково. Отложения мендымского горизонта верхнего франа (соответствующие интервалу конодонтовой зоны Lower rhenana), где встречен новый таксон, представлены толщей переслаивания тонкоплитчатых битуминозных и толстоплитчатых пелитоморфных известняков с прослоями углисто-глинистых сланцев (Маслов и др., 2019). Помимо нового вида, комплекс ихтиофауны из этого местонахождения включает в себя хрящевых *Phoebodus bifurcatus* Ginter et Ivanov, *Protacrodontidae* indet., акантод и лучеперых.

Местонахождение Рязуяк расположено на правом берегу р. Рязуяк, в 5 км выше д. Саргаево. Зубы описываемого вида обнаружены здесь в верхнефранских отложениях аскынского гори-

зонта, в интервале, соответствующем конодонтовой зоне Upper ghenana, и представленном органическими и массивными пелитоморфными известняками с обильной фауной беспозвоночных (Artyushkova et al., 2011). Ихтиофауна этого интервала включает в себя зубы хрящевых *Phoebodus bifurcatus* Ginter et Ivanov, *Ph. latus* Ginter et Ivanov, *Ph. aff. fastigatus* Ginter et Ivanov, *Cladodoides* sp., *Protacrodus* sp., чешуи хрящевых, акантод и палеонисков.

Зубы нового вида различной сохранности, часто с обломанными вершинами, без повреждений наружной поверхности, но несколько экземпляров из местонахождения Покровское несут следы биоэрозии на поверхности коронки (табл. XII, фиг. 3; см. вклейку).

Фотографии выполнены на сканирующих электронных микроскопах JEOL JSM-T300, Cambridge CamScan-4 и TescanVEGA-II XMU в ресурсном центре “Геомодель” Научного парка Санкт-Петербургского государственного ун-та (СПбГУ) и в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН. Для изучения внутреннего строения зубов нового вида использовался рентгеновский микротомограф Skyscan 1172 ресурсного центра “Рентгенодифракционные методы исследования” Научного парка СПбГУ. Сканирование производилось с использованием следующих параметров: фильтр Al, напряжение 80–100 кВ, сила тока 100–124 мкА, шаг вращения 0.4°. Полученные микротомографические данные были обработаны с помощью компьютерных программ NRecon, DataViewer, CTVox, CTAn. Томографирование трех зубов показало, что васкулярные каналы частично заполнены веществом, близким по химическому составу к фосфату зубов, и из-за низкой контрастности на виртуальной реконструкции прослеживается только часть каналов.

Описанные экземпляры хранятся в Палеонтологическом музее СПбГУ (колл. ПМ СПбГУ №№ 7 и 74).

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

### К Л А С С CHONDRICHTHYES

### ПОДКЛАСС ELASMOBRANCHII

### О Т Р Я Д РХОЕБОДОНТИФОРМЕС

### СЕМЕЙСТВО РХОЕБОДОНТИДАЕ WILLIAMS IN ZANGERL, 1981

### Род *Phoebodus* St. John et Worthen, 1875

*Phoebodus curvatus* Ivanov, sp. nov.

Табл. XII, фиг. 1–6

*Phoebodus* sp. C: Ginter, Ivanov, 1992, с. 71–72, фиг. 5 А–С; Trinajstic, George, 2009, с. 651, табл. 1, фиг. 10; Иванов, Родина, 2010, рис. 2, фиг. 3.

*Phoebodus fastigatus* Ginter et Ivanov: Trinajstic, George, 2009, с. 648, 650 (part.), табл. 1, фиг. 11, 14.

На з в а н и е в и д а *curvatus* *лат.* — изогнутый.

Г о л о т и п — ПМ СПбГУ 74-1, зуб; Южный Урал, Республика Башкортостан, лев. берег р. Инзер, Лемезинский; верхний девон, фран, мендымский горизонт.

О п и с а н и е. Небольшие зубы с основанием шириной от 0.8 до 1.1 мм мезио-дистально. Фебодонтная коронка состоит из трех основных вершин: центральной и пары боковых, иногда с небольшими промежуточными вершинками. Вершины тонкие, заостренные, сигмоидально изогнутые, существенно наклоненные в лингвальном направлении, округлые в поперечном сечении, не учитывая бокового канта. Боковые вершины длинные: их высота более чем в 1.5 раза превышает высоту центральной, расходятся под углом в 30°–40° к центральной вершине. Хорошо выраженные режущие канты разделяют выпуклые лингвальную и лабиальную стороны вершин, у основания коронки канты соседних вершин сливаются. На внешней стороне боковых вершин кант не достигает основания. Боковые вершины расходятся от центральной в мезиальном и дистальном направлениях, образуя острый угол между ними. Вершины чаще гладкие, скульптура в виде тонких, редких ребрышек иногда заметна на лабиальной стороне. Основания центральной и боковых вершин располагаются по прямой линии вдоль лабиального края, промежуточные вершинки смещены в лабиальном направлении.

Основание овальной, реже округло-прямоугольной формы, направленное лингвально, вытянуто мезио-дистально, с узкой лабиальной частью, иногда с оттянутыми латеральными углами (табл. XII, фиг. 4–6). Пропорции основания варьируют: ширина превышает длину в 1.3–2 раза. Окклюзарная сторона выпуклая, несет апикальный сочленовный бугорок. Бугорок достаточно крупный и выпуклый, овальной формы, занимает большую часть поверхности основания и расположен близко к лингвальному краю. Базальная сторона вогнутая, с узким лабиобазальным отростком и утолщенным лингвальным краем. Отросток смещен за лабиальный край в окклюзарной проекции.

Вершины сложены ортодентином на большей части длины, и лишь в их основании присутствует остеодентин. Васкулярная система состоит из двух главных горизонтальных каналов, немногочисленных второстепенных горизонтальных и восходящих вертикальных, и пульпарных каналов (табл. XII, фиг. 1в). Крупные отверстия главных каналов расположены у лингвального края и в центре вогнутой базальной стороны основания. Мелкие отверстия второстепенных каналов окружают апикальный бугорок, а также образуют ряд над лабиобазальным отростком.

С р а в н е н и е. От всех известных видов рода *Ph. curvatus* sp. nov. отличается очень длинными,

лингвально изогнутыми боковыми вершинами, узким лабиобазальным отростком, выступающим за лабиальный край. У зубов большинства видов *Phoebodus* боковые вершины сильнее расходятся от центральной в мезиальном и дистальном направлениях, образуя угол более 50°, в отличие от нового вида, у которого они направлены в лингвальную сторону под углом 30°–40° к центральной вершине. Зубы *Ph. limpidus* Ginter, *Ph. fastigatus* Ginter et Ivanov, *Ph. typicus* Ginter et Ivanov напоминают зубы нового вида. Однако зубы *Ph. limpidus* отличаются субтреугольным основанием, широкой лабиальной частью и лабиобазальным отростком; у *Ph. fastigatus* основание зуба трапецевидной формы с небольшим апикальным бугорком, а у *Ph. typicus* – прямоугольной формы (у нового вида основание овальной, реже округло-прямоугольной формы).

**З а м е ч а н и я.** Авторы (Ginter, Ivanov, 1992), впервые упомянувшие *Phoebodus* sp. C, не располагали достаточным материалом для описания нового вида. В настоящее время это стало возможным, благодаря новым находкам в среднем девоне Среднего Урала и экземплярам, обнаруженным в нижнефранских отложениях яйской свиты Кузнецкого бассейна (Иванов, Родина, 2010) и в отложениях верхнего франа бассейна Каннинг Западной Австралии (Trinajstic, George, 2009).

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Средний девон, верхи живетского яруса – верхний девон, франский ярус Среднего и Южного Урала, Кузнецкого бассейна, Польши и Австралии.

**М а т е р и а л.** Кроме голотипа, шесть зубов из местонахождения Покровское, средний девон, живетский ярус, высотинский горизонт и верхний девон, франский ярус, бродовский горизонт (сборы А.З. Бикбаева и М.П. Снигиревой); три зуба из местонахождения Рязяк, франский ярус, аскынский горизонт; два зуба из местонахождения Лемезинский (сборы А.Н. Абрамовой) и один зуб из местонахождения Кривой рог (сборы А.З. Бикбаева и М.П. Снигиревой), франский ярус, мендымский горизонт.

#### РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ *PHOEBODUS* В СРЕДНЕМ И ПОЗДНЕМ ДЕВОНЕ

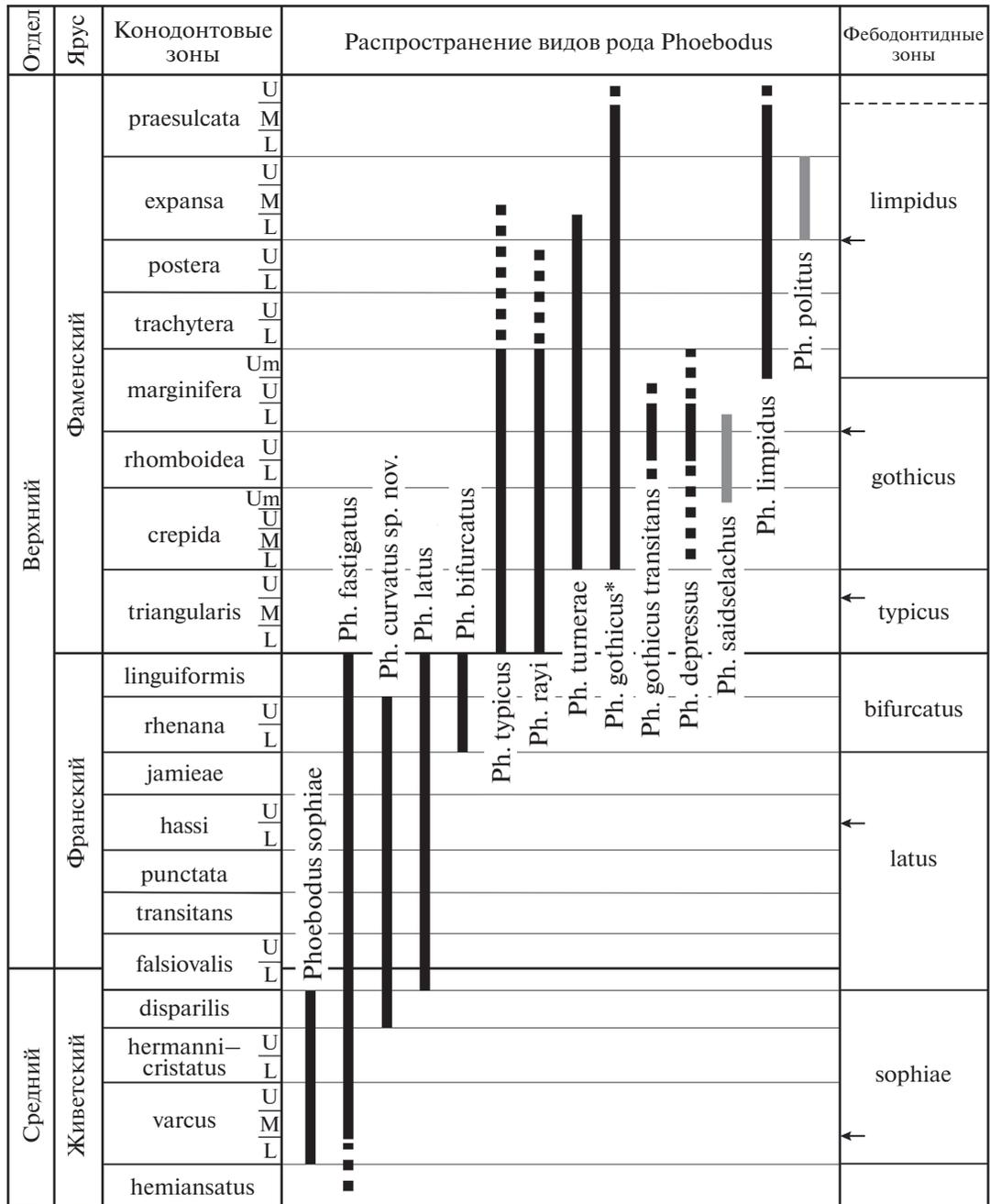
В настоящее время род *Phoebodus* включает в себя 13 видов с учетом нового таксона: *Ph. bifurcatus* Ginter et Ivanov; *Ph. curvatus* sp. nov.; *Ph. depressus* Ginter, Hairapetian et Klug; *Ph. fastigatus* Ginter et Ivanov; *Ph. gothicus* Ginter; *Ph. latus* Ginter et Ivanov; *Ph. limpidus* Ginter; *Ph. politus* Newberry; *Ph. rayi* Ginter et Turner; *Ph. saidselachus* Frey, Coates, Ginter, Hairapetian, Rücklin, Jerjen et Klug; *Ph. sophiae* St. John et Worthen; *Ph. turnerae* Ginter et Ivanov; *Ph. typicus* Ginter et Ivanov.

Два самых древних вида, *Ph. sophiae* и *Ph. fastigatus*, появились в живете среднего девона (рис. 2). Живетский вид *Ph. sophiae* встречен в интервале конодонтовых зон *Middle varcus* – *disparilis* в Северо-Восточной Австралии, Центральном Иране, Южной Мавритании, Свентокшиских горах Польши, Рейнских сланцевых горах Германии, Испании, Португалии, штатах Айова, Индиана и Нью-Йорк США (Ivanov, Derycke, 1999; Turner et al., 2000; Ginter et al., 2010), а в Кузнецком бассейне Западной Сибири (Россия) – в интервале зон *Lower* – *Middle varcus* (Ivanov, Rodina, 2001).

*Ph. fastigatus* известен из живет–франских отложений (интервал конодонтовых зон *varcus* – *thenana*) Западной Австралии, Китая, Мавритании, Марокко, Кузнецкого бассейна, Среднего и Южного Урала России, Польши, Испании, штатов Айова, Индиана, Нью-Йорк, Юта США (Ginter, Ivanov, 1992; Ivanov, Derycke, 1999; Ivanov, 2008; Ginter et al., 2010; Roelofs et al., 2015). В нескольких работах упоминается возможное нахождение вида в более древних отложениях зоны *hemiansatus* (Liao et al., 2007; Derycke, 2017). В верхнем фране Среднего Урала этот вид найден и в конодонтовой зоне *linguiformis* (Ivanov, 2008). Таким образом, интервал стратиграфического распространения *Ph. fastigatus* отвечает почти всему живету и франу.

Новый вид *Ph. curvatus* установлен в верхнеживетских – нижнефранских отложениях (конодонтовые зоны *disparilis* – *Middle falsiovalis*) Среднего Урала, верхнефранских отложениях (конодонтовая зона *thenana*) Среднего и Южного Урала, в верхнефранских отложениях Свентокшиских гор Польши (Ginter, Ivanov, 1992), а также в нижнефранских отложениях Кузнецкого бассейна (Иванов, Родина, 2010). В Западной Австралии данный вид обнаружен в отложениях, соответствующих интервалу *hassi* – *Lower thenana* (Trinajstic, George, 2009). Эти авторы привели распространение вида (под названием *Ph. sp. C*) в других регионах мира, соответствующее интервалу конодонтовых зон *punctata*–*thenana*, ссылаясь на ранее опубликованные данные (Ginter, Ivanov, 1995a), несмотря на то, что в упомянутой статье нет сведений об этом таксоне. *Ph. curvatus* появился в позднем живете, но стал широко распространенным видом в позднем фране.

Традиционно считают *Ph. latus* франским видом (Ginter et al., 2010). Действительно, в большинстве регионов мира он встречен в интервале конодонтовых зон *hassi*–*linguiformis*. Вид отмечают в среднем–верхнем фране Западной Австралии (Roelofs et al., 2015); Южного и Среднего Урала, Южного Тимана, Кузнецкого бассейна, Горного Алтая России (Ivanov, 1995, 1999, 2008; Ivanov, Rodina, 2001); Мавритании (*Racheboeuf*



**Рис. 2.** Распространение видов рода *Phoebodus* и зоны по фебодонтидам. Черная сплошная линия – точно датированный интервал по конодонтовым зонам; черная пунктирная – интервал таксона, определенного как “cf.” или “aff.”; серая сплошная – интервал, предположительно соответствующий конодонтовым зонам. Сокращения: L – Lower, M – Middle, U – Upper, Um – Uppermost. В колонке с фебодонтидными зонами стрелками показано положение границ зон в предыдущей варианте зональности (Ginter, Ivanov, 1995). \* – интервал распространения *Ph. gothicus*, неразделенный на подвиды, или *Ph. gothicus gothicus*.

et al., 2001); Свентокшиских гор Польши (Ginter, Ivanov, 1992). Но *Ph. latus* установлен также и в нижнем фране (интервал Middle falsiovalis–hassi) Ирана (Hairapetian et al., 2008), а на Среднем Урале он определен в верхах живета, в зоне Lower falsiovalis (Ivanov, 2008).

Широко распространенный вид *Ph. bifurcatus* известен из достаточно узкого интервала конодонтовых зон rhenana–linguiformis верхнего франна Западной Австралии, Китая, Мавритании, Ирана, Польши, Чехии, Бельгии, штата Юта США (Ginter et al., 2010, 2017; Roelofs et al., 2015).

В России этот вид найден в верхнем фране Южного Тимана, Центрального девонского поля, Среднего и Южного Урала, Кузнецкого бассейна, Горного Алтая (Ivanov, 1995, 1999; Ivanov, Rodina, 2001).

На границе франа и фамена наблюдается полная смена видового состава *Phoebodus*: живые франские виды исчезают, а с фамена начинается новая радиация фебодонтид (рис. 2). Два вида — *Ph. typicus* и *Ph. gauyi* — появляются в раннем фамене, начиная с зоны *Lower triangularis*. *Ph. typicus* встречается в большинстве регионов в нижнем и среднем фамене (Ginter et al., 2010). Данный вид обнаружен в интервале конодонтовых зон *Upper triangularis*—*Lower marginifera* Австралии, Марокко, Ирана, Южного Урала и Кузнецкого бассейна России (Ginter, Ivanov, 2000; Hairapetian, Ginter, 2009; Ginter et al., 2010). Но в Кузнецком бассейне он найден также в интервале *Lower*—*Middle triangularis* (Ivanov, Rodina, 2001). *Ph. cf. typicus* установлен в нижнем и среднем фамене Армении и Беларуси (Ginter et al., 2011; Ivanov, Plax, 2018), а в Кузнецком бассейне — в верхнем фамене (Ivanov, Rodina, 2004). Недавно *Ph. typicus* определен автором из отложений верхней части покаямской свиты на р. Волонга Северного Тимана (сборы П.А. Безносова).

*Ph. gauyi* установлен из нижнего фамена (конодонтовая зона *serpida*) Австралии и Северной Канады (Ginter, Turner, 1999; Ginter et al., 2010). В Кузнецком бассейне вид найден в интервале зон *Lower serpida*—*Uppermost marginifera* (Иванов, Родина, 2002), а в Иране — в зоне *Lower triangularis* (Hairapetian, Ginter, 2010). Находки *Phoebodus cf. gauyi* известны из интервала *Middle serpida*—*postera* Ирана (Yazdi, Turner, 2000; Ginter et al., 2002), и из зоны *serpida* Литвы (Valiukevičius, Ovnatanova, 2005).

Вид *Ph. turnerae* в основном распространен в интервале конодонтовых зон *Lower serpida*—*Uppermost marginifera* Ирана, Алжира, Армении, Беларуси, Польши, Бельгии, штата Аляска США (Derycke-Khatir, 2005; Ginter et al., 2010, 2011; Ivanov, Plax, 2018). На Южном Урале он установлен в широком интервале, с *Lower serpida* по *Lower expansa* (Ivanov, 1995), в Кузнецком бассейне — с *rhomboidea* по *trachytera* (Иванов, Родина, 2010). В Марокко распространение вида указывается в интервале конодонтовых зон с *serpida* по *postera* (Derycke, 2017). Кроме того, *Ph. turnerae* установлен автором в верхней части покаямской свиты на р. Волонга Северного Тимана (сборы П.А. Безносова). *Ph. cf. turnerae* отмечен в самом верхнем фамене Западной Австралии (Roelofs et al., 2015).

Вид *Ph. gothicus* был разделен на два подвида, *Ph. gothicus gothicus* Ginter и *Ph. g. transitans* Ginter, Hairapetian et Klug (Ginter et al., 2002). Судя по данным этих авторов, большинство находок,

определенных до этого как *Ph. gothicus*, относится к первому подвиду. Этот подвид распространен преимущественно в интервале конодонтовых зон *Lower marginifera*—*Middle praesulcata* во многих регионах мира: в Южном Китае, Центральном Иране, Армении, Марокко, Южном Урале России, Польше, Германии, Франции, штатах Айова, Огайо, Юта США (Ginter, Ivanov, 1992; Hampe, 2000; Ginter et al., 2002, 2010, 2011; Hampe, Schindler, 2004). Но в Иране и Марокко вид известен с зоны *Lower crepida* (Ginter et al., 2002; Hairapetian, Ginter, 2009; Derycke, 2017). *Ph. cf. gothicus* определен из интервала конодонтовой зоны *marginifera* Вьетнама (Long, 1993). *Ph. gothicus transitans* описан только из нижнего или среднего фамена Алжира (Ginter et al., 2002), но позже показано его распространение в интервале конодонтовых зон *Upper rhomboidea*—*Lower marginifera* (Ginter et al., 2010). *Ph. cf. gothicus transitans* встречен в интервале *rhomboidea*—*Upper marginifera* в Иране (Hairapetian, Ginter, 2009).

Находка *Ph. depressus* отмечена в среднем фамене Алжира (интервал *Upper rhomboidea*—*Lower marginifera* по: Ginter et al., 2010), а *Ph. cf. depressus* найден в Иране в интервале *serpida*—*Upper marginifera* (Hairapetian, Ginter, 2009).

Интервал распространения *Ph. saidselachus* определен авторами таксона как нижняя часть среднего фамена, без указания точного интервала конодонтовых зон (Frey et al., 2019).

Вид *Ph. limpidus* в основном встречен в верхнем фамене, в интервале конодонтовых зон *Lower expansa*—*Upper praesulcata* в Южном Китае, на Южном Урале и Северном Кавказе России, в Марокко, Польше, Германии, Франции, штатах Невада, Вайоминг и Юта США (Ginter, Ivanov, 2000; Ginter, 2001; Ivanov, 2003; Ginter et al., 2010). Но в Карнийских Альпах Италии вид найден и в более древних отложениях, здесь он определен в интервале конодонтовых зон *Uppermost marginifera*—*Lower praesulcata* (Randon et al., 2007).

Позднефаменский вид *Ph. politus* описан из пачки сланцев Кливленд штата Огайо, США (Newberry, 1889; Ginter et al., 2010). Эти отложения Д. Блад и др. (Blood et al., 2019) сопоставляют с конодонтовыми зонами *aculeatus* и, возможно, *costatus* старой конодонтовой шкалы (Sandberg et al., 1972), или зоной *expansa* новой шкалы.

Виды-космополиты *Phoebodus* — *Ph. bifurcatus*, *Ph. fastigatus*, *Ph. gothicus*, *Ph. latus*, *Ph. limpidus*, *Ph. sophiae*, *Ph. turnerae* и *Ph. typicus* — встречены во многих регионах мира. Большинство из упомянутых таксонов найдены как на территории Лавруссии, так и Северной и Восточной Гондваны, Сибири, иногда и Южного Китая. В среднем и позднем фамене появились несколько видов-эндемиков, таких как *Ph. depressus*, *Ph. politus*, *Ph. saidselachus*. Следует отметить две радиации ви-

дов рода *Phoebodus*, приходящиеся на поздний фран и средний–поздний фамен. Во время второй радиации одновременно существовало шесть видов.

### ФЕБОДОНТИДНЫЕ ЗОНЫ

На основе анализа распространения видов *Phoebodus* было предложено шесть фебодонтидных зон для живета, франа и фамена (Ginter, Ivanov, 1995, 2000). Фебодонтидная зона *sophiae* соответствовала интервалу конодонтовых зон *Middle varcus–Lower hassi* живета и франа, зона *latus* отвечала конодонтовым зонам *Upper hassi–jamieae* франа, зона *bifurcatus* – интервалу *rhenana–linguiformis* франа (Ginter, Ivanov, 1995). В фамене фебодонтидная зона *typicus* начиналась с *Upper triangularis* и продолжалась до *Upper rhomboidea*, зона *gothicus* соответствовала интервалу конодонтовых зон *Lower marginifera–Upper postera*, а зона *limpidus* отвечала интервалу *Lower expansa–Middle praesulcata* (Ginter, Ivanov, 1995). Таким образом, в интервале конодонтовых зон *Lower – Middle triangularis* нижнего фамена не было данных о распространении видов фебодонтид.

Несмотря на то, что *Phoebodus gothicus* был найден в Иране в интервале конодонтовых зон *crepida–rhomboidea* (Ginter et al., 2002), в последующих публикациях нижняя граница этой зоны осталась неизменной (Ginter et al., 2010). Как видно из анализа распространения видов *Phoebodus*, за последнее время появилось много новых данных о находках некоторых зональных видов за пределами ранее известных стратиграфических интервалов. *Ph. latus* появился с конодонтовой зоны *Lower falsiovalis*. *Ph. typicus* установлен в *Lower* и *Middle triangularis*, заполняя пробел в данных о фебодонтидах в этом интервале. *Ph. gothicus* теперь известен из интервала *crepida–rhomboidea*, а самая ранняя находка *Ph. limpidus* датирована конодонтовой зоной *Uppermost marginifera*. В результате модификации объемов зон и положения границ (рис. 2), неизменной осталась одна фебодонтидная зона, *bifurcatus*. Зона *sophiae* теперь соответствует интервалу конодонтовых зон *Lower varcus–disparilis*, зона *latus* расширена до интервала конодонтовых зон *Lower falsiovalis–jamieae*, зона *typicus* отвечает только интервалу *Lower–Upper triangularis*, зона *gothicus* изменена до интервала *Lower crepida–Upper marginifera*, а нижняя граница зоны *limpidus* смещена на нижнюю границу *Uppermost marginifera*.

\* \* \*

Автор статьи благодарен А.Н. Абрамовой и О.В. Артюшковой (ИГ УФИЦ РАН), А.З. Бикбаеву и М.П. Снигиревой (ИГГ УРО РАН), П.А. Безносову (ИГ КНЦ УРО РАН) за предо-

ставленные образцы для изучения и информации по стратиграфии; С.П. Нилову (СПбГУ) за микротомографию зубов; Н.М. Власенко (СПбГУ) и Р.А. Ракизову (ПИН РАН) за помощь при работе на сканирующих электронных микроскопах, а также О.А. Лебедеву (ПИН РАН) и Е.В. Попову (СГУ) за рецензирование рукописи и ценные замечания. Работа выполнена за счет средств Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета и при частичной финансовой поддержке РФФИ, грант № 20-05-00445а. Исследования проведены с использованием оборудования ресурсных центров “Геомодель” и “Рентгенодифракционные методы исследования” Научного парка СПбГУ.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бикбаев А.З., Снигирева М.П., Тупицына М.А.* К вопросу о возрасте брахиоподового комплекса с *Rhyssochonetes rugosus* в живетских отложениях типового разреза “Покровское” (восточный склон Среднего Урала) // Тр. ИГГ УрО РАН. 2013. Вып. 160. С. 8–12.
- Бикбаев А.З., Снигирева М.П., Тупицына М.А.* Литологическая характеристика и конодонты верхнеживетских отложений типового разреза “Покровское” // Тр. ИГГ УрО РАН. 2014. Вып. 161. С. 7–14.
- Маслов А.В., Артюшкова О.В., Тагариева Р.Ч. и др.* Систематика редкоземельных элементов, Y, Th, U и Mn в верхнедевонских конодонтах Западно-Уральской внешней зоны складчатости (Южный Урал) // Литосфера. 2019. Т. 19. № 2. С. 250–268.
- Наседкина В.А., Бороздина Г.Н.* Конодонты из пограничных отложений среднего и верхнего девона на восточном склоне Среднего Урала // Проблемы стратиграфии и палеонтологии Урала / Ред. Золоев К.К., Анцыгин Н.Я. Екатеринбург: Минприроды РФ, ОАО УГЭС, 1999. С. 45–51.
- Иванов А.О., Родина О.А.* Смена комплексов хрящевых рыб на границе франа и фамена в Кузнецком бассейне // Геология девонской системы. Матер. Междунар. симпозиума. Сыктывкар, 2002. С. 84–87.
- Иванов А.О., Родина О.А.* Комплексы хрящевых рыб из верхнедевонских отложений бассейна р. Яя (Кузнецкий бассейн) // Природа и экономика Кузбасса и сопредельных территорий. Матер. Всеросс. науч. конф. / Ред. Удодов В.П. Новокузнецк, 2010. С. 47–52.
- Artyushkova O.V., Maslov V.A., Pazukhin V.N. et al.* Devonian and Lower Carboniferous type sections of the western South Urals. Pre-Conference Field Excursion Guidebook. Ufa: UIG RAN, 2011. 92 p.
- Blood D.R., Baird G.C., Danielsen E.M. et al.* Upper Devonian paleoenvironmental, diagenetic, and tectonic enigmas in the western Appalachian Basin: new discoveries and emerging questions associated with the Frasnian–Famennian boundary and end-Devonian disturbances in central Ohio. Field Trip Guidebook, Eastern Section Annual Meeting of the Amer. Assoc. of Petroleum Geologists. Columbus, Ohio: AAPG, 2019. 80 p.

- Derycke C.* Paléobiodiversité des gnathostomes (chondrichthyens, acanthodiens et actinoptérygiens) du Dévonien du Maroc (NW Gondwana) // *Mém. Soc. Géol. Fr.* 2017. № 180. P. 44–77.
- Derycke-Khatir C.* Microrestes de vertébrés du Paléozoïque supérieur de la Manche au Rhin // *Soc. Géol. du Nord Publ.* 2005. № 33. P. 1–261.
- Frey L., Coates M.I., Ginter M. et al.* The early elasmobranch Phoeobodus: phylogenetic relationships, ecomorphology and a new time-scale for shark evolution // *Proc. Roy. Soc. Ser. B.* 2019. V. 286. 20191336. P. 1–10.
- Ginter M.* Chondrichthyan biofacies in the late Famennian of Utah and Nevada // *J. Vertebr. Paleontol.* 2001. V. 21. P. 714–729.
- Ginter M., Gouwy S., Goolaerts S.* A classic Late Frasnian chondrichthyan assemblage from southern Belgium // *Acta Geol. Pol.* 2017. V. 67. № 3. P. 381–392.
- Ginter M., Hairapetian V., Grigoryan A.* Chondrichthyan microfossils from the Famennian and Tournaisian of Armenia // *Acta Geol. Pol.* 2011. V. 61. № 2. P. 153–173.
- Ginter M., Hairapetian V., Klug C.* Famennian chondrichthyans from the shelves of North Gondwana // *Acta Geol. Pol.* 2002. V. 52. № 2. P. 169–215.
- Ginter M., Hampe O., Duffin C.J.* Chondrichthyes Paleozoic Elasmobranchii: Teeth // *Handbook of Palaeoichthyology*, v. 3D / Ed. Schultze H.-P. München: Verl. Dr. F. Pfeil, 2010. P. 1–168.
- Ginter M., Ivanov A.* Devonian phoebodont shark teeth // *Acta Palaeontol. Pol.* 1992. V. 37. № 1. P. 55–75.
- Ginter M., Ivanov A.* Middle/Late Devonian phoebodont-based ichthyolith zonation // *Géobios.* 1995. *Mém. Spec.* № 19. P. 351–355.
- Ginter M., Ivanov A.* Stratigraphic distribution of chondrichthyans in the Devonian on the East European Platform margins // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenb.* 2000. Bd 223. P. 325–339.
- Ginter M., Turner S.* The early Famennian recovery of phoebodont sharks // *Acta Geol. Pol.* 1999. V. 49. № 2. P. 105–117.
- Grogan E.D., Lund R.* A basal elasmobranch, *Thrinacose-lache gracia* n. gen. & sp. (Thrinacodontidae, new family) from the Bear Gulch Limestone, Serpukhovian of Montana, USA // *J. Vertebr. Paleontol.* 2008. V. 28. № 4. P. 970–988.
- Hairapetian V., Ginter M.* Famennian chondrichthyan remains from the Chahriseh section, central Iran // *Acta Geol. Pol.* 2009. V. 59. № 2. P. 173–200.
- Hairapetian V., Ginter M.* Pelagic chondrichthyan microremains from the Upper Devonian of the Kale Sardar section, eastern Iran // *Acta Geol. Pol.* 2010. V. 60. № 3. P. 357–371.
- Hairapetian V., Ginter M., Yazdi M.* Early Frasnian sharks from central Iran // *Acta Geol. Pol.* 2008. V. 58. № 2. P. 173–179.
- Hampe O.* Occurrence of *Phoeobodus gothicus* (Chondrichthyes: Elasmobranchii) in the middle Famennian of north-western Iran (Province East Azerbaijan) // *Acta Geol. Pol.* 2000. V. 50. № 3. P. 355–367.
- Hampe O., Schindler T.* Late Famennian fish remains from the Refrath 1 Borehole (Bergisch Gladbach-Paffrath Syncline; Ardennes-Rhenish Massif, Germany) // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenb.* 2004. Bd 251. P. 267–289.
- Ivanov A.* Late Devonian vertebrate fauna of the South Urals // *Geobios.* 1995. *Mém. Spec.* № 19. P. 357–359.
- Ivanov A.* Late Devonian – Early Permian chondrichthyans of the Russian Arctic // *Acta Geol. Pol.* 1999. V. 49. № 3. P. 267–285.
- Ivanov A.* Vertebrates from the Late Devonian–Carboniferous of North Caucasus (Russia) // *Ichthyolith Iss., Spec. Publ.* 2003. № 7. P. 27–28.
- Ivanov A.* Vertebrate assemblages from the lower and upper Frasnian boundaries of the Middle Urals // *Abstr. of 20 Intern. Senckenberg-Conf. and Second Geinitz-Conf. Frankfurt am Main*, 2008. P. 56.
- Ivanov A., Derycke C.* Distribution of the Givetian *Omalodus* shark assemblage // *Ichthyolith Iss., Spec. Publ.* 1999. № 5. P. 22–24.
- Ivanov A.O., Plax D.P.* Chondrichthyans from the Devonian–Early Carboniferous of Belarus // *Est. J. Earth Sci.* 2018. V. 67. № 1. P. 43–58.
- Ivanov A., Rodina O.* Middle and Late Devonian vertebrate biostratigraphy of SW Siberia, Russia // *Abstr. of the 15th Int. Senckenberg Conference. Frankfurt am Main*, 2001. P. 50.
- Ivanov A., Rodina O.* A new omalodontid-like shark from the Late Devonian (Famennian) of western Siberia, Russia // *Fossils and Strata.* 2004. № 50. P. 82–91.
- Liao J.-C., Ginter M., Valenzuela-Rios J.I.* Chondrichthyan microremains from the Givetian of the Aragonian Pyrenees (Spain) // *Bull. Soc. Géol. Fr.* 2007. T. 178. № 3. P. 171–178.
- Long J.A.* Palaeozoic vertebrate biostratigraphy of south-east Asia and Japan. Chapter 11 // *Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography* / Ed. Long J.A. L.: Belhaven Press, 1993. P. 277–289.
- Newberry J.S.* The Paleozoic fishes of North America // *U.S. Geol. Surv. Monogr.* 1889. V. 16. P. 1–340.
- Racheboeuf P.R., Girard C., Lethiers F. et al.* Evidence for Givetian stage in the Mauritanian Adrar (West Africa): biostratigraphical data and palaeogeographic implications // *Newsl. Stratigr.* 2001. V. 38. № 2–3. P. 141–162.
- Randon C., Derycke C., Blicek A. et al.* Late Devonian – Early Carboniferous vertebrate microremains from the Carnic Alps, northern Italy // *Geobios.* 2007. V. 40. № 6. P. 809–826.
- Roelofs B., Playton T., Barham M. et al.* Upper Devonian microvertebrates from the Canning Basin, Western Australia // *Acta Geol. Pol.* 2015. V. 65. № 1. P. 69–101.
- Sandberg C.A., Strel M., Scott R.A.* Comparison between conodont zonation and spore assemblages in the Devonian–Carboniferous boundary in the western and central United States and in Europe // *Septième Congrès Internationale de Stratigraphie Géologie du Carbonifère*, Krefeld, 23–28 August 1971, *Compte Rendu 1.* Krefeld, 1972. P. 179–203.
- St. John O., Worthen A.H.* Description of fossil fishes // *Geol. Surv. Ill., Paleontol.* 1875. V. 6. P. 245–488.

*Trinajstić K., George A.D.* Microvertebrate biostratigraphy of Upper Devonian (Frasnian) carbonate rocks in the Canning and Carnarvon basins of Western Australia // *Palaeontology*. 2009. V. 52. P. 641–659.

*Turner S., Basden A., Burrow C.J.* Devonian vertebrates of Queensland // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenb.* 2000. Bd 223. P. 487–521.

*Valiukevičius J., Ovnatanova N.* The Early Famennian conodonts and fishes of Lithuania // *Geologija*. 2005. T. 49. P. 21–28.

*Yazdi M., Turner S.* Late Devonian and Carboniferous vertebrates from the Shishtu and Sardar Formations of the Shotori Range, Iran // *Rec. West. Austral. Mus., Suppl.* 2000. V. 58. P. 223–240.

### Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–6. *Phoebodus curvatus* sp. nov., зубы: 1 – голотип ПМ СПбГУ 74-1: 1а – окклюзарный вид, 1б – лабиальный вид, 1в – виртуальное поперечное сечение через центральную вершину, 1г – лингвальный вид; Республика Башкортостан, лев. берег р. Инзер, Лемезинский; верхний девон, франский ярус, мендымский горизонт; 2 – ПМ СПбГУ 74-12: 2а – окклюзарный вид, 2б – базальный вид, 2в – лабиальный вид, 2г – косой латеральный вид; Республика Башкортостан, прав. берег р. Рязяк; верхний девон, франский ярус, аскынский горизонт; 3 – ПМ СПбГУ 74-2: 3а – окклюзарный вид, 3б – лингвальный вид, 3в – латеральный вид, 3г – лабиальный вид, 3д – виртуальное продольное сечение через основание; Свердловская обл., р. Бобровка, Покровское; средний девон, живетский ярус, высотинский горизонт; 4 – ПМ СПбГУ 74-3, окклюзарный вид; местонахождение и возраст те же; 5 – ПМ СПбГУ 74-4: 5а – лабиальный вид, 5б – окклюзарный вид; местонахождение и возраст те же; 6 – ПМ СПбГУ 74-5, окклюзарный вид; местонахождение то же; верхний девон, франский ярус, бродовский горизонт. Обозначения: *avc* – восходящий вертикальный канал, *mvc* – главный горизонтальный канал, *pc* – пульпарный канал, *svc* – второстепенный горизонтальный канал. Масштабная линейка 300 мкм.

## New Phoebodontid Shark from the Devonian of Urals and Distribution of *Phoebodus* Species

A. O. Ivanov<sup>a, b, #</sup>

<sup>a</sup> St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

<sup>b</sup> Kazan (Volga Region) Federal University, Kazan, Russia

<sup>#</sup>E-mail: IvanovA-Paleo@yandex.ru

A new species *Phoebodus curvatus* from the Middle and Upper Devonian of Middle and South Urals is described. The teeth of new species differ from the teeth of other *Phoebodus* species in very long, curved lingually lateral cusps, narrow labiobasal projection protruding beyond the labial edge. The distribution of all known *Phoebodus* species is analyzed. The extent of five previously established phoebodontid zones is revised and changed. Two species radiations are recorded in the Late Frasnian and the Middle–Late Famennian.

**Keywords:** Chondrichthyans, phoebodontids, teeth, *Phoebodus curvatus* sp. nov., Devonian, Urals, phoebodontid zones

УДК 564.1:551.735.9(517.65)

## ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ГИСТОЛОГИЧЕСКОМ СТРОЕНИИ ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА *PLATYOSAURUS STUCKENBERGI* (*TEMNOSPONDYLI, ARCHEGOSAURIDAE*) ИЗ СРЕДНЕЙ ПЕРМИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2021 г. А. В. Ульяхин<sup>a, b, \*</sup>, П. П. Скучас<sup>c, \*\*</sup>, П. Г. Сабуров<sup>c, \*\*\*</sup>

<sup>a</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

<sup>b</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

<sup>c</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

\*e-mail: [ulyakhin@paleo.ru](mailto:ulyakhin@paleo.ru)

\*\*e-mail: [p.skutschas@spbu.ru](mailto:p.skutschas@spbu.ru)

\*\*\*e-mail: [p.saburov@spbu.ru](mailto:p.saburov@spbu.ru)

Поступила в редакцию 21.09.2020 г.

После доработки 16.10.2020 г.

Принята к публикации 20.10.2020 г.

Описывается микроанатомическое и гистологическое строение разноразмерных бедренных костей и гипоцентров архегозавроидной амфибии *Platyosaurus stuckenbergi* из средней перми Восточной Европы (уржумский горизонт, зона *Estemmenosuchus uralensis*). Дается сравнительная характеристика возрастной изменчивости, рассматриваются особенности экологии *Platyosaurus*. Бедренные кости *P. stuckenbergi* характеризуются полным отсутствием кальцинированного хряща и наличием линий остановки роста (“LAG”) числом до 15; гипоцентры – остеопорозным строением, отсутствием кальцинированного хряща и линий остановок роста. Микроанатомические и морфологические особенности указывают на преимущественно водный образ жизни *Platyosaurus*, как активного хищника речных и озерных мест обитания.

**Ключевые слова:** *Temnospondyli, Archegosauridae, Platyosaurus*, гистология, изменчивость, палеоэкология, казанский ярус, уржумский ярус, средняя пермь, Восточная Европа

**DOI:** 10.31857/S0031031X21030120

### ВВЕДЕНИЕ

Архегозавриды (*Archegosauridae*) – группа темноспондильных амфибий, известных из нижне-среднепермских отложений Центральной и Восточной Европы, а также Бразилии и Индии (Schoch, Milner, 2000). Представители семейства предположительно были облигатно-водными рыбающими хищниками (Губин, 1991; Ивахненко, 2001) с размером тела до 5–6 м (Price, 1948). Отличительными особенностями морфологии архегозаврид являются удлиненная и узкая предорбитальная часть черепа у взрослых особей, сближенная с лобной слезная кость, слабо редуцированная основная затылочная кость, умеренно глубокие ушные вырезки, глубокий затылок, отсутствие межхоанального зубного ряда, ровная *crista arcuata* нижней челюсти (Губин, 1991; Gubin, 1997).

Архегозавридные темноспондилы рода *Platyosaurus* были крупными (общая реконструируемая длина черепа до 0.7 м; длина тела около 3.5 м)

гавиалоподобными амфибиями, широко распространенными в средней перми на территории современной Восточной Европы (Ивахненко, 2001). Род *Platyosaurus* представлен четырьмя описанными видами (Ивахненко и др., 1997), остатки которых достоверно известны на сегодняшний день из 18 местонахождений. Однако есть основания выделять только три вида (Schoch, Milner, 2000), поскольку *P. vjuschkovi* Gubin, 1989 описан по бедренной кости (Губин, 1989), которая не несет диагностических признаков, поэтому ее стоит рассматривать как *Platyosaurus* sp. Платиопозавры впервые появляются в ископаемой летописи в казанском веке и исчезают в конце уржумского (возможно, в начале северодвинского) века по региональной геохронологической шкале Восточно-Европейской платформы, характеризуя очерский и ишеевский комплексы тетрапод (Ивахненко и др., 1997). Древнейшая из известных находок представителей рода *Platyosaurus* представлена единственной заднетемен-

ной костью (экз. ПИН, № 4276/37) из нижнеказанского местонахождения Голюшерма республики Удмуртия, реперного для голюшерминского фаунистического субкомплекса (Голубев, 1996; Ивахненко и др., 1997). Наиболее ранний из описанных видов *P. stuckenbergi* Trautschold, 1884 известен по относительно полному скелету (экз. ПИН, № 164/1) из низов верхней казани местонахождения Белебей республики Башкортостан (голюшерминский фаунистический субкомплекс; Новожилов, 1955; Ивахненко и др., 1997). Более высокое стратиграфическое положение занимает *Platyoposaurus watsoni* Efremov, известный по массовым, преимущественно черепным остаткам (колл. ПИН, №№ 161, 2250, 5021) из верхов верхней казани местонахождения Шихово-Чирки Кировской обл. (голюшерминский фаунистический субкомплекс; Efremov, 1932; Ивахненко и др., 1997). Наиболее молодой представитель рода *Platyoposaurus* (*Platyoposaurus vjuschkovii* по: Губин, 1991; голотип – бедренная кость ПИН, № 272/57) происходит из верхнеуржумского (?) местонахождения Малая Кинель Оренбургской обл. (ишеевский фаунистический комплекс; Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997). Стратиграфическое положение утраченного фрагмента черепа *Platyoposaurus rickardi* Twelvetrees, 1880 (Twelvetrees, 1880; Ивахненко и др., 1997), известного из местонахождения Рождественский Рудник из группы Каргалинских рудников, остается неясным.

В настоящее время морфологические особенности *Platyoposaurus* хорошо охарактеризованы; выявлены черты сходства и различия между видами рода и прочими представителями семейства Archegosauridae (Конжукова, 1955; Губин, 1991). При этом вопросы, касающиеся особенностей онтогенеза, предполагаемого индивидуального возраста (Конжукова, 1964), палеоэкологии и типов адаптации (Конжукова, 1955; Губин, 1991; Witzmann, Brainerd, 2017) архегозаврид в целом и *Platyoposaurus*, в частности, остаются недостаточно изученными и спорными.

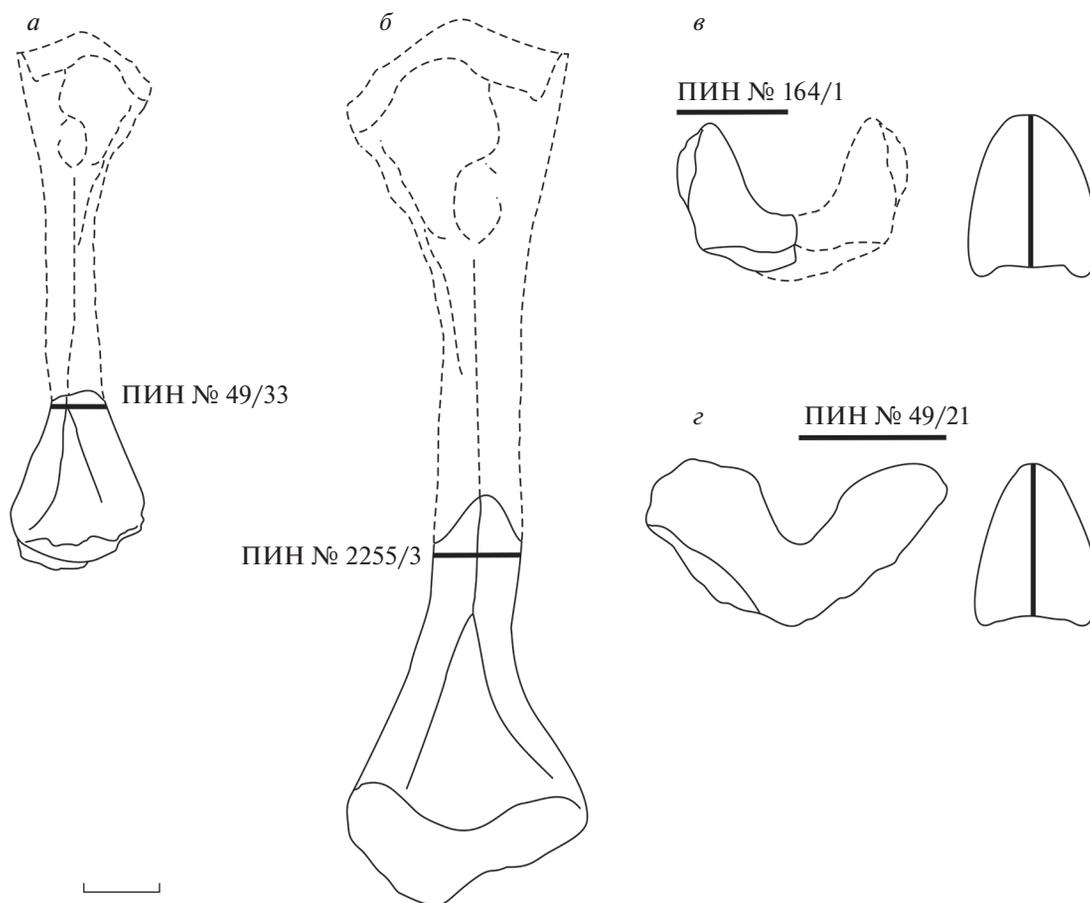
Палеогистологические исследования способны решать ряд важных вопросов, в том числе, связанных с биологическими особенностями ископаемых позвоночных, а также с реконструкцией среды их обитания (напр., климатические особенности) и условиями гибели. В настоящее время известно, что существует прямая связь между микроанатомическим строением костей и образом жизни животных (de Ricqlès, de Buffrénil, 2001; Laurin et al., 2004). Устанавливаемые по палеогистологическим данным особенности индивидуального развития (характер и темпы роста) и, соответственно, возрастная изменчивость, в свою очередь, позволяют выявить условия, при которых организм развивался. Это касается также стратегий питания и трофических взаимодей-

ствий (Sanchez et al., 2010). Помимо прямой связи морфологических параметров костей с особенностями локомоции (Wall, 1983; Botha, Chinsamy, 2004; Ray, Chinsamy, 2004; Ray et al., 2005; Kriloff et al., 2008), “биомеханически” информативными оказываются также микроанатомические и гистологические параметры (Sanchez et al., 2010). Остановка и замедление роста костей, которые проявляются в наличии линий остановки (LAG’s) и задержки роста (“annuli”), помимо характера индивидуального развития, могут отражать общие особенности среды обитания животных (Steyer et al., 2004). Кроме того, подсчет линий остановки роста используется в скелетохронологии (определение индивидуального возраста) и установлении связи возраста с размерами животных (Steyer et al., 2004; Gee et al., 2020).

Цель настоящей работы – на основании гистологических данных уточнить характер индивидуального развития и выявить особенности экологии *Platyoposaurus*, а также возможную смену местобитания в онтогенезе на основании сравнения с гистологическими данными по другим темноспондилам, в том числе облигатно-водного и неотенического *Dvinosaurus campbelli* (Ульяхин и др., 2020).

Гистологическое строение костей Archegosauridae в настоящее время практически не изучено. Первый опыт подобных исследований для представителей рассматриваемого семейства принадлежит Г.А. Траутшольду, который описал микроанатомическое строение *Platyoposaurus* по прищиповкам покровных элементов черепа, нижней челюсти и зубам *P. stuckenbergi* (Trautschold, 1884). Позднее А.П. Быстров охарактеризовал микроанатомическое строение покровных элементов черепа на примере *P. watsoni*, сравнил его с *Venthosuchus sushkini* (Efremov, 1929) и *Dvinosaurus* (Bystrow, 1938; Быстров, 1957) и отметил схожесть больших каналов базальной части костей и сети анастомозирующих канальцев у первых двух видов. Исследования по палеогистологии Archegosauridae, начатые Траутшольдом и Быстрым, впоследствии никем не были продолжены. В данной работе представлены результаты анализа костной гистологии наиболее информативных посткраниальных элементов *Platyoposaurus stuckenbergi*, в том числе позвонков, не часто используемых при палеогистологических исследованиях (Mukherjee et al., 2010), несмотря на то, что элементы позвоночника могут встречаться в ископаемом состоянии чаще прочих частей скелета.

Авторы благодарны В.К. Голубеву (ПИН РАН) за оказанную помощь и консультации при подготовке работы, В.В. Силантьеву и Р.Д. Петровой (КФУ) за предоставленный для исследования материал, а также А.В. Барановой (ВНИГНИ) за съемку гистологических шлифов. Работа выпол-



**Рис. 1.** *Platyoposaurus stuckenbergi* Trautschold, 1884, контуры мелкой (а) и крупной (б) бедренных костей; мелкого (в) и крупного (г) гипоцентров с указанием уровня взятия проб для микроанатомического и гистологического анализа.

нена при финансовой поддержке **РФФИ** в рамках научных проектов №№ 19-04-00060, 20-04-00545 и 20-54-12013.

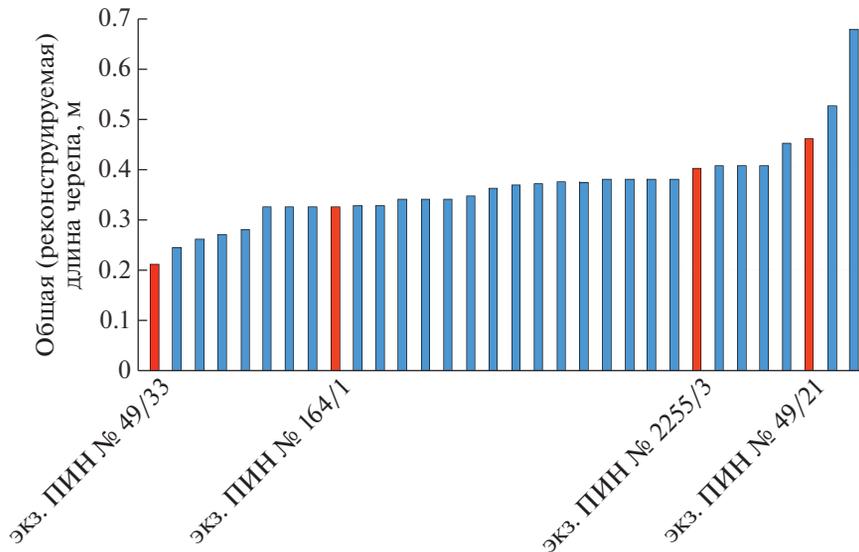
#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучен материал из коллекций №№ 49, 164, 1955, 2250, 2255, 3968 Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), а также коллекции № 1044/П 637 Казанского (Приволжского) федерального университета (КФУ).

Для изучения гистологического строения посткраниальных элементов *Platyoposaurus stuckenbergi* были изготовлены стандартные тонкие петрографические срезы следующих образцов, происходящих из различных местонахождений одного стратиграфического уровня (уржумский горизонт, зона *Estemmenosuchus uralensis*): дистальный фрагмент мелкой (реконструируемая длина около 80 мм) левой бедренной кости (экз. ПИН, № 49/33) (рис. 1, а) и крупный (ширина 35 мм) гипоцентр (экз. ПИН, № 49/21) (рис. 1, г) из местонахождения Акбатыровский Рудник Малмышского р-на Кировской обл.; дистальный

фрагмент крупной (реконструируемая длина около 120 мм) правой бедренной кости (экз. ПИН, № 2255/3) из местонахождения Большой Китяк-1 Малмышского р-на Кировской обл. (рис. 1, б); фрагмент мелкого (реконструируемая ширина около 25 мм) гипоцентра (экз. ПИН, № 164/1) из местонахождения Белебей Белебеевского р-на Башкортостана (рис. 1, в). Отобранный материал происходит из разных местонахождений схожего генезиса (справедливо для бедренных костей), поскольку относимые к *P. stuckenbergi* экземпляры из отдельно взятого местонахождения не позволяют рассматривать возрастную изменчивость по гистологическим данным.

Размерные показатели по бедренным костям и гипоцентрам *P. stuckenbergi* (рис. 2) оценивались в процентах относительно максимально известной реконструируемой длины черепа для рассматриваемого вида в 0.68 м (экз. ПИН б/н, отвалы медных рудников Кировской обл.), принятого за 100%. Максимальная длина черепа была определена с учетом имеющихся размерных параметров единственного и относительно полного скелета из местонахождения Белебей (экз. ПИН,



**Рис. 2.** *Platyoposaurus stuckenbergi* Trautschold, 1884, общие длины черепов, реконструированные по размерным параметрам посткраниальных элементов. Красным цветом отмечено положение исследуемых в работе экземпляров.

№ 164/1). Величины сопоставлялись с учетом одинаковой пропорции тела для разноразмерных особей. По такому же принципу были определены длины черепов для исследуемого в работе посткраниального материала.

Фрагмент мелкой бедренной кости (экз. ПИН, № 49/33) имеет реконструируемую длину приблизительно 80 мм, приблизительную ширину диафиза 7 мм и ширину дистального эпифиза 20 мм, что соответствует длине черепа 0.22 м (32.3% от максимального размера). Фрагмент крупной бедренной кости (экз. ПИН, № 2255/3) имеет реконструируемую длину приблизительно 120 мм, ширину диафиза 12 мм и ширину дистального эпифиза 35 мм — соответствует длине черепа 0.40 м (58.8% от максимального размера). Размеры исследуемых фрагментов бедренных костей *P. stuckenbergi* сопоставлялись с размерами пяти целых экземпляров данного вида. Всего было изготовлено два поперечных гистологических среза бедренных костей: несколько дистальнее середины диафиза (экз. ПИН, № 2255/3) и в основании дистального эпифиза (экз. ПИН, № 49/33).

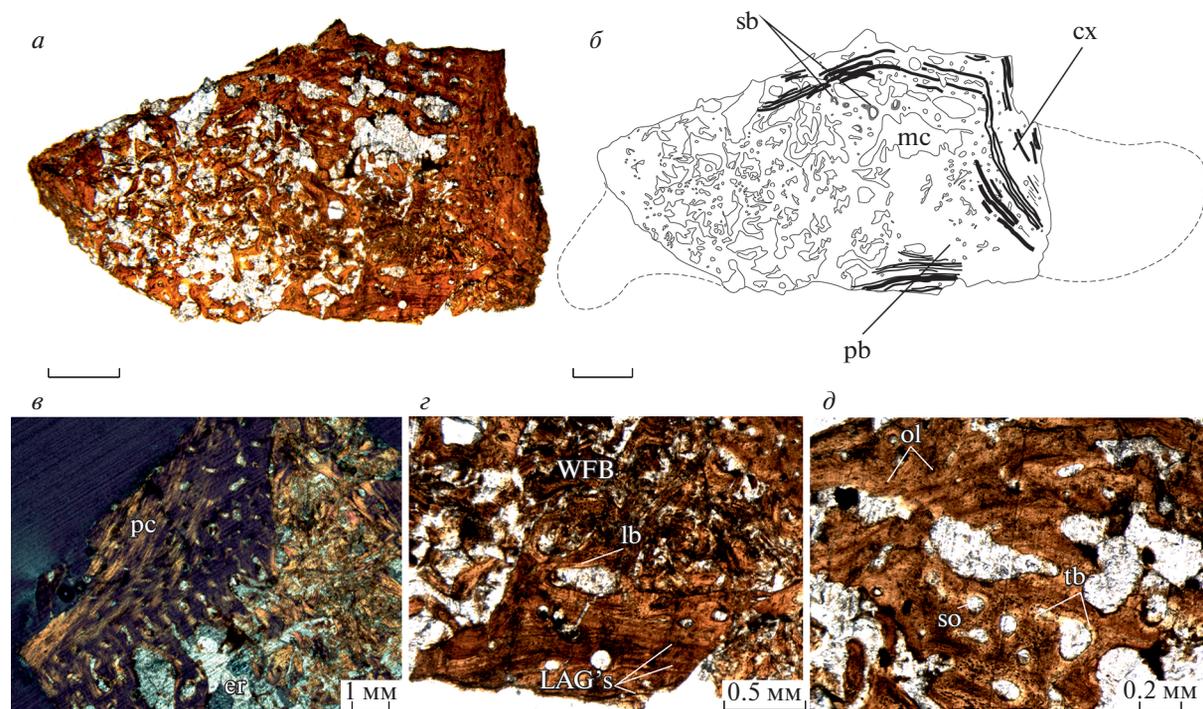
Исследуемые гипоцентры рахитомного плана строения, типичного для пермских *Temnospondyli*, массивные, имеющие характерную серповидную форму. Для гистологического анализа были отобраны два гипоцентра предкрестцового отдела наименьшего и наибольшего размеров с реконструируемой шириной 25 и 35 мм. Стоит отметить, что на примере скелета *P. stuckenbergi* (экз. ПИН, № 164/1) с хорошо сохранившимся предкрестцовым отделом позвоночного столба, представленного 22 сочлененными элементами, можно говорить об отсутствии четкой дифферен-

циации осевого скелета у *Platyoposaurus* (Конжукова, 1955), поскольку размеры позвоночных элементов (гипоцентров) колеблются в незначительных пределах: длина от 15 до 20 мм, а ширина — от 22 до 28 мм. Размеры исследуемых гипоцентров соответствуют черепам с длиной 0.33 м (48.5% от максимального размера) и 0.46 м (67.6% от максимального размера), соответственно. Всего было изготовлено по одному поперечному гистологическому срезу на уровне середины гипоцентров. Срезы наиболее мелкого (экз. ПИН, № 164/1) и наиболее крупного (экз. ПИН, № 49/21) экземпляров различаются по размеру в 1.4 раза.

Для каждого поперечного среза бедренной кости вычислялось значение кортико-диафизарного индекса (CDI), отражающего компактность кости и выраженного соотношением толщины кортекса к радиусу среза (Skutschas, Stein, 2015).

В качестве математического параметра, характеризующего особенности экологических адаптаций, применялся индекс RVT (процентное отношение среднего значения толщины кортекса к среднему значению диаметра поперечного сечения длинной кости), отражающий связь толщины кортекса с адаптацией к тому или иному образу жизни (Wall, 1983).

Для определения типа адаптаций *P. stuckenbergi* в дополнение к полученным гистологическим данным морфология костей конечностей сравнивалась с аналогичной по *Dvinosaurus* на примере *D. campbelli* (Губин, 2004; Ульянов и др., 2020). Выбор *Dvinosaurus* обусловлен тем, что для представителей этого рода надежно установлены особенности палеоэкологии с учетом явной неотеничности и облигатно-водного образа жизни.



**Рис. 3.** *Platyoposaurus stuckenbergi* Trautschold, 1884, поперечный гистологический срез мелкой бедренной кости (экз. ПИН, № 49/33; 32.3% от максимального размера): *a* – общий микроанатомический вид среза; *b* – срез с прорисовкой ростовых меток и обозначением первичной и вторичной кости; *v* – кортикальная часть (в поляризованном свете); *z* – кортикальная часть с ростовыми метками; *d* – медуллярная часть. Обозначения: cx – кортекс; er – эрозивные полости; LAG's – линии остановки роста; lb – ламеллярная кость; mc – медуллярная полость; ol – лакуны остецитов; pb – первичная кость; pc – периостелиальный кортекс; WFB – рыхло-волокнистая кость; sb – вторичная кость; so – вторичные остеоны; tb – трабекулы. Длина масштабной линейки 1 мм.

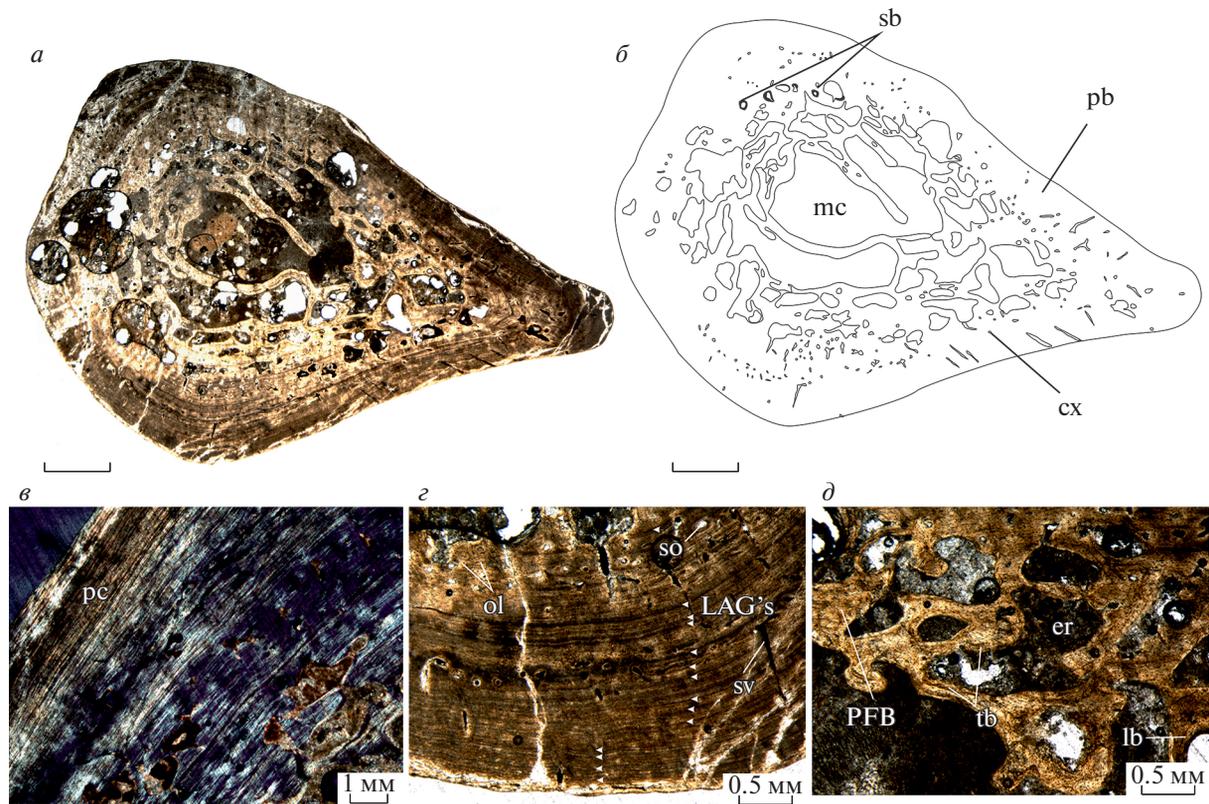
Гистологические срезы изучались в ПИН РАН с использованием модульного стереомикроскопа Leica M165 C, а также во ВНИГНИ с использованием оптического микроскопа Axio Imager.A2m. Детальные изображения костного матрикса были получены с помощью камер Leica DFC425 и Axio-CamHRc. Используемая гистологическая терминология приведена по работам: Francillon-Vieillot et al. (1990) и Danto et al. (2017).

#### МИКРОАНАТОМИЧЕСКОЕ И ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА PLATYOPOSAURUS STUCKENBERGI

Наиболее мелкая бедренная кость в материале (экз. ПИН, № 49/33; 32.3% от максимального размера) характеризуется губчатым строением, т.е., наличием хорошо выраженной спонгиозы (рис. 3, *a*, *b*). Первичный кортекс содержит линии остановки роста (LAG's) – около 3 (рис. 3, *b*, *z*). Внешняя часть представлена сравнительно тонким периостелиальным кортексом, сформированным первичной рыхло-волокнистой костью и содержащим многочисленные хаотично расположенные продольно-ориентированные васкуляр-

ные каналы и первичные остеоны (рис. 3, *v*, *z*). Более внутренняя часть кортекса демонстрирует значительную степень вторичных преобразований (ремоделинга), выраженную наличием крупных полостей эрозии, наличие немногочисленных вторичных остеонов (рис. 3, *v*, *z*). Медуллярная область содержит трабекулы, образованные вторичной ламеллярной костью, вторичными остеонами и первичной костной тканью во внутренней части (рис. 3, *d*). Лакуны кортикальных остецитов многочисленные, относительно небольшие, округлой или реже овальной формы. Кальцинированный хрящ отсутствует. Индекс CDI равен 0.59, индекс RBT – 26.4%.

Бедренная кость большего размера (экз. ПИН, № 2255/3; 58.8% от максимального размера) характеризуется наличием относительно толстого кортекса, плотного внешнего (периостелиального) кортекса и медуллярной полостью, заполненной сравнительно тонкими трабекулами (рис. 4, *a*, *b*). Периостелиальный кортекс сформирован параллельно-волокнистой тканью и содержит значительное число ростовых меток: среди них можно выделить 15 линий остановки роста (LAG's), которые располагаются ближе друг к другу во внешних частях кортекса (рис. 4, *v*, *z*). Периостелиаль-



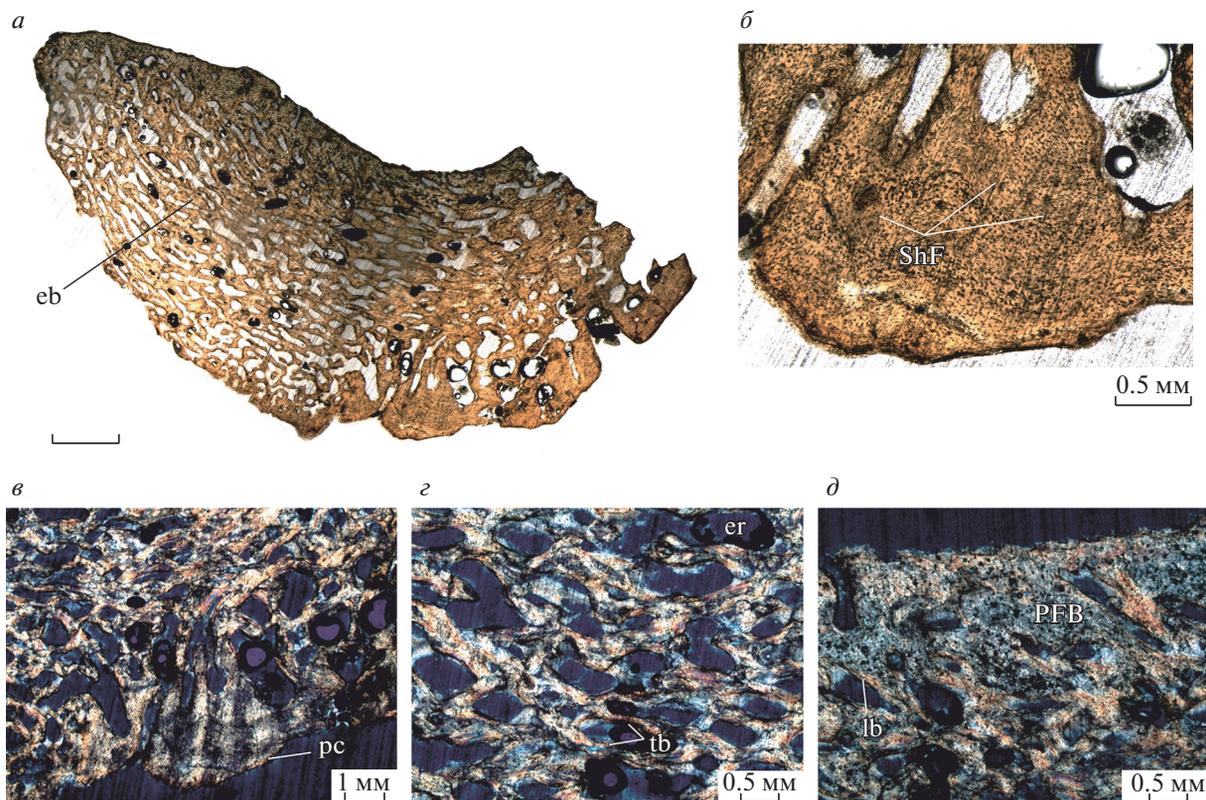
**Рис. 4.** *Platyosaurus stuckenbergi* Trautschold, 1884, поперечный гистологический срез крупной бедренной кости (экз. ПИН, № 2255/3; 58.8% от максимального размера): *a* – общий микроанатомический вид среза; *b* – срез с обозначением первичной и вторичной кости; *v* – кортикальная часть (в поляризованном свете); *z* – кортикальная часть с многочисленными ростовыми метками; *d* – медуллярная часть. Обозначения: PFB – параллельно-волокнистая кость; sv – васкулярные каналы; остальные как на рис. 3. Длина масштабной линейки 2 мм.

ный кортекс средне васкуляризован и содержит продольно и косо ориентированные васкулярные каналы, а также единичные вторичные остеоны. Васкулярные каналы сосредоточены преимущественно в области гребня аддуктора *crista aspera femoris*. В кортексе наблюдается усложнение васкуляризации по сравнению с меньшей по размеру бедренной костью: помимо продольных, появляются поперечные косо ориентированные сосуды в районе гребня аддуктора, а также формируется ретикулярный тип васкуляризации с неравномерным анастомозированием. Перемедуллярная область демонстрирует сильные вторичные преобразования, выраженные наличием крупных полостей эрозии и вторичных остеонов. Медуллярная полость относительно крупная, содержит сравнительно тонкие трабекулы, сформированные плотной ламеллярной костью (рис. 4, *d*). Лакуны кортикальных остецитов чаще овальной (до сильно вытянутой) и реже округлой формы. Кальцинированный хрящ также не обнаружен. Индекс CDI равен 0.46, индекс RVT – 21.9%.

Наиболее мелкий гипоцентр (экз. ПИН, № 164/1; 48.5% от максимального размера) имеет губчатое (“остеопорозное”) строение и характе-

ризуется наличием сравнительно тонкого периостелиального кортекса (рис. 5, *a*). Периостелиальный кортекс плотный, аваскулярный, сформирован параллельно-волокнистой костью (рис. 5, *b, в*). Кортекс содержит многочисленные косо ориентированные шарпеевы волокна (рис. 5, *b*). Внутренняя часть кортекса частично резорбирована и содержит крупные полости эрозии (рис. 5, *в, d*). Крупные трабекулы во внутренней части гипоцентра сформированы плотной ламеллярной тканью снаружи и менее компактной параллельно-волокнистой первичной тканью внутри трабекул (рис. 5, *d*). Лакуны остецитов многочисленны, от округлой и неправильной до сильно вытянутой формы. Ростовые метки отсутствуют. Кальцинированный хрящ полностью резорбирован.

Гипоцентр большого размера (экз. ПИН, № 49/21; 67.6% от максимального размера) характеризуется наличием очень тонкого периостелиального кортекса, губчатым строением (рис. 6, *a, б*). Периостелиальный кортекс с единичными сосудами сформирован параллельно-волокнистой костью (рис. 6, *в*). Внутренняя часть кортекса характеризуется наличием первичной спонгиозы –



**Рис. 5.** *Platyoposaurus stuckenbergi* Trautschold, 1884, поперечный гистологический срез мелкого гипоцентра (экз. ПИН, № 164/1; 48.5% от максимального размера): *a* – общий микроанатомический вид среза; *b* – нижняя часть с шарпеевыми волокнами; *v* – детали строения нижней части (в поляризованном свете); *z* – детали строения средней части (в поляризованном свете); *d* – детали строения верхней части (в поляризованном свете). Обозначения: *eb* – эндохондральная кость; *ShF* – шарпеевы волокна; *tb* – трабекулы губчатой кости; остальные как на рис. 3 и 4. Длина масштабной линейки 2 мм.

значительно резорбирована и содержит крупные полости эрозии (рис. 6, *z*, *d*). В кортексе шарпеевы волокна не выявлены. Крупные трабекулы во внутренней части гипоцентра сформированы плотной вторичной ламеллярной тканью в наружной части и остатками первичной параллельно-волокнистой кости во внутренней части (рис. 6, *d*). Лакуны остеоцитов многочисленны, чаще сильно вытянутой формы и реже округлой и неправильной формы. Ростовые метки и кальцинированный хрящ отсутствуют.

### СРАВНЕНИЕ И ОБСУЖДЕНИЕ

На основании полученных палеогистологических данных по разноразмерным посткраниальным элементам скелета *P. stuckenbergi* стало возможным установление возрастных различий, проявляющихся на микроанатомическом и гистологическом уровнях. Стоит отметить, что значительная разница в гистологической организации между мелкими и крупными особями не всегда может быть четко установленной у *Temnospondyli*, когда биомеханические и эколо-

гические особенности менялись на протяжении всей жизни, что отражалось в строении костного матрикса, как, например, у *Dutuitosaurus ouazzoui* и *Gerrothorax* sp. (Sanchez et al., 2010).

Микроанатомический и гистологический анализы поперечных срезов посткраниальных элементов *Platyoposaurus stuckenbergi* позволили выявить следующие общие для разноразмерных костных элементов особенности:

1) Как мелкая (32.3% от максимального размера), так и более крупная бедренная кость (58.8% от максимального размера) демонстрируют значительную степень вторичных преобразований в примедуллярной области кортекса.

2) Оба гипоцентра (48.5 и 67.6% от максимального размера соответственно) имеют остеопорозное (облегченное) строение, при этом значительных отличий в ходе онтогенеза, за исключением наличия выраженных шарпеевых волокон и меньшей площади эрозийных пустот у мелкого гипоцентра, не выявлено. Несмотря на отсутствие четкой дифференциации осевого скелета у *P. stuckenbergi*, нельзя исключать, что заметная разница в размере гипоцентров может быть ре-

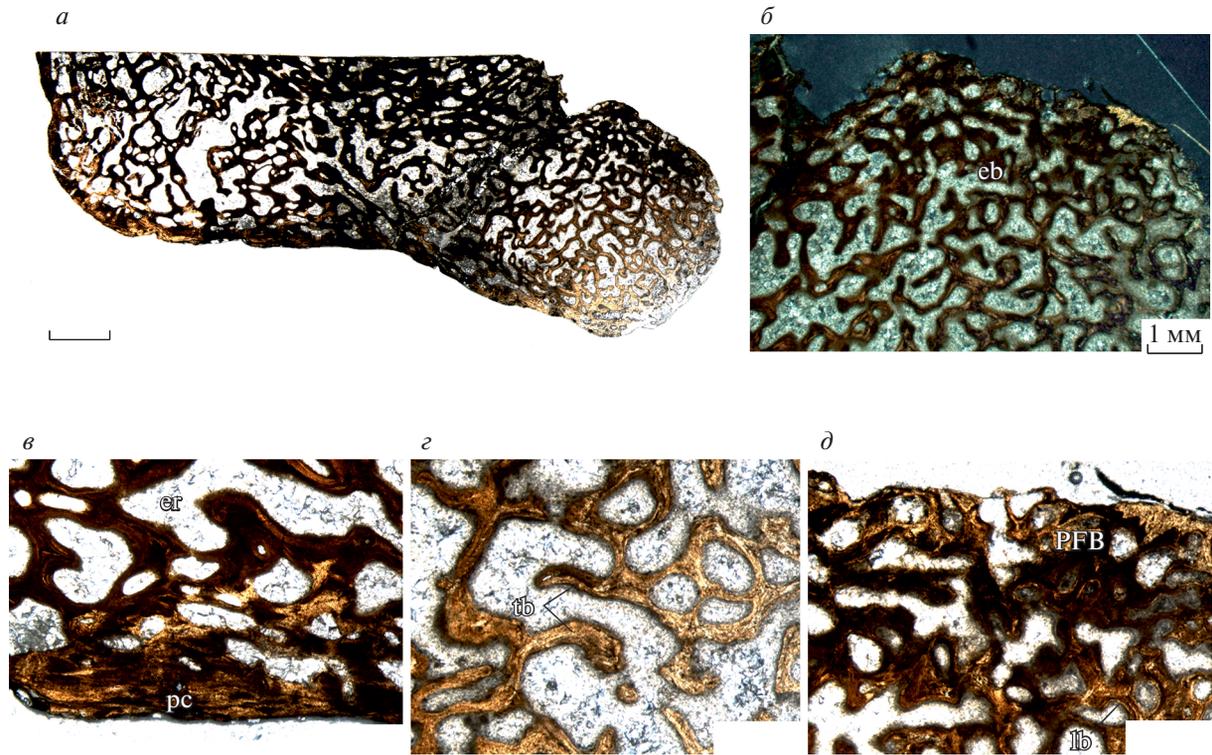


Рис. 6. *Platyoposaurus stuckenbergi* Trautschold, 1884, поперечный гистологический срез крупного гипоцентра (экз. ПИН, № 49/21; 67.6% от максимального размера): *a* – общий микроанатомический вид среза; *b* – часть (в поляризованном свете); *c* – детали строения нижней части; *d* – детали строения средней части; *e* – детали строения верхней части. Обозначения: как на рис. 3–5. Длина масштабной линейки 2 мм.

зультатом не только возрастных различий, но и индивидуальной изменчивости (Konietzko-Meier et al., 2013).

3) Важной характерной чертой всех скелетных элементов, микроанатомическое и гистологическое строение которых описывается в данном исследовании, является полное отсутствие кальцинированного хряща как в мелких, так и в более крупных костях. Данная особенность может быть объяснена резорбцией хряща на очень ранних стадиях онтогенеза, указывающая на отсутствие педоморфных черт в гистологическом строении *P. stuckenbergi*.

Кроме этого, были выявлены следующие характерные изменения в ходе онтогенеза:

1) периостелиальный кортекс мелкой бедренной кости (32.3% от максимального размера) содержит первичную рыхло-волоконистую костную ткань, что свидетельствует о быстром росте на ранних стадиях онтогенеза. Преобладание в кортексе крупной бедренной кости (58.8% от максимального размера) более плотной и упорядоченной параллельно-волоконистой ткани свидетельствует о замедлении темпов роста.

2) Периостелиальный кортекс мелкой бедренной кости *P. stuckenbergi* содержит продольно-

ориентированные васкулярные каналы, в то время как бедро более крупной особи характеризуется наличием как продольных каналов, так и появлением поперечных радиальных сосудов в районе гребня аддуктора *crista aspera femoris* и формированием васкулярной сети ретикулярного типа в кортексе – следствие смены и усложнения ориентации сосудов в костном матриксе.

3) Ростовые метки (LAG's) обнаружены как в бедренной кости мелкого размера, так и в более крупной, что свидетельствует о цикличности роста *Platyoposaurus* и смене благоприятных условий среды на неблагоприятные (сезонность климата) в течение жизни животных. При этом бедренная кость мелкой особи характеризуется наличием меньшего количества меток и, соответственно, меньшей толщиной кортекса. Сближение ростовых меток во внешней части периостелиального кортекса у более крупной бедренной кости свидетельствует о замедлении темпов роста.

Для молодых особей представителей группы *Temnospondyli* характерно большое количество кальцинированного хряща в костях. По мере роста происходило формирование эндохондральной кости, которая увеличивалась с одновременным уменьшением количества хряща (Konietzko-Meier et al., 2013). В отличие от *Dvinosaurus* и *Me-*

toposaurus, у которых хрящ присутствует как у мелких, так и у крупных особей, что может указывать на неотенический характер развития (Konietzko-Meier et al., 2013), у *Platyoposaurus* хрящ у исследованных экземпляров полностью отсутствует. Анализ морфологии *Temnospondyli* предполагает неотению для водных таксонов, таких как *Dvinosaurus* и *Stereospondyli* (Pawley, Warren, 2004), но не для *Platyoposaurus*, что полностью согласуется с результатами данного исследования. Необнаруженный в бедренных костях *Platyoposaurus* кальцинированный хрящ у мелко- и крупноразмерной особей косвенно указывает на отсутствие выраженных педоморфных черт в гистологическом строении. Выводы об отсутствии значительного числа педоморфных черт также подтверждаются данными по морфологии скелета и его отдельных элементов при сопоставлении микро- и макроанатомических данных строения костей у *Dvinosaurus*, неотеничность которого доказана (Шишкин, 1973). Окостенение элементов скелета *Platyoposaurus* было практически полным, за исключением слабо окостеневающих эпифизных частей плечевой и бедренной костей, коракоидной части скапулокоракоида, *intermedium* и неокостеневающих *pubis* и *ischium* (Губин, 1991). У *Dvinosaurus* число неокостеневающих или частично окостеневающих элементов скелета заметно больше. Отсутствие гиобранхиальных окостенений для неличиночных особей *Platyoposaurus* указывает на полностью легочное или частично жаберное дыхание с использованием легких. Предполагается, что у наиболее близкого к *Platyoposaurus* рода *Archegosaurus* наружные ветвистые жабры присутствовали на начальных этапах онтогенеза, после чего в процессе метаморфоза трансформировались во внутренние примитивные легкие, как у полиптеридных рыб (Witzmann, Brainerd, 2017). Данный тип дыхания нельзя исключать и для *Platyoposaurus*. *Dvinosaurus*, не проходящий полный метаморфоз вследствие неотении, сохраняя жабры в течение всей жизни, что подтверждается хорошо окостеневающими элементами гиобранхиального аппарата у крупноразмерных особей (Шишкин, 1973).

Микроанатомическое и гистологическое строение рассмотренных бедренных костей *P. stuckenbergi* схоже с таковыми у метопозаврида *Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis* (Konietzko-Meier, Klein, 2013) и *Dutuitosaurus ouazzouii* (Steyer et al., 2004) наличием рыхло-волокнутой ткани у молодых особей, линий остановки роста, а также формированием трабекул в медуллярной области. При этом бедренные кости *P. stuckenbergi* демонстрируют более губчатое строение и меньшую компактность костного матрикса, что может быть связано с другим типом экологической адаптации по сравнению с *Metoposaurus* и *Dutuitosaurus*.

Представители группы *Temnospondyli* занимали различные экологические ниши, включая водные, полуводные и наземные (Lindemann, 1991; Schoch, 2014). При сравнении *P. stuckenbergi* с неотеническим облигатно-водным *Dvinosaurus campbelli* был выявлен ряд морфологических отличий в строении костей конечностей. У более вытянутых бедренных костей *P. stuckenbergi* диафиз в сечении треугольный за счет хорошо выраженного гребня аддуктора (*crista aspera femoris*), который отсутствует у *D. campbelli* с округлым сечением диафиза. Плоскость проксимального конца относительно дистального конца у *P. stuckenbergi* развернута сильнее ( $34^{\circ}$ – $37^{\circ}$ ) (Губин, 1991), чем у *D. campbelli* ( $23^{\circ}$ – $27^{\circ}$ ). У *P. stuckenbergi* проксимальный эпифиз слабо окостеневший, большая часть межтрохантерной впадины оставалась хрящевой, четвертый трохантер развит слабо, представлен коротким и утолщенным гребнем (Губин, 1991). Для бедренной кости *D. campbelli* характерны слабо окостеневшие как проксимальный, так и дистальный эпифизы, четвертый трохантер выражен хуже, чем у *P. stuckenbergi* и представлен коротким, узким и более низким гребнем (Губин, 2004). Длина передней конечности *P. stuckenbergi*, реконструируемая по скелету из местонахождения Белебей, составляла 48% от длины позвоночного столба до крестцового отдела, длина задней конечности – 51%. Для *D. campbelli* по уместной аналогии с наиболее близким видом *D. primus*, известным по относительно полному сохранившемуся скелету (экз. ПИН, № 2005/41), данные показатели будут 20 и 22% соответственно. Исходя из приведенного морфологического сравнения бедренных костей, а также относительной длины реконструируемых конечностей, у *P. stuckenbergi* последние были длиннее относительно длины туловища и лучше развиты, чем у *D. campbelli*. Это может указывать на их опорно-локомоторную функцию в условиях спорадического пребывания в сухопутной обстановке, как это предполагается для *Archegosaurus* (Witzmann, Brainerd, 2017).

Сохранение плотного и сильно минерализованного хряща в эндохондральной части костей у водных *Temnospondyli* могло играть роль дополнительного балласта для контроля плавучести при придонном образе жизни (de Buffrénil, Mazin, 1990; Danto et al., 2017). Отсутствие в бедренных костях как у мелко- так и у крупноразмерных особей *P. stuckenbergi* кальцинированного хряща и остеопорозное строение позвонков не свидетельствует в пользу упомянутого типа адаптации. Однако длинные кости вполне придонных представителей семейства *Plagiosauridae* и рода *Plagiosuchus* в частности несут явные признаки остеопороза (Konietzko-Meier, Schmitt, 2013). Схожесть *Platyoposaurus* с *Plagiosuchus* проявляется в том, что на брюхе они имели сплошной покров (Конжукова,

1955; Губин, 1991; Witzmann, Soler-Gijón, 2010), состоящий из костных кожных чешуй (брюшной панцирь), добавляющих вес к общей костной массе, что могло быть дополнительным приспособлением к придонному образу жизни (Sanchez, Schoch, 2013). Подобная адаптация сходна с таковой у современных черепах или вымерших плакодонтов (Witzmann, Soler-Gijón, 2010; Witzmann, 2011).

Отдельно рассматриваемые микро- или макроанатомические параметры костей скелета не всегда могут надежно указывать на тот или иной тип адаптации. Так, для Eуорps на основании изучения костей конечности адаптация была определена как полуназемная (Pawley, Warren, 2006). Однако губчатое строение его гипоцентров указывает на преимущественно водный образ жизни (Sanchez et al., 2010).

Исследования толщины кортекса бедренных костей у нескольких современных крокодилов, ящериц и млекопитающих, а также ископаемых терапсид показали, что для большинства исследованных животных с полуводным типом адаптации индекс RBT близок к 30% или больше (Magwene, 1993). Значение RBT в 30% считается пороговым для определения особенностей экологии. Для животных, у которых индекс RBT для костей конечностей превышает 30%, предполагается водный образ жизни (Mukherjee et al., 2010). У *P. stuckenbergi* индекс RBT бедренной кости (составляющий 22–26%) очень близок по значению к таковому у раннетриасовых Trematosauridae (Mukherjee et al., 2010). Для сравнения, у облигатно-водных *D. campbelli* индекс RBT бедренной кости составляет 27.2%, что сопоставимо с таковым для мелкой бедренной кости *P. stuckenbergi* (RBT = 26.4%). Стоит отметить, что индекс RBT мелкой бедренной кости *P. stuckenbergi* на 4.5% больше, чем для крупной бедренной кости, что может указывать на изменение типа адаптации с возрастом от облигатно-водного образа жизни в сторону полуназемного.

Компактность (CDI) бедренной кости *P. stuckenbergi* с возрастом закономерно уменьшалась за счет резорбции внутренних частей кортекса, причем для мелкого экземпляра показатель CDI равен 0.59, что близко по значению к таковому для крупной бедренной кости *D. campbelli* (CDI = 0.54). Высокая пористость и низкая компактность костного матрикса для крупной бедренной кости *P. stuckenbergi* указывает на низкое биомеханическое сопротивление (Teschner et al., 2018) и меньшую устойчивость к скручивающей нагрузке (Sanchez et al., 2010). Все перечисленные параметры могут указывать скорее на водную адаптацию *P. stuckenbergi* как активно плавающего, нежели придонного хищника. Конечности при передвижении в воде, по всей видимости, мало использо-

**Таблица 1.** Приуроченность представителей *Platyoposaurus* к различным типам отложений с указанием количества местонахождений для тех или иных литофаций

Тип литофаций	Число местонахождений с достоверно известными находками <i>Platyoposaurus</i>
Русловые песчаники	6
Гравелиты и конгломераты временных и быстрых потоков	1
Мергели, алевролиты и глины непроточных опресненных водоемов	8
Известняки непроточных слабосоленых водоемов	1

вались. У близкого родственника *P. stuckenbergi*, *Archegosaurus decheni*, был хорошо развитый хвост (длиннее остальной части тела), активно используемый при плавании (Witzmann, Schoch, 2006). Не полностью окостеневающие кости конечностей *P. stuckenbergi*, как пedomорфная черта, оставались слаборазвитыми как у молодых, так и у взрослых особей даже по сравнению с вполне водным стереоспондиломорфом *Australerpeton*, у которого окостенение было более полным (Dias, Schultz, 2003).

В качестве дополнительной информации в разрешении вопроса об особенностях экологической адаптации *P. stuckenbergi* были привлечены данные по литологии костеносных пород тех местонахождений, откуда известны все достоверные находки *Platyoposaurus*. Остатки *Platyoposaurus* примерно в равной степени приурочены к песчано-гравийным литофациям русел и глинисто-карбонатным литофациям озерных водоемов. В шести местонахождениях остатки приурочены к русловым песчаникам; в одном — к гравелитам и конгломератам временных и быстрых потоков; в восьми — к мергелям, алевролитам и глинам непроточных опресненным водоемов; в одном — к известнякам непроточных слабосоленых (?) водоемов (табл. 1). Это может указывать на большую экологическую пластичность по сравнению с архегозавроидами семейства *Melosauridae*, остатки которых чаще всего встречаются в русловых отложениях. Для сравнения, остатки других архегозаврид найдены в следующих типах отложений: *Archegosaurus* — в озерных и речных (Geinitz, Deichmüller, 1882; Witzmann, Brainerd, 2017); *Bashkirosaurus* — в речных (Новожилов, 1955; Губин, 1981), *Collidosuchus* — в речных (Ефремов, Вьюшков, 1955; Губин, 1986); *Prionosuchus* — в озерных (Iannuzzi et al., 2018). Остатки как мелко-, так и крупноразмерных *Platyoposaurus* одинаково ча-

сто встречаются и в речных, и в озерных отложениях, т.е., между разноразмерными (разновозрастными) особями нет четкой зависимости от типа водного объекта (река, озеро).

Сезонные климатические колебания находят отражение у экзотермических животных в характере циклического роста костей, который уславливается по видимым границам, представленным чередующимися слоями медленно и быстро растущей костной ткани, а также линиями остановок роста (LAG's), маркирующими прекращение остеогенеза (Konietzko-Meier, Klein, 2013). Для зависимых от водной среды обитания животных, таких как *Platyosaurus*, неблагоприятным временем года являлся сухой сезон, характеризующийся повышенной температурой и снижением количества осадков, что приводило к сокращению площадей обитания и кормления. Непостоянная толщина промежутков между LAG's в глубоких слоях кортекса у *P. stuckenbergi*, скорее всего, указывает на неодинаковую продолжительность благоприятных сезонов. На протяжении жизни *Platyosaurus* неблагоприятные периоды, в течение которых животное испытывало физиологический стресс, наблюдались очень часто, что подтверждается многочисленными ростовыми метками. Физиологический стресс мог быть вызван, в частности, конкуренцией за пищевые ресурсы.

Конкурентами для *Platyosaurus* в водном блоке хищных среднепермских тетрапод Восточной Европы были *Melosauridae*. Так, остатки *Platyosaurus* достоверно известны в 15 ориктокомплексах, а *Melosauridae* – в 18, причем только в шести из них установлено их совместное нахождение. При этом наблюдается зависимость – если из местонахождения известно много остатков *Platyosaurus*, то мало *Melosauridae*, и наоборот, – что может указывать на высокую конкуренцию этих архегозавроидов внутри водных биотопов.

Скелетохронологические данные по бедренным костям *P. stuckenbergi* ставят под сомнение заключение Е.Д. Конжуковой (1964) о том, что архегозавроиды могли доживать до 300 лет. Это заключение было сделано по результатам изучения черепа крупноразмерной особи *Melosaurus uralensis* из местонахождения Мамадыш Кировской обл. (экз. ПИН, № 683/1), который сопоставим со среднеразмерным черепом *P. stuckenbergi*. В отношении рассматриваемой группы среднепермских *Temnospondyli* скорее уместно говорить о десятках лет, чему не противоречат данные по скелетохронологии *P. stuckenbergi* с подсчитанным количеством LAG's в количестве не менее 15 для крупной бедренной кости изученного материала.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Микроанатомическое и гистологическое исследование разноразмерных посткраниальных элементов скелета (бедренные кости, гипоцентры) *P. stuckenbergi* позволили установить ряд возрастных различий, позволяющих оценить степень онтогенетической зрелости мелких и крупных экземпляров. При этом учитывался тот факт, что разница в гистологической организации между мелкими и крупными особями не всегда бывает явной по причине биомеханических и экологических изменений на протяжении всей жизни. Характерные для многих представителей группы *Temnospondyli* пedomорфные черты, например, наличие кальцинированного хряща, у *P. stuckenbergi* по гистологическим данным выявлены не были, при том, что некоторые части костей и отдельные элементы скелета не подвергались окостенению. Это может объясняться резорбцией хряща на ранних стадиях онтогенеза, когда происходил быстрый рост, замедляющийся уже при достижении размеров, близких к 60% от максимальных значений. Комплекс полученных данных позволяет говорить о *P. stuckenbergi* как о достаточно подвижном водном хищнике, который при передвижении в большей степени использовал хвост, нежели конечности. *P. stuckenbergi* с возрастом, вероятно, мог изменять тип адаптации от облигатно-водного образа жизни в сторону полуназемного, что разительно отличает его от неотенического *Dvinosaurus* – засадного хищника, не способного покидать водную среду. В качестве биотопов для *Platyosaurus* примерно в равной степени выступали реки и озера, что очень схоже с *Archegosaurus*, и может указывать на значительную экологическую пластичность представителей *Archegosauridae* в целом. Скелетохронологические данные о количестве подсчитанных линий остановки роста ( $N = 15$ ) у *P. stuckenbergi* дают совершенно новое представление о возрасте и опровергают ранее высказанное предположение о нескольких сотнях лет жизни архегозавроидов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Быстров А.П. Стегоцефалы как показатели климата // Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии. М.: Госгеолтехиздат, 1957. С. 147–153.
- Вьюшков Б.П. О фауне верхнепермских наземных позвоночных с реки Малая Кинель. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 177 с.
- Голубев В.К. Наземные позвоночные // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья. Казань: Экоцентр, 1996. С. 381–389.
- Губин Ю.М. Новый платиопозаврид из Башкирии // Палеонтол. журн. 1981. № 2. С. 141–143.
- Губин Ю.М. Новые данные об архегозавроидах Восточно-Европейской платформы // Палеонтол. журн. 1986. № 2. С. 75–80.

- Губин Ю.М. О систематическом положении лабиринтодонтов из местонахождения Малая Кинель // Палеонтол. журн. 1989. № 4. С. 116–120.
- Губин Ю.М. Пермские архегозавроидные амфибии СССР. М.: Наука, 1991. 140 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 249).
- Губин Ю.М. Новый двинозавр (Amphibia: Temnospondyli) из верхнетатарских отложений Среднего Поволжья // Палеонтол. журн. 2004. № 2. С. 72–80.
- Ефремов И.А., Вьюшков Б.П. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 186 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 46).
- Ивахненко М.Ф. Тетраподы Восточно-Европейского плаката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь: Пермский обл. краевед. муз., 2001. 200 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 283).
- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: Наука, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).
- Конжукова Е.Д. *Platyops stuckenbergi* Trautsch. – архегозавроидный лабиринтодонт нижних зон верхней перми Приуралья // Материалы по пермским и триасовым наземным позвоночным СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 89–127.
- Конжукова Е.Д. Старческая особь мелозавра из верхней перми р. Вятка // Палеонтол. журн. 1964. № 4. С. 122–126.
- Новожилов Н.И. Белебеевское местонахождение пермских Тетрапода // Материалы по пермским и триасовым наземным позвоночным СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 190–200.
- Ульяхин А.В., Скучас П.П., Сабуров П.Г. Гистология *Dvinosaurus campbelli* (Temnospondyli, Dvinosauria) из позднепермского местонахождения Гороховец, Владимирская область // Палеонтол. журн. 2020. № 6. С. 74–82.
- Шишкин М.А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 260 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 137).
- Botha J., Chinsamy A. Growth and life habits of the Triassic synodont *Trirachodon*, inferred from bone histology // Acta Palaeontol. Pol. 2004. V. 49. P. 619–627.
- Bystrow A.P. Zahnstruktur der Labyrinthodonten // Acta Zool. 1938. V. 19. P. 387–425.
- Danto M., Witzmann F., Pierce S.E., Fröbisch N.B. Intercentrum versus pleurocentrum growth in early tetrapods: A paleohistological approach // J. Morphol. 2017. V. 278. P. 1–22.
- de Buffrénil V., Mazin J.M. Bone histology of the Ichthyosaurs: comparative data and functional interpretation // Paleobiology. 1990. V. 16. P. 435–447.
- de Ricqlès A., de Buffrénil V. Bone histology, heterochronies and the return of tetrapods to life in water: where are we // Secondary adaptation of tetrapods to life in water / Eds. Mazin J., de Buffrénil V. München: Verlag Dr. F. Pfeil, 2001. P. 289–310.
- Dias E.V., Schultz C.L. The first Paleozoic temnospondyl postcranial skeleton from South America // Rev. Brasil. Paleontol. 2003. V. 6. P. 29–42.
- Efremov I.A. Permischen Labyrinthodonten des fruheren Gouvernementes Wjatka // Uber die Labyrinthodonten der UdSSR. М.: Изд-во АН СССР, 1932. С. 117–164.
- Francillon-Vieillot H., de Buffrénil V., Castanet J. et al. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues // Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends / Ed. Carter J. N.Y.: Van Nostrand Reinhold, 1990. P. 471–530.
- Gee B.M., Haridy Y., Reisz R.R. Histological skeletochronology indicates developmental plasticity in the early Permian stem lissamphibian *Doleserpeton annectens* // Ecol. Evol. 2020. V. 10. P. 1–17.
- Geinitz H.B., Deichmüller J.V. Die Saurier der unteren Dyas von Sachsen // Palaeontogr. 1882. Bd 9. S. 1–46.
- Gubin Y.M. Skull morphology of *Archegosaurus decheni* Goldfuss (Amphibia, Temnospondyli) from the Early Permian of Germany // Alcheringa. 1997. V. 21. P. 103–121.
- Iannuzzi R., Neregato R., Cisneros J.C. et al. Re-evaluation of the Permian macrofossils from the Parnaíba Basin: biostratigraphic, palaeoenvironmental and palaeogeographical implications // Geol. Soc. L. Spec. Publ. 2018. V. 472. P. 223–249.
- Konietzko-Meier D., Bodzjoch A., Sander P.M. Histological characteristics of the vertebral intercentra of *Metoposaurus diagnosticus* (Temnospondyli) from the Upper Triassic of Krasiejów (Upper Silesia, Poland) // Trans. R. Soc. Edinburgh. Earth Envir. Sci. 2013. V. 103. P. 1–14.
- Konietzko-Meier D., Klein N. Unique growth pattern of *Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis* (Amphibia, Temnospondyli) from the Upper Triassic of Krasiejów, Poland // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2013. V. 370. P. 145–157.
- Konietzko-Meier D., Schmitt A. A histological study of a femur of *Plagiosuchus*, a Middle Triassic temnospondyl amphibian from southern Germany, using thin sections and micro-CT scanning // Neth. J. Geosci. 2013. V. 92. P. 65–71.
- Kriloff A., Germain D., Canoville A. et al. Evolution of bone microanatomy of the tetrapod tibia and its use in palaeobiological inference // J. Evol. Biol. 2008. V. 21. P. 807–826.
- Laurin M., Girondot M., Loth M.-M. The evolution of long bone microanatomy and lifestyle in lissamphibians // Paleobiology. 2004. V. 30. P. 589–613.
- Lindemann F.J. Temnospondyls and the Lower Triassic paleogeography of Spitsbergen // Fifth Symp. on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota / Eds. Kielan-Jaworowska Z., Heintz N., Naktrem H.A. Oslo, 1991. P. 39–40 (Contrib. Paleontol. Mus. Univ. Oslo. V. 364).
- Magwene P.M. What's bred in the bone: histology and cross-sectional geometry of mammal-like reptile long bones—evidence of changing physiological and biomechanical demands. MSc thesis. Harvard Univ., 1993.
- Mukherjee D., Ray S., Sengupta D.P. Preliminary observations on the bone microstructure, growth patterns, and life habits of some Triassic temnospondyls from India // J. Vertebr. Paleontol. 2010. V. 30. P. 78–93.
- Pawley K., Warren A.A. Immaturity vs. pedomorphism: a rhinesuchid stereospondyl postcranium from the Upper Permian of South Africa // Palaeontol. Afr. 2004. V. 40. P. 1–10.
- Pawley K., Warren A.A. The appendicular skeleton of *Eryops megacephalus* (Temnospondyli: Eryopoidea) from

- the Lower Permian of North America // *J. Paleontol.* 2006. V. 80. P. 561–580.
- Price L.I. Um anfíbio labirintodonte da formacao Pedra de Fogo, estado do Maranhao // *Bol. Div. Geol. Mineral.* 1948. V. 124. P. 1–32.
- Ray S., Chinsamy A. Diictodon feliceps (Therapsida, Diconodontia): bone histology, growth and biomechanics // *J. Vertebr. Paleontol.* 2004. V. 24. P. 180–194.
- Ray S., Chinsamy A., Bandyopadhyay S. Lystrosaurus murrayi (Therapsida Diconodontia): bone histology, growth and lifestyle adaptations // *Palaeontology.* 2005. V. 48. P. 1169–1185.
- Sanchez S., Germain D., de Ricqlès A. et al. Limb-bone histology of temnospondyls: implications for understanding the diversification of palaeoecologies and patterns of locomotion of Permo-Triassic tetrapods // *J. Evol. Biol.* 2010. V. 23. P. 2076–2090.
- Sanchez S., Schoch R.R. Bone histology reveals a high environmental and metabolic plasticity as a successful evolutionary strategy in a long-lived homeostatic temnospondyl // *Evol. Biol.* 2013. V. 40. P. 627–647.
- Schoch R.R. Amphibian evolution: the life of early land vertebrates. Chichester: Wiley Blackwell, 2014. 276 p.
- Schoch R.R., Milner A.R. Stereospondyli // *Encyclopedia of Paleoherpétology.* Pt 3B. München: Pfeil, 2000. 203 p.
- Skutschas P.P., Stein K. Long bone histology of the stem salamander Kokartus honorarius (Amphibia: Caudata) from the Middle Jurassic of Kyrgyzstan // *J. Anat.* 2015. V. 226. P. 334–347.
- Steyer J.S., Laurin M., Castanet J., de Ricqlès A. First histological and skeleto-chronological data on temnospondyl growth: palaeoecological and palaeoclimatological implications // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2004. V. 206. P. 193–201.
- Teschner E., Sander P.M., Konietzko-Meier D. Variability of growth pattern observed in *Metoposaurus krasiejowensis* humeri and its biological meaning // *J. Iber. Geol.* 2018. V. 44. P. 99–111.
- Trauttschold H. Die Reste Permischer Reptilien des Paläontologischen Kabinetts der Universität Kasan. Moscow: Impr. de l'Univ. Impériale, 1884. 38 p.
- Twelvetrees W.H. On a labyrinthodont skull (*Platyops rickardi*, Twelvetree.) from the Upper Permian cupriferous strata of Kargala, near Orenburg // *Bull. Soc. Natur. M.* 1880. V. 55. P. 117–122.
- Wall W.P. The correlation between high limb-bone density and aquatic habits in recent mammals // *J. Paleontol.* 1983. V. 57. P. 197–207.
- Witzmann F. Morphological and histological changes of dermal scales during the fish-to-tetrapod transition // *Acta Zool.* 2011. V. 92. P. 281–302.
- Witzmann F., Brainerd E. Modeling the physiology of the aquatic temnospondyl *Archegosaurus decheni* from the early Permian of Germany // *Foss. Rec.* 2017. V. 20. P. 105–127.
- Witzmann F., Schoch R.R. The postcranium of *Archegosaurus decheni*, and a phylogenetic analysis of temnospondyl postcrania // *Palaeontology.* 2006. V. 49. P. 1211–1235.
- Witzmann F., Soler-Gijón R. The bone histology of osteoderms in temnospondyl amphibians and in the chroniosuchian *Bystrowiella* // *Acta Zool.* 2010. V. 91. P. 96–114.

## Age Variability in the Histological Structure of the Postcranial Skeleton of *Platyoposaurus stuckenbergi* (Temnospondyli, Archegosauridae) from the Middle Permian of Eastern Europe

A. V. Uliakhin<sup>a, b, #</sup>, P. P. Skutschas<sup>c, ##</sup>, P. G. Saburov<sup>c, ###</sup>

<sup>a</sup> Moscow State University, Moscow, Russia

<sup>b</sup> Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>c</sup> St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

<sup>#</sup> E-mail: ulyakhin@paleo.ru

<sup>##</sup> E-mail: p.skutschas@spbu.ru

<sup>###</sup> E-mail: p.saburov@spbu.ru

The microanatomical and histological structure of different-sized femurs and hypocentra of the archegosauroid amphibian *Platyoposaurus stuckenbergi* from the Middle Permian (Urzhum horizon, *Estemmenosuchus uralensis* zone) of Eastern Europe is described, a comparative characteristic of age variability is given, and ecological features of the species are also considered. *P. stuckenbergi* femurs are characterized by the complete absence of calcified cartilage and the presence of up to 15 lines of arrested growth (LAG's); hypocentra - osteoporotic structure, lack of calcified cartilage and LAG's. Microanatomical and morphological features indicate the predominantly aquatic lifestyle of *Platyoposaurus* as an active predator of river and lake habitats.

**Keywords:** Temnospondyli, Archegosauridae, *Platyoposaurus*, histology, variability, paleoecology, Kazanian, Urzhumian, Middle Permian, Eastern Europe

УДК 568.24:598.25

## РЕВИЗИЯ ПАЛЕОЦЕН–ЭОЦЕНОВЫХ МОНГОЛЬСКИХ PRESBYORNITHIDAE (AVES: ANSERIFORMES)

© 2021 г. Н. В. Зеленков\*

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

\*e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 15.09.2020 г.

После доработки 19.11.2020 г.

Принята к публикации 19.11.2020 г.

Остатки ствольных гусеобразных Presbyornithidae доминируют среди материалов по птицам из местонахождения Цаган-Хушу в Южной Монголии (свита наран-булак; верхний палеоцен–нижний эоцен). Ревизия материалов, ранее относимых к Presbyornis, показала, что в действительности они принадлежат двум таксонам Presbyornithidae, а также одному или двум таксонам ствольных фламингообразных (Phoenicopterimorphae). Относительно крупный пресбиорнитид морфологически сходен с мелкими экземплярами Presbyornis pervetus Wetmore, 1926 из нижнего эоцена США. Еще одна мелкая форма здесь описана как *Bumbalavis anatoides* gen. et sp. nov. и представляется морфологически более продвинутой, чем Presbyornis. Таким образом, монгольские материалы не подтверждают наличия существенного размерного диморфизма у Presbyornis. Ствольные Phoenicopterimorphae из Цаган-Хушу предварительно отнесены к Juncitarsidae, к которым относится и голотип Presbyornis mongoliensis Kurochkin et Dyke, 2010.

*Ключевые слова:* ископаемые птицы, Центральная Азия, таксономия, эоцен, Presbyornithidae

DOI: 10.31857/S0031031X21030132

Presbyornithidae – вымершее семейство длинноногих околоводных птиц из отряда Anseriformes, известное преимущественно из позднего палеоцена и раннего эоцена Северной и Южной Америки, а также Монголии (см. Ericson, 2000; Stidham, 2001; Mayr, 2009, 2017; Kurochkin, Dyke, 2010; Tambussi, Degrange, 2013; Stidham, Eberle, 2016; Hood et al., 2019 и ссылки в этих работах). Филогенетическое положение пресбиорнитид остается не до конца ясным – они могут представлять либо ствольных Anseriformes (Tambussi et al., 2019), либо относиться к кроновой радиации отряда (Worthy et al., 2017). Предполагается (Зеленков, 2018, 2019), что какие-то пресбиорнитиды могли быть предками современных Anatoidea (клада, включающая в себя, в том числе, Anatidae), поскольку ствольные Anatoidea (вымершее семейство Romainvilliidae) еще демонстрируют плезиоморфное сходство с Presbyornithidae (Mayr, 2008). В то же время, пресбиорнитиды еще не были способны к специализированному фильтрационному питанию мелкими пищевыми объектами, что характерно для современных уток, но при этом уже имели специализированный челюстной аппарат утиного типа (Olson, Feduccia, 1980; Zelenkov, Stidham, 2018).

Хронология существования Presbyornithidae не вполне ясна. Пресбиорнитиды неоднократно определялись по крайне фрагментарным материалам из верхнемеловых (кампан–маастрихтских) отложений (Курочкин, 1988; Kurochkin, 2000; Норе, 2002), однако семейственная и даже отрядная принадлежность меловых находок предполагаемых пресбиорнитид остается неподтвержденной. Принадлежность *Teviornis gobiensis* из маастрихта Монголии (Kurochkin et al., 2002) к отряду Anseriformes была недавно подтверждена (Зеленков, Курочкин, 2015; De Pietri et al., 2016), однако отнесение *Teviornis* к семейству Presbyornithidae может считаться только предварительным, ввиду существования в палеоцене–раннем эоцене ряда ствольных гусеобразных неясного систематического положения (Olson, 1999; Zelenkov, 2018; Tambussi et al., 2019). Более того, сходство с гусеобразными проявляется и у других меловых птиц (напр., Iacsoernis), отнесение которых к этому отряду (и даже кроновой группе современных птиц Neornithes) остается под вопросом (Норе, 2002; Clarke, 2004; Mayr, 2017). К концу эоцена пресбиорнитиды повсеместно исчезают из палеонтологической летописи, но в Австралии aberrantные представители этой линии (род *Wilaru*) доживают до раннего миоцена (De Pietri et al., 2016).

Одна из репрезентативных коллекций ископаемых остатков пресбиорнитид известна из верхнепалеоцен–нижнеоэоценовых отложений свиты наран-булак местонахождения Цаган-Хушу в Южной Монголии (Kurochkin, Dyke, 2010). Несколько фрагментарных дистальных тарсометатарсусов из Цаган-Хушу были описаны как *Presbyornis mongoliensis* Kurochkin et Dyke, 2010, в то время как еще более 150 костей были указаны как *Presbyornis* sp. (Kurochkin, Dyke, 2010; Зеленков, Курочкин, 2015). Заметная размерная изменчивость пресбиорнитид из Цаган-Хушу была объяснена тем, что данные материалы, по-видимому, представляют из себя смесь нескольких таксонов (Kurochkin, Dyke, 2010; см. также Elzanowski, 2014). Ранее П. Эриксон (Ericson, 2000) предположил, что несколько видов пресбиорнитид могут быть представлены среди материалов по этой группе из нижнего эоцена США, но не исключил и половой диморфизм как объяснение размаха размерной изменчивости.

В этой работе приведены результаты изучения материалов по пресбиорнитидам из местонахождения Цаган-Хушу. Проведенная ревизия показала, что значительная часть выборки в действительности представляет стволовых *Phoenicopterimorphae* и, в частности, может относиться к вымершему семейству *Juncitarsidae* или близким формам. Современные *Phoenicopterimorphae* (фламинго и поганки) заметно отличаются от *Anseriformes* остеологически, однако стволовые раннеэоценовые представители обеих групп характеризовались менее дивергентной морфологией (Feduccia, 1978). Ранее уже отмечалось морфологическое сходство между семействами *Juncitarsidae* и *Presbyornithidae*, которые также сосуществовали в раннем эоцене Северной Америки (Ericson, 1999). Кроме того, в материалах из Цаган-Хушу обнаружен мелкий и морфологически продвинутый представитель пресбиорнитид.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

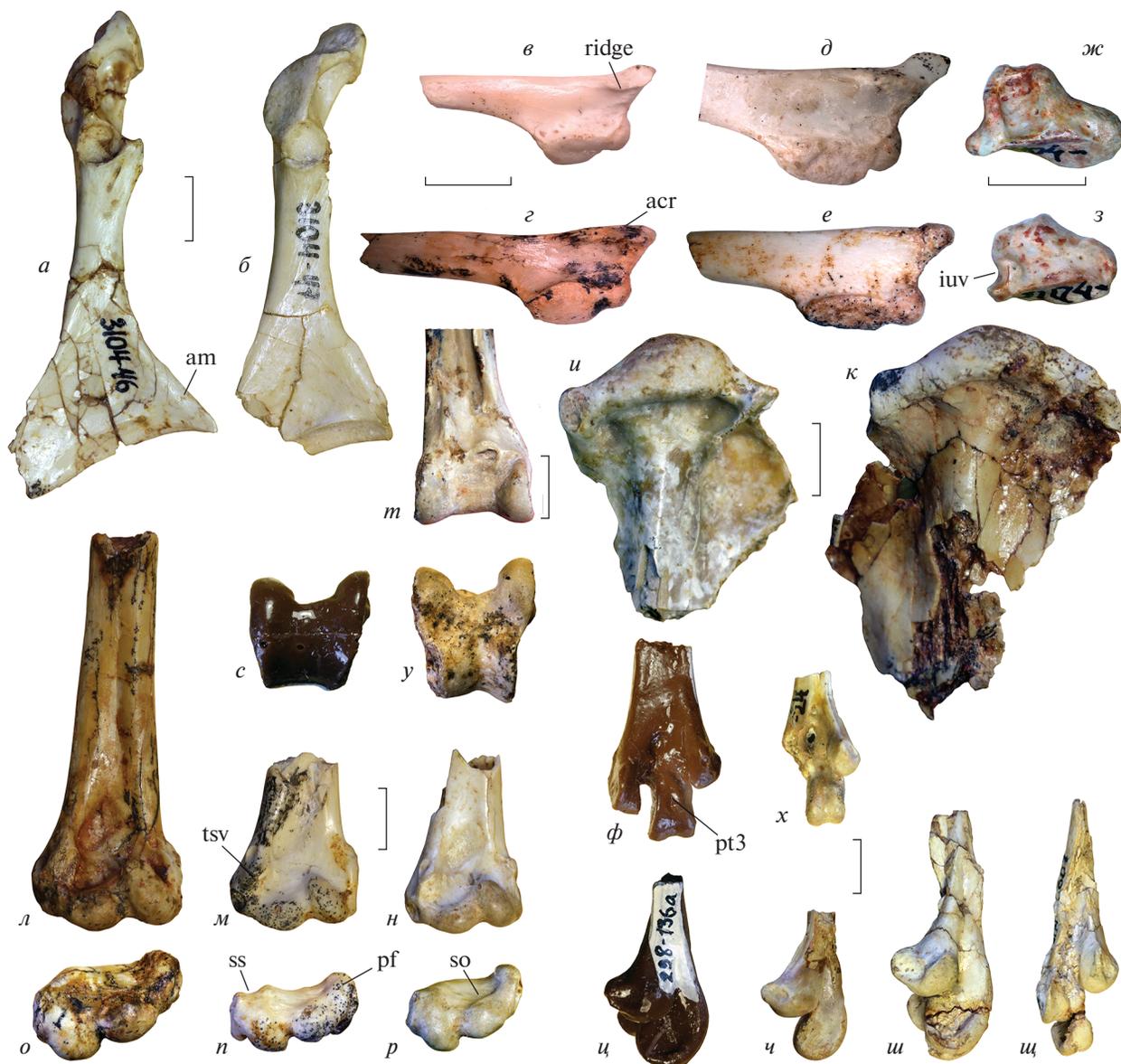
Местонахождение Цаган-Хушу расположено в западной части Нэмэгэтинской впадины в 6 км к западу от родника Наран-Булак (Девяткин, 1981; Бадамгарав, Решетов, 1985; Russel, Zhai, 1987). Отложения свиты наран-булак представлены тремя пачками, из которых пачки жигден и наран относят к верхнему палеоцену (век Gashatan), а пачку бумбан – к низам эоцена (Bumbanian; Бадамгарав, Решетов, 1985; Russel, Zhai, 1987; Missiaen, 2011; Ting et al., 2011). Богатая фауна местонахождения, включающая в себя разнообразных млекопитающих, амфибий и рептилий, изучалась многими авторами (обзор фауны см.: Dashzeveg et al., 1998; Lopatin, 2006; Данилов и др., 2017). Из птиц ранее были описаны *Eostrix taganica* Kurochkin et Dyke, 2011 (*Strigiformes*), стволовые *Charadrii-*

*formes*, *Galliformes* и *Mirandornithes*, а также стволовая гусеобразная птица *Naranbulagornis khun* Zelenkov, 2018 (Hwang et al., 2010; Курочкин, Дайк, 2011; Zelenkov, 2018; Hood et al., 2019). Остатки предполагаемых *Presbyornithidae* наиболее многочисленны в пачке бумбан, но происходят из всех трех пачек свиты наран-булак (Kurochkin, Dyke, 2010) и в данной работе анализируются вместе; различий между материалами из пачки бумбан и немногочисленными материалами из палеоценовых пачек на данный момент не выявлено.

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ PRESBYORNIS И JUNCITARSIDAE

**Коракоид.** Представители *Phoenicopterimorphae* (в том числе, вымершие *Palaelodidae*) надежно отличаются от *Anseriformes* заметно более робустным коракоидом, хотя в целом его общая морфологическая организация сохраняет общий тип с гусеобразными. В то же время, коракоид *Juncitarsus* имел плезиоморфную морфологию и по пропорциям был сходен с таковым пресбиорнитид (Ericson, 1999, рис. 2). Ранее для коракоидов *Juncitarsus* и *Presbyornis* указывались лишь различия в строении медиальной части *processus acrocoracoideus* (в частности, *facies articularis clavicularis*; Ericson, 1999), однако наше исследование индивидуальной изменчивости на примере речных уток (Zelenkov, 2019) показало, что эта часть кости очень вариабельна; таким образом, возможность ее использования с целью различения таксонов может быть ограничена. В связи с этим однозначная таксономическая идентификация коракоидов *Presbyornis* и *Juncitarsidae* из свиты наран-булак, с учетом их фрагментарности, затруднена.

Тем не менее, имеющиеся материалы позволяют установить наличие как минимум двух морфотипов, соответствующих, по-видимому, трем таксонам. Более крупные формы представлены полными коракоидами (экз. ПИН, №№ 3104/46, 47), которые при сходных размерах плечевой суставной части (что, по-видимому, отражает сходные размеры головки плечевой кости) различаются пропорциями и морфологией *angulus medialis* (рис. 1, а, б). При этом общая длина коракоида, по нашим данным (Zelenkov, 2019), – очень стабильный морфологический параметр, и поэтому представляется надежным таксономическим признаком. Экз. ПИН, № 3104/46 имеет более длинный стержень и заостренный *angulus medialis*, в то время как у экз. ПИН, № 3104/47 стержень короче и *angulus medialis* тупой. Наблюдаемая у этих двух экземпляров разница в наклоне *extremitas omalis* может отчасти объясняться деформацией при реставрации экз. ПИН, № 3104/47, однако нельзя исключить, что для экз. ПИН, № 3104/47,



**Рис. 1.** Presbyornithidae и Phoenicopterimorphae из нижнего эоцена местонахождения Цаган-Хушу (Монголия) в сравнении с Presbyornis sp. (нижний эоцен США): а, б – два не идентифицированных морфотипа коракоеидов: а – экз. ПИН, № 3104/46; б – экз. ПИН, № 3104/47; в, и, н, р – Vumbalavis anatoides gen. et sp. nov.: в – экз. ПИН, № 3104/118, правая лопатка; и – голотип ПИН, № 3104/149, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; н, р – экз. ПИН, № 3104/214, дистальный фрагмент левой плечевой кости; г, е, з, м, т, у, х-ц – Phoenicopterimorphae gen. indet.: г – экз. ПИН, № 3104/506, правая лопатка; е – экз. ПИН, № 3104/158, правая лопатка; з – экз. ПИН, № 3104/586, левая лучевая кость запястья; м, н – экз. ПИН, № 3104/148, дистальный фрагмент левой плечевой кости; т, у – экз. ПИН, № 3104/158, дистальный фрагмент левого тибиотарсуса; х, ц – экз. ПИН, № 3104/24, дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса; ш, щ – экз. ПИН, № 3104/607, дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса (голотип Presbyornis mongoliensis Kurochkin et Dyke, 2010); д, ж, к, л, о, с, ф, ц – Presbyornis sp.: д – экз. ПИН, № 3104/158, левая лопатка (отражено); ж – экз. ПИН, № 3104/583, левая лучевая кость запястья; к – экз. ПИН, № 3104/55, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; л, о – экз. ПИН, № 3104/603, дистальный фрагмент левой плечевой кости; с – экз. ПИН, № 298/134 (Presbyornis cf. P. pervetus; слепок); ф, ц – экз. ПИН, № 298/136 (Presbyornis cf. P. pervetus; нижний эоцен США; слепок). Обозначения: acr – acromion; am – angulus medialis; iuv – вырезка для сухожилия m. ulnometacarpalis ventralis; pf – processus flexorius; pt3 – плантарная поверхность trochlea metatarsi III; ridge – гребень на латеральной поверхности акромиона; so – sulcus olecrani; ss – sulcus m. scapulotriceps; tsv – tuberculum supracondylare ventrale; Длина масштабной линейки 0.5 см.

действительно, был характерен несколько более сильный наклон extremitas omalis относительно длинной оси кости. Еще один таксон представля-

ют мелкие экземпляры с тонким стержнем (экз. ПИН, №№ 3104/14, 102, 487), сходные с экз. ПИН, № 3104/46 заостренным angulus medialis.

**Лопатка.** Ранее отмечалось (Ericson, 1999), что *Presbyornis* отличается от *Juncitarsus* дорсально выступающим акромионом. У *Phoenicopterimorphae* дорсальный край лопатки ровный (практически не расширяется дорсально) и акромион направлен краниально (рис. 1, асг). Для *Juncitarsus* было характерно более плезиоморфное состояние; акромион все же был несколько отклонен дорсально, однако, действительно, в меньшей степени, чем у *Presbyornis*. Важная черта, характеризующая современных гусеобразных и *Presbyornis*, — наличие характерного латерально направленного ребра, разделяющего акромион на основание и выдающуюся дорсально часть (рис. 1, ridge). У ствольных *Phoenicopterimorphae* из Бумбана это ребро либо неявно выражено, либо располагается на самом дорсальном крае акромиона, в то время как у гусеобразных оно смещено вентрально.

Среди материалов, отнесенных ранее к *Presbyornis*, преобладают лопатки с отчетливой морфологией *Anseriformes* — все они, за исключением одного очень мелкого экземпляра (ПИН, № 3104/118), по размерам соответствуют *P. pervetus* (рис. 1, д). Пять экз. (ПИН, №№ 3104/100, 107, 116, 158, 681) относятся к близкому по размеру представителю ствольных *Phoenicopterimorphae* (рис. 1, е). Еще четыре экз. (ПИН, №№ 3104/73, 506, 645, 693) представляют мелких ствольных *Phoenicopterimorphae* (рис. 1, з).

**Плечевая кость (проксимальный эпифиз).** Для проксимальной части плечевой кости *Presbyornis* характерно наличие углубления на ее каудальной поверхности непосредственно дистальнее *carut humeri* — таким образом, *carut* нависает над прилегающей частью эпифиза (Ericson, 1999). Для *Juncitarsus* характерно отсутствие подобного углубления. По данному признаку описанный ранее экз. ПИН, № 3104/55, несомненно, относится к *Presbyornis*; у экз. ПИН, № 3104/48 отмеченные углубления не развиты, однако общей морфологией он схож и также, по-видимому, представляет *Presbyornis*. Отсутствие отмеченных углублений можно отнести на счет возрастной изменчивости (экз. ПИН, № 3104/48 может принадлежать неполностью взрослой птице). В то же время, среди неописанных материалов из пачки Бумбан имеется фрагмент плечевой кости *Presbyornis* (экз. ПИН, № 3104/149), отличающийся мелкими размерами и необычной формой *carut humeri* — ниже он описывается в качестве нового рода и вида пресбиорнитид (рис. 1, и).

**Плечевая кость (дистальный эпифиз).** Мелкие плечевые кости ствольных *Phoenicopterimorphae* отличаются от *Presbyornis* тремя признаками, ранее отмеченными Эриксоном (Ericson, 1999), как характеризующие *Juncitarsus*: высоким и дорсовентрально (изначально “латеромедиально”) сплюсну-

тым *tuberculum supracondylare ventrale* (рис. 1, tsv), несильно выдвинутым каудально (изначально “вентрально”) *processus flexorius* (рис. 1, pf), выраженным *sulcus m. scapulotriceps* (изначально ошибочно названным “*scapulohumeralis*”); рис. 1, ss). Хорошая сохранность имеющихся материалов позволяет установить еще ряд отличий: для плечевых костей ствольных *Phoenicopterimorphae* характерны дорсовентрально зауженный, более островершинный и косо ориентированный *condylus dorsalis*, более узкий проксимодистально *condylus ventralis* и практически не выраженный *sulcus olecrani*. У *Presbyornis* *tuberculum supracondylare ventrale* невысокий и плоский, *processus flexorius* заметно выдвинут каудально (при виде с дистальной стороны кость выглядит расширенной краниокаудально), *sulcus m. scapulotriceps* практически не выражен, *condylus dorsalis* более широкий и ориентирован более продольно, *condylus ventralis* более округлый, а *sulcus olecrani* отчетливо выражен (рис. 1, л–р).

По указанным выше признакам к *Presbyornis* удается надежно отнести экз. ПИН, № 3104/603 — сходный по размеру с *P. pervetus* и морфологически идентичный плечевым костям *Presbyornis* из раннего эоцена США. Экз. ПИН, № 3104/604 плохо сохранился, но также может принадлежать *Presbyornis*. Экз. ПИН, № 3104/542, также принадлежавший крупной форме, скорее всего, представляет ствольных *Phoenicopterimorphae*, как и все остальные экземпляры, ранее отнесенные к *Presbyornis*.

Среди материалов из свиты наран-булак имеется один дистальный фрагмент плечевой кости (экз. ПИН, № 3104/214), сходный с *Presbyornis* всеми выше отмеченными признаками (за исключением формы *condylus ventralis*), но отличающийся заметно меньшими размерами (рис. 1, н, р). Этот экземпляр, несомненно, представляет *Presbyornithidae*, но отличается от *Presbyornis* плоской (невогнутой) поверхностью кости между *condylus dorsalis* и *tuberculum supracondylare ventrale*.

**Карпометакарпус.** Ранее Эриксон (Ericson, 1999) отметил единственный морфологический признак, отличающий карпометакарпус *Juncitarsus* от *Presbyornis*: отсутствие ярко выраженной *fovea carpalis cranialis* у *Juncitarsus* (в результате чего краниальный край *trochlea carpalis* выпуклый). На основании этого признака удается отнести к ствольным *Phoenicopterimorphae* несколько проксимальных фрагментов карпометакарпусов, характеризующихся средними и относительно крупными размерами. Крупный экземпляр (экз. ПИН, № 3104/657) по размеру немного уступает карпометакарпусам с выраженной *fovea carpalis cranialis*, здесь относимых к *P. pervetus*. Карпометакарпусы *Juncitarsidae* также отличаются от *Presbyornis* тем, что каудальный край *trochlea carpalis* при-

виде с вентральной стороны у них субпараллельной длинной оси кости (выглядит “срезанным”, в то время как у *Presbyornis* он более округлый). При виде с каудальной стороны дорсальный и вентральный края *trochlea carpalis* сближаются дистально у *Presbyornis*, в результате чего *fovea carpalis caudalis* более узкая, чем у ствольных *Phoenicopterimorphae*, для которых характерны в общем субпараллельные края блока при виде с каудальной стороны и, как следствие, более широкая *fovea carpalis caudalis*.

Среди изучаемых материалов присутствует один мелкий экземпляр (экз. ПИН, № 3104/712), который удается отнести к *Presbyornithidae* на основании присутствия выраженной *fovea carpalis cranialis* и суженной *fovea carpalis caudalis*. Этот карпометакarpus отличается от таковых более крупных *Presbyornis* низким и более проксимально ориентированным *processus extensorius*.

Ранее не отмечалось различий в строении дистальной части карпометакarpуса между *Juncitarsus* и *Presbyornis*. В то же время, среди обсуждаемых материалов имеется несколько крупных экземпляров, характеризующихся хорошо выраженной ямкой на дорсо-краниальной поверхности стержня непосредственно вблизи дистального края кости. Имелась ли такая ямка у *Juncitarsus* — не известно, но такое же углубление есть у ствольных фламингообразных *Palaelodidae*. Это позволяет относить данные фрагменты к *Phoenicopterimorphae* — от *Palaelodidae* они отличаются укороченным дистальным симфизом. У карпометакarpусов, здесь относимых к *Presbyornis*, данная ямка отсутствует.

**Лучевая кость запястья.** В целом, *radiale* современных *Phoenicopteridae* и *Anatidae* устроено сходно (Mayr, 2014a), но для *Phoenicopteridae* и *Juncitarsus* характерно наличие четко выраженного желоба для *m. ulnometacarpalis ventralis*, формирующего явственную вырезку в вентральном крае кости (рис. 1, iuv; Ericson, 1999; Mayr, 2014a). У гусеобразных и *Presbyornis* эта вырезка выражена неявно и представлена углублением с довольно пологими краями (Ericson, 1999; Mayr, 2014a). Еще один признак, отличающий *Juncitarsus* от *Presbyornis* — отсутствие у *Juncitarsus* глубокой ямки в центральной части каудальной поверхности кости (Ericson, 1999). Среди изученных материалов, не включенных в оригинальную публикацию (Kurochkin, Dyke, 2010), но предварительно определенных авторами как *Presbyornis*, имеется несколько экземпляров среднего размера, характеризующихся наличием указанной вырезки (рис. 1, iuv) и мелкой ямки — все они, несомненно, принадлежат ствольным *Phoenicopterimorphae*.

**Тибитарсус.** Из наранбулакской свиты известно два фрагментарных дистальных тибитарсуса (экз. ПИН, №№ 3104/98, 605), отнесенных к *Presbyornis* (Kurochkin, Dyke, 2010). Экз. ПИН,

№ 3104/605 (рис. 1, m, y) демонстрирует типичную морфологию *Phoenicopteriformes* и, несомненно, принадлежал ствольным *Phoenicopterimorphae*. Он отличается от тибитарсусов *Presbyornithidae* выпуклым медиальным краем стержня на уровне *pons supratendineus*, слабо выдающимся дистально *condylus lateralis*, узкой *incisura intercondylaris*. При виде с дистальной стороны экз. ПИН, № 3104/605 выглядит медиолатерально узким, но при этом он удлинен кранио-кадуально за счет сильного развития *trochlea cartilaginis tibiotarsi* — как у *Phoenicopteriformes*. На дистальной поверхности кости развиты две ямки, также характеризующие *Phoenicopteriformes*, но отсутствующие у *Presbyornis*. Экз. ПИН, № 3104/98 сохранился плохо, но характеризуется заметно более тонким стержнем и кранио-кадуально заметно менее высоким эпифизом при виде с дистальной стороны. В основании *condylus lateralis* имеется неясная вырезка, имеющаяся у *Presbyornis*, но отсутствующая у экз. ПИН, № 3104/605. По размерам и общей морфологии этот экземпляр сходен с *Presbyornis pervetus*.

**Тарсометатарсус.** Несколько фрагментарных дистальных тарсометатарсусов, ранее относимых к *Presbyornis*, характеризуются узким стержнем, а также заметно приближенным к длинной оси кости (т.е., смещенным латерально, за счет чего дистальный эпифиз выглядит сжатым) и сдвинутым плантарно *trochlea metatarsi II*. Сжатость стержня и дистального эпифиза тарсометатарсуса уже отмечались ранее как характерные признаки *Juncitarsus* (Ericson, 1999). Кроме того, плантарная сочленовная поверхность *trochlea metatarsi III* у обсуждаемых экземпляров имеет тупую проксимальную вершину, как у *Juncitarsus* (Mayr, 2014b) и в отличие от гусеобразных и *Presbyornis*, имеющих проксимально заузенную (заостренную) плантарную сочленовную поверхность (рис. 1, pt3). Таким образом, указанные экземпляры относятся к ствольным *Phoenicopterimorphae*.

Таксономическая принадлежность двух крупных экземпляров (голотипа *Presbyornis mongoliensis* Kurochkin et Dyke, 2010, ПИН, № 3104/607 и экз. ПИН, № 3104/229) остается не до конца ясной, в основном из-за плохой сохранности. Морфология плантарной сочленовной поверхности *trochlea metatarsi III* и степень медиолатеральной сжатости стержня и дистального эпифиза, которые могли бы подтвердить или опровергнуть отнесение этих фрагментов к гусеобразным, у обоих экземпляров не ясна, поскольку кости сильно сдавлены. В то же время, оба экземпляра отличаются от более мелких представителей ствольных *Phoenicopterimorphae* из свиты наран-булак дорсальным сдвигом *trochlea metatarsi II* — у экз. ПИН, №№ 3104/229 и 607 дорсальный край этого блока при виде с медиальной стороны располагается примерно на уровне середины *trochlea*

metatarsi III, в то время как у Juncitarsidae он сдвинут заметно плантарнее (рис. 1, *ч, ш*). По этому признаку экз. ПИН, №№ 3104/229 и 607 сходны с *Presbyornis*, однако они заметно отличаются от него тем, что *trochlea metatarsi II* сдвинут проксимально относительно *trochlea metatarsi III*, в результате чего при виде с медиальной стороны *trochlea metatarsi III* сильно выдвинут дистально (рис. 1, *ч, ш*). По другим известным элементам скелета монгольские пресбиорнисы практически неотличимы от североамериканских, поэтому маловероятно, что экз. ПИН, №№ 3104/229 и 607 представляют собой отдельный род пресбиорнитид. В то же время, проксимальное смещение *trochlea metatarsi II* характерно для *Juncitarsus* (Ericson, 1999), поэтому эти два экземпляра, вероятнее всего, также представляют стволых *Phoenicopterimorphae*.

**Заключение по остеологической вариации.** Приведенные выше данные указывают, что среди костей, первоначально отнесенных к *Presbyornis* (Kurochkin, Dyke, 2010), присутствуют материалы как минимум по четырем таксонам, из которых два относятся к *Presbyornithidae*, а еще два — к стволым *Phoenicopterimorphae* (по-видимому, представляют семейство *Juncitarsidae*). Крупный монгольский пресбиорнитид по размеру соответствует некрупным экземплярам североамериканского *Presbyornis pervetus* и может относиться к этому же или остеологически близкому виду. При этом материалы по крупному монгольскому *Presbyornis* составляют значительную часть представленной коллекции, но их обилие в целом не уступает среднеразмерным *Juncitarsidae*. Мелкий монгольский пресбиорнитид представлен единичными костями; он заметно отличается морфологически от *Presbyornis* и демонстрирует более продвинутое остеологию, сближающую его с современными *Anseriformes*. Ниже эта форма описана в качестве нового рода и вида.

Около половины всех материалов из изученной коллекции представляют стволых *Phoenicopterimorphae*. Материалы по крупной форме, сравнимой по размерам с некрупными *P. pervetus*, немногочисленны, но к ним, по-видимому, относится голотип *P. mongoliensis* Kurochkin et Dyke, 2010. Более мелкая форма (несколько крупнее мелкого монгольского пресбиорнитиды) из пачки бумбан представлена обильными материалами и составляет значительную часть первоначальной коллекции по “*Presbyornis*”. Строение тарсометатарсуса указывает на таксономическую обособленность этого некрупного представителя стволых *Phoenicopterimorphae*.

Таким образом, отмеченная ранее (Kurochkin, Dyke, 2010) значительная размерная изменчивость, характеризующая раннепалеогеновых монгольских пресбиорнитид, в значительной ме-

ре объясняется гетерогенностью материалов, отнесенных к этой группе. Кости из наранбулакской свиты, сопоставимые с североамериканскими *Presbyornis pervetus*, достаточно однородны по размерам и соответствуют мелким экземплярам из раннего эоцена США, а еще более мелкая монгольская форма, несомненно, представляет собой отдельный таксон. Таким образом, монгольские материалы не подтверждают высказанных ранее предположений о возможном наличии выраженного размерного диморфизма у *Presbyornis* (см. Ericson, 2000). В Монголии в раннем эоцене существовал только один из видов пресбиорнитид, известных из Северной Америки. Размерная гетерогенность североамериканских материалов (Ericson, 2000), скорее всего, объясняется их принадлежностью к совокупности нескольких таксонов.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### О Т Р Я Д ANSERIFORMES

#### СЕМЕЙСТВО PRESBYORNITHIDAE WETMORE, 1926

#### Род *Bumbalavis* Zelenkov, gen. nov.

**Название рода** от *Bumban* — нижнеэоценовая пачка в местонахождении Цаган-Хушу, *ala lat.* — крыло (типовой вид известен по костям передней конечности), и *avis lat.* — птица; ж. р.

**Типовой вид** — *Bumbalavis anatoides* sp. nov.

**Диагноз.** В плечевой кости *caput humeri* заметно выступает проксимально, формируя явную выпуклость в проксимальном профиле кости, и расширено проксимодистально (особенно в своей вентральной части). *Tuberculum dorsale* короткий и субтреугольный, заметно выдается относительно прилегающей части стержня. Дистальнее *tuberculum dorsale* имеется выраженное округлое углубление, не связанное с *incisura capitis*. *Incisura capitis* глубоковыемчатая, вентральная часть *caput humeri* заметно нависает над ней. Каудальный гребень стержня (“caudal shaft ridge”, или *margo caudalis*) хорошо выражен. Поверхность стержня дорсальнее *margo caudalis* явственно вогнутая. *Crus dorsale fossae* оканчивается вентральнее каудального гребня стержня. Отпечаток *m. scapulohumeralis cranialis* удлиненный и имеет форму узкого овала, он начинается от окончания *crus dorsale fossae* и маркирует дорсальный край *fossa pneumaticipitalis*; сама *fossa* имеет вогнутую поверхность вентральнее отпечатка *m. scapulohumeralis cranialis* и не пневматизирована.

**Видовой состав.** Типовой вид.

**Сравнение.** Плечевая кость отличается от таковой *Presbyornis* проксимодистально расширенной и асимметричной при виде с каудальной стороны *caput humeri* (вентральная часть значительно шире дорсальной). Также *caput humeri* сильно выступает проксимально. От рода *Telmabates* проксимальная часть плечевой кости отличается

наличием явственного углубления дистальнее *tuberculum dorsale* (отсутствует у *Telmabates*), а также тем, что *crus dorsale fossae* не соединяется с каудальным гребнем стержня (“caudal shaft ridge”), но оканчивается вентральнее на каудальной поверхности кости.

В дистальном эпифизе плечевой кости краниальная поверхность между *epicondylus dorsalis et ventralis* слабовогнутая, а в своей вентродистальной части (между *condylus dorsalis* и *tuberculum supracondylare ventrale*) — практически плоская (у *Presbyornis* — явственно вогнутая). Весь дистальный эпифиз выглядит сжатым дорсовентрально по сравнению с состоянием у *Presbyornis*.

**З а м е ч а н и я.** *Bumbalavis* отнесен к *Presbyornithidae*, поскольку имеет характерные для этого семейства (см. Ericson, 2000) углубления на каудальной поверхности проксимального эпифиза плечевой кости и нависающую над ними *caput humeri* при отсутствии *fossa tricipitalis dorsalis*; не пневматизированную *fossa pneumatica tricipitalis*; крупный отпечаток *m. scapulohumeralis cranialis*; приподнятый треугольный *tuberculum dorsale* и вогнутую каудальную поверхность *crista deltopectoralis* (дорсальнее *margo caudalis* стержня). Все эти черты могут оказаться плезиоморфиями для *Presbyornithidae*, поскольку они характерны и для позднемеловых *Graculavus velox* (Olson, Parris, 1987).

В то же время, морфология *caput humeri*, которая у *Bumbalavis* по общей геометрии сходна с таковой у современных *Anatidae*, указывает на относительную эволюционную продвинутость этого рода. При этом наличие продвинутой морфологии головки плечевой кости у *Telmabates* (она кранио-каудально расширенная и асимметричная при виде с каудальной стороны) может свидетельствовать о возможной близости *Telmabates* и *Bumbalavis*. Другие элементы скелета *Bumbalavis* (лопатка, дистальный эпифиз плечевой кости) также морфологически более схожи с современными *Anatidae*, чем таковые *Presbyornis*. В частности, плоская краниальная поверхность дистального эпифиза плечевой кости сближает *Bumbalavis* с современными *Anatidae* и отличает от *Presbyornis*. Нельзя исключить, что *Bumbalavis* (и, вероятно, *Telmabates*) могут представлять каких-то более прогрессивных *Anseriformes*, чем *Presbyornithidae*. В таком случае *Presbyornithidae* в традиционном понимании (*sensu* Ericson, 2000) могут оказаться парафилетическими.

*Bumbalavis anatoides* Zelenkov, sp. nov.

*Presbyornis* sp. indet. (part.): Kurochkin, Dyke, 2010, с. 378.

**Н а з в а н и е** вида от современного семейства *Anatidae*.

**Г о л о т и п** — ПИН 3104/149, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; Южная Монголия, Цаган-Хушу; нижний эоцен, пачка бумбан.

**О п и с а н и е** (рис. 1, в, и, м, п). См. диагноз рода. Который также составляет диагноз нового вида.

**С р а в н е н и е.** В роде *Bumbalavis* один вид.

**З а м е ч а н и я.** К *Bumbalavis anatoides* я отношу остатки отчетливо более мелкого пресбиорнитиды, чем более крупный *Presbyornis* sp. Остатки *Bumbalavis anatoides* единичны среди собранных в Цаган-Хушу материалов по птицам и, таким образом, существенно уступают в обилии костям *Presbyornis* и *Phoenicopterimorphae*, которые ранее были описаны как *Presbyornis* sp. (Kurochkin, Dyke, 2010). Помимо указанных материалов, *Bumbalavis anatoides* могут принадлежать самые мелкие экземпляры коракоидов, однако различные коракоиды *Presbyornithidae* и стволовых *Phoenicopterimorphae* из пачки Бумбан на данный момент затруднено (см. выше).

Лопатка (экз. ПИН, № 3104/118) морфологически сходна с таковой *Presbyornis* и характеризуется крупным *tuberculum coracoideum* и умеренно выступающим дорсально *acromion*. От лопаток *Presbyornis* из пачки бумбан отличается несколько укороченной *facies articularis humeralis*. Карпометакарпус (экз. ПИН, № 3104/712) отнесен к этому виду предварительно, ввиду не очень хорошей сохранности. Он имеет характерную для пресбиорнитид *fovea carpalis cranialis* (Ericson, 1999), но отличается от карпометакарпусов *Presbyornis* невысоким *processus extensorius* с отчетливо более проксимально ориентированной вершиной.

**М а т е р и а л.** Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3104/118, неполная правая лопатка; экз. ПИН, № 3104/214, дистальный фрагмент левой плечевой кости; экз. ПИН, № 3104/712, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса — все из типового местонахождения.

\* \* \*

Автор благодарен М. Флоренсу (Mark Florence) за возможность изучения материалов по *Presbyornithidae* в коллекции Национального музея естественной истории в Вашингтоне (США) и А.О. Аверьянову за замечания по тексту статьи. Работа поддержана грантом РФФИ 20-04-00975.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бадамгарав Д., Решетов В.Ю. Палеонтология и стратиграфия палеогена Заалтайской Гоби. М.: Наука, 1985. 104 с. (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 25).
- Данилов И.Г., Сыромятникова Е.В., Суханов В.Б. Подкласс *Testudinata* // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 4 / Ред. Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2017. С. 27–375.

- Девяткин Е.В.* Кайнозой внутренней Азии (стратиграфия, геохронология, корреляция). М.: Наука, 1981. 196 с. (Тр. Совм. Сов.-Монгол. геол. экспед. Вып. 27).
- Зеленков Н.В.* Древнейшая утка (Anseriformes, Romainvillia) в Азии и происхождение Anatidae // Докл. Акад. наук. 2018. Т. 483. С. 228–230.
- Зеленков Н.В.* Эволюция утиных (Aves: Anatidae s.l.) Евразии в кайнозое // Журн. общ. биол. 2019. Т. 80. С. 323–333.
- 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.* Меловые птицы Монголии и их значение для разработки филогении класса // Ископаемые рептилии и птицы Монголии. М.: Наука, 1988. С. 33–42.
- Курочкин Е.Н., Дайк Г.Дж.* Первые ископаемые совы (Aves: Strigiformes) из палеогена Азии и обзор палеонтологической летописи отряда своеобразных // Палеонтол. журн. 2011. № 4. С. 85–97.
- Clarke J.A.* Morphology, phylogenetic taxonomy, and systematics of Ichthyornis and Apatornis (Avialae: Ornithurae) // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 2004. V. 286. P. 1–179.
- De Pietri V.L., Scofield R.P., Zelenkov N. et al.* The unexpected survival of an ancient lineage of anseriform birds into the Neogene of Australia: the youngest record of Presbyornithidae // Roy. Soc. Open Sci. 2016. V. 3: 150635.
- Elzanowski A.* More evidence for plesiomorphy of the quadrate in the Eocene anseriform avian genus Presbyornis // Acta Palaeontol. Pol. 2014. V. 59. P. 821–825.
- Ericson P.G.P.* New material of Juncitarsus (Phoenicopteriformes), with a guide for differentiating that genus from the Presbyornithidae (Anseriformes) // Smithson. Contrib. Paleobiol. 1999. V. 89. P. 245–251.
- Ericson P.G.P.* Systematic revision, skeletal anatomy, and paleoecology of the New World early Tertiary Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) // PaleoBios. 2000. V. 20. P. 1–23.
- Feduccia A.* Presbyornis and the evolution of ducks and flamingos // Amer. Sci. 1978. V. 66. P. 298–304.
- Hood S.C., Torres C.R., Norell M.A., Clarke J.A.* New fossil birds from the earliest Eocene of Mongolia // Amer. Mus. Novit. 2019. № 3934. P. 1–24.
- Hope S.* The Mesozoic radiation of Neornithes // Mesozoic birds. Above the heads of dinosaurs / Eds. Chiappe L.M., Witmer L.M. Berkeley, Los Angeles, L.: Univ. California Press, 2002. P. 339–388.
- Hwang S.H., Mayr G., Bolortsetseg M.* The earliest record of a galliform bird in Asia, from the late Paleocene–early Eocene of the Gobi desert, Mongolia // J. Vertebr. Paleontol. 2010. V. 30. P. 1642–1644.
- Kurochkin E.N.* Mesozoic birds of Mongolia and the former USSR // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 533–559.
- Kurochkin E.N., Dyke G.J.* A large collection of Presbyornis (Aves, Anseriformes, Presbyornithidae) from the late Paleocene and early Eocene of Mongolia // Geol. J. 2010. V. 45. P. 375–387.
- Kurochkin E.N., Dyke G.J., Karhu A.A.* A new presbyornithid bird (Aves, Anseriformes) from the Late Cretaceous of southern Mongolia // Amer. Mus. Novit. 2002. № 3386. P. 1–11.
- Lopatin A.V.* Early Paleogene insectivore mammals of Asia and establishment of the major groups of Insectivora // Paleontol. J. 2006. V. 40. Suppl. 3. P. 205–405.
- Dashzeveg D., Hartenberger J.-L., Martin T., Legendre S.* A peculiar minute Glires (Mammalia) from the early Eocene of Mongolia // Bull. Carn. Mus. Natur. Hist. 1998. V. 34. P. 194–209.
- Mayr G.* Phylogenetic affinities and morphology of the late Eocene anseriform bird Romainvillia stehlini Lebedinsky, 1927 // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2008. V. 248. P. 365–380.
- Mayr G.* Paleogene Fossil Birds. Berlin, Heidelberg: Springer, 2009. 262 p.
- Mayr G.* Comparative morphology of the radial carpal bone of neornithine birds and the phylogenetic significance of character variation // Zoomorphol. 2014a. V. 133. P. 425–434.
- Mayr G.* The Eocene Juncitarsus – its phylogenetic position and significance for the evolution and higher-level affinities of flamingos and grebes // C. R. Palevol. 2014b. V. 13. P. 9–18.
- Mayr G.* Avian evolution. The fossil record of birds and its paleobiological significance. Chichester: John Wiley & Sons, 2017. 293 p.
- Missiaen P.* An updated mammalian biochronology and biogeography for the early Paleogene of Asia // Vertebr. Palasiat. 2011. V. 49. P. 29–52.
- Olson S.L.* The anseriform affinities of Anatalavis Olson and Parris (Anseranatidae), with a new species from the Lower Eocene London Clay // Smithson. Contrib. Paleobiol. 1999. V. 89. P. 231–243.
- Olson S.L., Feduccia A.* Presbyornis and the origin of the Anseriformes (Aves: Charadriomorphae) // Smithson. Contrib. Zool. 1980. V. 323. P. 1–24.
- Olson S.L., Parris D.C.* The Cretaceous birds of New Jersey // Smithson. Contrib. Paleobiol. 1987. V. 63. P. 1–22.
- Russel D.E., Zhai R.J.* The Paleogene of Asia: mammals and stratigraphy // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. Ser. C. 1987. V. 52. P. 1–488.
- Stidham T.A.* The origin and ecological diversification of modern birds: evidence from the extinct wading ducks, Presbyornithidae (Neornithes: Anseriformes). Unpubl. PhD. diss. Berkeley: Univ. California, 2001. 257 p.
- Stidham T.A., Eberle J.J.* The palaeobiology of high latitude birds from the early Eocene greenhouse of Ellesmere Island, Arctic Canada // Sci. Rep. 2016. V. 6. P. 20912.
- Tambussi C.P., Degrange F.J.* South American and Antarctic Continental Cenozoic Birds. Paleobiogeographic Affinities and Disparities. Dordrecht, Heidelberg, N.Y., L.: Springer, 2013. 113 p.
- Tambussi C.P., Degrange F.J., De Mendoza R.S. et al.* A stem anseriform from the early Palaeocene of Antarctica provides new key evidence in the early evolution of waterfowl // Zool. J. Linn. Soc. 2019. V. 186. P. 673–700.
- Ting S.-Y., Tong Y.-S., Clyde W.C. et al.* Asian Early Paleogene chronology and mammalian faunal turnover events // Vertebr. Palasiat. 2011. V. 49. P. 1–28.

Worthy T.H., Degrange F.J., Handley W.D., Lee M.S.Y. The evolution of giant flightless birds and novel phylogenetic relationships for extinct fowl (Aves, Galloanseres) // Roy. Soc. Open Sci. 2017. V. 4. P. 170975.

Zelenkov N.V. A swan-sized anseriform bird from the late Paleocene of Mongolia // J. Vertebr. Paleontol. 2018. V. 38. P. e1531879.

Zelenkov N.V. Variability in the postcranial skeleton of the European dabbling ducks (Aves, Anatidae): identifying nodes of strong and relaxed selection // J. Morphol. 2019. V. 280. Suppl. 1. P. S243.

Zelenkov N.V., Stidham T.A. Possible filter-feeding in the extinct *Presbyornis* and the evolution of Anseriformes (Aves) // Зоол. журн. 2018. Т. 97. С. 943–956.

## A Revision of the Palaeocene–Eocene Mongolian Presbyornithidae (Aves: Anseriformes)

N. V. Zelenkov<sup>#</sup>

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

<sup>#</sup>*E-mail: nzelen@paleo.ru*

Remains of stem anseriforms Presbyornithidae dominate among the avian materials from the Tsagaan-Khushu locality in southern Mongolia (Naran-Bulak Formation; Upper Paleocene–Lower Eocene). Revision of the materials previously attributed to *Presbyornis* showed that they actually belong to two taxa of Presbyornithidae plus one or two taxa of stem flamingos (stem Phoenicopterimorphae). The relatively large presbyornithids are morphologically similar to smaller specimens of *Presbyornis pervetus* Wetmore, 1926 from the Lower Eocene of the United States. Another small form is described here as *Bumbalavis anatoides* gen. et sp. nov. and appears to be morphologically more derived than *Presbyornis*. Thus, Mongolian materials do not confirm the presence of significant body size dimorphism in *Presbyornis*. Flamingos from Tsagaan-Khushu are tentatively assigned to Juncitarsidae, to which further belongs the holotype of *Presbyornis mongoliensis* Kurochkin et Dyke, 2010.

*Keywords:* fossil birds, Central Asia, taxonomy, Eocene, Presbyornithidae

УДК 551:567/569:902:903

## МЕЛКИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ ИЗ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОСТОЧНОЙ ГАЛЕРЕИ ДЕНИСОВОЙ ПЕЩЕРЫ, СЕВЕРО-ЗАПАДНЫЙ АЛТАЙ

© 2021 г. А. К. Агаджанян<sup>а, \*</sup>, М. В. Шуньков<sup>б, \*\*</sup>, М. Б. Козликин<sup>б, \*\*\*</sup>

<sup>а</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

<sup>б</sup>Институт археологии и этнографии СО РАН, Новосибирск, Россия

\*e-mail: aagadj@paleo.ru

\*\*e-mail: shunkov77@gmail.com

\*\*\*e-mail: kmb777@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.08.2020 г.

После доработки 17.09.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

Мелкие позвоночные из плейстоценовых отложений восточной галереи Денисовой пещеры свидетельствуют о том, что на протяжении всей истории осадконакопления в ее окрестностях сохранялась высокая мозаичность биотопов. Лесные массивы чередовались с участками луговой и степной растительности. Показано, что изменение тафоценозов различных слоев коррелируется с динамикой климата, которую отражают стадии Морской изотопной шкалы.

*Ключевые слова:* плейстоцен, палеолит, мелкие позвоночные, динамика климата, Горный Алтай

DOI: 10.31857/S0031031X2103003X

### ВВЕДЕНИЕ

Денисова пещера — один из важнейших палеолитических памятников Северо-Западного Алтая (Деревянко, Молодин, 1994; Деревянко и др., 2003, 2014). Его изучение дало много новых материалов, которые проливают свет на ранние этапы становления человека (Деревянко, 2015). В палеолитических слоях были найдены останки древнего человека, из которых были выделены митохондриальная и ядерная ДНК (Prüfer et al., 2014; Brown et al., 2015). Получена ДНК и непосредственно из осадков полости пещеры (Slon et al., 2017a, b). Вариативность нуклеотидных замен мтДНК разных образцов указывает на длительное, более 200 тыс. лет, существование денисовского человека в долине Ануя (Sawyer et al., 2015). Установлено, что пещеру наряду с денисовцами заселяли неандертальцы — денисовцы (Viola et al., 2012; Деревянко, 2015). Доказаны случаи метисации между представителями этих популяций (Slon et al., 2018). Эти уникальные результаты показали более сложную схему ранней истории рода Ното, чем считалось ранее. При создании новых моделей эволюции человека необходимо учитывать динамику природной среды на протяжении каждого этапа ее преобразований. Это позволяет подойти к пониманию связи и взаимозависимости

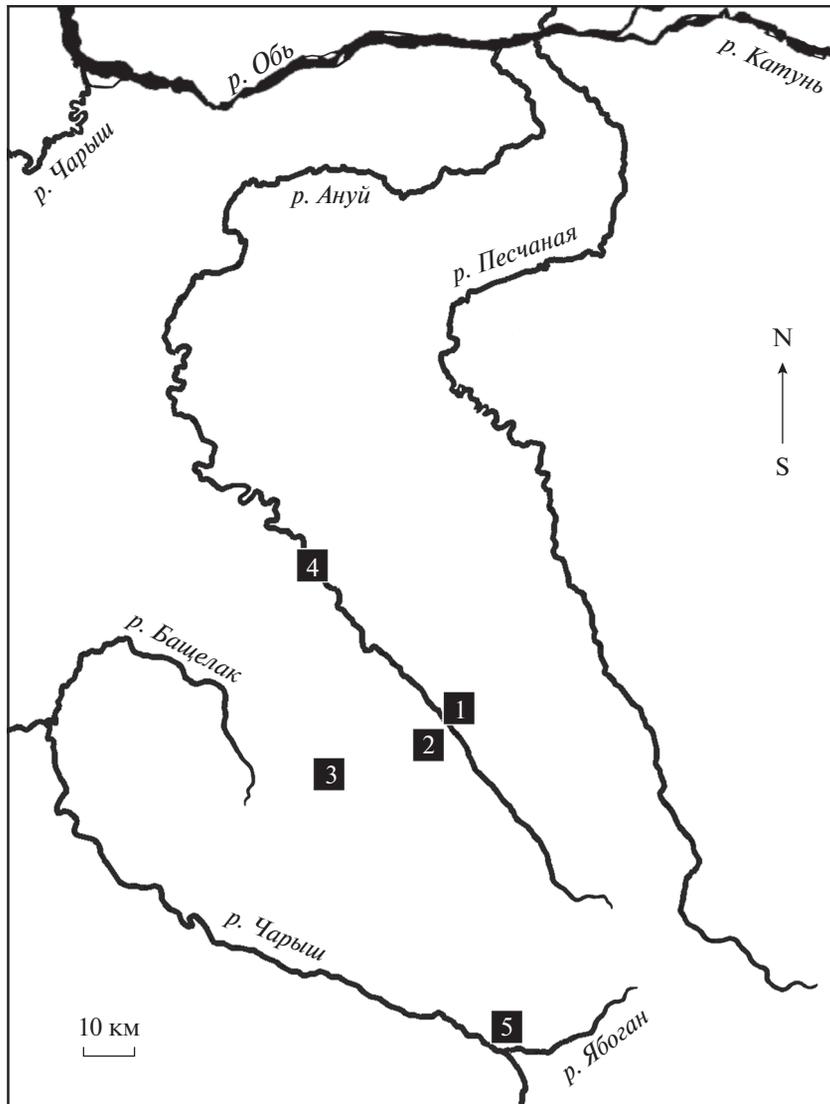
эволюции человека и развития природных комплексов, в которых эта эволюция происходила.

Денисова пещера расположена в центральной части Северо-Западного Алтая на юге Алтайского края на правом берегу р. Ануя, ее координаты: 51°23'51" N, 84°40'36" E (рис. 1). Пещера состоит из центрального зала и двух галерей.

Настоящая работа посвящена результатам изучения остатков мелких позвоночных, преимущественно млекопитающих, из восточной галереи (секторы 5 и 6) Денисовой пещеры (рис. 2). При раскопках порода каждого слоя промывалась на ситах с ячейей 1 × 1 мм. Измерения и определение материала проводились под микроскопом МБС-10 при увеличении не менее ×10. Для уточнения диагностики привлекались коллекции Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН и Зоологического музея МГУ.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

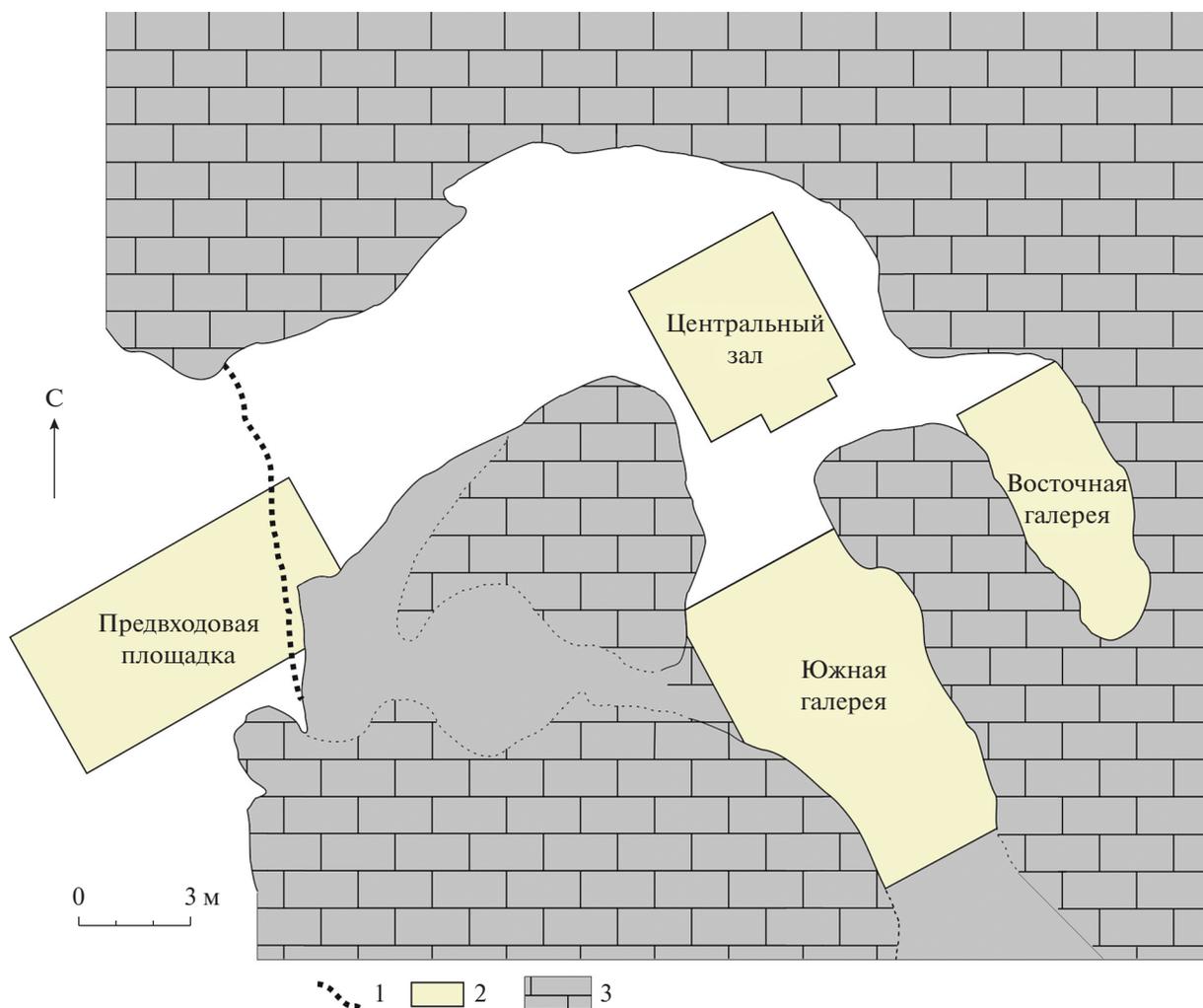
Из плейстоценовых отложений восточной галереи (секторы 5 и 6) Денисовой пещеры для определения было изучено 17559 костей мелких позвоночных. Далее приведен их таксономический состав от нижних слоев к верхним.



**Рис. 1.** Географическое положение Денисовой пещеры и других близлежащих палеолитических памятников Северо-Западного и Центрального Алтая: 1 – Денисова пещера; 2 – стоянка Усть-Каракол; 3 – Каминная пещера; 4 – пещера Окладникова; 5 – Усть-Канская пещера.

Из слоя 17.1 нижней части разреза получено 2202 костных остатка. Средняя мощность этого слоя 30–35 см, местами до 1 м. Кости светло-коричневого, почти желтого цвета. Они имеют матовую “припудренную” поверхность, что обусловлено мельчайшими частичками сцементированных карбонатов. В составе тафоценоза преобладают летучие мыши – 19.46% от общего количества мелких позвоночных (рис. 3). Вторая группа по численности – скальные полевки *Alticola* (16.5%) и рыжие полевки *Clethrionomys* (12.1%). Узкочерепная полевка составляет 5.2% тафоценоза, полевка-экономка *Microtus oeconomus* – 2.2%, северосибирская полевка *Microtus hyperboreus* – 0.5%. В небольшом количестве присутствуют лемминги рода *Lemmus* – 0.2%. Установлено наличие длин-

нохвостого суслика *Spermophilus* – 2.22%, сурка *Marmota* sp. – 1.7%, хомяков: барабинского – 0.74% и Эверсмана 0,25%. Среди насекомоядных численность землероек составляет 0.25%, а крота *Asioscalops* – 3.2%. Роющие грызуны представлены цокором *Myospalax myospalax* – 2.7%. В составе тафоценоза отсутствуют амфибии и рептилии, что не случайно при общем значительном объеме исследованного материала. Carnivora представлены родом *Mustela* – 0.74%. Относительно много молочных зубов медведей – 2.45%. Такое высокое их содержание свидетельствует о регулярном использовании пещеры медведями для зимней спячки, что предполагает очень редкое или полное отсутствие визитов древнего человека в Денисову пещеру в период формирова-



**Рис. 2.** Схема раскопок палеолитического памятника Денисова пещера. Обозначения: 1 – капельная линия; 2 – границы раскопок плейстоценовых отложений; 3 – скальный массив.

ния слоя 17.1. Это подтверждает отсутствие в осадках орудий палеолитического человека и высокая численность летучих мышей. Перечисленные факты хорошо согласуются друг с другом.

Состав мелких позвоночных из слоя 17.1 свидетельствует о том, что в период формирования этой части разреза лесные массивы чередовались с биотопами скальной и луговой растительности. Отсутствие рептилий и лягушек указывает на низкие летние температуры. Распределение костей мелких позвоночных по уровням слоя 17.1 позволяет сделать дополнительные заключения.

Наибольшее количество костей крота, рыжих полевок, скальных полевок, цокора приходится на верхнюю половину слоя 17.1 (уровни 4–2). Максимум рыжих полевок приходится на средние уровни, что указывает на смягчение природных условий в период накопления осадков указанных уровней. Лишь в самом верхнем уровне 1 эти показатели снижаются. В заключительную

фазу накопления слоя 17.1 произошло довольно сильное, но кратковременное похолодание, о чем свидетельствует пылеватый налет карбонатов на костях из этого слоя. На прохладный климат в целом указывает также наличие лемминга, полное отсутствие костей лягушек и данные палинологического анализа (Болиховская и др., 2016). Однако при этом длительного промерзания почвы в долине Ануя не происходило, о чем говорит постоянное присутствие крота *Asioscalops* и цокора *Myospalax*. Примечательно, что лемминг обнаружен в осадках уровня 10, где рыжие полевки *Clethrionomys* отсутствуют полностью. Осадки этого уровня накапливались в эпоху наибольшего похолодания.

В целом, время накопления данного слоя можно сопоставить с самаровской ледниковой эпохой или со стадией 8 Морской изотопной шкалы (МИС) – MIS. По данным изучения изотопного состава  $\delta^{18}\text{O}$  донных осадков Мирового океана

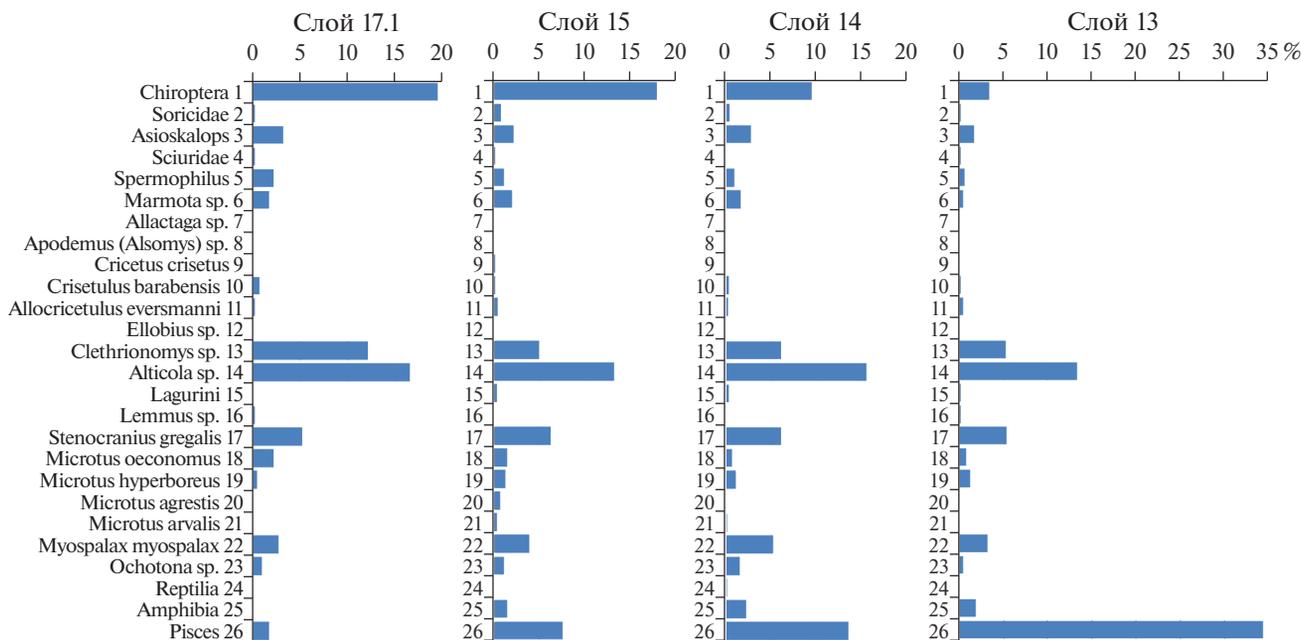


Рис. 3. Количественное соотношение основных экологических групп мелких позвоночных из слоев 17.1, 15, 14 и 13 восточной галереи Денисовой пещеры в %.

(Lisiecki, Raymo, 2005), похолодание МИС 8 было менее сильным, чем предшествующее похолодание МИС 10 и последующее похолодание МИС 6. Кроме того, похолодание МИС 8 в начале и в конце осложнялось короткими эпизодами потепления, которые, по-видимому, и отражает состав фауны мелких позвоночных из слоя 17.1.

Слой 15 сравнительно маломощный: 15–20 см, из него было получено 835 костей и зубов мелких позвоночных (рис. 3). Набор таксонов в этом тафоценозе напоминает таковой слоя 17.1, но их количественное соотношение изменяется. На долю рукокрылых приходится 17.99%. Важную роль играют полевки: скальные *Alticola* – 13.3%, и рыжие *Clethrionomys* – 4.92%. Немного увеличивается количество серых полевок: узкочерепная полевка *Stenocranius gregalis* составляет 6.25%, полевка-экономка *Microtus oeconomus* – 1.4%, северосибирская полевка *M. hyperboreus* – 1.33%. Отмечена пашенная полевка *M. agrestis*, но лишь в малом количестве – 0.66%. Найдено здесь и несколько зубов степной пеструшки *Lagurus lagurus* – 0.3%. В слое 15 найдено четыре фрагмента моляров водяной полевки *Arvicola*, что составляет 0.39%. Они имеют морфологические признаки, отличные от моляров позднплейстоценовой *Arvicola cf. sapidus* и от современной *A. terrestris*. Древнейшие представители этого рода – *A. mosbachensis* лихвинского времени имели структуру эмали моляров, аналогичную древним полевам *Mimomys*. На протяжении второй половины среднего плейстоцена происходила ее перестройка. *A. sapidus* начала позднего плейстоцена имели эмаль про-

межуточного типа (Heinrich, 1982, 1987, 1990; Koenigswald, 1982; Agadzhanian, 1983, 2009; Агаджанян, 2003).

Участие хомяков в составе тафоценоза слоя 15 довольно низкое – 0.76%, но среди них, в отличие от слоя 17.1, появляется хомяк обыкновенный *Cricetus cricetus* – 0.19%. Изменяется соотношение наземных беличьих: количество суслика *Spermophilus* снижается – 1.14%, а сурка *Marmota* – увеличивается до 1.99% (рис. 3). Среди насекомоядных численность землероек нарастает до 0.76%, а доля крота *Asioscalops* снижается до 2.2%. Роющие грызуны представлены цокором *Myospalax myospalax*, численность которого – 2.7%. В составе тафоценоза появляются лягушки – 1.4% и существенно увеличивается количество костей рыб – до 7.6%. Хищники представлены куньими: *Mustela* – 0.19% и *Martes* – 0.19%, и молочными зубами медведей – 0.19%.

Приведенные цифры указывают на то, что природные условия в начальный период накопления слоя 15 были примерно такие же, как во время накопления слоя 17.1. В тафоценозе лишь немного сокращается количество летучих мышей и увеличивается число костей рыб. Снижается численность рыжих и скальных полевок. Это предполагает сокращение площадей, занятых лесами, на раннем этапе седиментогенеза более чем вдвое, и уменьшение площади скальных биотопов приблизительно на четверть. Одновременно происходило расширение лугов с густым высоко-травием. От нижних уровней к верхним нарастает

численность рыжих лесных полевок. На уровнях 14–12 *Clethrionomys* составляют 2.8%, на уровнях 11 и 10 – 3.9%, на уровнях от 9 до 4 – 7.3%. К верхним уровням слоя 15 приурочены находки бурундука и лягушек, что свидетельствует о расширении площади лесных биотопов и о наиболее благоприятных климатических условиях в период накопления средней и, особенно, верхней части слоя 15. Такое изменение состава фауны позвоночных отражает постепенное потепление и увлажнение климата. Очевидно, в этот период происходила сложная перестройка природных комплексов от самаровской холодной эпохи к сообществам ширтинского межледниковья, или времени МИС 7.

Из слоя 14 в определении было использовано 5629 образцов мелких позвоночных. Костный материал светло-коричневого цвета, хорошей сохранности, не имеет следов омарганцевания и осаждения карбонатов. Количественное соотношение позвоночных напоминает предшествующий слой. В этом слое происходит дальнейшее снижение численности летучих мышей до 9.5% и одновременно нарастание количества костей рыб до 13.5% (рис. 3). Среди останков грызунов зарегистрирована белка *Sciurus vulgaris* – 0.03%. Наземные беличьи представлены сусликом *Spermophilus* – 0.96% и сурком *Marmota* – 1.65%. Найдена мышовка *Sicista* sp. – 0.07% и лесная мышь – *Apodemus (Alsomys)* – 0.05%. Как и в слое 15, доминируют скальные (*Alticola*) – 15.5% и рыжие (*Clethrionomys*) – 6.14% полевки. Немного увеличивается количество *Microptini*. Становится ощутимым участие в тафоценозе степной пеструшки *Lagurus* – 0.38%, хотя, конечно, их роль в сообществах была в целом незначительной. Интересна находка лемминга рода *Lemmus*, что составляет 0.02%. Это указывает на существование растительных ассоциаций с участием зеленых мхов *Bryales*, которые, правда, занимали незначительные площади. Важной является находка водяной полевки – 0.1%. По своей морфологии она тяготеет к *Arvicola* cf. *sapidus* микулинского времени.

Численность цокора *Myospalax myospalax* в слое 14 увеличивается до 5.2%, лягушек – до 2.3% (132 экз.). Впервые в палеонтологической летописи восточной галереи появляются ящерицы, 12 экз. – 0.21% (рис. 3). Количество землероек *Soricidae* уменьшается до 0.4%, а крота *Asioscalops* увеличивается до 2.8%. На долю пищух приходится 1.6%. Среди них отмечена степная пищуха *Ochotona pusilla*, правда, в очень малом количестве – 0.02%. Из хищников присутствуют куньи родов *Mustela* – 0.2% и *Martes* – 0.1%, довольно многочисленны молочные зубы медведей – 0.4%.

Формирование слоя 14, судя по таксономическому составу тафоценоза, происходило в условиях некоторого расширения площади лесных

массивов и одновременного увеличения доли ксерофитных скальных и открытых биотопов. Время формирования уровней 10–8 характеризуется значительным потеплением и некоторым увлажнением климата. Именно на эти уровни приходится наибольшее количество крота, рыжих полевок, цокора и лягушек; установлено присутствие белки и ящериц. В целом климат этого времени был значительно теплее, чем во время накопления слоя 15. Верхняя часть слоя 14 характеризуется ростом доли скальных полевок, сусликов, сурка, степных пеструшек и уменьшением численности землероек, что свидетельствует о снижении влагообеспеченности. Время накопления слоя 14 можно сопоставить с ширтинским межледниковьем, т.е., со второй половиной МИС 7. Ухудшение природной обстановки на заключительных этапах седиментогенеза отражает преддверие последующей ледниковой эпохи.

Слой 13 содержит костный материал светло-коричневого цвета, хорошей сохранности, он не имеет следов осаждения марганца и карбонатов. В определении использовано 2738 образцов. Численность летучих мышей в этом слое резко уменьшается до 3.3% (рис. 3). Количество костей рыб увеличивается до 34.3%. Снижается участие рыжих и скальных полевок. На долю *Clethrionomys* приходится 5.2%, на долю *Alticola* – 13.27%. Среди *Microtini* самая многочисленная *Stenocranium gregalis* – 5.3% состава тафоценоза. В слое 13 снижается численность крота до 1.7%, сусликов до 0.6%, сурков до 0.4%, барабинского хомячка *Criquetulus barabensis* – до 0.14%. Но доля хомячка Эверсманна увеличивается почти в два раза, до 0.4%. Впервые в палеонтологической летописи восточной галереи появляется слепушонка *Ellobius* sp., составляя 0.1%. В небольшом количестве присутствует лемминг *Lemmus* sp. – 0.14%. Доля цокора *Myospalax myospalax* снижается до 3.2%. Падает численность лягушек до 1.8%. Более чем вдвое сокращается численность землероек *Soricidae*. На общем фоне падения численности наземных позвоночных происходит увеличение количества древесных беличьих: формально в 5 раз по сравнению со слоем 14. На белку *Sciurus vulgaris* приходится 0.1%, на бурундука *Eutamias sibiricus* – 0.04%. В небольшом количестве в слое 13 найдены хищники: *Mustela* – 0.04% и *Martes* – 0.04%, молочные зубы медведей – 0.04%.

Приведенные цифры свидетельствуют о сложных преобразованиях природы в долине Ануя при накоплении слоя 13 (рис. 3). В целом, в это время происходило падение численности большинства наземных млекопитающих, в том числе землероев (крота и цокора), появилась слепушонка *Ellobius* – роющий вид грызунов. Возросла численность хомячка *Allocriquetulus evermanni*, обитателя злаково-полынных степей. Все это говорит о значительном похолодании и аридизации клима-

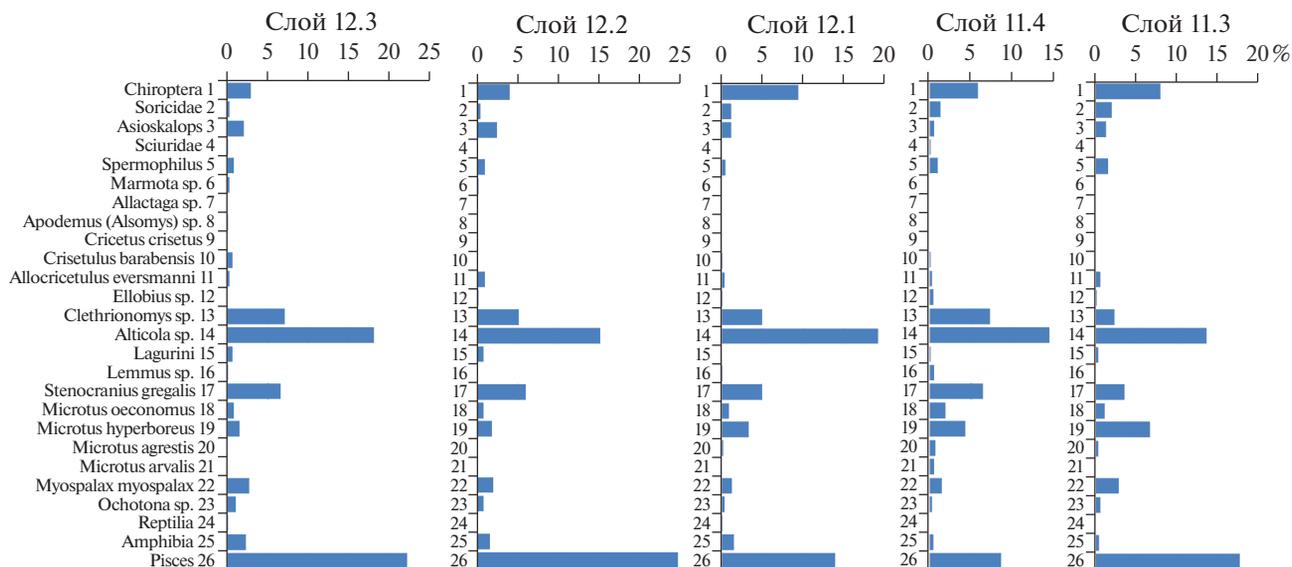


Рис. 4. Количественное соотношение основных экологических групп мелких позвоночных из слоев 12.3, 12.2, 12.1, 11.4 и 11.3 восточной галереи Денисовой пещеры в %.

та, которые происходили в период формирования уровней 6–4. Анализ микроструктуры осадков слоя 13 также выявляет периодическое, возможно сезонное, промерзание средней части толщи (Morley et al., 2019). В то же время, осадки уровней 9–8 и 3–2 характеризуются наличием древесных беличьих, повышением численности рыжих полевок и цокора, что отражает увеличение площади лесных массивов в условиях более теплого климата. По-видимому, формирование слоя 13 происходило в условиях чередования холодных и теплых климатических фаз. Данные пыльцевого анализа также свидетельствуют о сложной трехэтапной истории природных условий этого периода (Болиховская и др., 2017).

Можно предполагать, что накопление слоя 13 пришлось на первую половину тазовской холодной эпохи в начале МИС 6, когда общее похолодание нарушалось периодическими потеплениями климата (Lisiecki, Raymo, 2005).

Из слоя 12.3 было получено 7061 определимых образцов. Они светло-коричневого цвета, хорошей сохранности, не имеют следов осаждения марганца и карбонатов. Для тафоценоза этого слоя характерно дальнейшее снижение численности летучих мышей до 2.86%, при одновременном снижении количества костей рыб до 22.2%. Численность рыжих и скальных полевок, напротив, увеличивается: *Clethrionomys* до 7.04%, *Alticola* до 18.1% (рис. 4). Таксономическое разнообразие серых полевок сокращается. Численность обычных для пещеры видов *Microtini* остается на прежнем уровне. Найдена водяная полевка *Arvicola* – 0.13%, которая по морфологическим признакам близка *Arvicola* cf. *sapidus* позднего плей-

стоцена. Немного увеличивается количество степной пеструшки *Lagurus* – 0.6%. Изменяется количество наземных беличьих: численность суслика увеличилась до 0.8%, сурка – уменьшилась до 0.3%. Найдена лесная мышь *Apodemus (Alsomys) sp.*, на долю которой приходится 0.014%. Хомячки представлены двумя видами: *Crisetulus barabensis* – 0.6% и *Allocricetulus evermanni* – 0.3%. Присутствует, но очень редок, лемминг *Lemmus* – 0.01%. Численность пищух равна 1.02%. Установлено присутствие степной пищухи *Ochotona pusilla* в количестве 0.04%. Появляются ящерицы (*Lacertilia*) – 0.06%, и довольно много лягушек – 2.2%. Видовое разнообразие и численность землероек *Soricidae* немного увеличивается и достигает 0.2%. Поднялась численность крота до 2.02%, а численность цокора, напротив, снизилась до 2.7%. Среди хищников определены куньи: *Mustela* 0.13%, *Martes* – 0.06%, и молочные зубы крупных хищников – 0.4%.

Количественное соотношение различных групп мелких позвоночных (рис. 4) указывает на сложную историю развития природных комплексов в период формирования слоя 12.3. Падение численности рыжих полевок в осадках уровней 7, 4 и 1 отражает значительную редукацию лесов, что соответствует похолоданию и некоторой аридизации климата.

Вместе с тем, в осадках уровня 5 рыжие полевики составляют 8.7%, найдена лесная мышь *Apodemus (Alsomys)*, происходит уменьшение численности сурка (рис. 4), что отражает некоторое увеличение площади лесов.

Кажущееся противоречие в составе тафоценоза объяснимо сложной динамикой природных

условий в пределах возрастного интервала слоя 12.3. Анализ распределения остатков позвоночных по горизонтам указывает на то, что на фоне общей криоксеротической обстановки в эпоху накопления слоя 12.3 происходили временные потепления и увлажнения климата, что приводило к описанному выше изменению состава фауны мелких позвоночных. Начало одного из них приходится на уровень 6, максимум фиксируется на уровне 5, спад отмечен в осадках уровня 4. Еще одну флуктуацию потепления фиксируют осадки уровня 3, где обилие *Clethrionomys* достигает 9.05%.

Такая ритмика условий могла соответствовать тазовской ледниковой эпохе, т.е., МИС 6, которая, впрочем, не приводила к формированию покровных ледников в пределах Горного Алтая. Кроме того, в середине данного интервала (уровни 6–5 и 3) ясно фиксируется временное потепление и увлажнение климата. Эти выводы согласуются с результатами пыльцевого анализа, который указывает на чередование перигляциальной лесотундры, тундро-лесостепи, перигляциальной тундры (Болиховская и др., 2017). По данным изотопного анализа  $\delta^{18}\text{O}$  морских осадков (Lisiecki, Raymo, 2005), переход от теплой МИС 7 к холодной МИС 6 был достаточно долгим и постепенным. Он многократно осложнялся кратковременными потеплениями, что и фиксирует состав фауны мелких позвоночных различных уровней слоя 12.3.

Из слоя 12.2 получено 649 определимых образцов. Кости светло-коричневого цвета, хорошей сохранности, не имеют следов омарганцевания и осаждения карбонатов. Здесь возрастает количество летучих мышей *Chiroptera* до 4% и костей рыб до 24.6% (рис. 4). Немного увеличилась доля суслика *Spermophilus* – 0.92%, а численность сурка снижается до 0.1%. Происходит снижение численности *Clethrionomys* до 5.1%, скальных полевок *Alticola* до 15.1% и серых полевок рода *Microtini* до 21.9%. Возрастает количество степных пеструшек *Lagurus*, достигая 0.8%. Численность крота поднимается до 2.5%, а хомячка Эверсмана – до 0.92%, т.е., увеличивается более чем в два раза. Опять появляется слепушонка *Ellobius* sp. – 0.15%. Соотношение видов внутри группы *Microtini* меняется: *Stenocranius gregalis* составляет 6.01%, *Microtus oeconomus* – 0.8%, *M. hyperboreus* – 1.8%. Немного снижается численность цокора: до 2%. Пищухи составляют 0.8% тафоценоза. Численность лягушек снижается до 1.5%. Хищники представлены зубами мелкого куньего *Mustela* sp. – 0.1% и молочными зубами медвежат – 0.5%.

Приведенные цифры указывают на сокращение площади лесных биотопов и, следовательно, на холодные и достаточно сухие природные условия в период накопления осадков слоя 12.2. Вместе с тем, для этого слоя характерно увеличение

количества крота и, почти в два раза – количества землероек (рис. 4). Численность цокора снижается незначительно, что указывает на отсутствие длительного и глубокого промерзания почвы. Эти показатели предполагают одновременное сокращение площади лесных массивов и ксерофильных степных биотопов. Расширились площади лугового разнотравья, что в целом отражает прохладную климатическую обстановку. Все это свидетельствует о чередовании холодных и теплых климатических фаз в период накопления слоя 12.2. На сложное и многоступенчатое преобразование природной обстановки для верхней части слоя 12.3 и нижней части слоя 12.2 указывают и данные спорово-пыльцевого анализа (Болиховская и др., 2017). Признаки дальнейшего похолодания и аридизации климата в этом слое хорошо выражены, что позволяет относить его ко второй половине тазовской холодной эпохи, к концу МИС 6.

Из слоя 12.1 определено 780 костей и зубов мелких позвоночных. Они светло-коричневого цвета, хорошей сохранности, не имеют следов осаждения марганца и карбонатов. Для этого тафоценоза характерно увеличение количества летучих мышей до 9.5% и снижение количества костей рыб до 14% (рис. 4). Численность рыжих полевок *Clethrionomys* на прежнем уровне – 5%, а количество *Alticola* увеличивается, достигая 19.35%. Возрастает таксономическое разнообразие *Microtini*. В слое 12.1 становится больше землероек *Soricidae* – 1.1%, установлено присутствие *Neomys* – 0.1%. Меньше становится пищух *Ochotona* – 0.4%. Снижается численность крота *Asioscalops* до 1.1% и цокора до 1.3%. В тафоценозе этого слоя снижается численность суслика до 0.5%, сурок вообще не обнаружен. В небольшом количестве зарегистрирован лемминг *Lemmus* – 0.1%. Найдена слепушонка *Ellobius* – 0.1%, присутствуют кости ящериц – 0.1% и лягушек – 1.5%. Изредка встречаются остатки мелких куньих рода *Mustela* – 0.26% и молочные зубы медвежат – 0.26%.

Приведенные цифры указывают на сокращение степных участков и увеличение доли скальных биотопов, поросших кустарничками, расширение площади лугового разнотравья. Это отражает прохладную климатическую обстановку, которая нарушалась потеплением в эпоху формирования осадков уровней 10 и 9, о чем свидетельствует повышенное содержание рукокрылых, повышенная численность рыжих полевок и лягушек. Начало формирования слоя 12.1 характеризуется потеплением и увлажнением климата, а затем произошло небольшое похолодание и увеличение сухости. Однако существенного изменения температурного режима не происходило. Вероятно, слой 12.1 соответствует переходному этапу от та-

зовского холодного времени к казанцевскому межледниковью.

Из слоя 11.4 получено 757 определимых костных остатков мелких позвоночных. Они светло-коричневого цвета, хорошей сохранности, не имеют следов омарганцевания и осаждения карбонатов. Доля летучих мышей в составе тафоценоза снижается и равна 5.8%, доля костей рыб уменьшается до 8.6%. Участие рыжих полевок *Clethrionomys* увеличивается до 7.3%, численность скальных полевок *Alticola* снижается до 14.4% (рис. 4). При этом количество *Clethrionomys* в нижних горизонтах слоев 11.4 приблизительно вдвое больше, чем в верхних горизонтах. Серые полевки *Microtini* достигают здесь максимального количества и таксономического разнообразия. В слое 11.4 появляются степные пеструшки *Lagurus* – 0.1%, зарегистрирован лемминг *Lemmus* sp. – 0.5%. (причем четыре моляра этого лемминга найдены в верхней части слоя 11.4). Присутствует водяная полевка *Arvicola* cf. *sapidus* – 0.1%. Примечательны некоторое увеличение численности землероек до 1.3% и сокращение в два раза численности крота – 0.5%. Среди землероек присутствуют *Sorex minutus* – 0.1%, *Sorex araneus* – 0.1%, водная землеройка *Neomys* – 0.1%. Большая часть землероек, восемь экз., найдена в нижней части слоя, а из верхних уровней получен только один образец. Наземные беличьи представлены лишь сусликом – 0.9%. Среди хомячков на долю барбинского приходится 0.1%, хомячка Эверсманна – 0.3%. Очень важной является находка моляра летяги *Pteromys volans* в нижней части слоя, что составляет 0.1%. Немного увеличивается количество цокора до 1.4%. Численность лягушек возрастает до 0.4%. Среди хищников присутствуют *Mustela* – 0.3% и *Martes* – 0.1%. Найдены два молочных зуба медведей.

Состав тафоценоза позволяет сделать вполне определенные выводы. Нижние горизонты слоя 11.4 (рис. 4) накапливались в условиях лесных сообществ. Об этом свидетельствуют высокая численность рыжих полевок и присутствие летяги – типичного обитателя древесных ассоциаций. Даже отдельные находки летяг, как, например, в отложениях уровня 6, есть свидетельство их постоянного присутствия в исчезнувших биоценозах и, таким образом, существования высокоствольных лесных ассоциаций. Значительная концентрация землероек *Soricidae* именно в нижних горизонтах слоя 11.4 (уровни 8–6) указывает на обилие почвенных беспозвоночных летом и семян хвойных деревьев на поверхности почвы зимой. Все вместе это позволяет предполагать климатический режим, характерный для межледниковья.

Фауна верхних уровней (5–3) слоя 11.4 свидетельствует об изменении биотопической обстановки, о сокращении площади лесов и расширении открытых биотопов. Она маркирует начало очередного холодного этапа развития природной

среды, что подтверждают данные спорово-пыльцевого анализа (Болиховская и др., 2016). В целом уровни 8–6 соответствуют теплой климатической фазе казанцевского межледниковья МИС 5e. Верхние уровни 5–3 отражают постепенное похолодание в преддверии ермаковского оледенения.

Остеологическая коллекция из слоя 11.3 насчитывает 704 экз. Кости светло-коричневого цвета, хорошей сохранности. Участие летучих мышей *Chiroptera* в тафоценозе равно 7.95%, что несколько выше, чем в слое 11.4. Количество костей рыб увеличивается вдвое, составляя 17.7% (рис. 4). В слое нарастает численность землероек, достигая 1.99%. Более чем в два раза увеличивается численность крота – 1.28%. Доля полевок *Clethrionomys* сокращается до 2.3%, а полевок *Alticola* уменьшается до 13.6%. Количество степных пеструшек *Lagurus* увеличивается до 0.28%. Возрастает численность суслика до 1.56%. Общее количество серых полевок рода *Microtus* остается на прежнем уровне – 34.1%. Почти в два раза увеличивается количество пищух *Ochotona*, до 0.57% и цокора *Myospalax myospalax*, до 2.8%. Заметно увеличивается численность хомячка Эверсманна – до 0.57%, а количество слепушонки *Ellobius*, напротив, снижается до 0.14%. На долю костей птиц приходится 7.39%, лягушек – 0.43%.

Состав тафоценоза слоя 11.3 (рис. 4) говорит о некотором повышении зимних температур и, возможно, об увеличении количества зимних осадков. Происходит сокращение лесных массивов и сохранение прежних размеров открытых каменистых склонов. Анализ распределения костных остатков по уровням свидетельствует о том, что в нижней части слоя (уровни 5–6) на квадрат раскопа приходится 11 моляров *Clethrionomys*, а в верхней части (уровни 1–4) – только 5 моляров, т.е., вдвое меньше. Количество моляров *Alticola* на квадрат раскопа в нижней части слоя (уровни 6–5) приходится 57 моляров, а в верхней части слоя (уровни 4–1) – 39 моляров, т.е., приблизительно на одну треть меньше. Такие изменения в количественном соотношении этих групп указывают на похолодание климата в процессе накопления слоя 11.3. Эту тенденцию подтверждает увеличение количества сусликов от нижней части осадков к верхней. Вместе с тем, от нижних уровней слоя 11.3 к верхним увеличивается количество крота, полевки экономки и костей рыб. Это свидетельствует об увеличении влагообеспеченности почвенного покрова, о возросшей мощности водотоков в окрестностях пещеры. Такое заключение совпадает с данными пыльцевого анализа, который регистрирует появление в спектрах пыльцы прибрежных и водных растений (Болиховская и др., 2016).

Тафоценоз слоя 11.3 свидетельствует об изменениях природной среды, которые отмечены уже в кровле слоя 11.4. Осадки слоя 11.3, по-видимо-

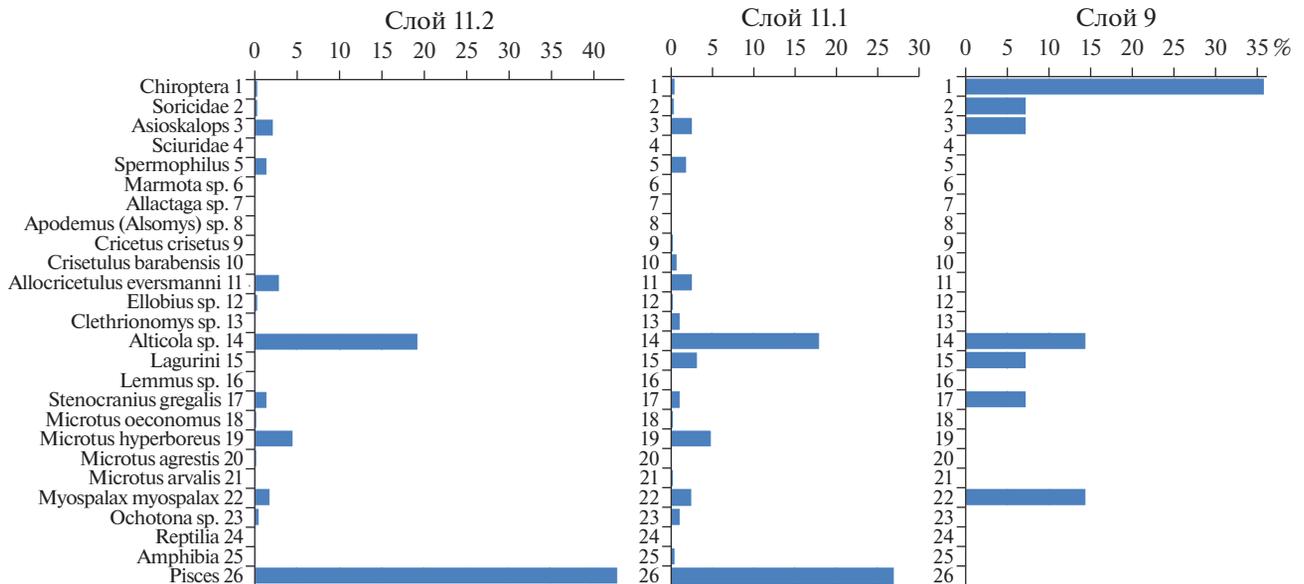


Рис. 5. Количественное соотношение основных экологических групп мелких позвоночных из слоев 11.2, 11.1 и 9 восточной галереи Денисовой пещеры в %.

му, отвечают разным этапам ермаковского оледенения в период МИС 4.

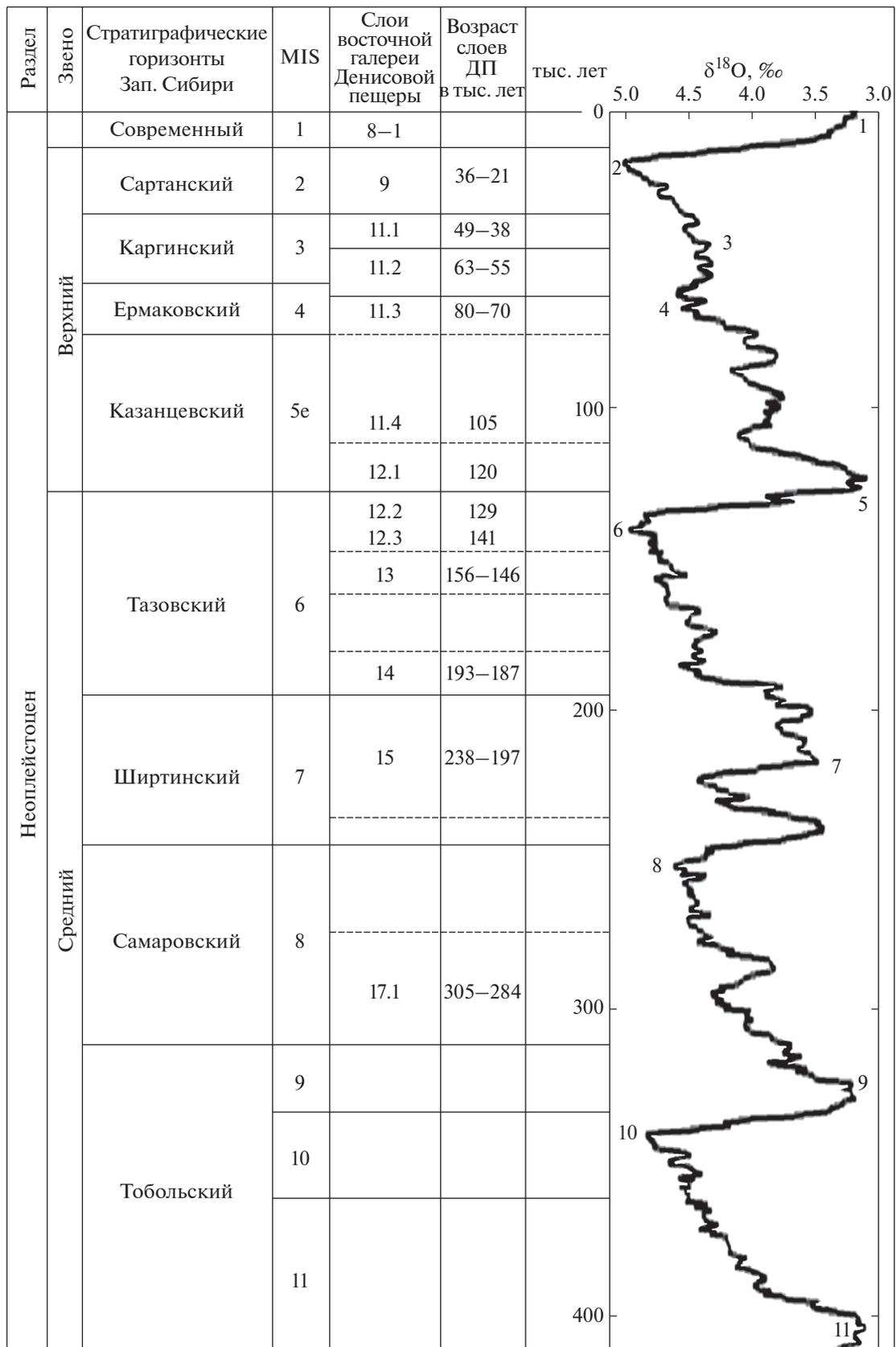
Из слоя 11.2 определено 1350 экз. мелких позвоночных. Кости светло-коричневого цвета, хорошей сохранности, не имеют следов осаждения марганца и карбонатов. Для этого тафоценоза характерно значительное уменьшение количества летучих мышей до 0.3% и увеличение количества костей рыб до 42.9% (рис. 5). Такое количество рыб максимально для всего разреза отложений восточной галереи Денисовой пещеры. Насекомоядные Insectivora встречаются спорадически. Численность землероек снижается до 0.3%. Численность крота *Asioskalops* возрастает до 2.15%. Снижается численность полевков *Clethrionomys*, до 0.07%. Численность скальных полевков *Alticola*, напротив, увеличивается до 19.3% (рис. 5). Количество степных пеструшек *Lagurus* небольшое – 0.07%. Снижается общее количество серых полевков *Microtini* до 18.9. Однако видовое разнообразие этой группы остается высоким. На прежнем уровне остается численность суслика – 1.41%, зарегистрирован сурок – 0.07%. Возрастает количество хомячка Эверсмана до 2.9% и слепушонки *Ellobius* до 0.3%. Численность цокора снижается до 1.77%, а пищух равна 0.44%. Среди них присутствует степная пищуха *Ochotona pusilla* – 0.07%. В слое 11.2 участие костей лягушек равно 0.15%, мелких хищников рода *Mustela* – 0.07%.

Приведенный состав тафоценоза (рис. 5) свидетельствует о распространении открытых ландшафтов, занятых степными и луговыми ассоциациями, включая участки с разреженным травостоем. Судя по всему, лесные массивы в это время уменьшились по сравнению с эпохой накопления

слоя 11.3. Вероятно, они сохранялись лишь в поймах рек. Важное место в ландшафтах долины Ануя занимали луговые ассоциации. Распределение костных остатков по уровням в пределах этого слоя показывает, что в нижней его части (уровни 3 и 2) количество остатков крота на квадрат раскопа – 25 экз., а в верхней части (уровень 1) – 4 экз. Количество полевки-экономки на квадрат раскопа в нижней части слоя (уровни 3 и 2) – 3 экз., а в верхней (уровень 1) они не найдены. Водяная полевка обнаружена только в нижней части слоя – 5 экз. Цокор в нижней части слоя (уровни 3 и 2) представлен 20 экз., в верхней части слоя – 4 экз. Степная пеструшка и степная пищуха найдены только в верхней части слоя (уровень 1). Все эти данные отражают аридизацию природной обстановки на протяжении накопления слоя 11.2.

Слой 11.2, вероятно, отражает переходный этап от ермаковского к каргинскому времени, который характеризуется холодными флюктуациями, что хорошо выражено на кривой изменения изотопного состава кислорода в океанических отложениях (Lisiecki, Raymo, 2005). График в указанной работе (ibid., рис. 4) показывает, что потепление МИС 3 было почти в три раза слабее, чем потепление в период МИС 5 казанцевского межледниковья и современного, т.е. голоценового (МИС 1), потепления. Этот вывод согласуется с данными по растительности и по составу мелких позвоночных из слоя 11.2. Они свидетельствуют о том, что лесные массивы занимали небольшие площади (Болиховская и др., 2017).

Слой 11.1 охарактеризован 821 экз. костей мелких позвоночных. В тафоценозе этого слоя количество летучих мышей *Chiroptera* увеличивается



**Рис. 6.** Сопоставление времени накопления отложений в восточной галерее Денисовой пещеры с колебаниями изотопной кривой  $\delta^{18}\text{O}$  океанических осадков. Датировки слоев восточной галереи Денисовой пещеры даны по работам К. Доука и др. (Douka et al., 2019) и З. Якобс и др. (Jacobs et al., 2019). Кривая колебаний изотопной кривой  $\delta^{18}\text{O}$  океанических осадков из работы Л. Лисиецки и М. Раймо (Lisiecki, Raymo, 2005).

на одну треть и достигает 0.49%. Количество костей рыб, напротив, снижается до 26.9%. Увеличивается по сравнению с предыдущим слоем численность полевок *Clethrionomys* до 1.1%. Количество *Alticola* снижается до 17.9% (рис. 5). Существенно нарастает численность *Lagurus* – 3.17%. Найден один моляр лемминга *Lemmus*, что составляет 0.1% состава тафоценоза. Заметно увеличивается численность серых полевок, до 27.2%. Среди них *Stenocranius gregalis* составляет 1.1%, *Microtus oeconomus* – 0.2%, *M. hyperboreus* – 4.9%, *M. arvalis* – 0.24%. *Arvicola* составляют 0.4%. Численность *Myospalax myospalax* поднимается до 0.5%. Увеличивается видовое разнообразие хомяков. В их составе: *Cricetus cricetus* – 0.24%, *Cricetulus barabensis* – 0.7%, *Allocricetulus evermanni* – 2.6%. Присутствует *Ellobius* – 0.24%. Численность *Ochotona* остается на прежнем уровне – 1.1, количество лягушек – 0.5%.

Для слоя 11.1 характерно нарастание видового разнообразия мелких позвоночных, увеличение численности землероек и крота, рыжих полевок и цокора, что можно интерпретировать как развитие каргинского межледниковья в период МИС 3. Фактически, каргинский горизонт стратиграфической схемы является лишь небольшим интерстадиалом, который нарушил общий процесс похолодания климата от казанцевской межледниковой эпохи в период МИС 5 до максимума сартанской ледниковой эпохи периода МИС 2, что и отражают данные по пыльце и мелким позвоночным из отложений слоя 11.1.

Определимые костные остатки из слоя 9 насчитывают 14 экз. (рис. 5). Количество полученного материала недостаточно для достоверных выводов. На основе спорово-пыльцевых спектров для времени формирования толщи слоя 9 реконструированы три фазы развития растительности и климата сартанского позднеледнековья – от суровых криоаридных условий до распространения перигляциальных межстадиальных лесостепей (Болиховская и др., 2017).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Состав мелких позвоночных из отложений восточной галереи Денисовой пещеры свидетельствует о том, что на протяжении всей истории осадконакопления в окрестностях пещеры сохранялась высокая мозаичность биотопов. Лесные массивы чередовались с участками луговой и степной растительности. Небольшими пятнами были вкраплены ассоциации сухих степей и, возможно, тундр. Формирование каждого слоя протекало в условиях сложной динамики природных комплексов, обусловленной колебаниями климата. Полученные результаты позволяют сопоставить эту динамику с изотопной кривой кислорода  $\delta^{18}\text{O}$  океанических осадков (Lisiecki, Raymo, 2005), которая отражает общепланетарные кли-

матические изменения (рис. 6). Они хорошо согласуются между собой.

Увеличение численности летучих мышей в слое 9, резкое сокращение костей рыб и уменьшение количества артефактов указывают на ослабление антропогенного воздействия в процессе формирования пещерного тафоценоза в этот период.

Такое заключение подтверждается изучением фосфатной минерализация отложений восточной галереи Денисовой пещеры. Показано, что в верхней части слоя 9 и в слоях 8–6 присутствуют аутигенные фосфаты, образование которых связано с процессами биодеградации фосфорсодержащих органических веществ, главным образом, гуано летучих мышей (Шуныхов и др., 2018). Более того, в черных горизонтах слоев 6–8 и, отчасти, 9 сохранились многочисленные фрагменты хитина насекомых, принесенные летучими мышами. Все это свидетельствует о минимальной активности древних обитателей Денисовой пещеры и о временном перерыве обитания здесь человека в конце плейстоцена и в начале голоцена.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 18-09-40100, РФФИ № 21-18-00089 и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджаниян А.К.* Мелкие млекопитающие среднего плиоцена Русской равнины. Стратигр. Геол. корреляция. 2003. Т. 11. № 6. С. 98–114.
- Болиховская Н.С., Козликин М.Б., Шуныхов М.В.* Климатостратиграфия верхней части плейстоценовой толщи в восточной галерее Денисовой пещеры и смены древних природных обстановок на Северо-Западе Алтая (по данным палинологического анализа) // Пути эволюционной географии: Матер. Всеросс. научн. конф., посвященной памяти проф. А.А. Величко (Москва, 23–25 ноября 2016 г.). М.: Ин-т географии РАН, 2016. С. 631–635.
- Болиховская Н.С., Козликин М.Б., Шуныхов М.В. и др.* Новые данные в палинологии уникального памятника палеолита Денисова пещера на Северо-Западе Алтая // Бюл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. биол. 2017. Т. 122. Вып. 4. С. 46–60.
- Деревянко А.П., Молодин В.И.* Денисова пещера. Ч. 1. Новосибирск: Наука, 1994. 262 с.
- Деревянко А.П., Шуныхов М.В., Агаджаниян А.К. и др.* Природная среда и человек в палеолите Горного Алтая. Новосибирск: Изд-во Ин-та археол. и этногр. СО РАН, 2003. 445 с.
- Деревянко А.П., Шуныхов М.В., Маркин С.В.* Динамика палеолитических индустрий в Африке и Евразии в позднем плейстоцене и проблема формирования *Homo sapiens*. Новосибирск: Изд-во Ин-та археол. и этногр. СО РАН, 2014. 226 с.
- Шуныхов М.В., Кулик Н.А., Козликин М.Б. и др.* Фосфатная минерализация плейстоцен-голоценовых отложе-

- ний восточной галереи Денисовой пещеры // Докл. Акад. наук. Геол. 2018. Т. 478. № 3. С. 318–322.
- Agadzhanyan A.K. Eine altertümliche Arvicola (Rodentia, Mammalia) aus dem Mittelpleistozän der Russischen Ebene // Schr. Geol. Wiss. 1983. H. 19(20). S. 9–29.
- Brown S., Buckley M., Derevianko A. et al. Identification of faunal remains from Denisova Cave through the Application of ZooMS // 5th Annual Meeting London, UK, 10–12 September, 2015. P. 60 (Proc. European Soc. for the study of Human Evolution 4).
- Douka K., Slon V., Jacobs Z. et al. Age estimates for hominin fossils and the onset of the Upper Palaeolithic at Denisova Cave // Nature. 2019. V. 565. P. 640–644.
- Heinrich W.-D. Zur Evolution und Biostratigraphie von Arvicola (Rodentia, Mammalia) im Pleistozän Europas // Z. Geol. Wiss. 1982. Bd 10. S. 693–735.
- Heinrich W.-D. Neue Ergebnisse zur Evolution und Biostratigraphie von Arvicola (Rodentia, Mammalia) im Quartär Europas // Z. Geol. Wiss. 1987. Bd 15. S. 389–406.
- Heinrich W.-D. Some aspects of evolution and biostratigraphy of Arvicola (Mammalia, Rodentia) in the Central European Pleistocene // Intern. Symp. Evol. Phylog. Biostr. Arvicolid. Praha: Geol. Survey, 1990. P. 165–182.
- Jacobs Z., Li B., Shunkov M.V. et al. Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia // Nature. 2019. V. 565. P. 594–599.
- Koenigswald W.V. Arvicolidae – Wühlmause. Stammesgeschichte und Schmelzmuster // Handbuch der Säugetiere Europas. 1982. Bd 2. Pt 1. S. 60–69.
- Lisiecki L.E., Raymo M.E. A Plio-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic  $\delta^{18}\text{O}$  records // Paleoceanogr. and Paleoclimatol. 2005. V. 20. P. 1–16. <https://doi.org/10.1029/2004PA001071>
- Morley M.W., Goldberg P., Uliyanov V.A. et al. Hominin and animal activities in the microstratigraphic record from Denisova Cave (Altai Mountains, Russia) // Sci. Reports. 2019. V. 9. Article number: 13785. P. 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49930-3>
- Prüfer K., Racimo F., Patterson N. et al. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains // Nature. 2014. V. 505. P. 43–54.
- Sawyer S., Renaud G., Viola B. et al. Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals // PNAS. 2015. V. 112. № 51. P. 15697–15700. [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1519905112](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1519905112).
- Slon V., Hopfe C., Weiß C.L. et al. Neandertal and Denisovan DNA from Pleistocene sediments // Science. 2017a. V. 356. P. 605–608. doi 10.1126/science.aam9695 [PubMed: 28450384]
- Slon V., Viola B., Renaud G. et al. A fourth Denisovan individual // Science Advances. 2017b. V. 3. P. 1–8. e1700186. <http://advances.sciencemag.org/>
- Slon V., Mafessoni F., Vernot B. et al. The genome of the offspring of a Neandertal mother and a Denisovan father // Nature. 2018 Sept.; V. 561(7721). P. 1–18. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0455-x>
- Viola B.T., Markin S.V., Buzhilova A.P. et al. New Neandertal remains from Chagyrskaya Cave (Altai Mountains, Russian Federation) // Amer. J. Phys. Anthropol. 2012. V. 147. Suppl. № 54. P. 293–294.

## Small Vertebrates from Pleistocene Deposits of the East Chamber of Denisova Cave, N.-W. Altay

A. K. Agadzhanyan<sup>a, #</sup>, M. V. Shunkov<sup>b, ##</sup>, M. B. Kozlikin<sup>b, ###</sup>

<sup>a</sup> Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>b</sup> Institute of Archeology and Ethnography, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

<sup>#</sup> E-mail: aagadj@paleo.ru

<sup>##</sup> E-mail: shunkov77@gmail.com

<sup>###</sup> E-mail: kmb777@yandex.ru

The composition of small vertebrate from Pleistocene deposits in the East Chamber of Denisova cave indicates that throughout the history of sedimentation in its vicinity, a high mosaic of biotopes was preserved. The woodlands alternated with areas of meadow and steppe vegetation. The climate fluctuations led to changes in the ratio of areas occupied by different natural complexes, but there was no fundamental restructuring of the landscape and plant associations. It is shown that changes in the composition of fossil association at various levels correlate with climate dynamics, which is reflected by the stages of the Marine isotope scale.

**Keywords:** Pleistocene, small vertebrates, Paleolithic, climate dynamics, Altai Mountains

УДК 550.72:579.23:551.71/72+551.734.5

## ЖЕЛЕЗИСТЫЕ КВАРЦИТЫ (ДЖЕСПИЛИТЫ) – ВЗГЛЯД ПАЛЕОНТОЛОГА

© 2021 г. **М. М. Астафьева**

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

Поступила в редакцию 10.09.2020 г.

После доработки 07.10.2020 г.

Принята к публикации 07.10.2020 г.

Результаты изучения ископаемых бактерий показывают, что минералообразование под влиянием бактерий или с их участием – процесс, который происходил на Земле всегда и везде (после появления бактерий). Однотипность пород и породообразования докембрия и девона говорят о схожести условий, существовавших на Земле в те времена – в архее, протерозое и девоне – во время образования изученных пород.

*Ключевые слова:* железистые кварциты, джеспилиты, джеспилоиды, бактерии, прокариоты, эвкарियोты, архей, протерозой, докембрий, девон, минералообразование

**DOI:** 10.31857/S0031031X21030065

### ВВЕДЕНИЕ

Велика роль бактерий в образовании различных минералов железа. Но, пожалуй, наибольший интерес вызывает проблема появления полосчатых железистых кварцитов в связи с масштабами накопления железа в палеобассейнах раннего докембрия и несомненной связи формирования полосчатых железистых кварцитов с определенным этапом геологической истории Земли. Преобладающая часть железистых кварцитов отлагалась ранее рубежа 2.0 млрд лет.

Полосчатые железистые кварциты представляют собой метаморфизованные осадочные или вулканогенно-осадочные кварцево-железистые горные породы, широко распространенные в докембрийских образованиях. Характерной их чертой является чередование железистых (магнетит, гематит, сидерит) и кремнистых/карбонатных (кварц, яшма, доломит и анкерит) прослоев, образующих слои мощностью от нескольких микрон до нескольких метров (Posth et al., 2011). Тонко-полосчатые, яшмовидно-тонкозернистые разновидности железистых кварцитов называют джеспилитами. Содержание железа часто превышает 15%, и эти породы заключают в себе основную массу мировых запасов железа. В настоящее время большинство исследователей подразделяют все железистые кварциты на две главные группы: месторождения типа Алгома – небольшие месторождения, связанные с вулканами, и месторождения типа оз. Верхнего – крупных размеров, представленные ассоциациями, образовавшимися чисто осадочным путем в мелководных обста-

новках седиментационных бассейнов (Холодов, 1993; Posth et al., 2011).

Полосчатые железистые кварциты известны на всех материках, появляясь в архее. Главные месторождения железистых кварцитов типа Алгома приурочены к архею, но известны и в протерозое. В Гренландии железистые кварциты района Исуа – одни из самых древних осадочных горных пород Земли (3.76 млрд лет) (Schopf, 1983; Posth et al., 2011). Наибольшего развития железистые кварциты достигают в протерозое, они являются составной частью метаморфических комплексов всех древних щитов. Максимум образования железистых кварцитов типа оз. Верхнее (Superior) на всех континентах приходится более или менее на одно и то же время в начале протерозоя (2.0–2.5 млрд лет тому назад). Полосчатые железистые кварциты этого типа простираются на сотни километров, достигая мощности сотен метров.

Своеобразие развития во времени, тонкая слоистость, ритмическая повторяемость прослоев вызывают большой интерес к выяснению генезиса этой формации.

Обычно считается, что все минералы железистых кварцитов не являются первичными, а несут следы как диагенетических, так и метаморфических изменений. Иногда предполагается, что первичными минералами железа железистых кварцитов были гидроокись железа, гриналит и сидерит (Klein, 2005; Posth et al., 2011).

Мысль о возможном биогенном происхождении раннедокембрийских джеспилитов возникла в начале XX в. Пионером был Ч. Лейс, одним из

первых предположивший участие бактерий в образовании джеспилитов с возрастом 1.6–2.8 млрд лет. Эту идею подхватили Л. Кайе, Е. Муром, П. Клауд и др. (Cloud, 1968; Антошкина, 2011 и литература там). В 60–70-е гг. XX в. гипотезу биогенного происхождения раннедокембрийских полосчатых железистых кварцитов рассматривал Г. Лаберж (LaBerge, 1967, 1973) на основе результатов микропалеонтологических исследований десятков месторождений из различных регионов.

Потенциально все минералы железистых прослоев могут иметь биогенную природу, поскольку и для окисленных (гематит), и для восстановленных (магнетит и сидерит) форм микробиологами установлен прямой механизм бактериальной продукции. При этом не следует забывать, что участие микроорганизмов в образовании железных руд проявляется в их способности концентрировать элементы из среды и преодолевать кинетические барьеры, являясь, таким образом, катализатором химического процесса. Целый ряд вопросов, связанных с происхождением железистых кварцитов, таких как источник железа, пути его транспортировки, условия осаждения и т.д., остаются открытыми.

Вероятное участие диссимиляционных железоредукторов в формировании докембрийских месторождений железистых кварцитов исследовали Д.Г. Заварзина (2004а, б) и А.И. Слободкин (2008). Из-за деятельности железобактерий процесс окисления происходит очень быстро, вследствие этого возможно появление только водного окисла железа с наименее совершенной структурой – ферригидрита. Ферригидрит способен самопроизвольно переходить в гематит, что приводит к быстрому уплотнению осадков, при этом характерные бактериальные структуры утрачиваются (Заварзина, 2004а).

Мало того, выдвигалась гипотеза о том, что диссимиляционное восстановление Fe(III) могло быть первым возникшим типом метаболизма. Высказывались осторожные предположения, что нельзя полностью исключить возможность биогенного происхождения даже самых древних – эоархейских железистых кварцитов с возрастом >3.8 млрд лет (Dodd, Pariseau, 2015). А.Г. Вологдин (1976) писал, что в рудах Кривого Рога и в аналогичных “кремнистых рудах” (т.е. в полосчатых железистых кварцитах) Кольского п-ова наблюдались “настоящие бактериальные структуры, лучше различимые именно в рудах, бедных железом, на фоне светлого кремнезема”. Тот же автор упоминал о присутствии остаточного органического, по-видимому, бактериального вещества (т.е., углерода) в этих рудах, что соответствует данным наших анализов. Однако изображения микрофоссилий, обнаруженных в нижнем протерозое криворожской серии, названных Вологди-

ным (1976) кораллитами, приведены без указания масштаба, и качество изображения оставляет желать лучшего. Еще одно изображение – фотография, сделанная С.И. Жмуром в “Бактериальной палеонтологии” (2002, с. 108, рис. 1, а).

Зеленокаменные пояса<sup>1</sup> архея содержат набор осадочных и вулканических пород, который, как пишут О. Розен с соавт. (2006): “не обнаруживает заметных систематических отличий от соответствующих фанерозойских аналогов”. В этом наборе пород присутствуют все их типы, включая карбонаты, эвапориты и др. Таким образом, с точки зрения сравнения породных ассоциаций, нет оснований говорить о существенной разнице в условиях атмосферы и гидросферы неоархея и более поздних времен.

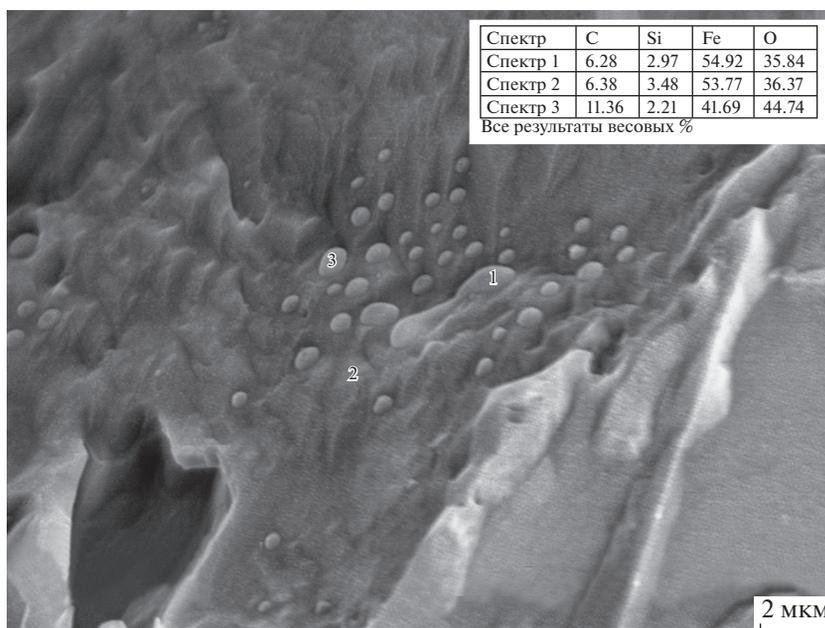
Отличительной чертой древних толщ является достаточно широкое присутствие железистых кварцитов – джеспилитов. Однако следует помнить об их присутствии не только в верхнем рифее Канады, Бразилии и Намибии (Windley, 1999), но и в венде–нижнем кембрии Восточного Саяна (Кизир-Казырская складчатая зона) и даже в девоне Казахстана – джеспилоиды Жайремского месторождения.

Нами были изучены джеспилиты и джеспилоиды как архея и протерозоя, так и девона, и во всех случаях подтверждалась бактериальная природа этих пород. Значит, присутствуют общие характеристики бассейнов осадконакопления. К числу таких принципиальных характеристик относятся азрированность бассейнов, т.е., содержание свободного кислорода, и температура палеобассейнов. Таким образом, изучение железистых кварцитов может пролить свет и на условия жизни на ранней земле.

## МАТЕРИАЛ

К числу изученных и изучаемых нами железорудных бассейнов относятся: железорудное проявление Полмос-Порос и Оленегорское месторождение Кольского п-ова, Костомукшское и Межозерное месторождения Карелии – тип Алгома; Читрадурга Южной Индии (AR); Старооскольское месторождение Курской магнитной аномалии (PZ<sub>1</sub>); Жайремское месторождение Казахстана (D<sub>3fm</sub>) – тип оз. Верхнее.

<sup>1</sup> Зеленокаменные пояса – один из структурных элементов древней континентальной платформы. Представляют собой комплекс пород, включающий в себя ультраосновные и основные вулканы, вулканогенно-осадочные образования и гранитные интрузивы. Залегают мощными (до 20 км) линейными толщами (поясами), протягиваясь в длину до 1 тыс. км, ширина – до 200 км. Являются наиболее распространенным комплексом пород среднего и позднего архея. Соответствующий возраст зеленокаменных поясов – 2.5–3.5 млрд лет.



**Рис. 1.** Мелкие округло-овальные формы (<1 мкм) из железистых прослоев железистых кварцитов и химический анализ. Изображение на электронном микроскопе Zeiss № 3195 от 19.11.2012. Архей (>2.7 млрд лет), Оленегорская структура, Мурманская обл., Кольский п-ов.

### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Поскольку проблема происхождения и условий образования железистых кварцитов представляет значительный интерес, для ее решения были привлечены микропалеонтологические, в частности, бактериально-палеонтологические методы исследования. Все исследования проводились на электронном сканирующем микроскопе CamScan-4 с микроанализатором Link-860, на сканирующем электронном микроскопе системы Zeiss EVO 50 с рентгеновским микроанализатором Inca Oxford (350); TESCAN VEGA II ZMU фирмы "TESCAN" с системой рентгеновского энергодисперсионного микроанализа INCA ENERGY 450 и TESCAN VEGA 3 фирмы "TESCAN". Исследовались только свежие сколы образцов, напыление — золотом.

### БАКТЕРИАЛЬНАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ ПОЗДНЕАРХЕЙСКИХ ЖЕЛЕЗИСТЫХ КВАРЦИТОВ (ТИП АЛГОМА)

Во всех изученных образцах позднеархейских железистых кварцитов обнаружены инситные микрофоссилии, как в железистых, так и в кремнистых прослоях. В железистых прослоях преобладают коккоидные, нитевидные, гантелевидные формы (рис. 1) часто очень малых размеров (<1 мкм) (рис. 2).

Интересно, что некоторые кокки несут следы деления — вполне вероятно, нам удалось наблюдать следы деления клеток (рис. 3). Подчеркива-

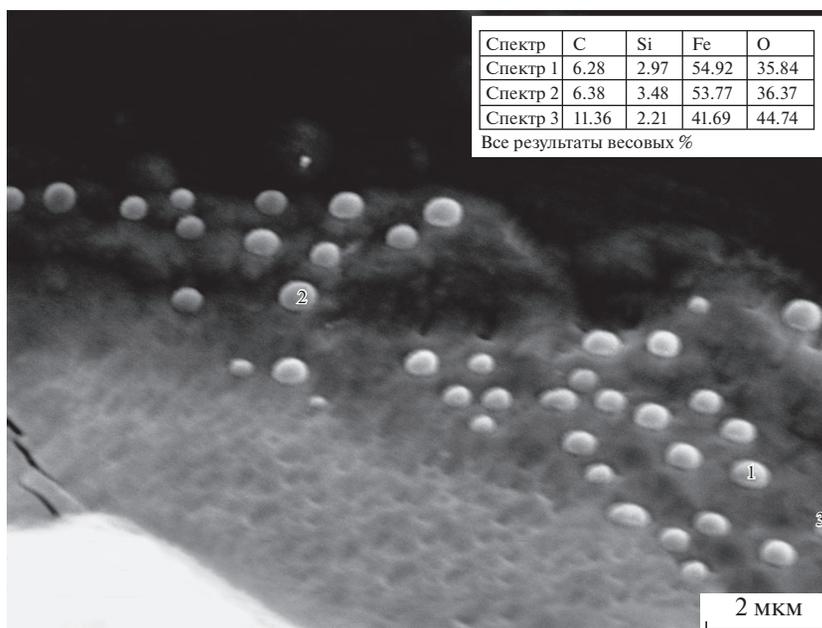
ем, что часто мы имеем дело с предполагаемыми организмами наноразмеров — нанобактериями, которые мало изучены.

Не следует думать, что микрофоссилии архейских железистых кварцитов ограничиваются наноформами. Встречены и обычные микрофоссилии микронных размеров. Это кокки, редкие нити (рис. 4). Изредка встречаются удлиненно-овальные или палочковидные формы (рис. 5). Длина их 2–3 мкм, ширина 1.0–1.5 мкм. Они часто группируются, образуя некое подобие нитевидных структур. Широко распространены образования, которые рассматриваются нами, как биопленки (рис. 6).

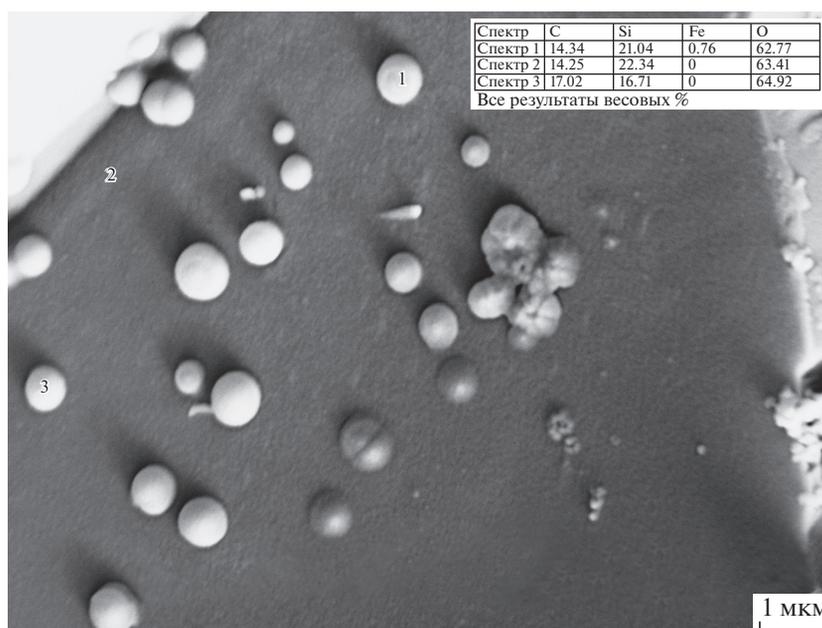
Более крупные нити (которые могли бы оказаться цианобактериями) почти всегда лежат на поверхности породы или же заполняют трещины, поэтому мы склонны рассматривать их как более позднюю контаминацию.

Безусловно, часть обнаруженных микрофоссилий может являться засорением; прежде всего, это относится к крупным коккам и некоторым нитевидным формам. Но захоронение мелких коккоидов одновременно с осадконакоплением весьма вероятно. Это доказывают углубления в породе от выпавших кокков.

Представленные результаты свидетельствуют о разнообразии микробных форм в железистых кварцитах позднего архея — в крупнейших месторождениях Сев. Карелии и Кольского п-ова. Часть обнаруженных микрофоссилий может



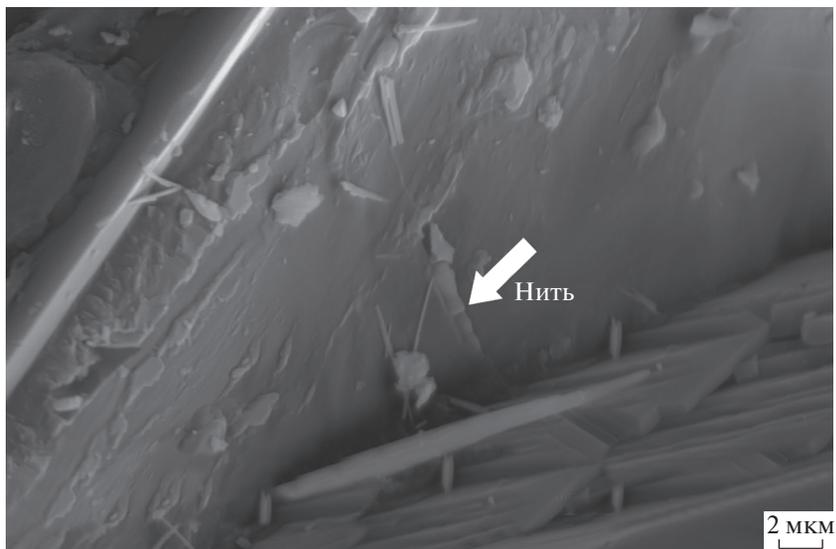
**Рис. 2.** Мелкие округло-овальные формы (<1 мкм) из железистых прослоев железистых кварцитов и химический анализ. Изображение на электронном микроскопе Zeiss № 3200 от 19.11.2012. Архей (>2.7 млрд лет), Оленегорская структура, Мурманская обл., Кольский п-ов.



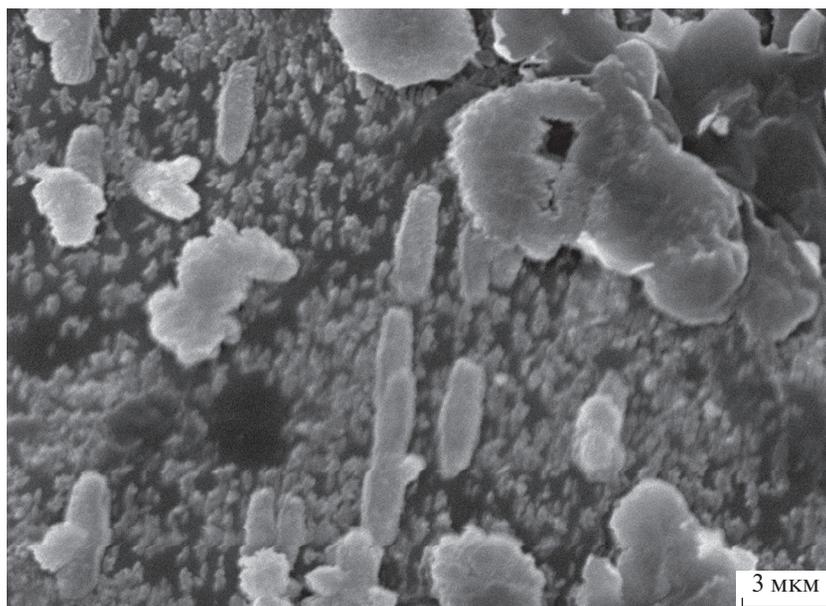
**Рис. 3.** Мелкие округло-овальные формы (<1 мкм) из кремнистых прослоев железистых кварцитов (на некоторых кокках, погруженных в породу, видны следы деления клеток), и химический анализ. Изображение на электронном микроскопе Zeiss № 4274 от 24.06.2014. Архей (2.7 млрд лет), Костомукшинская структура, Зап. Карелия.

являться остатками магнетотактических и железоредуцирующих бактерий. Поскольку большинство подобных бактерий являются микроаэрофилами и развиваются на содержащем  $Fe^{3+}$  субстрате, правомерно предположить наличие свободного кислорода в зоне гипергенеза, как минимум, начиная

с 2.7 млрд лет назад, причем содержание кислорода было достаточным для окисления железа. Транспортировка железа в бассейны формирования железистых кварцитов происходила в форме  $Fe^{3+}$ , часть которого могла восстанавливаться посредством бактериальной редукции в среде с высоким



**Рис. 4.** Нити со строением, напоминающим соединение клеток; они утоплены в породе, что дает возможность предположить их прижизненное захоронение. Изображение на электронном микроскопе Zeiss № 3183 от 19.11.2012. Архей (>2.7 млрд лет), Оленегорская структура, Мурманская обл., Кольский п-ов.



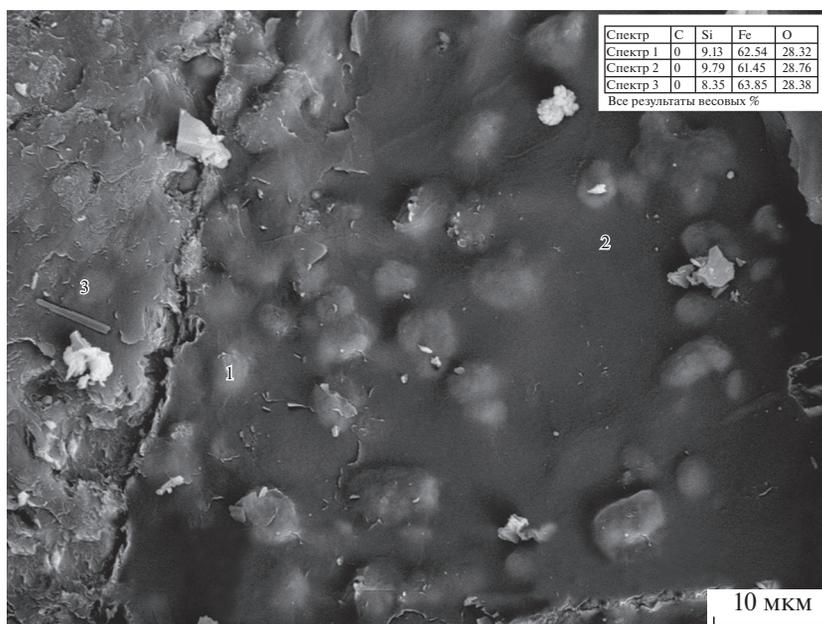
**Рис. 5.** Удлиненно-овальные или палочковидные формы. Длина их 2–3 мкм, ширина 1.0–1.5 мкм; они часто группируются, образуя некое подобие нитевидных структур. Архей (>2.7 млрд лет), Оленегорская структура, Мурманская обл., Кольский п-ов.

содержанием органического вещества с образованием магнетита до стадий позднего диагенеза и метаморфизма. Возможно, некоторое количество магнетита образовалось на стадии транспортировки железа в континентальных обстановках в результате бактериальной редукции. Таким образом, участие бактериальной компоненты в образовании железистых кварцитов архея очень вероятно. Скорее всего, архейские моря были тепловодными, относительно обогащенными кислородом

бассейнами. Другими словами, можно предположить, что архейские железистые кварциты являются одними из самых древних биогенных пород.

#### БАКТЕРИАЛЬНАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ РАННЕПРОТЕРОЗОЙСКИХ ЖЕЛЕЗИСТЫХ КВАРЦИТОВ (ТИП ОЗ. ВЕРХНЕЕ)

Месторождения Курской магнитной аномалии (КМА) относятся ко второй группе осадоч-



**Рис. 6.** Биопленка и ее химический анализ. Видны содержащиеся в биопленке коккоидные формы. Изображение на электронном микроскопе Zeiss № 4223 от 27.05.2014. Архей (2.7 млрд лет), Костомукшинская структура, Зап. Карелия.

ных железистых кварцитов – железистых кварцитов типа оз. Верхнего (Superior). Мы изучали образцы массивных полосчатых железистых кварцитов Старо-Оскольского железорудного района КМА. Образцы получены в Центральном научно-исследовательском геолого-разведочном музее им. акад. Ф.Н. Чернышева, С.-Петербург (ЦНИГР музей).

Микрофоссилии позднепротерозойских железистых кварцитов отличаются от таковых архей. Характерной особенностью исследуемых пород явилось обилие фоссилизированного гликокаликса – внеклеточной полисахаридной слизи, выделяемой бактериями и цианобактериями, однородной или с включениями полисахаридных фибрилл. Гликокаликс образован переплетением полисахаридных волокон (декстраны и леваны). Основная его функция защитная, а также адгезия к различным субстратам; гликокаликс также является важным фактором при образовании колоний микроорганизмов и транспортировке питательных веществ. Мы также обнаружили остатки фоссилизированных бактерий или цианобактерий (Розанов и др., 2016). Судя по взаимоотношению с вмещающими породами, все микрофоссилии захоронены *in situ*. В исследуемом материале эти остатки были представлены в виде длинных (шириной до 2 мкм) переплетающихся расплюснутых нитей (рис. 7), слагающих бактериальные и цианобактериальные маты, и в виде палочковидных форм размером 2–3 × 6–7 мкм.

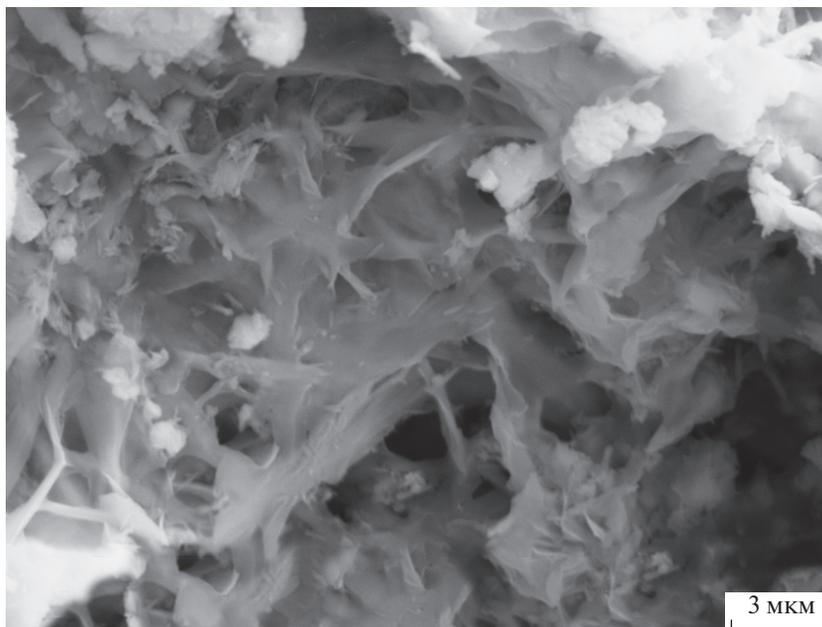
Но наибольший интерес представляла находка многочисленных трихомов, объединенных об-

щим чехлом (рис. 8), напоминающая представителей современного рода цианобактерий *Microcoleus* (Schopf, 1983).

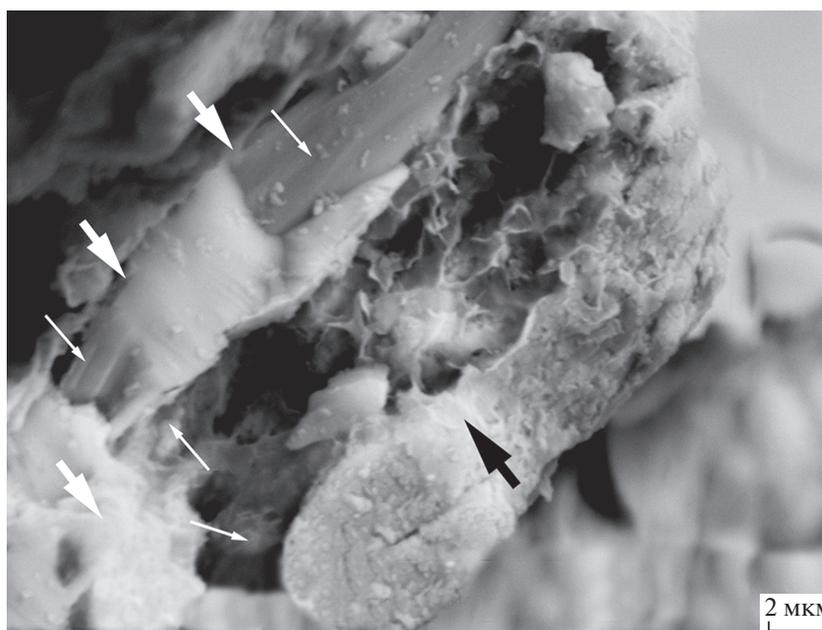
В нашем случае несколько хорошо сохранившихся, плавно изгибающихся трихомов диаметром 1–2 мкм объединены в общий чехол. Диаметр этого пучка нитей был равен примерно 6 мкм. Несколько ниже (в левом нижнем углу снимка, рис. 7) находятся структуры, также напоминающие трихомы, объединенные общим чехлом. Возможно, что несколько таких пучков, в свою очередь, также заключены в общий чехол. Диаметр этого чехла приближается к 18–20 мкм. Также обращает на себя внимание наличие отверстий, похожих на следы от клеток, что характерно для цианобактерий.

Результаты исследования микрофоссилий свидетельствуют о том, что в образовании осадочных раннепротерозойских железистых кварцитов значительную роль играл биогенный фактор. Это было подтверждено нахождением в образцах ископаемых бактерий и предположительно цианобактерий, и обильного гликокаликса. Из этого следует, что осаждение железистых кварцитов осадочного типа происходило в условиях фотической зоны, т.е., на мелководье, и содержание  $O_2$  в атмосфере было довольно значительным.

В палеопротерозойских железистых кварцитах присутствуют и другие предположительно биогенные образования. В целом биогенная составляющая этих железистых кварцитов гораздо более представительна, чем архейская. Мало того, нам удалось сделать интересные наблюдения, ил-



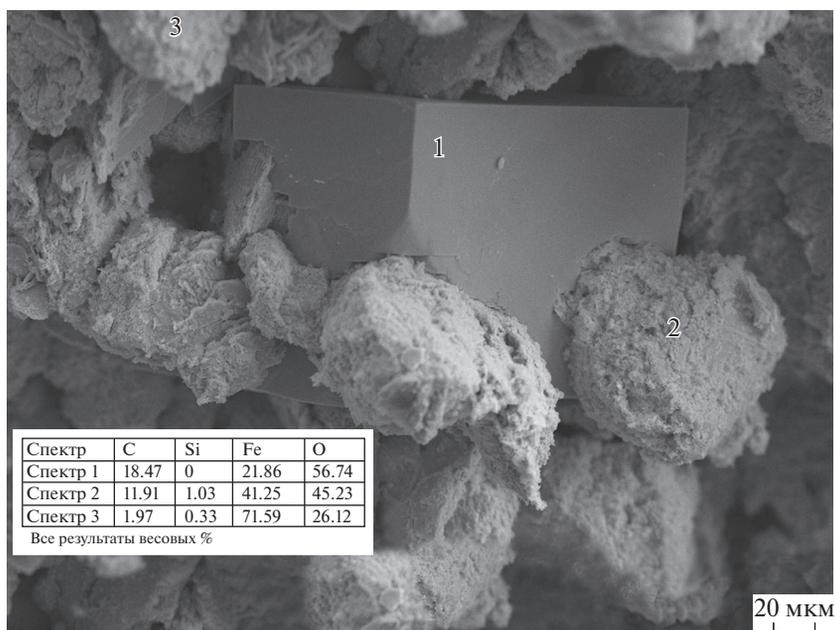
**Рис. 7.** Ископаемый бактериальный мат, состоящий из длинных (>20 мкм), взаимопроникающих, расплюснутых нитей, шириной до 2 мкм. Центральная часть главной залежи Коробковского месторождения.



**Рис. 8.** Многочисленные фоссилизированные, плавно изгибающиеся, длинные трихомы (диаметр около 2 мкм). В левой части снимка несколько трихомов (обозначены стрелками) объединены одним чехлом (белая полужирная стрелка). В нижней части снимка к этому пучку примыкает практически разрушенный пучок – видна оболочка (белая полужирная стрелка) и малочисленные трихомы (белая тонкая стрелка), заключенные в нее. Правее – следы (отверстия) от разрушенных трихомов (белая тонкая стрелка). Виден общий чехол (диаметром до 20 мкм), объединяющий все группы трихомов (черная стрелка). Подобная структура морфологически близка современным представителям цианобактерий рода *Microcoleus*. Лебединское месторождение, глуб. ~100 м.

люстрирующие преобразование некоторых минералов железистых кварцитов (Astafieva, Zaitseva, 2020). Приведены примеры, показывающие про-

цесс преобразования железистоокисляющими бактериями сидерита в окислы/гидроокислы железа (рис. 9).



**Рис. 9.** Кристалл сидерита в окружении округло-овальных бактериальных образований диаметром 20–30 мкм, вероятно, разрушающих и преобразующих кристалл сидерита. Химические анализы. Изображение на электронном микроскопе Zeiss № 5931 от 24.05.2016 г. Лебединское месторождение, глуб. ~100 м.

### БАКТЕРИАЛЬНАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ ПАЛЕОЗОЙСКИХ (ДЕВОНСКИХ) ДЖЕСПИЛОИДОВ

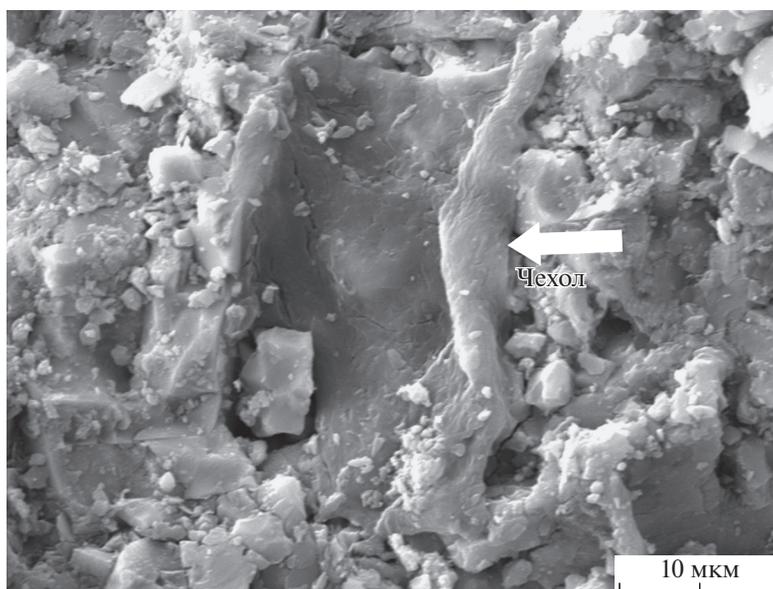
Исследуемый материал был получен из Жайремского месторождения полиметаллических руд в Карагандинской обл. Казахстана. Жайремский рудный узел находится в Центральном Казахстане вблизи пос. Жайрем. Здесь в пределах единой геологической структуры и на небольшом расстоянии друг от друга локализованы стратиформные залежи свинцово-цинковых, баритовых и железо-марганцевых руд среди осадочных отложений узкого временного интервала ( $D_{3fm}$ ). В этом отношении Жайремский узел представляется уникальным, а составляющий его комплекс месторождений уже давно выделяют в виде особого атасуйского типа.

Рудоносными являются отложения фаменского возраста. В распространении разных типов руд проявлен литолого-фациальный контроль. Пласты и линзы комплексных свинцово-цинковых и баритовых руд локализованы среди углеродистых глинисто-кремнисто-карбонатных отложений, галенит-баритовых – среди рифогенных известняков, а железо-марганцевых – преимущественно в кремнистых известняках. Во всех случаях железо-марганцевая минерализация располагается стратиграфически выше полиметаллической. Железные руды представлены мелкозернистыми тонкослоистыми породами с чередованием слоев, обогащенных кварцем или гематитом. Второ-

степенными минералами являются магнетит и кальцит (Брусницын и др., 2017).

Железные руды очень просты и однообразны по составу и строению. На всех месторождениях это мелкозернистые породы кирпично-красного цвета с хорошо выраженной слоистостью. Текстуры пород создаются чередованием слоев, обогащенных либо кварцем, либо гематитом. Участками, за счет процессов собирательной перекристаллизации, гематит образует относительно крупные (первые мм по удлинению) пластинчатые зерна, и тогда порода приобретает стальную до черной окраску. Второстепенными минералами являются магнетит и кальцит. По текстурам, структурам и минеральному составу железные руды Казахстана практически аналогичны классическим железистым кварцитам типа BIF (Banded Iron Formations) (Брусницын и др., 2018). Поэтому в отличие от классических джеспилитов железные руды Жайрема называют джеспилоидами.

Дискуссии о генезисе месторождений Жайремского рудного узла к началу 1980-х гг. были практически завершены. Исследователи сошлись во мнении о гидротермально-осадочном происхождении рудоносных залежей (Митряева, 1979; Скрипченко, 1980, 1989; Рожнов, 1982; Варенцов и др., 1993). Предполагалось, что рудоносные растворы, зарождавшиеся в вулканогенных породах фундамента рифтогенной впадины, выносили на поверхность морского дна Pb, Zn, Ba, Fe, Mn, Si и другие элементы. Здесь в различных фациальных



**Рис. 10.** Чехол цианобактерий или водорослей в джеспилоидах Жайремского месторождения. Изображение на электронном микроскопе Tescan Vega3 № Д-21-9 от 10.08.2020 г.

и физико-химических обстановках происходила их дифференциация и накопление разных по составу металлонесных отложений. В стагнированных обстановках впадин образовывались Pb–Zn ( $\pm$ Va) осадки, а на поднятиях в окислительных условиях — Pb–Ba и Fe–Mn ( $\pm$ Va) (Брусницын и др., 2018).

Поскольку докембрийские джеспилиты и девонские джеспилоиды близко родственны, мы решили провести бактериально-палеонтологические исследования образцов, любезно предоставленных А.В. Ткачевым.

В образцах обнаружены ископаемые остатки не только прокариотных, но, скорее всего, и эвкариотных форм. Как ни странно, разнообразие микрофоссилий не увеличилось по сравнению с докембрийскими породами. Резко преобладали остатки чехлов биологических форм, скорее всего водорослевых или цианобактериальных (рис. 10), также присутствовали биопленки и единичные включения кокков и нитей (рис. 11, 12), а четко выраженные прокариоты и эвкариоты отсутствовали. Обилие биопленок при практическом отсутствии выраженных микрофоссилий не должно смущать. По современным представлениям, 95–99% микроорганизмов в природных местах обитания существует в биопленках (Николаев, Плакунов, 2007). Сама же идея того, что микроорганизмы в большинстве своем существуют в природе, главным образом, в виде структурированных сообществ, а не индивидуальных, свободно плавающих (“планктонных”) клеток, была сформулирована Дж. Костертоном еще в 1978 г. (Costerton et al., 1978). В ископаемое состо-

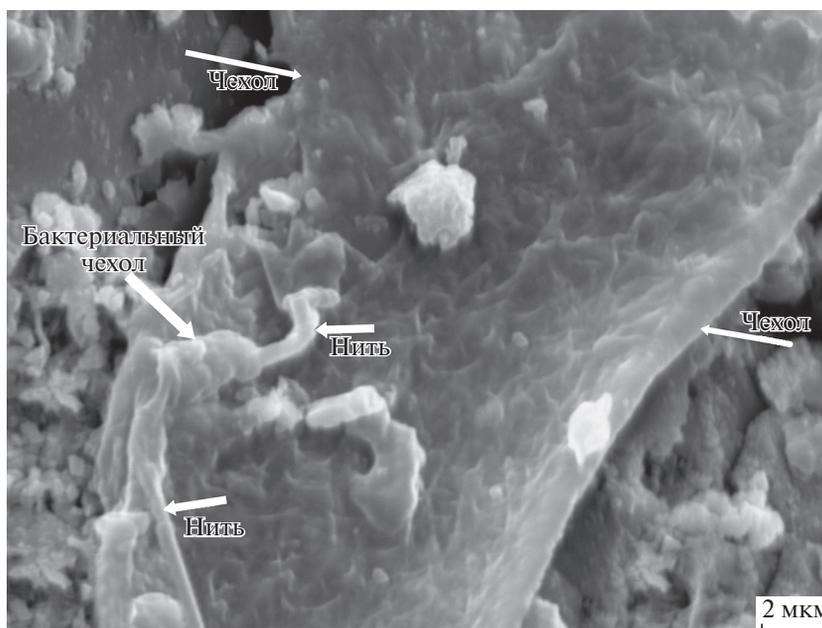
яние они переходят в виде донных осадков или береговых штормовых выбросов, где особенно благоприятны условия захоронения. Но эти тафоценозы не отражают пространственной структуры сообщества в естественном состоянии (Заварзин, 1993).

В настоящее время биологические микрообъекты воспринимаются как целостные, совместно эволюционирующие системы. Узкий взгляд на микроорганизмы как на просто одноклеточные формы жизни сменился осознанием их способности функционировать только в составе сообществ (Заварзин, 1993, 1995). И нет оснований предполагать, что в прошлом ситуация в корне отличалась от современной.

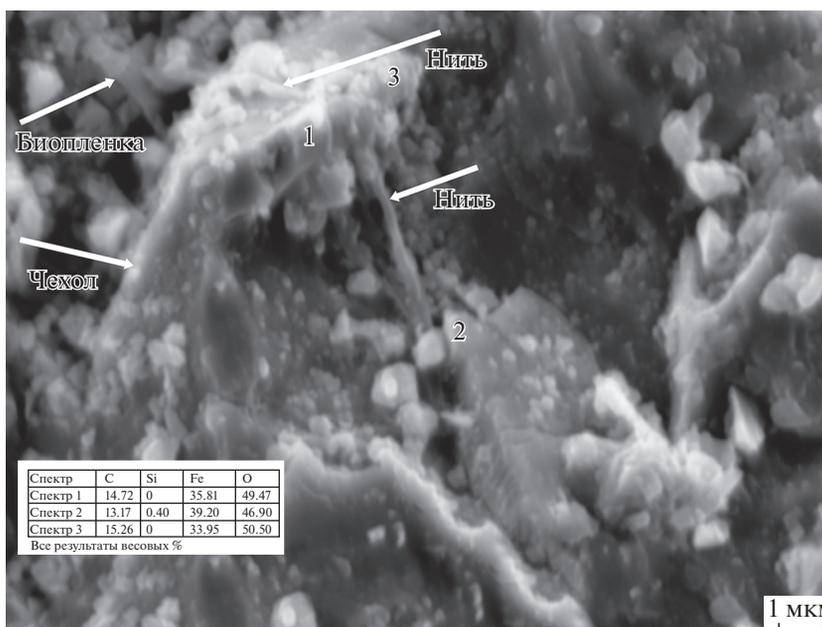
Поэтому присутствие чехлов биологических объектов и биопленок в жайремских джеспилоидах говорит о вероятном участии биологической компоненты в образовании этих пород. Ничего удивительного в этом нет, так как для джеспилитов и слагающих их минералов влияние биогенного фактора на их происхождение давно установлено (Астафьева и др., 2017 и литература там).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Однотипность пород и породообразования говорит о схожести условий, существовавших на Земле в те времена — в архее, протерозое и девоне — во время образования изученных пород (рис. 13). Насыщенность девонской атмосферы кислородом сомнений не вызывает — соответственно, нелогично отрицать окиснированность архейской атмосферы; то же можно сказать и о приповерх-



**Рис. 11.** Нитевидные формы и чехлы цианобактерий или водорослей в джеспилоидах Жайремского месторождения. Изображение на электронном микроскопе Zeiss № 9972 от 28 ноября 2019 г. Тонкими стрелками указаны чехлы. Нитевидная изгибающаяся форма указана стрелкой средней толщины и жирной стрелкой – предполагаемый чехол бактериальной нитевидной формы. Нельзя исключить, что в нижней части нити в районе указателя стрелки наблюдаются следы деления нити на клетки.



**Рис. 12.** Нитевидные формы в биопленках джеспилоидов Жайремского месторождения. Химические анализы. Изображение на электронном микроскопе Zeiss № 9974 от 28.11.2019 г. Стрелками указаны биопленки и бактериальные нити.

ностной температуре Земли – архейская не может сильно отличаться от девонской, хотя долгое время, впрочем, как и сейчас, превалировало мнение о восстановительном характере архейско-раннепротерозойской атмосферы Земли и о невероятно высоких температурах ее поверхности в это время.

Сделанные нами выводы подтверждаются и данными по уровню организации ископаемых микроорганизмов, обнаруженных в архейско-протерозойских породах. Так, нахождение в архее и даже в раннем архее предположительных эвкариот (Белова, Ахмедов, 2006; Розанов, Астафьева,

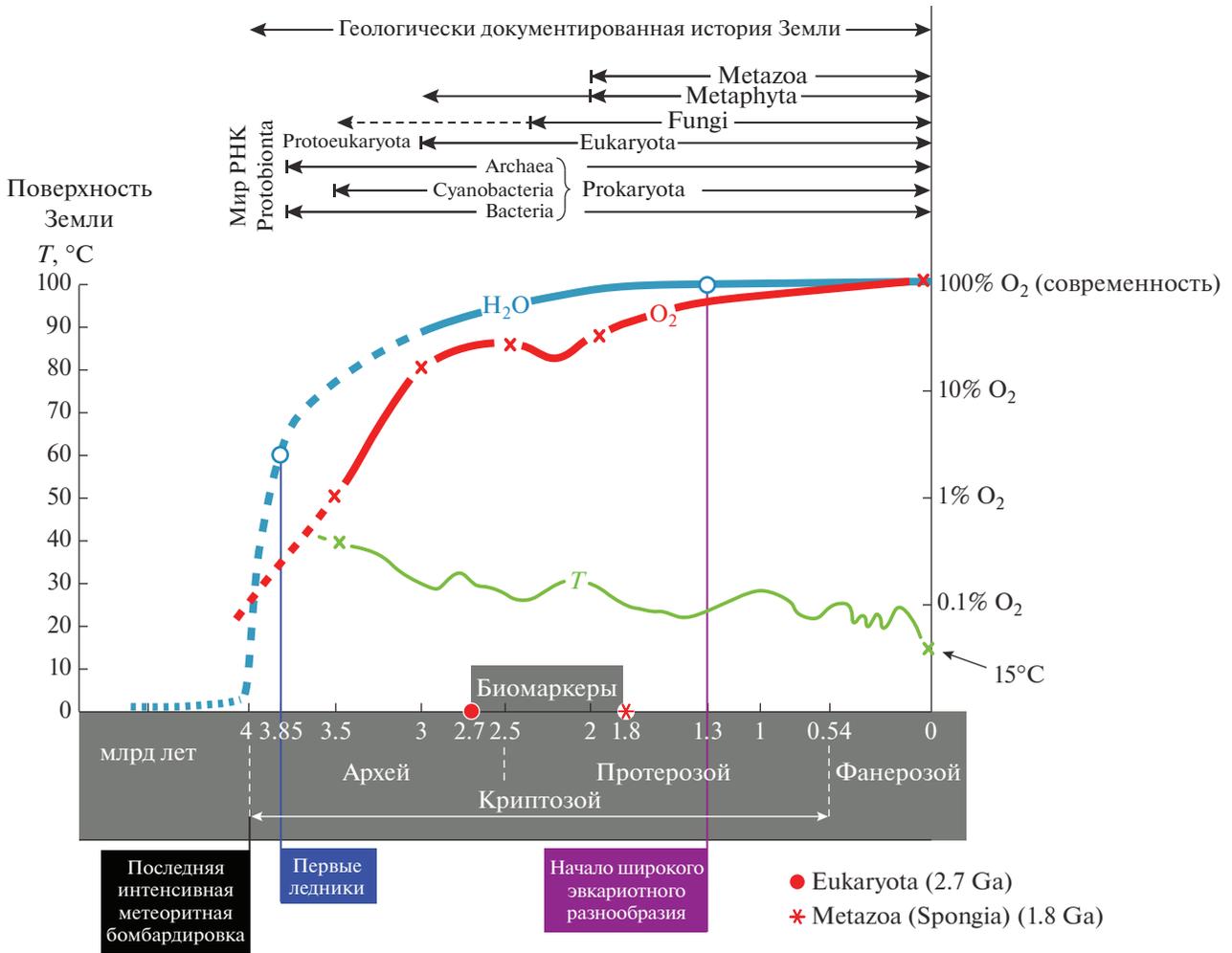


Рис. 13. Обобщенная картина некоторых гео-биологических параметров в истории Земли (по: Розанов, 2009).

2008, 2020; Buik, 2010; Ископаемые бактерии..., 2011) говорит о достаточно комфортных условиях на планете в те времена.

Бесспорные эвкариотические организмы были описаны из отложений возрастом 2–2.2 Ga (Белова, Ахмедов, 2006). Это своеобразные органические остатки, часть из которых может оказаться кандидатами грибов или протистами; также присутствуют Leiosphaeridia со складками смятия. Эвкариоты известны и в фосфоритах возрастом 2 млрд лет печенгской серии района Печенги. Последняя находка достаточно уверенно определяется как прازیнофиты, и названа нами Reshengia (Розанов, Астафьева, 2008).

Изучая архейские предверхнелопийские коры выветривания по вулканитам (гранитам и плагиогранитам) охтинской серии Лехтинской структуры Карелии (оз. Воронье, устье р. Нижней Охты) с возрастом 2.8 млрд лет, мы обнаружили комплекс ископаемых микроорганизмов, который оказался интересным и довольно разнооб-

разным. Среди прочих в этом комплексе была встречена форма, интерпретация которой вызвала значительные затруднения. Это полуразрушенная удлиненно-овальная микрофоссилия, но учитывая ее архейский возраст, можно сказать, что сохранилась она довольно хорошо. Эта форма имеет довольно сложное внутреннее строение. Вероятно, она была покрыта оболочкой толщиной 2–3 мкм. Было сделано предположение, что подобные формы напоминают раковинных амёб, причем данных, опровергающих это, мы не имеем (Розанов, Астафьева, 2020).

В том же местонахождении были встречены и другие удлиненно-овальные расплюснутые бутылковидные формы. Относительно этих микрофоссилий было сделано предположение, что они могут являться подобием хитиной (Ископаемые бактерии..., 2011). О некотором сходстве с хитиной говорилось и в описании еще одной расплюснутой изогнутой формы (Ископаемые бактерии..., 2011).

\* \* \*

Автор признательна А.Ю. Розанову, Е.А. Жегалло, Л.В. Зайцевой, Г.Т. Ушатинской, всем, кто помогал в проведении этой работы и участвовал в обсуждении ее результатов. Особая благодарность – А.В. Ткачеву, С.Б. Фелицыну, Н.А. Алфимовой и сотрудникам ЦНИГР музея, передавшим образцы жайремских джеспилоидов и архейско-протерозойских железистых кварцитов для изучения.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антошкина А.И.* Бактериальное породообразование – реальность современных методов исследований // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. естеств. науки. 2011. Т. 153. Кн. 4. С. 114–126.
- Астафьева М.М., Фелицын С.Б., Алфимова Н.А.* Бактериальная палеонтология неорхейских полосчатых железистых кварцитов Карелии и Кольского полуострова // Палеонтол. журн. 2017. № 4. С. 93–102.
- Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН, 2002. 188 с.
- Белова М.Ю., Ахмедов А.М.* *Petsamomyces* – новый род органостенных микрофоссилий в углеродсодержащих отложениях раннего протерозоя Кольского полуострова // Палеонтол. журн. 2006. № 5. С. 3–12.
- Брусницын А.И., Перова Е.Н., Верецагин О.С. и др.* Стратиформные свинцово-цинковые, баритовые и железо-марганцевые руды Жайремского рудного узла (Центральный Казахстан): условия залегания, состав, генезис // Металлогения древних и современных океанов. Миасс: Ин-т минералогии УрО РАН, 2017. С. 90–94.
- Брусницын А.И., Перова Е.Н., Верецагин О.С. и др.* Барит-свинцово-цинковые и железо-марганцевые месторождения Жайремского рудного узла: геологическая экскурсия в Центральный Казахстан // Минералогия. 2018. Т. 4. № 3. С. 82–92.
- Варенцов И.М., Веймарн А.Б., Рожнов А.А. и др.* Геохимическая модель формирования марганцевых руд фанменского рифтогенного бассейна Казахстана (главные компоненты, редкие земли, рассеянные элементы) // Литол. и полезн. ископ. 1993. № 3. С. 56–79.
- Вологдин А.Г.* Земля и жизнь. М.: Недра, 1976. 238 с.
- Заварзин Г.А.* Развитие микробных сообществ в истории Земли // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 212–222.
- Заварзин Г.А.* Смена парадигмы в биологии // Вестн. РАН. 1995. Т. 6. № 1. С. 8–23.
- Заварзина Д.Г.* Роль диссимилиаторных железоредуцирующих бактерий в преобразовании минералов железа // Палеонтол. журн. 2004а. № 3. С. 3–10.
- Заварзина Д.Г.* Образование магнетита и сидерита термофильными железоредуцирующими бактериями // Палеонтол. журн. 2004б. № 6. С. 3–8.
- Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах / Ред. Розанов А.Ю., Ушатинская Г.Т. М.: ПИН РАН, 2011. 172 с.
- Митряева Н.М.* Минералогия барито-цинково-свинцовых руд месторождений Атасуйского района. Алмата: Наука, 1979. 219 с.
- Николаев Ю.А., Плакунов В.К.* Биопленка – “город микробов” или аналог многоклеточного организма? // Микробиология. 2007. Т. 76. № 2. С. 149–163.
- Рожнов А.А.* Сравнительная характеристика марганцевых месторождений Атасуйского и Никопольско-чиатурского типов // Геология и геохимия марганца. М.: Наука, 1982. С. 116–121.
- Розанов А.Ю.* Условия жизни на ранней Земле после 4.0 млрд лет назад // Проблемы происхождения жизни. М.: ПИН РАН, 2009. С. 185–201.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М.* Празинофиты (зеленые водоросли) из нижнего протерозоя Кольского полуострова // Палеонтол. журн. 2008. № 4. С. 90–93.
- Розанов А. Ю., Астафьева М.М.* Архейские эвкариоты: новый взгляд // Палеонтол. журн. 2020. № 1. С. 3–5.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М., Зайцева Л.В. и др.* Цианобактерии (?) в железистых кварцитах Курской магнитной аномалии // Докл. Акад. наук. 2016. Т. 470. № 3. С. 1–3.
- Розен О.М., Аббясов А.А., Аксаментова Н.В. и др.* Седиментация в раннем докембрии: типы осадков, метаморфизованные осадочные бассейны, эволюция терригенных отложений. М.: Научн. мир, 2006. 398 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Т. 569).
- Скрипченко Н.С.* Гидротермально-осадочные полиметаллические руды известково-сланцевых формаций. М.: Недра, 1980. 215 с.
- Скрипченко Н.С.* Прогнозирование месторождений цветных металлов в осадочных породах. М.: Недра, 1989. 207 с.
- Слободкин А.И.* Термофильные железовосстанавливающие прокариоты. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2008. 50 с.
- Холодов В.Н.* К проблеме эволюции осадочного процесса в истории Земли // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 123–167.
- Astafieva M.M., Zaitseva L.V.* Bacterial-paleontological study of siderite transformation in the Early Proterozoic jaspilites of the Kursk Magnetic Anomaly // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 8. P. 922–929.
- Buik R.* Ancient acritarchs // Nature. 2010. V. 463. P. 885–886.
- Cloud P.* Atmospheric and hydrospheric evolution on the primitive Earth // Science. 1968. V. 160. P. 729–736.
- Costerton J.W., Geesey G.G., Cheng K.J.* How bacteria stick // Sci. Amer. 1978. V. 238. P. 86–95.
- Dodd M., Papineau D.* Biosignatures of early life in >3.8 Ga Banded Iron Formations? // Geophysical Research Abstracts. 2015. V. 17. EGU2015-12987-1.
- Klein C.* Some Precambrian banded iron formations (BIFs) from around the world: their age, geologic setting, mineral-

ogy, metamorphism, geochemistry, and origin // *Amer. Mineralogist*. 2005. V. 90. P. 1473–1499.

*LaBerge G.L.* Microfossils and Precambrian iron formations // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1967. V. 61. P. 572–581.

*LaBerge G.L.* Possible biological origin of Precambrian iron-formations // *Econ. Geol.* 1973. V. 68. P. 1098–1109.

*Posth N.R., Konhauser K.O., Kappler A.* Banded iron formations // *Encyclopedia of Geobiology* / Eds. Reitner J., Thiel V. Springer, 2011. 927 p.

*Schopf J.W.* (ed.). *Earth's Biosphere, its Origin and Evolution*. Princeton: Princeton Univ. Press, 1983. 543 p.

*Windley B.F.* *The evolving continents*. Chichester: J. Wiley and Sons, 1999. 526 p.

## Banded Iron Formations (Jaspilites)—a Paleontologist's View

**M. M. Astafieva**

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

The results of fossil bacteria studying show that mineral formation under the influence of bacteria or with their participation is a process that took place on Earth always and everywhere (after the appearance of bacteria). The uniformity of rocks and rock formation of Precambrian and Devonian indicate the similarity of conditions that existed on Earth at that time—in the Archean, Proterozoic and Devonian—during the formation of the studied rocks.

*Keywords:* Banded Iron Formations, jaspilites, jaspiloids, bacteria, prokaryotes, eukaryotes, Archaean, Proterozoic, Precambrian, Devonian, mineral formation