
СОДЕРЖАНИЕ

Номер 1, 2021

Современные исследования коэволюционных связей ископаемых растений и грибов: успехи, проблемы, перспективы

Н. П. Маслова, А. В. Тобиас, Т. М. Кодрул 3

Новые виды Cardiidae (Bivalvia) из эоцена Украины

А. А. Березовский 22

Первая находка *Parthenina modesta* (Sorgenfrei) (Gastropoda, Pyramidellidae) в тархане (миоцен) Западного Предкавказья

А. В. Гужов 35

О древнейших *Leptosphinctes* (Ammonoidea: Perisphinctidae) зоны Niortense верхнего байоса (средняя юра) Северного Кавказа

В. В. Митта 39

Морфологическая эволюция мшанок Евразии в течение фамена–турне

З. А. Толоконникова 48

Новый род гибокринид (Echinodermata, Crinoidea) из среднего ордовика ладожского глинта на р. Волхов

Н. К. Семенов, С. С. Терентьев, Г. В. Миранцев, С. В. Рожнов 61

Первые данные об остракодах келловя Центрального Дагестана

Л. А. Глинских, Е. М. Тесакова 70

Новые эоблаттидовые насекомые (Insecta: Eoblattida) из верхней перми России

Д. С. Аристов 77

Распространение и дифференциация по отпечаткам крыльев ископаемых видов *Oecophylla* (Hymenoptera: Formicidae)

К. С. Перфильева 80

Новый род и вид жуков малашек (Coleoptera, Malachiidae) из балтийского янтаря

С. Э. Чернышёв 94

Новые жуки-долгоносики семейства Brentidae (Coleoptera) из балтийского янтаря

А. А. Легалов 99

Первая находка птеранодонтида (Pterosauria, Pteranodontidae) в позднем мелу Нижнего Поволжья

А. О. Аверьянов, А. А. Ярко 104

Первая находка спор ржавчинного гриба (Pucciniales) из среднеэоценового сахалинского янтаря

*Ю. Я. Тихоненко, В. П. Гаевая, М. Н. Сухомлин, М. С. Игнатов,
Д. В. Василенко, Е. Э. Перковский* 109

Новые находки микрофоссилий в метеорите Оргей

*А. Ю. Розанов, Р. Хувер, А. К. Рюмин, Е. А. Сапрыкин,
М. И. Капралов, А. Н. Афанасьева* 114

Contents

No. 1, 2021

Recent Studies of Co-Evolutionary Relationships of Fossil Plants and Fungi:
Success, Problems, Prospects

N. P. Maslova, A. V. Tobias, T. M. Kodrul 3

New Species of Cardiidae (Bivalvia) from the Eocene of Ukraine

A. A. Berezovsky 22

The First Find of *Parthenina modesta* (Sorgenfrei) (Gastropoda, Pyramidellidae)
in the Tarkhanian (Miocene) of Eastern Ciscaucasia

A. V. Guzhov 35

On the Earliest *Leptosphinctes* (Ammonoidea: Perisphinctidae)
from the Upper Bajocian Niortense Zone (Middle Jurassic) of the Northern Caucasus

V. V. Mitta 39

Morphological Evolution of Eurasian Bryozoans during Famennian–Tournaisian

Z. A. Tolokonnikova 48

A New Hybocrinid Genus (Echinodermata, Crinoidea) from the Middle Ordovician
of Ladoga Glint on the Volkhov River

N. K. Semenov, S. S. Terentyev, G. V. Mirantsev, S. V. Rozhnov 61

First Data on the Callovian Ostracodes of Central Dagestan

L. A. Glinskikh, E. M. Tesakova 70

New Eoblattid Insects (Insecta: Eoblattida) from Upper Permian of Russia

D. S. Aristov 77

Distribution and Differentiation by Wing Imprints of *Oecophylla* (Hymenoptera: Formicidae)
Fossil Species

K. S. Perfilieva 80

A New Genus and Species of Soft-Winged Flower Beetles (Coleoptera, Malachiidae)
in Baltic Amber

S. E. Tshernyshev 94

New Weevils of the Family Brentidae (Coleoptera) in Baltic Amber

A. A. Legalov 99

First Record of a Pteranodontid (Pterosauria, Pteranodontidae) in the Late Cretaceous
of Lower Volga Region

A. O. Averianov, A. A. Yarkov 104

The First Record of the Rust Fungus Spores from Middle Eocene Sakhalin Amber

*Yu. Ya. Tykhonenko, V. P. Hayova, M. N. Sukhomlyn, M. S. Ignatov,
D. V. Vasilenko, E. E. Perkovsky* 109

New Findings of Microfossils in the Orgueil Meteorite

A. Yu. Rozanov, R. B. Hoover, A. K. Ryumin, E. A. Saprykin, M. I. Kapralov, A. N. Afanasyeva 114

УДК 561;574/577

СОВРЕМЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КОЭВОЛЮЦИОННЫХ СВЯЗЕЙ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ И ГРИБОВ: УСПЕХИ, ПРОБЛЕМЫ, ПЕРСПЕКТИВЫ

© 2021 г. Н. П. Маслова^{a, *}, А. В. Тобиас^{b, **}, Т. М. Кодрул^{c, ***}

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

^bСанкт-Петербургский государственный университет, С.-Петербург, Россия

^cГеологический институт РАН, Москва, Россия

*e-mail: paleobotany_ns@yahoo.com

**e-mail: atobias@yandex.ru

***e-mail: kodrul@mail.ru

Поступила в редакцию 28.04.2020 г.

После доработки 15.06.2020 г.

Принята к публикации 15.06.2020 г.

Изучение консортивных связей растений и грибов в историческом аспекте способствует пониманию закономерностей и процессов, связанных с эволюцией представителей этих двух царств, а также функционированием экосистем и формированием существующего биоразнообразия. Представленный обзор современных палеомикологических исследований сфокусирован на анализе их основных направлений, задач и перспектив. Рассмотрены основные типы сохранности ископаемых микромицетов и возможности их изучения с применением современной исследовательской техники. Показано значение палеомикологических исследований для палеоэкологических интерпретаций и палеоклиматических реконструкций. Обсуждается дальнейшее совершенствование классификационных систем типов повреждений ископаемых растений различными агентами, в частности, грибами.

Ключевые слова: Fungi, палеомикология, микромицеты, классификация повреждений ископаемых растений, палеофитопатология

DOI: 10.31857/S0031031X21010086

ВВЕДЕНИЕ

Растения и грибы, представители двух царств живых организмов – Plantae и Fungi, относятся к принципиально различным, авто- и гетеротрофным компонентам экосистем, и характеризуются существенными различиями в структурной и физиологической организации, способах питания и роли в биосферных процессах. Они имеют длительную историю сосуществования и становления многоплановых типов взаимодействия, в значительной степени определяющих направления эволюции обеих групп, а также формирование существующего биоразнообразия. Если растениям традиционно отводилась важнейшая роль в становлении биоты и формировании биосферы Земли, то участие грибов в этих процессах долгое время не было должным образом подтверждено и признано. Тем не менее, представители царства Fungi являются неотъемлемым компонентом современных биоценозов Земли, их роль в функционировании и устойчивости экосистем в некоторых случаях является ключевой. Разнооб-

разные грибы обеспечивают разложение освоенного ими субстрата, являясь посредниками между органическими и неорганическими веществами биосферы, в связи с чем было предложено рассматривать их в рамках особого экогоризонта (Каратыгин, 1994).

В основе коэволюционных связей грибов и растений лежат трофические связи. Эволюция субстрата (растений) определяла эволюцию организмов-редуцентов (грибов) и, наоборот, грибы, оказывая прямое или опосредованное влияние на обменные процессы растения-хозяина, обуславливали многовариантность их возможных приспособлений к различным экологическим средам. Кроме того, следует отметить все более укрепляющиеся представления о роли в эволюции биоты горизонтального переноса генов между разными видами и даже царствами живых организмов, в том числе растений и грибов (Marienfeld et al., 1997; Rosewich, Kistler, 2000; Richards et al., 2009; Li et al., 2018 и др.).

Переход грибов на сушу в позднем докембрии (около 720 млн лет назад) способствовал в дальнейшем колонизации суши эмбриофитами (Pirozynski, Malloch, 1975; Heckman et al., 2001; Lutzoni et al., 2018). Молекулярно-генетическими исследованиями установлено, что возникновение в геологической истории арбускулярных микоризных грибов (*Glomeromycotina*) совпадает по времени с диверсификацией эмбриофитов (Lutzoni et al., 2018). Современные гломеромицеты являются наземными грибами, из которых практически все (за исключением одного вида, ассоциирующего с цианобактериями рода *Nostoc*) образуют арбускулярные микоризы (АМ) с корнями высших растений или подобные АМ ассоциации с некорневыми структурами, например, ризоидными бриофитами (Lutzoni et al., 2018). Ископаемые споры *Glomeromycotina* известны из ордовика (Redecker et al., 2000), но наиболее ранние палеоботанические свидетельства симбиоза арбускулярных микоризных грибов и наземных растений датируются ранним девоном (Remy et al., 1994). Как отмечает И.В. Каратыгин (2007), именно в девонских экосистемах были сформированы все основные механизмы взаимоотношений между авто- и гетеротрофами, являющиеся определяющими для функционирования наземных экосистем. Возникновение и диверсификация различных экологических групп грибов коррелируется с рядом ключевых событий в эволюции растений, включающих появление лесной растительности, настоящих корней, семян и, наконец, покрытосеменных растений (Lutzoni et al., 2018). К концу мелового периода покрытосеменные стали основными составляющими наземных экосистем. Разнообразие жизненных форм цветковых растений, их таксономическое многообразие и высокая пластичность, а также способность к адаптации к существованию в разнообразных биоценозах определили во многом формирование экологических ниш для грибов различных таксономических категорий и трофических предпочтений. В то же время грибы, способные жить и развиваться в самых разных средах – при высоких и низких температурах, при переувлажнении и засухе, в аэробных условиях и при чрезвычайно малом содержании кислорода, могут осваивать различные ниши практически в любых биосферных условиях.

К настоящему времени описано примерно 100 тыс видов ныне живущих грибов, что по оценкам микологов составляет лишь небольшую часть имеющегося разнообразия (Taylor et al., 2015a, b; Hawksworth, Lücking, 2017). Первая попытка количественного анализа современной микобиоты была предпринята на основе соотношения известных к тому времени грибов и видов растений в тех регионах, где грибы считались хорошо изученными (Hawksworth, 1991). Результа-

том этого исследования стало представление о возможной полуторамиллионной численности видов современных грибов. Так как к началу 90-х гг. XX в. было описано всего около 70 тыс. видов, такая высокая предположительная общая численность мотивировала микологов к поиску ранее неизвестных форм. Более поздние выводы, базирующиеся на результатах молекулярно-генетических исследований, показали существование в современной микобиоте около 5.1 млн видов (O'Brien et al., 2005; Taylor et al., 2010; Blackwell, 2011). Это число, однако, было скорректировано на основании комбинации различных методов (оценка известного разнообразия грибов, экстраполяция этих данных на разнообразие растений, а также методы секвенирования), и были приведены данные о более вероятном числе видов, колеблющемся в пределах 2.2–3.8 млн (Hawksworth, Lücking, 2017).

Беглый взгляд на историю исследования био-разнообразия современных грибов показывает, с одной стороны, насколько многочисленна эта группа организмов сегодня, а с другой – какой короткий период времени приходится на их активное разноплановое изучение. Лишь в последние десятилетия развитие новых технологий в световой микроскопии (СМ) и сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) обеспечило дополнительные возможности для детального исследования морфологии микроскопических грибов.

Для идентификации современных грибов нередко необходимо иметь представления об их онтогенезе. В первую очередь это касается грибов из отдела *Ascomycota*. Именно для сумчатых грибов характерен плеоморфизм – наличие в цикле развития морфологически различных стадий, связанных с половым (телеоморфа) и бесполом (анаморфа) размножением. При этом связь между стадиями развития часто неочевидна. Кроме того, в разных условиях, в разное время и в разных географических зонах могут формироваться морфологически различные анаморфы (Hughes, 1979). Нередко морфологически сходные анаморфные стадии могут иметь телеоморфы из разных систематических групп и, наоборот, некоторые телеоморфные группы грибов чрезвычайно богаты анаморфами разного строения (Shenoy et al., 2007). Широкое применение в последние десятилетия методов молекулярно-генетического анализа позволило скорректировать представления о связи телеоморфной и анаморфной стадий многих аскомицетов, что повлекло за собой во многих случаях изменение представлений об объеме родов и видов и положении в системе многих представителей анаморфных сумчатых грибов. Тем не менее, в большинстве случаев связь между телеоморфой и анаморфой остается не выявленной, а лавинообразно растущий объем информации в области молекулярной филогенетики и сравнительной геномики грибов требует соп-

ставления этих современных данных с результатами, полученными традиционными сравнительно-морфологическими методами, в связи с чем эта область знаний нуждается в дальнейшем развитии.

Палеомикология — наука, посвященная изучению ископаемых грибных остатков, по мнению Т. Тейлора с соавт. (Taylor et al., 2015a), до сих пор находится на начальной стадии во многом из-за описанной выше ситуации с исследованием современных аналогов, на которые, прежде всего, опираются палеонтологи при идентификации фоссилий. Кроме этого, неполнота палеонтологической летописи, сохранение в ископаемом состоянии разрозненных грибных структур, не позволяющее восстановить грибной организм и стадии его жизненного цикла в полном объеме, а также невозможность применения к палеонтологическим объектам методов молекулярно-генетического анализа усложняют работу в этом научном направлении. Тем не менее, от первых описаний ископаемых грибных остатков, выполненных еще в начале XIX в. (Sternberg, 1820; Eichwald, 1830; Görrert, 1836 и др.), до настоящего момента уже накоплен существенный массив данных, касающихся биоразнообразия в прошлом практически всех крупных систематических групп грибов (Каратыгин, Снигиревская, 2004; Каратыгин, 2007; Taylor et al., 2015a, b; Samarakoon et al., 2019 и др.). Истории становления палеомикологии как науки, обзору изученных ископаемых остатков грибов, а также анализу коэволюционных связей растений и грибов в различных аспектах посвящен ряд монографий и обзорных статей (Каратыгин, 1993, 1994, 2007; Taylor et al., 2015a и др.). Целью настоящей статьи является обзор ряда проблем, возникающих в процессе палеомикологических исследований и касающихся идентификации микроскопических грибов, их классификации, трактовки возможного палеоэкологического и палеоклиматического значения, а также значения коэволюционных связей грибов и растений для филогении обеих групп.

Авторы благодарны О.А. Орловой (МГУ) и Н.З. Завьяловой (ПИН РАН) за предоставленные фотографии спор *Svalbardia* и за конструктивное обсуждение результатов исследования. Мы также благодарим проф. Ц. Цзинь (Ун-т Сунь Ят-сеня, Гуанчжоу, Китай) за предоставление материала для изучения. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов № 19-14-50327 и № 19-04-00046.

ДИСПЕРСНЫЕ ГРИБНЫЕ ОСТАТКИ В ПАЛЕОПАЛИНОСПЕКТРАХ

Самые ранние остатки грибных структур обнаружены в палиноспектрах докембрия (Tyler, Varghoorn, 1954; Neckman et al., 2001; Horodyskyj

et al., 2012 и др.), а значительный рост разнообразия микобиоты регистрируется, начиная с раннего мезозоя (Kalgutkar, Jansonius, 2000; Tripathi, 2009; Taylor et al., 2015a). В мезозое сформировались все основные известные сегодня морфологические типы грибных спор (Tripathi, 2009), а их возросшая морфологическая сложность и большая частота встречаемости отмечаются в спектрах кайнозойского возраста (Elsik, 1970). Возможность распознавать дисперсные споры грибов возрастает с усложнением их морфологии, следовательно, возрастает их ценность для решения вопросов палеоэкологии и палеоклиматологии (Kalgutkar, 1993).

Микромицеты в палеопалиноспектрах чаще всего представлены отдельными гифами, спорами, реже плодовыми телами и их зародышами. В состав клеточных стенок гифов, спор и покровов плодовых тел грибов входит хитин — природный биополимер, который устойчив к воздействию химических реагентов при мацерации ископаемых растительных остатков и обработке палеопалинологических проб. Присутствие грибов в палиноспектрах, таким образом, может быть очень существенным.

Идентификация грибов часто затруднена из-за их конвергентного сходства, отсутствия уникальных морфологических признаков или сходства некоторых структур грибов с таковыми у многих других групп организмов (главным образом, у водорослей и протистов). В связи с этим значение грибных остатков, обнаруженных в палеопалиноспектрах, долгое время недооценивалось для решения проблем систематики грибов и оценки палеоэкологических и палеоклиматических обстановок.

Споры. Ископаемые споры грибов, обнаруживаемые преимущественно в палиноспектрах, используются для биостратиграфических целей, а также позволяют получить ценную информацию об условиях палеосреды, включая климат, гидрологические условия, тип растительности и характер взаимодействия грибов с другими организмами (van Geel, Aptroot, 2006; Taylor et al., 2015a, b). Многочисленные публикации последних лет демонстрируют прогрессирующий рост морфологического и таксономического разнообразия ископаемых спор в палиноспектрах (напр., Jansonius, Kalgutkar, 2000; Ferreira et al., 2005; van Geel, Aptroot, 2006; Kalgutkar, Braman, 2008; Singh, Chauhan, 2008; El Atfy et al., 2013; Sahay et al., 2016; Miao et al., 2017; Luz et al., 2019 и др.). Идентификация систематической принадлежности дисперсных спор часто вызывает затруднения из-за недостаточности отличительных признаков. Однако некоторые споры грибов, большей частью кайнозойские, благодаря специфическим чертам, могут быть соотнесены с современными се-

мействами и даже родами грибов. Так, например, двуклеточные споры с характерными нерегулярно расположенными по экватору порами, морфологически близкие к спорам современного рода *Amphisphaerella* (Ascomycota, Sordariomycetes, Xylariomycetidae, Amphisphaeriales, Amphisphaeriaceae), были описаны из миоцена Индии как *Palaeoamphisphaerella keralensis* Ramanujam et Srisailam (Ramanujam, Srisailam, 1978) и из миоцена Северной Америки (Jarzen et al., 2010) как *Palaeoamphisphaerella* sp., а в нижнеголоценовых отложениях Нидерландов были обнаружены подобные аскопоры, отнесенные к современному виду *Amphisphaerella dispersella* (Nyl.) O. Eriksson (van Geel, Aptroot, 2006). Однако большая часть ископаемых дисперсных грибных спор не может быть классифицирована в рамках естественной системы, для них в разное время были предложены варианты искусственных систем, основанных на морфологических признаках (van der Hammen, 1956; Clarke, 1965; Elsik, 1968, 1976; Pirozynski, Weresub, 1979).

Использование ископаемых спор грибов в биостратиграфии усложняется ввиду уже упомянутого их конвергентного сходства или широкого временного диапазона существования. Однако многие морфотипы спор отличаются уникальной морфологией и отмечаются в ограниченном стратиграфическом интервале, что, наряду с другими палиноморфами, позволяет датировать вмещающие породы (Kalgutkar, 1993; Visscher et al., 2011 и др.). Так, характерные двуклеточные споры *Fusiformisporites* (anamorphic Ascomycota) с выраженными продольными ребрами (Martínez-Hernández, Tomasini-Ortiz, 1989; Kumar, 1990; Parsons, Norris, 1999 и др.), как и сложно устроенные споры *Pesavis* Elsik et Jansonius (Smith, Crane, 1979; Kalgutkar, Sweet, 1988), не встречаются ранее палеогена и могут быть индикаторами кайнозойского возраста.

Традиционным методом изучения дисперсных остатков грибов в палинопробах остается световая микроскопия, потенциал сканирующей электронной микроскопии в полной мере еще не реализован. Ряд структурных признаков грибных спор (напр., скульптура оболочек) может быть более информативно описан только при исследованиях с применением СЭМ. Очевидно, что перспективным направлением в будущем может стать также изучение ультраструктуры оболочек грибных спор с использованием трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ). Такие работы применительно к грибным остаткам практически отсутствуют, однако, по аналогии с результатами подобных исследований, выполненных в последние десятилетия для пыльцевых зерен и спор высших растений, можно ожидать получение дополнительной информации, существенной для идентификации грибных спор.

Зародыши плодовых тел (примордии). Процесс развития грибов от спор до плодовых тел недостаточно описан и проиллюстрирован даже для современных представителей царства *Fungi*. Формирование плодового тела у грибов может происходить различным образом. Так, у представителей отдела *Ascomycota*, например, существенно различаются способы образования асколокулярным стром (псевдотециев) и настоящих аскокарпов (Luttrell, 1951). Варианты развития как псевдотециев, так и настоящих плодовых тел аскомицетов во многих случаях остаются не исследованными, поскольку незрелые плодовые тела практически не принимаются во внимание в систематике современных микромицетов. В этом отношении большой прогресс достигнут в палеомикологии, где важно описать все имеющиеся в распоряжении исследователей структуры. Д. Дилчер подробно описал стадии развития зародышей тириотециев представителей *Microthyriaceae*, выделив их в самостоятельную формальную группу “Young forms (germlings) of microthyriaceous fungi” (Dilcher, 1965). Основанием для выделения такой группы стало обнаружение многочисленных примордиев микромицетов в разных стадиях развития на одном листе покрытосеменного растения *Sapindus* Tourn. ex L. (эоцен Теннесси, США) вместе со зрелыми тириотециями, принадлежащими к различным родам микротириевых. Поскольку начальные стадии развития разных тириотециев практически одинаковы, определить на раннем этапе, какое плодовое тело сформируется в итоге, не представляется возможным. До выхода работы Дилчера (Dilcher, 1965) найденные в палиноспектрах зародыши плодовых тел определялись как водоросли (напр., Köck, 1939) или именовались родовым названием обнаруженных в тех же пробах зрелых плодовых тел (напр., Altehenger, 1959). Впоследствии в статьях, посвященных анализу палеопалиноспектров, эти структуры стали активно изображаться и определяться как зародыши плодовых тел в понимании формальной группы, предложенной Дилчером (Jain, Gupta, 1970; Ramanujam, Rao, 1973; Selkirk, 1975; Greenwood, 1994; Conran et al., 2016; Sahay et al., 2016 и др.). Отметим, что практически все данные, касающиеся зародышей грибных плодовых тел, получены с использованием СМ. Очевидно, что и в этом случае применение СЭМ может дать новые возможности для изучения морфологии и модусов развития этих структур (рис. 1, а, б).

Плодовые тела. Развитые плодовые тела некоторых микромицетов уверенно определяются среди других палиноморф. Прежде всего, это касается представителей *Ascomycota* из порядка *Microthyriales* (Kar et al., 1972; Eriksson, 1978; Lange, 1978; Prasad, 1986; Saxena, Misra, 1990; Kalgutkar, 1997; Erdei, Lesiak, 1999–2000; García-Massini et al., 2004; Ferreira et al., 2005; Limaye et al., 2007;

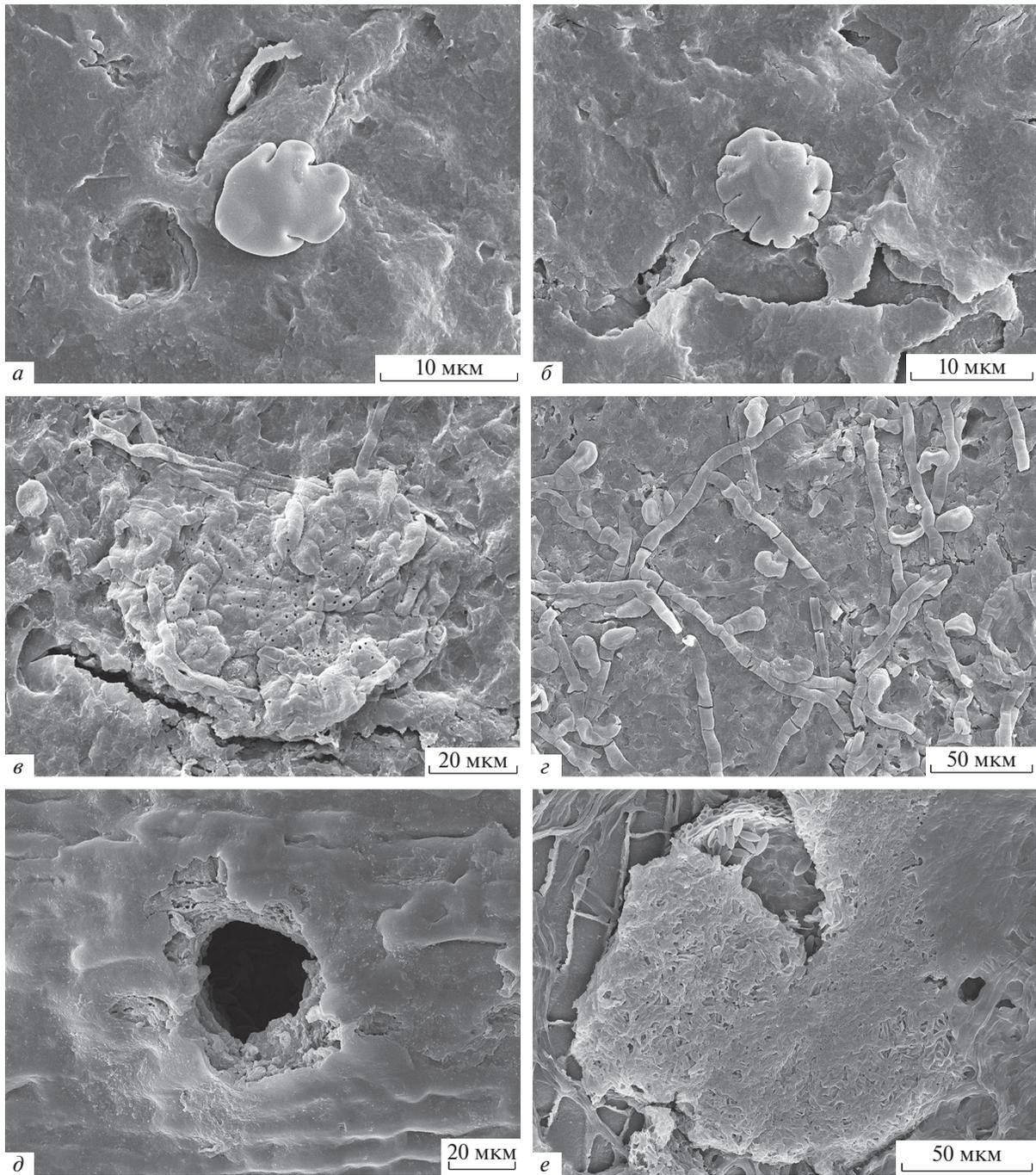


Рис. 1. Микромицеты на листьях ископаемых растений, СЭМ: *a, б* – примордии в разных стадиях развития, экз. MMJ3-2346; *в* – плодовое тело *Callimothallus* sp., экз. MMJ3-2371; *г* – гифы с апрессориями, *Melioliales*, экз. MMJ3-2371; *д* – внешняя поверхность листа *Dasycarpus*, видно выводное отверстие плодового тела, развитого под кутикулой листа, *Xylariales*, экз. GP-198; *е* – внутренняя поверхность кутикулы листа *Dasycarpus*, плодовое тело со спорами, *Xylariales*, экз. GP-198. *a–г*: Южный Китай, бассейн Маомин; поздний эоцен; *д, е* – Южный Китай, бассейн Гуйпин; миоцен.

Kalgutkar, Braman, 2008; Singh, Chauhan, 2008; Jha, Aggarwal, 2011; El Atfy et al., 2013; Velayati, 2013; Worobiec, Worobiec, 2013, 2017; Александрова и др., 2015), чьи плодовые тела имеют характерное строение. Такие признаки строения тириотециев, как способ организации клеток покрова плодово-

го тела, размеры клеток и особенности их оболочек, наличие/отсутствие пор на антиклинальных стенках клеток, характер края плодового тела, а также способ освобождения спор (отсутствие/наличие и способ организации остиоля или форма выводного отверстия у безostiolyatных тириоте-

циев), позволяют довольно точно установить систематическую принадлежность таких структур. Отметим, что изучение плодовых тел микромицетов только с помощью СМ бывает недостаточным. Так, например, мельчайшие поры в клетках тириотециев иногда могут быть видны только при использовании СЭМ (рис. 1, в).

Гифы. Фрагменты гифов грибов – обычный и часто значительный компонент палиноспектров. Эти остатки практически невозможно отнести к какой-либо таксономической группе грибов, ввиду их малоинформативной морфологии. Представители зигоспоровых грибов (в частности, микромицеты отдела Мисоготомусота), а также грибоподобные организмы из отдела Оомусота (*Pseudofungi*) обладают несептированными гифами, остальные грибы имеют септированные гифы, которые могут многократно ветвиться. Те элементы палеопалиноспектров, которые могут быть отнесены лишь к царству грибов, без более точной систематической привязки (напр., некоторые морфотипы спор и плодовых тел, фрагменты гифов), тем не менее, заслуживают внимания палеонтологов. По имеющимся признакам (размерные характеристики и форма спор и плодовых тел, степень септирования и ветвления гифов) может быть оценено их многообразие в спектрах, что будет свидетельствовать о возможном таксономическом разнообразии микобиоты прошлого и косвенно подтверждать суждение о многообразии субстратов (растений, животных и др.), на которых эти грибы могли развиваться.

МИКРОМИЦЕТЫ НА ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЯХ

В палеонтологической летописи следы взаимодействий растений и грибов представлены в виде отпечатков, а также могут быть выявлены при микроструктурных исследованиях фитолем или мумифицированных растительных остатков. Также большой интерес представляют остатки растений с грибами в янтаре (см. обзор литературы в: Halbwachs, 2019; Tischer et al., 2019) и минерализованные фитофоссилии, сохраняющие объекты, в том числе сопутствующие им грибы, в анатомической 3D-форме (Cevallos-Ferriz, Stockey, 1989; Lepage et al., 1994; Klymiuk et al., 2013a, b и др.). Грибы отмечены на всех органах ископаемых растений: корнях, стеблях, листьях и на различных репродуктивных структурах. Есть мнение, что, например, современные эпифитные микромицеты не имеют предпочтений в отношении растения-хозяина или его органов (Phadtare, 1989), однако, кажется очевидным, что количество изученных на сегодня примеров взаимодействия этой группы грибов с субстратом явно недостаточно для такого рода общих заключений.

Микориза. В заключительной публикации (Kidston, Lang, 1921) из серии работ Р. Кидстона и У. Лэнга, посвященных изучению девонских растений родов *Rhynia* Kidston et Lang, *Asteroxylon* Kidston et Lang и *Horneophyton* Barghoorn et Dargah из кремнистых сланцев Райни в Шотландии, были описаны обнаруженные в осадочном матрице и в тканях этих растений грибы. По наличию несептированных гифов, толстостенных покоящихся спор и везикул в клетках растений Кидстон и Лэнг первыми отметили сходство ископаемых грибов из Райни с современными эндотрофными микоризными грибами. Последующие исследования, продолжающиеся и поныне, дополняют представления о таксономическом разнообразии, морфологии и экологических особенностях девонской микобиоты Райни (Taylor et al., 1992, 1995, 2004, 2005; Remy et al., 1994; Berbee, Taylor, 2007; Krings et al., 2007; Strullu-Derrien et al., 2017; Edwards et al., 2018 и др.).

Известно, что корни 80–90% видов современных высших растений образуют с мицелием грибов симбиотические ассоциации, разнообразные как по происхождению, так и по характеру установленных между кобионтами связей (Каратыгин, 1994; Lepage et al., 1997; Taylor et al., 2015a; Berruti et al., 2016), следовательно, можно ожидать большого разнообразия ископаемых форм микоризных взаимоотношений в геологическом прошлом. Наряду с изучением таксономического разнообразия ископаемых растений и микоризообразующих грибов, также важна оценка симбиотических взаимодействий на уровне растительности и экосистем в целом.

Микромицеты на листьях и репродуктивных структурах растений. Находки ископаемых микромицетов, связанных с органами растений, особенно интересны, так как позволяют более точно определить их систематическую принадлежность, благодаря потенциальной возможности изучения разных стадий развития грибов и характера их связи с субстратом. Грибы могут быть узкоспециализированными или не иметь строгой приуроченности к растению-хозяину, следовательно, знание особенностей тандема “растение-хозяин – микромицет” у современных аналогов может способствовать идентификации как ископаемого растения, так и обитающего на нем гриба. Проблема заключается в том, что далеко не все, а точнее, лишь некоторые, в первую очередь хозяйственно значимые для человека современные растения изучены в аспекте их связей с грибами. Также, анализируя имеющиеся представления о консортивных связях растений и развивающихся на них микромицетов в историческом аспекте, необходимо учитывать возможную смену консортов в современной биоте.

К настоящему моменту описано множество ископаемых микромицетов, обитающих как на поверхности листьев (эпифитные грибы), так и внутри их тканей (эндофитные грибы) (Cookson, 1947; Dilcher, 1965; Alvin, Muir, 1970; Phipps, Rember, 2004; Shi et al., 2010; Ding et al., 2011; Du et al., 2012 и др.). Наиболее информативны находки грибных плодовых тел, морфологические особенности которых позволяют наиболее точно приблизиться к определению систематической принадлежности микромицета. Представители порядка *Microthyriales* (в частности, семейств *Microthyriaceae* и *Micropeltidaceae*), благодаря характерным особенностям строения тириотециев, могут быть легко диагностированы и поэтому считаются на сегодняшний день наиболее изученными в плане их эволюционной истории (Kalgutkar, Jansonius, 2000; Tripathi, 2009; Saxena, Tripathi, 2011 и др.).

Ископаемые микромицеты, связанные с репродуктивными органами растений, известны не так широко, что отчасти обусловлено большей редкостью находок этих структур по сравнению, например, с листьями. Перспективными в этом отношении являются репродуктивные структуры, сохранившие фитолеймы. Так, плодовые тела эндофитных аскомицетов недавно были обнаружены в плодах *Burretiodendron* из олигоцена Южного Китая (Xu et al., 2020). Примеры поражения аскомицетами минерализованных плодов и семян известны из мела Индии (гифы и пикниды на плодах однодольного растения *Vigacarpus*) (Kalgutkar et al., 1993), эоцена Канады [гифы и псевдотеции на плодах и семенах *Decodon* (*Lythgaceae*), гифы и склероции на семенах *Allenbya* (*Nymphaeaceae*), гифы и пикниды на плодах и семенах *Princetonia* (*familia incertae sedis*)] (Lepage et al., 1994). Представители *Chytridiomycota* обнаружены внутри мешковых пыльцевых зерен из карбона Северной Америки (Millay, Taylor, 1978) и из перми Индии (Vijaya, Meena, 1996), а также на поверхности мешковых пыльцевых зерен из перми Индии (Srivastava et al., 1999). Необходимо отметить большое конвергентное сходство зооспорангиев хитридиевых с орбикулами — производными тапетума, встречающимися на поверхности спор и пыльцевых зерен ряда высших растений. Избежать ошибки могут помочь исследования таких структур с применением ТЭМ. Так, О.А. Орловой с соавт. (Orlova et al., in prep.) показано, что морфологически сходные с зооспорангиями *Chytridiomycota* сферические образования (рис. 2, а–в), найденные на поверхности микро- и мегаспор *Svalbardia* (*Archaeopteridiales*) из девона Северного Тимана (Россия), имеют однородную внутреннюю структуру, выполненную спорополненным, электронная плотность которого идентична таковой у остальной спородермы (рис. 2, г), и, следовательно, являются орбикулами.

ПРОБЛЕМЫ ИДЕНТИФИКАЦИИ СЛЕДОВ ПОВРЕЖДЕНИЙ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ ГРИБАМИ

Трудности идентификации типов поврежденных ископаемых растений различными агентами во многом обусловлены недостаточной изученностью фитопатологических состояний современных растений из тех же систематических групп. Фитопатологи отдают предпочтение изучению возбудителей заболеваний кормовых культур, интродуцированных с целью озеленения городов деревьев и кустарников, а также других хозяйственно значимых растений. Вследствие этого при определении типов поврежденных ископаемых растений не всегда имеется возможность получить сравнительную информацию, касающуюся фитопатологии современных аналогов в природных местообитаниях. При этом определение контаминанта, вызвавшего поражение, во многом зависит от знания его консортивной связи с растением-хозяином. Ситуация осложняется тем, что разные стадии развития инвазии различными агентами, как правило, выражены морфологически сходной реакцией растения. Соответственно, фиксированная стадия развития инвазионного процесса (а именно с такой ситуацией чаще всего и сталкивается палеоботаник) часто не может быть уверенно идентифицирована.

На сегодняшний день найдены свидетельства существования в прошлом представителей всех отделов царства *Fungi* (Каратыгин, 2007). Основными признаками, по которым различаются отделы, считаются особенности размножения, строения и развития репродуктивных структур и особенности жизненных циклов. Информация о способах размножения и жизненных циклах у ископаемых грибов весьма ограничена, чаще она попросту недоступна. Точную систематическую принадлежность грибных остатков установить очень трудно, так как вегетативные структуры грибов мало информативны, а репродуктивные структуры сохраняются реже и не в полном объеме.

Следы грибов на отпечатках растений. Следы повреждений грибами органов ископаемых растений, представленных в виде отпечатков, диагностировать довольно сложно. Даже у современных растений определение агента, вызвавшего ряд патологических состояний их органов (в частности, различные пятнистости), вызывает трудности в силу сходства реакций растения на воздействие грибов, бактерий или вирусов. Пятнистости проявляются в образовании на пораженных органах участков в виде пятен различных размеров, формы, цвета и структуры. Опираясь исключительно на морфологию таких проявлений, надежно идентифицировать их причину практически невозможно из-за перекрывания фенотипических признаков. Для корректного выявления повре-

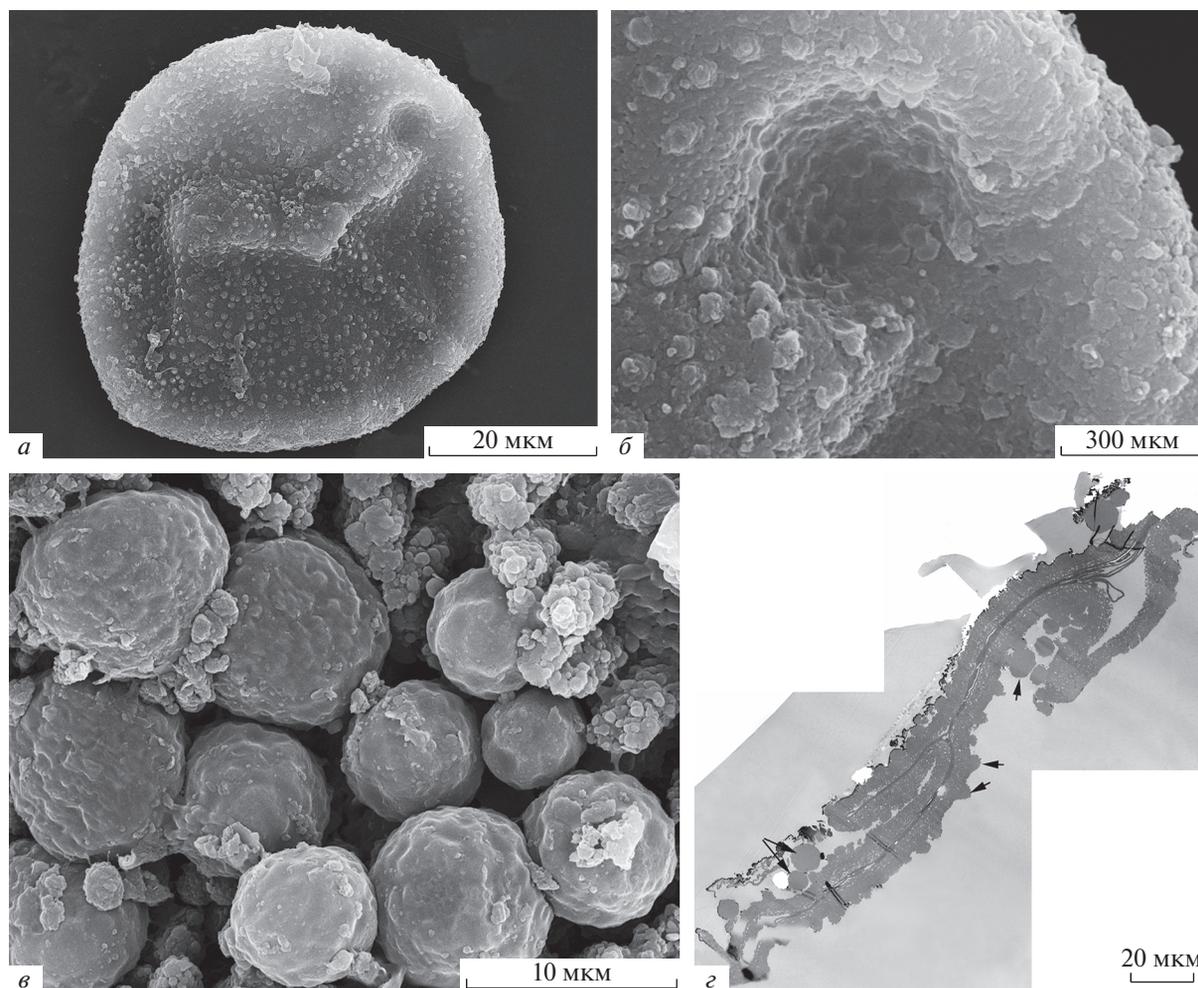


Рис. 2. Мегаспоры и микроспоры *Svalbardia* sp., Archaeopteridales: *a*, *б* – микроспора, виден отпечаток орбикулы, экз. 88-04-01-11(2), СЭМ; *в* – орбикулы на поверхности мегаспоры, экз. 88-4-01-02(2), СЭМ; *г* – срез через мегаспору, видны орбикулы (стрелки), идентичные по электронной плотности остальной части спородермы, экз. 88-4-01-02(1), ТЭМ; Россия, Северный Тиман; девон.

ждающего агента, вызвавшего видоизменения тканей, необходимы специальные микробиологические исследования, возможные только у современных растений.

Иллюстрированный каталог типов повреждений ископаемых растений опубликован К. Лабандейрой с соавт. (Labandeira et al., 2007). На базе пермских, поздне меловых и раннепалеогеновых флор Северной Америки, а также поздне триасовых флор Южной Африки было выделено, кратко описано и проиллюстрировано 150 типов повреждений (DT). Впоследствии число описанных типов увеличилось, что отражено в серии статей (напр., Donovan et al., 2014; Adroit et al., 2018). Для характеристики типа повреждения использовались следующие признаки: размер, форма, особенности внутренней структуры, положение повреждения на поверхности органа, а также тип и степень развития реакции растения на поврежде-

ние и наличие сохранившихся копролитов. На основе этих признаков повреждения объединены в следующие группы – проедания в виде отверстий (Hole feeding), краевые погрызы (Margin feeding), скелетирование (Skeletonization), поверхностные проедания (Surface feeding), следы от колющих и сосущих агентов (Piercing-and-sucking), яйцекладки (Oviposition), мины (Mining), галлы (Galling), проедания семян (Seed predation), повреждения грибами (Fungal) и группа повреждений неопределенной природы (Incertae sedis).

Группа повреждений грибами в этом каталоге включает всего один тип – DT58. Морфологический тип реакции растения на инвазию, сходный с DT58, у современных растений характерен также для бактериальных и вирусных повреждений. Некротическая поверхность листовой пластинки может быть ограничена видимым рубцом ткани

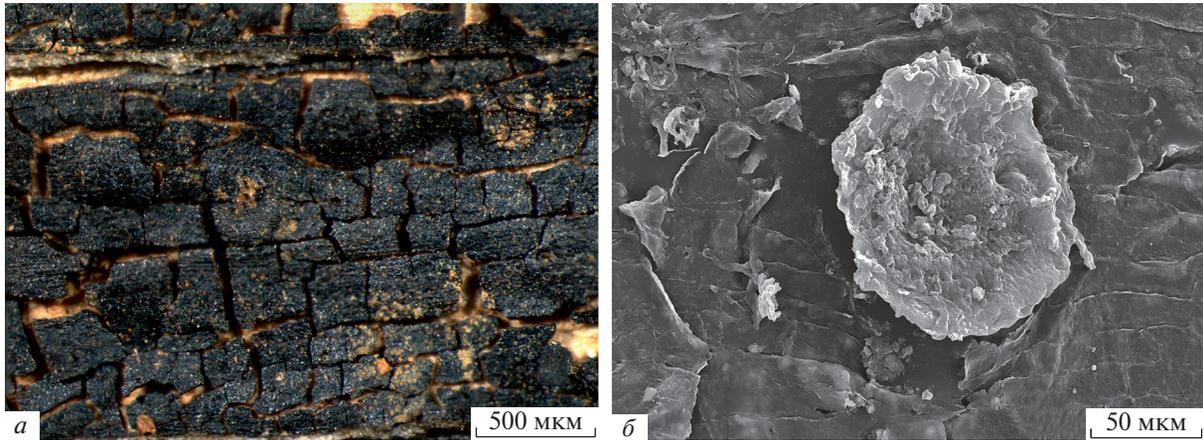


Рис. 3. Микромицеты на листьях *Taходium* sp.: *а* – внешняя поверхность листа, видны округлые плодовые тела под кутикулой, экз. 5142/2, СМ; *б* – плодовое тело; экз. 4867-AB1-606, СЭМ; Россия, Амурская обл., Архаро-Богучанское бурогольное месторождение; ранний палеоцен.

листа или такой рубец может отсутствовать. Наличие выраженного рубца зависит в большей степени от специфики иммунной реакции самого растения.

Ряд повреждений из группы Galling (Labandeira et al., 2007) в виде очень мелких (около 1 мм и менее), чаще разновеликих, иногда сливающихся вздутий на отпечатках листьев может принадлежать как галлам галлиц (Sohn et al., 2017) или микроскопических клещей, так и плодовым телам некоторых эпифитных и эндофитных микромицетов. Выходное отверстие галла на отпечатках морфологически сходно с выводным отверстием остиоля плодового тела гриба. Отпечатки не дают возможности провести структурный анализ этих форм повреждений, но при наличии фитолеймы он может быть выполнен, и тогда определение типа повреждения будет корректным. Природа подобных образований (рис. 3, *а*), описанных первоначально на основании внешней морфологии как галлы членистоногих (Василенко и др., 2015), позднее в результате микроструктурных исследований была скорректирована в пользу микромицетного заражения (Maslova et al., 2018). Форма плодового тела и наличие устьицеподобной поры, обращенной к поверхности эпидермиса, позволили предположить, что эти плодовые тела принадлежат грибам отдела Ascomycota (рис. 3, *б*). Такими морфологическими особенностями могут обладать как аскомы (перитеции или асколокулярные стромы), так и конидиомы пикнидиального типа.

Внешнее сходство мелких галлов и вздутий пластинки листа в местах развития плодовых тел микромицетов отмечено и для современных растений (Но, Hyde, 1996). Микроструктурное изучение листьев показало, что напоминающие галлы структуры на самом деле вызваны развитием аскомат, принадлежащих семейству Phyllachora-

seae (класс Sordariomycetes). Несколько примеров, иллюстрирующих вышесказанное, также приводится в статье Я. Ли с соавт. (Li et al., 2011).

Не всегда однозначно можно идентифицировать некоторые повреждения из групп Hole feeding и Margin feeding (Labandeira et al., 2007). На примере листьев современного *Liquidambar chinensis* Champ. можно наблюдать различные стадии развития реакции растения на воздействие микромицетов (рис. 4), итогом которого могут являться отверстия после выпадения высохших фрагментов листовой пластинки, как во внутренней ее части, так и в краевой. Они иногда выглядят сходными с теми повреждениями, которые образуются в результате проедания или объединения листьев членистоногими. Морфологически сходные повреждения наблюдаются и в группе Surface feeding. Ряд повреждений из группы Piercing-and-sucking проявляет сходство с плодовыми телами микромицетов, а повреждения из группы Mining в виде округлых или полигональных мин с редкими дисперсными копролитами могут оказаться повреждениями грибной природы с остатками микроскопических плодовых тел (см. для сравнения рис. 4, *д*).

Обобщая сказанное, отметим, что типы повреждений фитофоссилий, которые представлены исключительно отпечатками и характеризуются лишь внешними признаками морфологии, требуют особого подхода к их идентификации и классификации. Вероятно, такого рода повреждения ископаемых растений целесообразнее было бы отнести к общей, более широкой морфологической группе, ввиду невозможности точного определения инвазирующего агента. Необходимо отметить, что микромицеты могут проникать в растения, разрушая растительные покровы путем собственного ферментативного воздействия, че-

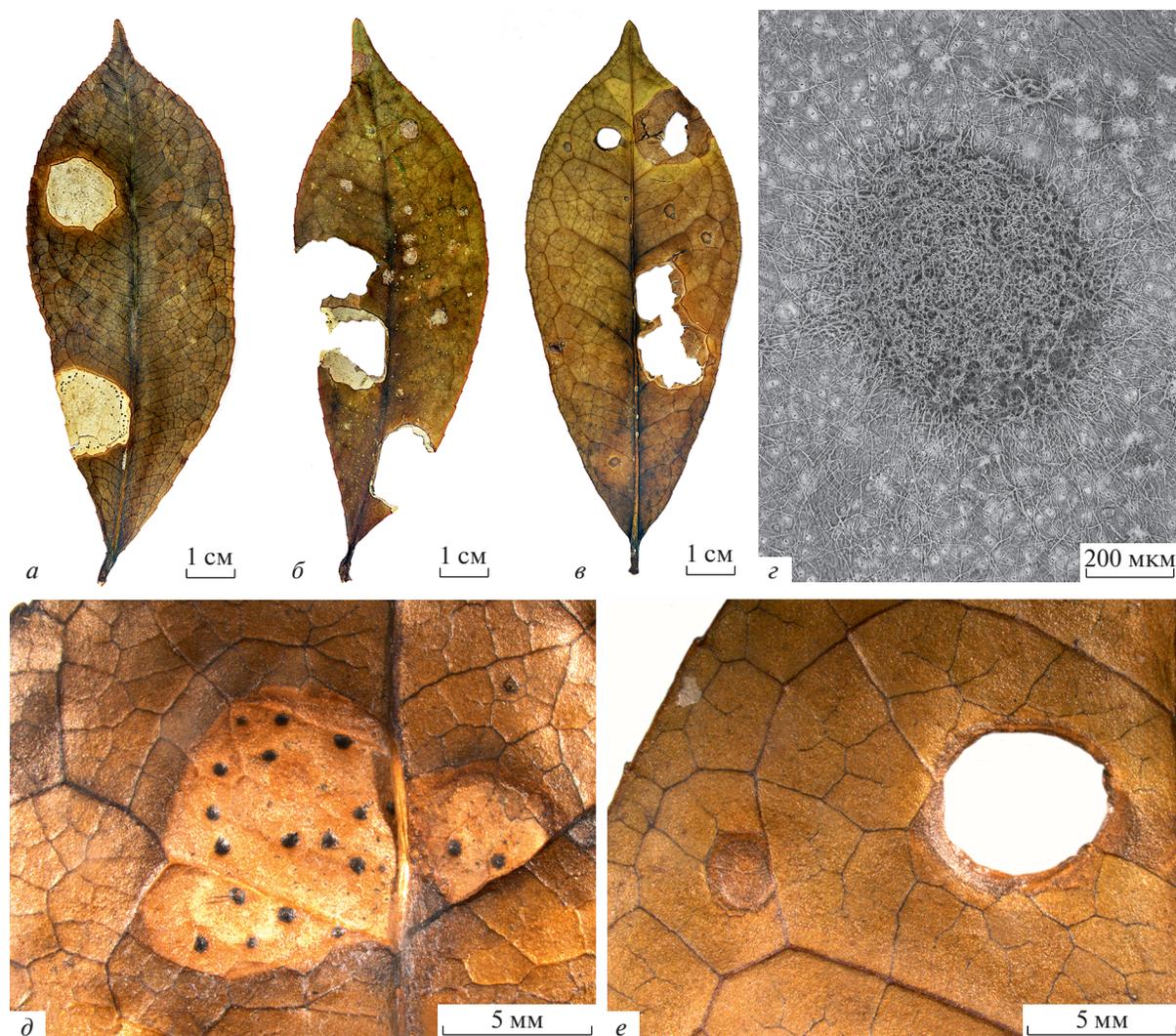


Рис. 4. *Liquidambar chinensis* Champ.: *a–в* – листья, поврежденные микромицетами, видны различные стадии повреждения; *г* – нижняя поверхность листовой пластинки, виден развитый мицелий, СЭМ; *д* – поражение листа микромицетом, нижняя поверхность листовой пластинки, видны плодовые тела; *е* – верхняя поверхность листовой пластинки, видно округлое повреждение в начальной стадии и отверстие после выпадения разрушенной ткани листа. Гербарий авторов, собран на г. Нанькунь, провинция Гуандун, Южный Китай.

рез эпидермальные структуры (устьица, гидатоды и др.), механические повреждения целостности тканей, а также проколы и раны, нанесенные насекомыми или иными патогенами. В связи с последним обстоятельством результат реакции растения может быть интегрированным: насекомые могут быть переносчиками грибных спор, бактерий или вирусов, которые вызывают вторичное поражение участков, сначала подвергшихся нападению насекомых. Часть галлиц (Diptera: Cecidomyiidae) откладывают яйца в ткани растения вместе с конидиями симбиотических грибов, вызывающих образование галлов, в которых развиваются личинки (Rohfritsch, 2008; Kobune et al., 2012). Некоторые критерии разграничения типов

повреждений, вызванных грибами, бактериями и вирусами, представлены Лабандейрой и Р. Превак (Labandeira, Prevec, 2014). Эти авторы отмечают, что совершенствование в данном направлении может быть достигнуто с применением в палеоботанике новых исследовательских методов, таких как рентгеноспектральный анализ, компьютерная томография, спектроскопия и др.

Микромицеты, сохранившиеся в фитолеймах и мумифицированных и минерализованных остатках. Возможность изучения микроструктурной организации трехмерно сохранившихся фитофоссилий определила большой прогресс в идентификации ассоциирующих с ними грибных остатков. Наиболее изученным отделом в плане историче-

ского развития считаются аскомицеты (Kalgutkar, Jansonius, 2000; Taylor et al., 2015a). Но важный диагностический признак аскомицетов – строение асков – ввиду очень тонкой организации сумки, не сохраняющейся при фоссилизации, практически недоступен для изучения. Более того, в ископаемом состоянии часто сложно определить даже стадию развития аскомицета (анаморфа/телеоморфа), так как аскокарпы (в первую очередь, перитеции и пикниды) морфологически сходны, и в отсутствии сумок трудно понять, с какой из структур мы имеем дело.

При идентификации ископаемых микромицетов, развивавшихся на растениях, кроме совокупности характерных признаков имеющих грибных структур, применяется анализ растения-хозяина у современных аналогов. При отсутствии близких современных грибов-аналогов выделяется новый род микромицета с произвольным названием (напр., Dilcher, 1965), а если таковые имеются, используется родовое название современного гриба с добавлением суффикса *-ites* (напр., Currah et al., 1998; Phipps, Rember, 2004; Ma et al., 2015).

Крайне редки находки грибных плодовых тел с сохранившимися в них спорами, которые дали бы более полную информацию об ископаемом микромицете. В качестве примера можно привести плодовые тела эндофитных аскомицетов со спорами внутри, развивавшиеся на листьях *Dacrydium* (Podocarpaceae) из миоцена Южного Китая (Wu et al., 2019; детальное описание находок будет представлено в отдельной публикации). Округлые плодовые тела с остиолем имеют многослойную стенку, образованную прозоплектенхимой; внутри расположены одноклеточные веретеновидные, слегка неравнобокие споры с гладкой оболочкой и заметной продольной бороздкой (рис. 1, e). Совокупность признаков позволяет относить эти плодовые тела к порядку Xylariales (Ascomycota, Sordariomycetes).

Чаще описывают плодовые тела без сопутствующих гифов и спор или в ассоциации с дисперсно расположенными на кутикулах спорами, нередко – с различными типами спор (Phipps, Rember, 2004; Shi et al., 2010; Saxena, Tripathi, 2011; Vishnu et al., 2017; Kodrul et al., 2018 и др.). Мы можем предположить, что повреждения, вызванные микромицетами, были более разнообразными и широко представленными в биоте прошлого, чем это очевидно сегодня. Безусловно, идентификация структурно сохранившихся ископаемых грибных остатков наиболее точна, а исследования таких остатков в будущем расширят представления об эволюции этих организмов.

ЗНАЧЕНИЕ ИСКОПАЕМЫХ МИКРОМИЦЕТОВ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ЗАДАЧ ПАЛЕОЭКОЛОГИИ И ПАЛЕОКЛИМАТОЛОГИИ

Палеоэкологические интерпретации и палеоклиматические реконструкции в большой степени опираются на соответствующие данные, касающиеся современных аналогов. Грибы, наряду с бактериями, имеют фундаментальное значение в наземных экосистемах, являясь активными деструкторами как органического, так и неорганического вещества, и связующими звеньями в биологических циклах. Так, например, почвенные микромицеты в значительной мере определяют структурные и химические характеристики почв и тем самым опосредованно влияют на состав почвенной и наземной биоты (Чернов, Марфенина, 2010).

По способу питания грибы, развивающиеся на растительном субстрате, разделяются на две группы – биотрофы (облигатные паразиты и симбиотрофы) и сапротрофы (Левкина, 2010; Kemen, Jones, 2012). Особую группу составляют грибы-некротрофы (Oliver, Ipcho, 2004), поселяющиеся на живом растении и убивающие его клетки выделяемыми токсинами, а затем использующие мертвые и ослабленные ткани хозяина в качестве источника питания. Кроме того, исходя из потенциала грибного организма, можно выделить группы факультативных сапротрофов и факультативных паразитов (Agrios, 2005; Дьяков, 2007), способных в определенных условиях переходить от паразитизма к сапротрофности и наоборот. Условия перехода определяются состоянием растения-хозяина, конкурентными взаимоотношениями и абиотическими факторами. Таким образом, один и тот же гриб в разных условиях может занимать разные экологические ниши, а его корректное отнесение к той или иной эколого-трофической группе часто требует исследования полного цикла развития, что невозможно для ископаемых грибов. Таким образом, уверенное отнесение ископаемого микромицета к какой-то определенной эколого-трофической группе существенно затруднено.

О паразитических свойствах ископаемых микромицетов более или менее уверенно можно судить по наличию гаусторий в клетках растения-хозяина или по сильно видоизмененным клеткам тканей хозяина (разного рода разрастаниям, изменениям клеточных стенок или специфическим разрушениям). Фактическое расположение плодовых тел и гифов микромицетов внутри тканей растения не может однозначно рассматриваться как признак паразитического образа жизни гриба, так как невозможно достоверно определить, за счет чего питался этот гриб – за счет живых клеток хозяина, за счет клеток, которые по тем

или иным причинам, иногда не связанным с воздействием гриба, начали отмирать (некротрофы и сапротрофы), или путем поглощения веществ, накапливающихся в межклетниках в процессе жизнедеятельности растения (эндофиты).

Некоторые современные микромицеты, например, виды рода *Trichothyria* (Petr.) Petr. (Microthyriaceae), являются гиперпаразитами, развиваясь на других эпифитных микромицетах. В то же время они могут быть обнаружены и на растительном субстрате (Hughes, 1953; Ellis, 1977). Дилчер (Dilcher, 1965) показал разнообразие ископаемых эпифитных микромицетов, в частности, представителей семейств Microthyriaceae и Melioliaceae, на листьях покрытосеменного растения *Sapindus* sp., и высказал предположение, что какие-то из описанных им форм могли быть гиперпаразитами, однако веских доказательств не было обнаружено.

В большинстве случаев невозможно судить о том, к какой группе принадлежит ископаемый микромицет. Метод актуализма, хотя и с известными допущениями, широко применяется для оценки экологических предпочтений ископаемых организмов, однако микологические данные в этом аспекте стали использоваться сравнительно недавно и требуют тщательной верификации.

Фитопатогенные грибы являются важной составной частью биоценозов, оказывая существенное влияние на рост и развитие растений в разных стадиях вегетации. Различные грибы могут предпочитать разные жизненные формы растений, различные ярусы в фитоценозах; может быть различна топография развития микромицета в пределах кроны и/или листа крупного дерева. Кроме того, грибы часто тесно ассоциированы со специфическими растениями. Таким образом, если мы имеем дело с находками определенных микромицетов на ископаемых растениях, в ряде случаев можно делать заключения о жизненной форме и габитусе растения, а также можно предположить, являлось ископаемое растение вечнозеленым или листопадным. Обнаружение ассоциаций тех или иных растений и грибов в ископаемом состоянии может предполагать существование их консортивных связей в геологическом прошлом (Leppik, 1973; Saxena, Tripathi, 2011). При сравнении ископаемых микрофоссилий с современными аналогами следует учитывать, что сведения об экологии современных грибов пока далеко не полные, постоянно описываются новые таксоны грибов, расширяются представления об их растениях-хозяевах и географии распространения.

Примером использования метода актуализма в палеомикологии может быть определение вероятного, не подтвержденного находками листьев или иных органов, присутствия в голоценовой флоре Нидерландов растения-хозяина тополя по

наличию в палиноспектре спор гриба *Amphisphaerella dispersella*, облигатно развивающегося на листьях современного *Populus* (van Geel, Aptroot, 2006). Поскольку жизненный цикл микромицетов может занимать очень длительный промежуток времени, присутствие или отсутствие плодовых тел грибов и их спорышей на листьях может быть дополнительным показателем вечнозеленого или листопадного статуса растения-хозяина (Sherwood-Pike, Gray, 1988).

Закономерности вертикального распределения микромицетов в пределах одного растения, произрастающего в условиях современных тропических и субтропических лесов, были показаны Р. Пхадтаре (Phadtare, 1989). Выяснилось, что эпифитные микромицеты предпочитают в основном нижнюю поверхность листьев, расположенных в верхней части кроны, при этом они развиваются на обеих поверхностях листьев, расположенных в нижней и центральной частях кроны. Как прямой солнечный свет, так и открытое положение по отношению к аэропотокам пагубно влияют на развитие грибных спорышей. На основе этих данных можно предположить, что топография микромицетов на листовых поверхностях обусловлена расположением листьев в кроне дерева, не является характерным признаком, и не имеет значения для определения систематической принадлежности гриба. Эпифитные микромицеты также более разнообразны на листьях растений, расположенных в нижней части кроны (Gilbert et al., 2007). Есть также мнение, что влажность и температура являются определяющими для обилия сапротрофных грибов, в то время как распределение паразитарных форм в большей степени контролируется хозяевами (Phadtare, 1989).

Так как многие организмы характеризуются относительно ограниченной экологической амплитудой, изменения состояния окружающей среды влекут за собой смену характера биоты. Учитывая это, экологические и климатические условия прошлого могут быть оценены на основании присутствия тех или иных представителей флоры, фауны и микробиоты, и особенно ассоциаций разных групп организмов. При реконструкции палеоклиматов существенную роль играет анализ сообществ эпифитных микромицетов. Среди них в настоящее время наиболее изучены микромицеты порядков Microthyriales и Melioliales, современные представители которых являются паразитами на листьях высших растений тропических и субтропических зон, растущих в районах с высокой влажностью и относительно стабильной температурой в течение года (Kalgutkar, 1985; Prasad, 1986; Phadtare, 1989; Schmiedeknecht, 1995; Hosagoudar et al., 1998a, b, c; Tripathi, 2009; Piepenbring et al., 2011; Worobiec, Worobiec, 2013 и др.). Благодаря специфической

морфологии плодовых тел современных представителей *Microthyriales* (рис. 1, *в*), характерным особенностям мицелия с аппрессориями (рис. 1, *з*), плодовых тел и спор, присущих грибам *Melioliales*, а также приуроченности грибов этих групп к тропическим и субтропическим регионам, они легко идентифицируются и являются потенциально полезными для палеоэкологических и палеоклиматических заключений. Так, на примере современных грибов семейства *Microthyriaceae* (*Microthyriales*) было показано, что их паразитические формы, как правило, встречаются в субтропиках и тропиках, тогда как сапротрофные и гиперпаразитарные – в умеренных районах (Hofmann, 2009). Отметим, однако, что идентификация плодовых тел микротириевых может быть затруднена из-за их морфологического сходства, например, с водорослями. Примерами такого конвергентного сходства могут служить зеленые водоросли рода *Ulvella* P. Crouan et H. Crouan (Hansen, 1980) и красные водоросли рода *Caloglossa* (Harvey) G. Martens (Tripathi, 2009).

Использование сравнительных данных по современным аналогам микромицетов для палеоклиматических построений несколько ограничено в силу того, что современные грибы наиболее изучены из регионов с умеренным климатом, тогда как ископаемые микромицеты описаны большей частью из субтропических и тропических регионов (Stubblefield, Taylor, 1988). За последние десятилетия этот пробел был существенно восполнен (напр., Reynolds, Gilbert, 2005; Thauang, 2006; Hofmann, 2009; Piepenbring et al., 2011), однако мнение С. Стаблфилда и Т. Тейлора, что данная ситуация лимитирует выводы, касающиеся эволюции и разнообразия микроскопических грибов, по-прежнему актуально и сегодня.

Развиваясь на поверхности органов растений, эпифитные микромицеты оказываются зависимыми не только от состояния самого растения-хозяина, но и в большой степени от таких абиотических факторов среды, как влажность и температура. Наличие влаги (высокая годовая норма осадков, относительно продолжительный влажный период) абсолютно необходимо для полноценного роста мицелия гриба, формирования и развития из зародышей грибных плодовых тел (Selkirk, 1975; Limaye et al., 2007). Это обстоятельство дает основания для оценки регионального палеоклимата как такового с повышенной влажностью.

Ископаемые зародыши тириотециев *Microthyriaceae* считаются надежными индикаторами палеоклиматов (Lange, 1976). Зародыши микротириевых грибов на различных стадиях развития использовались для палеоклиматических интерпретаций в ряде исследований (напр., Dilcher, 1965; Wells, Hill, 1993; Carpenter et al.,

1994; Greenwood, 1994; Tripathi, 2009; Saxena, Tripathi, 2011; Du et al., 2012; Conran et al., 2016; Paruya et al., 2017) как индикаторы влажных тропических местообитаний растений-хозяев.

Что касается температурного фактора, то, как показывают исследования (Dilcher, 1965; Selkirk, 1975; Tripathi, 2009), эпифитные микромицеты некоторых современных родов способны развиваться и в высоких широтах. Дилчер (Dilcher, 1965) и Д. Селкирк (Selkirk, 1975) первыми указали, что к экологическим интерпретациям теплых условий, основанным на находках эпифитных микромицетов, следует относиться осторожно. Они отметили, что, хотя большинство ископаемых эпифитных микромицетов связывается с субтропической растительностью, изолированные плодовые тела встречаются в широком широтном диапазоне в плейстоценовых отложениях Северной Америки (Rosendahl, 1943), а также в широком диапазоне климатических условий в Британии (Godwin, Andrew, 1951).

Большинство исследователей поддерживает высказанное ранее Дилчером (Dilcher, 1965) мнение, что любые палеоэкологические и палеоклиматические выводы должны основываться не только на экологическом анализе ископаемых и сходных современных эпифитных грибов, но и ассоциирующих фоссилий – палиноморф, листьев, репродуктивных органов, древесины и др. Однако, по мнению М. Шервуд-Пайк и Дж. Грея (Sherwood-Pike, Gray, 1988), изобилие и разнообразие эпифитных грибов является более чувствительным показателем палеоклимата, чем состав палиноспектров и морфология листьев.

Заключения о теплом и влажном палеоклимате в многочисленных палеоботанических исследованиях были подтверждены присутствием грибных плодовых тел и спор как в палиноспектрах, так и в ассоциации с растениями-хозяевами (напр., Dilcher, 1965; Rao, Nair, 1998; Tripathi, 2009; Mandal et al., 2011; Du et al., 2012; Ma et al., 2015; Bannister et al., 2016; Paruya et al., 2017; Wang et al., 2017; Kodrul et al., 2018; Khan et al., 2019; Singh et al., 2019; Wu et al., 2019). В последнее время для реконструкции палеоклиматических условий активно используется метод CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program, <http://clamp.ib-cas.ac.cn/>). Палеоклиматические реконструкции на основе комплексных исследований фитофоссилий и ископаемых микромицетов с привлечением данных, полученных методом CLAMP, были успешно представлены в ряде работ (напр., Conran et al., 2016; Kodrul et al., 2018). Очевидно, что реконструкция палеоклиматических условий должны опираться на совокупность данных, полученных различными методами, с учетом всего спектра имеющихся макрофоссилий и палиноморф, включая остатки грибов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Палеомикологические исследования, наиболее продуктивно развивающиеся в последние десятилетия, показали взаимодействие различных таксономических групп грибов и растений на протяжении их общего исторического развития. Сегодня очевидно, что коэволюционные отношения растений и грибов, вероятно, еще недооцененные в их историческом аспекте, выступали в роли мощного фактора, проявившего себя в ключевые моменты развития биоты Земли. Грибы играли существенную роль в формировании палеопочв, становлении и эволюции наземных растений, возникновении первых фитоценозов и эволюционном развитии растительных сообществ.

Эволюционные механизмы формирования отличающейся столь высоким таксономическим и морфологическим разнообразием группы остаются во многом непознанными. В этой связи палеомикологические исследования могут быть успешно использованы в качестве индикаторов достоверности представлений о систематике царства Fungi, происхождении грибов и становлении основных ветвей их филогенетического древа, базирующихся на результатах классических морфологических исследований современной микобиоты и данных геносистематики. Палеомикологическая летопись, хотя и не лишенная ряда существенных недостатков и ограничений, документирует важнейшие этапы в становлении микобиоты Земли как особой эволюционной группы организмов, предоставляя важные свидетельства в пользу возникших на ранних этапах исторического развития коэволюционных связей грибов и различных организмов – представителей других царств живых существ. Дальнейшее совершенствование научного палеомикологического направления, в первую очередь, путем более широкого применения современной исследовательской техники, несомненно, прольет свет на ключевые вопросы систематики и филогении грибов, коэволюции грибов и других групп организмов, что также существенно для развития эволюционной теории в целом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова Г.Н., Кодрул Т.М., Цзинь Ц.Х.* Краткий очерк палинологического и палеоботанического изучения палеогеновых отложений бассейна Маомин, Южный Китай // Стратигр. Геол. корреляция. 2015. Т. 23. № 3. С. 69–95.
- Василенко Д.В., Соколова А.Б., Кодрул Т.М.* Новая форма повреждений на листьях рода *Taxodium* Richard из нижнепалеоценовых отложений Приамурья // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. М.: Изд-во ПИН РАН, 2015. С. 11.
- Дьяков Ю.Т.* Курс альгологии и микологии. М.: Изд-во МГУ, 2007. 559 с.
- Каратыгин И.В.* Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 118 с.
- Каратыгин И.В.* Грибные организмы и их роль в эволюции экосистем // Ботан. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 13–20.
- Каратыгин И.В.* Микофоссилии: современное состояние проблемы // Микология сегодня. Том 1. М.: Национальная акад. микологии, 2007. С. 10–28.
- Каратыгин И.В., Снигиревская Н.С.* Палеонтологические свидетельства о происхождении основных таксономических групп грибов // Микол. и фитопатол. 2004. Т. 38. № 5. С. 15–31.
- Левкина М.Н.* Основы микологии. Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2010. 85 с.
- Чернов И.Ю., Марфенина О.Е.* Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы // Серия “Гео-биологические системы в прошлом”. М.: ПИН РАН, 2010. С. 95–111.
- Adroit B., Girard V., Kunzmann L. et al.* Plant-insect interactions patterns in three European paleoforests of the late-Neogene – early-Quaternary // Peer J. 2018. 6:e5075 <https://doi.org/10.7717/peerj.5075>
- Agrios G.N.* Plant Pathology. Oxford: Elsevier Acad. Press, 2005. 921 p.
- Altehenger A.* Floristisch belegte Klimaschwankungen im mitteleuropäischen Pliozän der Reuver-Stufe // Palaeontogr. Abt. B. 1959. Bd 106. S. 11–77.
- Alvin K.L., Muir M.D.* An epiphyllous fungus from the Lower Cretaceous // Biol. J. Linn. Soc. 1970. V. 2. № 1. P. 55–59.
- Bannister J.M., Conran J.G., Lee D.E.* Life on the phylloplane: Eocene epiphyllous fungi from Pikopiko Fossil Forest, Southland, New Zealand // New Zeal. J. Bot. 2016. V. 54. № 4. P. 412–432.
- Berbee M.L., Taylor J.W.* Rhynie chert: a window into a lost world of complex plant-fungus interactions // New Phytologist. 2007. V. 174. № 3. P. 475–479. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02080.x>
- Berruti A., Lumini E., Balestrini R., Bianciotto V.* Arbuscular mycorrhizal Fungi as natural biofertilizers: Let's benefit from past successes // Front. Microbiol. 2016. V. 6. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01559>
- Blackwell M.* The fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species? // Amer. J. Bot. 2011. V. 98. № 3. P. 426–438.
- Carpenter R.J., Hill R.S., Jordan G.J.* Cenozoic vegetation in Tasmania: macrofossil evidence // History of the Australian Vegetation: Cretaceous to Recent. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. P. 276–298.
- Cevallos-Ferriz S.R.S., Stockey R.A.* Permineralized fruits and seeds from the Princeton chert (Middle Eocene) of British Columbia: Nymphaeaceae // Bot. Gaz. 1989. V. 150. № 2. P. 207–217.
- Clarke R.T.* Fungal spores from Vermejo Formation coal beds (Upper Cretaceous) of central Colorado // Mountain Geologist. 1965. V. 2. № 2. P. 85–93.
- Conran J.G., Bannister J.M., Reichgelt T., Lee D.E.* Epiphyllous fungi and leaf physiognomy suggest an ever-wet humid mesothermal (subtropical) climate in the late Eocene of southern New Zealand // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2016. V. 452. P. 1–10.

- Cookson I.C.* Fossil fungi from Tertiary deposits in the southern hemisphere. Part I // *Proc. Linn. Soc. New South Wales*. 1947. V. 72. P. 207–214.
- Currah R.S., Stockey R.A., LePage B.A.* An Eocene tar spot on a fossil palm and its fungal hyperparasite // *Mycologia*. 1998. V. 90. № 4. P. 667–673.
- Dilcher D.L.* Epiphyllous fungi from Eocene deposits in western Tennessee, USA // *Palaeontogr. Abt. B*. 1965. V. 116. P. 1–54.
- Ding S.-T., Sun B.-N., Wu J.-Y., Li X.-C.* Miocene Smilax leaves and associated epiphyllous fungi from Zhejiang, East China and their paleoecological implications // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2011. V. 165. № 3–4. P. 209–223.
- Donovan M.P., Wilf P., Labandeira C.C. et al.* Novel insect leaf-mining after the End-Cretaceous extinction and the demise of Cretaceous leaf miners, Great Plains, USA // *PLoS ONE*. 2014. V. 9. № 7. P. 1–35.
- Du B.-X., Yan D.-F., Sun B.-N. et al.* *Cunninghamia prae-lanceolata* sp. nov. with associated epiphyllous fungi from the upper Miocene of eastern Zhejiang, S.E. China and their palaeoecological implications // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2012. V. 182. P. 32–43.
- Edwards D., Kenrick P., Dolan L.* History and contemporary significance of the Rhynie cherts – our earliest preserved terrestrial ecosystem // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2018. V. 373 (1739): 20160489. doi.org/https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0489
- Eichwald K.E.* Naturhistorische Skizze von Lithauen, Volynien und Podolien in geognostisch-mineralogischer, botanischer und zoologischer Hinsicht. Vilnius: J. Zawadzki, 1830. 255 p.
- El Atfy H., Brocke R., Uhl D.* A fungal proliferation near the probable Oligocene/Miocene boundary, Nukhul Formation, Gulf of Suez, Egypt // *J. Micropalaeontol.* 2013. V. 32. P. 183–195.
- Ellis J.P.* The genera *Trichothyria* and *Actinopeltis* in Britain // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1977. V. 68. № 2. P. 145–155.
- Elsik W.C.* Palynology of a Paleocene Rockdale lignite, Milam County, Texas, I. Morphology and taxonomy // *Pollen Spores*. 1968. V. 10. № 2. P. 263–314.
- Elsik W.C.* Palynology of a Paleocene Rockdale lignite, Milam County, Texas, III. Errata and taxonomic revisions // *Pollen Spores*. 1970. V. 12. № 1. P. 99–101.
- Elsik W.C.* Microscopic fungal remains and Cenozoic palynostratigraphy // *Geosci. Man*. 1976. V. 15. № 1. P. 115–120.
- Erdei B., Lesiak M.* A study of dispersed cuticles, fossil seeds and cones from Sarmatian (Upper Miocene) deposits of Sopron-Püsz Pusztá (W Hungary) // *Studia Bot. Hungarica*. 1999–2000. V. 30/31. P. 5–26.
- Eriksson B.* Fossil microthyriaceous fungi from Tervola, northern Finland // *Ann. Bot. Fennici*. 1978. V. 15. № 2. P. 122–127.
- Ferreira E.P., de Arajó Carvalho M., Viviers M.C.* Palinologia (fungos) da Formação Calumbi, Paleoceno da Bacia de Sergipe, Brasil // *Arq. Mus. Nac. Rio de J.* 2005. V. 63. № 3. P. 395–410.
- García-Massini J.L., Zamaloa M. del C., Romero E.J.* Fungal fruiting bodies in the Cullen Formation (Miocene) in Tierra del Fuego, Argentina // *Ameghiniana*. 2004. V. 41. № 1. P. 83–90.
- Gilbert G.S., Reynolds D.R., Bethancourt A.* The patchiness of epifoliar fungi in tropical forests: host range, host abundance, and environment // *Ecology*. 2007. V. 88. № 3. P. 575–581.
- Godwin H., Andrew R.* A fungal fruit body common in post-glacial peat deposits // *New Phytol.* 1951. V. 50. № 2. P. 179–183.
- Göppert H.R.* Die fossilen Farrnkräuter. Breslau, Bonn: E. Webers Buchhandlung zu Bonn, 1836. 486 p. (Verh. Kais. Leopoldinisch-Carolinischen Akad. Naturforsch. Bd 17. Suppl.).
- Greenwood D.R.* Palaeobotanical evidence for Tertiary climates // *History of the Australian Vegetation: Cretaceous to Recent*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. P. 44–59.
- Halbwachs H.* Fungi trapped in amber—a fossil legacy frozen in time // *Mycol. Progr.* 2019. V. 18. № 7. P. 879–893.
- Hansen J.M.* Morphological characterization of encrusting, palynomorph green algae from the Cretaceous-Tertiary of central West Greenland and Denmark // *Grana*. 1980. V. 19. № 1. P. 67–77.
- Hawksworth D.L.* The fungal dimension of biodiversity: Magnitude, significance, and conservation // *Mycol. Res.* 1991. V. 95. № 6. P. 641–655.
- Hawksworth D.L., Lücking R.* Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 Million species // *Microbiol. Spectr.* 2017. V. 5. № 4. https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0052-2016
- Heckman D.S., Geiser D.M., Eidell B.R. et al.* Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants // *Science*. 2001. V. 293. № 5532. P. 1129–1133.
- Ho W.H., Hyde K.D.* *Pterospidium* gen. nov. to accommodate two species of *Anthostomella* from mangrove leaves // *Canad. J. Bot.* 1996. V. 74. № 11. P. 1826–1829.
- Hofmann T.A.* Plant parasitic Asterinaceae and Microthyriaceae from the Neotropics (Panama). PhD thesis. Frankfurt am Main, 2009. 408 p.
- Horodyskyj L.B., White T.S., Kump L.R.* Substantial biologically mediated phosphorus depletion from the surface of a Middle Cambrian paleosol // *Geology*. 2012. V. 40. № 6. P. 503–506. https://doi.org/10.1130/g32761.1
- Hosagoudar V., Abraham T., Goos R.* Meliolaceae of Kerala, India—II // *Mycotaxon*. 1998a. V. 66. P. 103–108.
- Hosagoudar V., Abraham T., Goos R.* Meliolaceae of Kerala, India—III // *Mycotaxon*. 1998b. V. 66. P. 109–113.
- Hosagoudar V., Abraham T., Goos R.* Meliolaceae of Kerala, India—IV // *Mycotaxon*. 1998c. V. 66. P. 115–119.
- Hughes S.J.* Fungi from the Gold Coast. II // *Mycol. Papers*. 1953. V. 50. P. 1–104.
- Hughes S.J.* Relocation of species of *Endophragmia* auct. with notes on relevant generic names // *New Zeal. J. Bot.* 1979. V. 17. № 2. P. 139–188.
- Jain K.P., Gupta R.C.* Some fungal remains from the tertiary of Kerala coast // *Palaeobotanist*. 1970. V. 18. № 2. P. 177–182.
- Jha N., Aggarwal N.* First find of *Trichothyrites*, *Notothyrites* and *Frasnacritetrus* from Permian Gondwana sedi-

- ments of Godavari Graben, India // *Phytomorphology*. 2011. V. 61. № 3–4. P. 61–67.
- Jansonius J., Kalgutkar R.M.* Redescription of some fungal spores // *Palynology*. 2000. V. 24. P. 37–47.
- Jarzen D.M., Corbett S.L., Manchester S.R.* Palynology and paleoecology of the Middle Miocene Alum Bluff flora, Liberty County, Florida, USA // *Palynology*. 2010. V. 34. № 2. P. 261–286.
- Kalgutkar R.M.* Fossil fungal fructifications from Bonnet Plume Formation, Yukon Territory // *Current Res. Geol. Surv. Canada. Pt B*. 1985. Pap. 85-18. P. 259–268.
- Kalgutkar R.M.* Paleogene fungal palynomorphs from Bonnet Plume Formation, Yukon Territory // *Bull. Geol. Surv. Canada*. 1993. V. 444. P. 51–105.
- Kalgutkar R.M.* Fossil fungi from the lower Tertiary Iceberg Bay Formation, Eureka Sound Group, Axel Heiberg Island, Northwest Territories, Canada // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1997. V. 97. № 1–2. P. 197–226.
- Kalgutkar R. M., Braman D.R.* Santonian to ?earliest Campanian (Late Cretaceous) fungi from the Milk River Formation, southern Alberta, Canada // *Palynology*. 2008. V. 32. № 1. P. 39–61.
- Kalgutkar R.M., Jansonius J.* Synopsis of Fossil Fungal Spores, Mycelia and Fructifications. Dallas: Amer. Assoc. of Stratigraphic Palynologists Foundation, 2000. 429 p.
- Kalgutkar R.M., Nambudiri E.M.V., Tidwell W.D.* Diplodites sweetii sp. nov. from the Late Cretaceous (Maastrichtian) Deccan Intertrappean Beds of India // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1993. V. 77. № 1–2. P. 107–118.
- Kalgutkar R.M., Sweet A.R.* Morphology, taxonomy and phylogeny of the fossil fungal genus *Pesavis* from northwestern Canada // *Contrib. Canad. Paleontol. Geol. Surv.* 1988. Bull. 379. P. 117–133.
- Kar R.K., Singh R.Y., Sah S.C.D.* On some algal and fungal remains from Tura Formation of Garo Hills, Assam // *Palaeobotanist*. 1972. V. 19. № 2. P. 146–154.
- Kemen E., Jones J.D.G.* Obligate biotroph parasitism: can we link genomes to life styles? // *Trends Plant Sci.* 2012. V. 17. № 8. P. 448–457.
- Khan M.A., Bera M., Bera S.* A new meliolaceos foliicolous fungus from the Plio-Pleistocene of Arunachal Pradesh, eastern Himalaya // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2019. V. 268. P. 55–64.
- Kidston R., Lang W. H.* On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Part V. The Thallophyta occurring in the peat-bed; the succession of the plants throughout a vertical section of the bed, and the conditions of accumulation and preservation of the deposit // *Trans. R. Soc. Edinb.* 1921. V. 52. № 33. P. 855–902.
- Klymiuk A.A., Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M.* Paleomycology of the Princeton chert. I. Saprotrophic hyphomycetes associated with an Eocene angiosperm, *Eorhiza arnoldii* // *Mycologia*. 2013a. V. 105. № 3. P. 521–529.
- Klymiuk A.A., Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M.* Paleomycology of the Princeton chert. II. Dark septate fungi in the aquatic angiosperm *Eorhiza arnoldii* indicate a diverse assemblage of root-colonizing fungi during the Eocene // *Mycologia*. 2013b. V. 105. № 5. P. 1100–1109.
- Köck C.* Fossile Kryptogamen aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales // *Nova Acta Leopoldina*. 1939. V. 6. № 40. P. 333–359.
- Kobune S., Kajimura H., Masuya H., Kubono T.* Symbiotic fungal flora in leaf galls induced by *Illiciomyia yukawai* (Diptera: Cecidomyiidae) and in its mycangia // *Microb. Ecol.* 2012. V. 63. № 3. P. 619–627.
- Kodrul T., Gordenko N., Sokolova A. et al.* A new Oligocene species of *Cunninghamia* R. Brown ex Richard et A. Richard (Cupressaceae) from the Maoming Basin, South China // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2018. V. 258. P. 234–247.
- Krings M., Taylor T.N., Hass H. et al.* Fungal endophytes in a 400-million-yr-old land plant: infection pathways, spatial distribution, and host responses // *New Phytologist*. 2007. V. 174. № 3. P. 648–657.
- Kumar P.* Fungal remains from the Miocene Quilon beds of Kerala State, South India // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1990. V. 63. № 1–2. P. 13–28.
- Labandeira C.C., Prevec R.* Plant paleopathology and the roles of pathogens and insects // *Intern. J. Paleopathol.* 2014. V. 4. P. 1–16.
- Labandeira C.C., Wilf P., Johnson K.R., Marsh F.* Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossils. Version 3.0. Washington, D.C.: Smithsonian Inst., 2007. 25 p.
- Lange R.T.* Fossil epiphyllous ‘germlings’, their living equivalents and their palaeohabitat indicator value // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 1976. V. 151. P. 142–165.
- Lange R.T.* Southern Australian Tertiary epiphyllous fungi: modern equivalents in the Australasian region, and habitat indicator value // *Can. J. Bot.* 1978. V. 56. № 5. P. 532–541.
- Lepage B.A., Currah R.S., Stockey R.A.* The fossil fungi of the Princeton Chert // *Int. J. Plant Sci.* 1994. V. 155. № 6. P. 828–836.
<https://doi.org/10.1086/297221>
- Lepage B.A., Currah R.S., Stockey R.A., Rothwell G.W.* Fossil ectomycorrhizae from the middle Eocene // *Amer. J. Bot.* 1997. V. 84. № 3. P. 410–412.
- Leppik E.E.* Origin and evolution of conifer rusts in the light of continental drift // *Mycopathol. Mycol. Applicata*. 1973. V. 49. P. 121–136.
- Li M., Zhao J., Tang N. et al.* Horizontal gene transfer from bacteria and plants to the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* // *Front. Plant Sci.* 2018. V. 9: 701.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00701>
- Li Y., Wu H., Chen H., Hyde K.D.* Morphological studies in Dothideomycetes: *Elsinoe* (Elsinoaceae), *Butleria*, and three excluded genera // *Mycotaxon*. 2011. V. 115. № 1. P. 507–520.
<https://doi.org/10.5248/115.507>
- Limaye R.B., Kumaran K.P.N., Nair K.M., Padmalal D.* Non-pollen palynomorphs as potential palaeoenvironmental indicators in the Late Quaternary sediments of the west coast of India // *Current Sci.* 2007. V. 92. № 10. P. 1370–1382.
- Luttrell E.S.* Taxonomy of Pyrenomycetes // *Univ. Mo. Stud., Sci. ser.* 1951. V. 24. № 3. P. 1–120.
- Lutzoni F., Nowak M.D., Alfaro M.E. et al.* Contemporaneous radiations of fungi and plants linked to symbiosis //

- Nat. Commun. 2018. V. 9: 5451.
<https://doi.org/10.1038/s41467-018-07849-9>
- Luz C.F.P., Barros M.A., Misumi S.Y. et al.* Microfósseis não polínicos como indicadores de mudanças ambientais no Holoceno médio da Lagoa Comprida, Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Estado do Rio de Janeiro, Brasil // *Hoehnea*. 2019. V. 46: e782018.
<https://doi.org/10.1590/2236-8906-78/2018>
- Ma F.-J., Sun B.-N., Wang Q.-J. et al.* A new species of Meliolinites associated with Buxus leaves from the Oligocene of Guangxi, southern China // *Mycologia*. 2015. V. 107. № 3. P. 505–511.
<https://doi.org/10.3852/14-270>
- Mandal A., Samajpati N., Bera S.* A new species of Meliolinites (fossil Meliolales) from the Neogene sediments of sub-Himalayan West Bengal, India // *Nova Hedwigia*. 2011. V. 92. № 3. P. 435–440.
- Marienfeld J.R., Unsel M., Brandt P., Brennicke A.* Viral nucleic acid sequence transfer between fungi and plants // *Trends Genet.* 1997. V. 13. № 7. P. 260–261.
- Martínez-Hernández E., Tomasini-Ortiz A.C.* Spores, hyphae and other fungal remains from the Fuentes-Rio Escondido Carboniferous basin (Campanian-Maastrichtian), Coahuila State, Mexico // *Univ. Nac. Auton. Mex. Ins. Geol. Rev.* 1989. V. 8. P. 235–242.
- Maslova N.P., Sokolova A.B., Vasilenko D.V. et al.* Endophytic micromycetes on the leaves of the genus *Taxodium* Richard (Cupressaceae) from the Lower Paleocene of the Amur Region // *Paleontol. J.* 2018. V. 52. № 12. P. 1473–1479.
- Miao Y.F., Warny S., Liu C. et al.* Neogene fungal record from IODP Site U1433, South China Sea: Implications for paleoenvironmental change and the onset of the Mekong River // *Mar. Geol.* 2017. V. 394. P. 69–81.
- Millay M.A., Taylor T.N.* Chytrid-like fossils of Pennsylvanian age // *Science*. 1978. V. 200. № 4346. P. 1147–1149.
- O'Brien B.L., Parrent J.L., Jackson J.A. et al.* Fungal community analysis by large-scale sequencing of environmental samples // *Applied Environ. Microbiol.* 2005. V. 71. № 9. P. 5544–5550.
- Oliver R.P., Ipcho S.V.S.* Arobidopsis pathology breathes new life into the necrotrophs-vs-biotrophs classification of fungal pathogens // *Mol. Plant Pathol.* 2004. V. 5. № 4. P. 347–352.
- Parsons M.G., Norris G.* Paleogene fungi from the Caribou Hills, Mackenzie Delta, northern Canada // *Palaeontogr. Abt. B*. 1999. V. 250. P. 77–167.
- Paruya D.K., Ghosh R., Bismas O. et al.* Dispersed fungal remains from the Neogene Siwalik forest of subHimalayan Arunachal Pradesh, India and their palaeoenvironmental indicative values // *J. Mycopathol. Res.* 2017. V. 55. № 3. P. 303–307.
- Piepenbring M., Hofmann T.A., Kirschner R. et al.* Diversity patterns of Neotropical plant parasitic microfungi // *Ecotropica*. 2011. V. 17. № 1. P. 27–40.
- Pirozynski K.A., Malloch D.* The origin of land plants: a matter of mycotrophism // *Bio Syst.* 1975. V. 6. № 3. P. 153–164.
- Pirozynski K.A., Weresub L.K.* The classification and nomenclature of fossil fungi // *The Whole Fungus, the Sexu-*
- al-Asexual Synthesis. Proc. of the 2nd Intern. Mycological Conf., Univ. of Calgary, Kananaskis, Alberta, Canada, V. 2.* Ottawa: Nat. Museum of Natur. Sci., National Museums of Canada, Kananaskis Foundation, 1979. P. 653–688.
- Phadtare N.R.* Palaeoecologic significance of some fungi from the Miocene of Tanakpur (U. P.) India // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1989. V. 59. № 1–4. P. 127–131.
- Phipps C.J., Rember W.C.* Epiphyllous fungi from the Miocene of Clarkia, Idaho: Reproductive structures // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2004. V. 129. № 1. P. 67–79.
- Prasad M.N.V.* Fungal remains from the Holocene peat deposits of Tripura state, Northeastern India // *Pollen Spores*. 1986. V. 28. № 3–4. P. 365–390.
- Ramanujam C.G.K., Rao K.P.* On some microthyriaceous fungi from a Tertiary lignite of south India // *Palaeobotanist*. 1973. V. 20. № 2. P. 203–209.
- Ramanujam C.G.K., Srisailam K.* Fossil fungal spores from the Neogene beds around Cannanore in Kerala state // *Botanique (Nagpur)*. 1978. V. 9. P. 119–138.
- Rao M.R., Nair K.K.* Palynological investigation of Miocene sediments exposed in Kannanellur–Kundara area, Quilon District, Kerala // *Geophytology*. 1998. V. 27. № 1–2. P. 49–59.
- Redecker D., Kodner R., Graham L.E.* Glomalean fungi from the Ordovician // *Science*. 2000. V. 289. № 5486. P. 1920–1921.
- Remy W., Taylor T.N., Hass H., Kerp H.* Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1994. V. 91 № 25. P. 11841–11843.
- Reynolds D.R., Gilbert G.S.* Epifoliar fungi from Queensland, Australia // *Aust. Syst. Bot.* 2005. V. 18. № 3. P. 265–289.
- Richards T.A., Soanes D.M., Foster P.G. et al.* Phylogenomic analysis demonstrates a pattern of rare and ancient horizontal gene transfer between plants and fungi // *Plant Cell*. 2009. V. 21. № 7. P. 1897–1911.
- Rohfritsch O.* Plants, gall midges, and fungi: A three-component system // *Entomol. Exp. App.* 2008. V. 128. № 1. P. 208–216.
- Rosendahl C.O.* Some fossil fungi from Minnesota // *Bull. Torrey Bot. Club*. 1943. V. 70. № 2. P. 126–138.
- Rosewich U.L., Kistler H.C.* Role of horizontal gene transfer in the evolution of fungi // *Ann. Rev. Phytopathol.* 2000. V. 38. P. 325–363.
- Sahay V.K., Samant B., Mude S.N.* Palaeoclimatic significance of fungal remains from marine green shales of the Naredi cliff section (Early Eocene), Kutch, Gujarat, India // *Int. Basic Appl. Res. J.* 2016. V. 2. № 5. P. 10–15.
- Samarakoon M.C., Hyde K.D., Hongsanan S. et al.* Divergence time calibrations for ancient lineages of Ascomycota classification based on a modern review of estimations // *Fungal Divers.* 2019. V. 96. P. 285–346.
- Saxena R.K., Misra N.K.* Palynological investigation of the Ratnagiri Beds of Sindhu Durg District, Maharashtra // *Palaeobotanist*. 1990. V. 38. P. 263–276.
- Saxena R.K., Tripathi S.K.M.* Indian fossil fungi // *Palaeobotanist*. 2011. V. 60. № 1. P. 1–208.
- Schmiedeknecht M.* Environmental tolerance range of Meliolales as mirrored in their horizontal and vertical distribu-

- tion patterns // *Microbiol. Res.* 1995. V. 150. № 3. P. 271–280.
- Selkirk D.R.* Tertiary fossil fungi from Kiandra, New South Wales // *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 1975. V. 100. № 1. P. 70–94.
- Shenoy B.D., Jeewon R., Hyde K.D.* Impact of DNA sequence-data on the taxonomy of anamorphic fungi // *Fungal Divers.* 2007. V. 26. P. 1–54.
- Sherwood-Pike M., Gray J.* Fossil leaf-inhabiting fungi from northern Idaho and their ecological significance // *Mycologia.* 1988. V. 80. № 1. P. 14–22.
- Shi G.L., Zhou Z.Y., Xie Z.M.* A new *Cephalotaxus* and associated epiphyllous fungi from the Oligocene of Guangxi, South China // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2010. V. 161. № 3–4. P. 179–195.
- Singh Y.R., Singh K.A., Sarkar S.* Palaeoecological significance of a palynofloral assemblage from Surma Group (Late Miocene) of Tamenglong area, Manipur, northeast India // *J. Earth Syst. Sci.* 2019. V. 128. № 2. <https://doi.org/10.1007/s12040-018-1059-4>
- Singh S.K., Chauhan M.S.* Fungal remains from the Neogene sediments of Mahuadanr valley, Latehar district, Jharkhand, India and their palaeoclimatic significance // *J. Palaeontol. Soc. India.* 2008. V. 53. № 1. P. 73–81.
- Smith P.H., Crane P.R.* Fungal spores of the genus *Pesavis* from the Lower Tertiary of Britain // *Bot. J. Linn. Soc.* 1979. V. 79. № 3. P. 243–248.
- Sohn J., Kim N., Choi S.* Morphological and functional diversity of foliar damage on *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. (Fagaceae) by herbivorous insects and pathogenic fungi // *J. Asia Pac. Biodivers.* 2017. V. 10. № 4. P. 489–508.
- Srivastava S.C., Srivastava A.K., Bhattacharyya A.P., Tewari R.* Degraded Permian palynomorphs from North-East Himalaya, India // *Permophiles.* 1999. V. 33. P. 32–36.
- Sternberg K.M.* Versuch einer geognostischen botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. V. 1(1). Leipzig: F. Fleischer, 1820. 24 s.
- Strullu-Derrien C., Spencer A.R.T., Goral T. et al.* New insights into the evolutionary history of Fungi from a 407 MA Blastocladiomycota fossil showing a complex hyphal thallus // *Phil. Trans. R. Soc. B.* 2017. V. 373. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0502>
- Stubblefield S.P., Taylor T.N.* Recent advances in palaeomycology // *New Phytologist.* 1988. V. 108. P. 3–25.
- Taylor D.L., Herriott I.C., Stone K.E. et al.* Structure and resilience of fungal communities in Alaskan boreal forest soils // *Can. J. Forest Res.* 2010. V. 40. № 7. P. 1288–1301.
- Taylor T.N., Hass H., Kerp H. et al.* Perithecial ascomycetes from the 400 million year old Rhynie chert: an example of ancestral polymorphism // *Mycologia.* 2005. V. 97. № 1. P. 269–285.
- Taylor T.N., Hass H., Remy W., Kerp H.* The oldest fossil lichen // *Nature.* 1995. V. 378. № 6554. P. 244.
- Taylor T.N., Klavins S.D., Krings M. et al.* Fungi from the Rhynie Chert: a view from the dark side // *Trans. Roy. Soc. Edinb. Earth Sci.* 2004. V. 94. P. 457–473.
- Taylor T.N., Krings M., Taylor E.L.* Fossil Fungi. L.: Acad. Press, 2015a. 382 p.
- Taylor T.N., Krings M., Taylor E.L.* Fungal diversity in the fossil record // *Systematics and Evolution. The Mycota.* Berlin, Heidelberg: Springer, 2015b. P. 259–278 (A comprehensive treatise on fungi as experimental systems for basic and applied research. V. 7B).
- Taylor T.N., Remy W., Hass H.* Fungi from the Lower Devonian Rhynie chert: Chytridiomycetes // *Amer. J. Bot.* 1992. V. 79. № 11. P. 1233–1241.
- Thaung M.M.* Biodiversity of phylloplane ascomycetes in Burma // *Australas. Mycol.* 2006. V. 25. № 1. P. 5–23.
- Tischer M., Gorczak M., Bojarski B. et al.* New fossils of ascomycetous anamorphic fungi from Baltic amber // *Fungal Biol.* 2019. V. 123. № 11. P. 804–810.
- Tripathi S.K.M.* Fungi from palaeoenvironments: their role in environmental interpretation // *Fungi from Different Environments.* Enfield: Sci. Publishers, 2009. P. 1–27.
- Tyler S.A., Barghoorn E.S.* Occurrence of structurally preserved plants in pre-Cambrian rocks of the Canadian Shield // *Science.* 1954. V. 119. № 3096. P. 606–608.
- van Geel B., Aptroot A.* Fossil ascomycetes in Quaternary deposits // *Nova Hedwigia.* 2006. V. 82. № 3–4. P. 313–329.
- van der Hammen T.* A palynological systematic nomenclature // *Boletín Geol.* 1956. V. 4. № 2–3. P. 63–101.
- Velayati S.* The first report of fungal fruit body from north of Iran “Gorgan’s Schists” // *J. Amer. Sci.* 2013. V. 9. P. 36–43.
- Vijaya, Meena K.L.* Corpuscles in the Permian pollen from India // *J. Palaeontol. Soc. India.* 1996. V. 41. P. 57–61.
- Vishnu A., Khan M.A., Bera M. et al.* Fossil Asterinaceae in the phyllosphere of the eastern Himalayan Neogene Siwalik forest and their palaeoecological significance // *Bot. J. Linn. Soc.* 2017. V. 185. № 2. P. 147–167.
- Visscher H., Sephton M.A., Looy C.V.* Fungal virulence at the time of the end-Permian biosphere crisis? // *Geology.* 2011. V. 39. № 9. P. 883–886.
- Wang Z., Sun B., Sun F. et al.* Identification of two new species of *Meliolinites* associated with Lauraceae leaves from the middle Miocene of Fujian, China // *Mycologia.* 2017. V. 109. № 4. P. 676–689.
- Wells A.K., Hill R.S.* Epiphyllous microorganisms as palaeoclimate estimators: the developmental sequence of fungal ‘germlings’ on their living host // *Austral. Syst. Bot.* 1993. V. 6. № 5. P. 377–386.
- Worobiec G., Worobiec E.* Epiphyllous fungi from the Oligocene shallow-marine deposits of the Krabbedalen Formation, Kap Brewster, central East Greenland // *Acta Palaeobot.* 2013. V. 53. № 2. P. 165–179.
- Worobiec G., Worobiec E.* Epiphyllous fungi from Miocene deposits of the Bełchatów Lignite Mine (Central Poland) // *Mycosphere.* 2017. V. 8. № 8. P. 1003–1013.
- Wu X.-K., Zavalova N.E., Kodrul T.M. et al.* Northern Hemisphere megafossil of *Dacrycarpus* (Podocarpaceae) from Miocene of South China and its evolutionary and palaeoecological implication // *J. Syst. Evol.* 2020. <https://doi.org/10.1111/jse.12534>
- Xu S.L., Kodrul T.M., Wu Y. et al.* Early Oligocene fruits and leaves of *Burretiodendron* (Malvaceae s.l.) from South China // *J. Syst. Evol.* 2020. <https://doi.org/10.1111/jse.12577>

Recent Studies of Co-Evolutionary Relationships of Fossil Plants and Fungi: Success, Problems, Prospects

N. P. Maslova, A. V. Tobias, T. M. Kodrul

A study of consortive relationships between plants and fungi in the historical aspect facilitated our understanding of the patterns and processes associated with evolutionary history of the members of these two kingdoms, the ecosystem function, and the formation of existing biodiversity. This review of recent paleomycological research focuses on the analysis of their main directions, objectives and prospects. We consider the main preservation types of fossil micromycetes and the opportunity to study them using modern research techniques. The significance of paleomycological research for paleoecological interpretations and paleoclimatic reconstructions is shown. We also discuss a further improvement of the classification systems of damage types on plant fossils by different agents, particularly by fungi.

Keywords: Fungi, paleomycology, micromycetes, classification of damage types on plant fossils, paleophytopathology

УДК 564.1:551.781(477)

НОВЫЕ ВИДЫ CARDIIDAE (BIVALVIA) ИЗ ЭОЦЕНА УКРАИНЫ

© 2021 г. А. А. Березовский*

Криворожский национальный университет, Кривой Рог, Украина

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

Поступила в редакцию 17.03.2020 г.

После доработки 10.04.2020 г.

Принята к публикации 10.04.2020 г.

Из палеогеновых отложений Украины описываются три новых вида двустворчатых моллюсков, принадлежащих семейству Cardiidae: *Freneixicardia picturata* (верхний эоцен, г. Днепр), *Loxocardium marmoreum* (средний эоцен, г. Канев) и *Schedocardia imperfecta* (средний эоцен, г. Ингулец). Перепишется вид *Loxocardium denticostatum* (Berezovsky, 1998) в связи с тем, что при его первоначальном описании, наряду с типичными, использовались экземпляры, которые в данной работе отнесены к другому, новому виду *L. marmoreum*.

Ключевые слова: моллюски, раковины, палеоген Украины

DOI: 10.31857/S0031031X21010049

При изучении двустворчатых моллюсков семейства Cardiidae Lamarck, 1809 из верхнеэоценовых детритовых песков Рыбальского карьера г. Днепра (Днепропетровска) [основные сведения о местоположении и геологии данного местонахождения моллюсков опубликованы автором ранее (Berezovsky, 2015)] было установлено, что кардииды, относившиеся различными исследователями к виду *Freneixicardia hausmanni* (Philippi), имеют резко отличную от данного таксона скульптуру. Изучение морфологических особенностей этого таксона на экземплярах очень хорошей сохранности позволило отнести их к новому виду *F. picturata*, описание которого приводится ниже.

Появление дополнительного материала инициировало повторное изучение экземпляров вида *Loxocardium denticostatum* (Berezovsky, 1998), который был ранее описан как представитель рода *Laevicardium* на основании исследований створок из среднеэоценовых отложений г. Ингульца и г. Канева (Березовский, 1998). В результате выяснилось, что первоначальное описание *L. denticostatum* основано на анализе раковин двух очень похожих видов. Некоторые из экземпляров (из окрестностей г. Канева) принадлежат новому виду. Ниже приводится уточненное описание вида *L. denticostatum* и описание нового вида, в основу которого положены раковины из среднеэоценовых песков г. Канева.

Также в данной работе описывается новый вид *Schedocardia imperfecta*, который найден в крепких окремненных алевролитовых гнездах, вклю-

ченных в зеленовато-серые алевритовые глины староингулецкой свиты (средний эоцен) карьера Ингулецкого горно-обогатительного комбината (ГОК) г. Ингульца (Березовский, 2009). Скульптура этого вида оказалась весьма оригинальной, что и позволило обособить данные экземпляры в новый вид. Его описание и изображение приводятся ниже. Ранее представители рода *Schedocardia* из палеогеновых отложений Украины не описывались.

Все изображенные в работе створки Cardiidae хранятся в геологическом музее Криворожского национального ун-та (ГМ КНУ).

СЕМЕЙСТВО CARDIIDAE LAMARCK, 1809

Род *Freneixicardia* Schneider, 2002

Freneixicardia picturata Berezovsky, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1–3

Название вида от *picturatus* *лат.* – живописный.

Голотип – ГМ КНУ, № М-150/01, молодая левая створка с максимально сильно развитой скульптурой; Украина, г. Днепр, Рыбальский карьер; верхний эоцен, мандриковские слои.

Описание. Раковины высотой до 28 мм, почти овальные, с хорошо выступающей, почти центральной макушкой, сильновыпуклые. Высота створок немного превышает их длину. Все края раковины дугообразные, плавно переходят друг в друга. Задний край изредка может быть почти прямым. Кончик макушки клювовидно загнут вниз и отогнут в сторону переднего края. Апи-

кальный угол колеблется от 97° до 122° . Задний перегиб плавный, округленный. Заднее поле плоское, центральное; передние поля явно выпуклые.

Наружная поверхность покрыта 39–42 узкими, рельефными (высотой до 0.5 мм) радиальными ребрами, разделенными примерно такими же по ширине желобообразными интеркостальными промежутками.

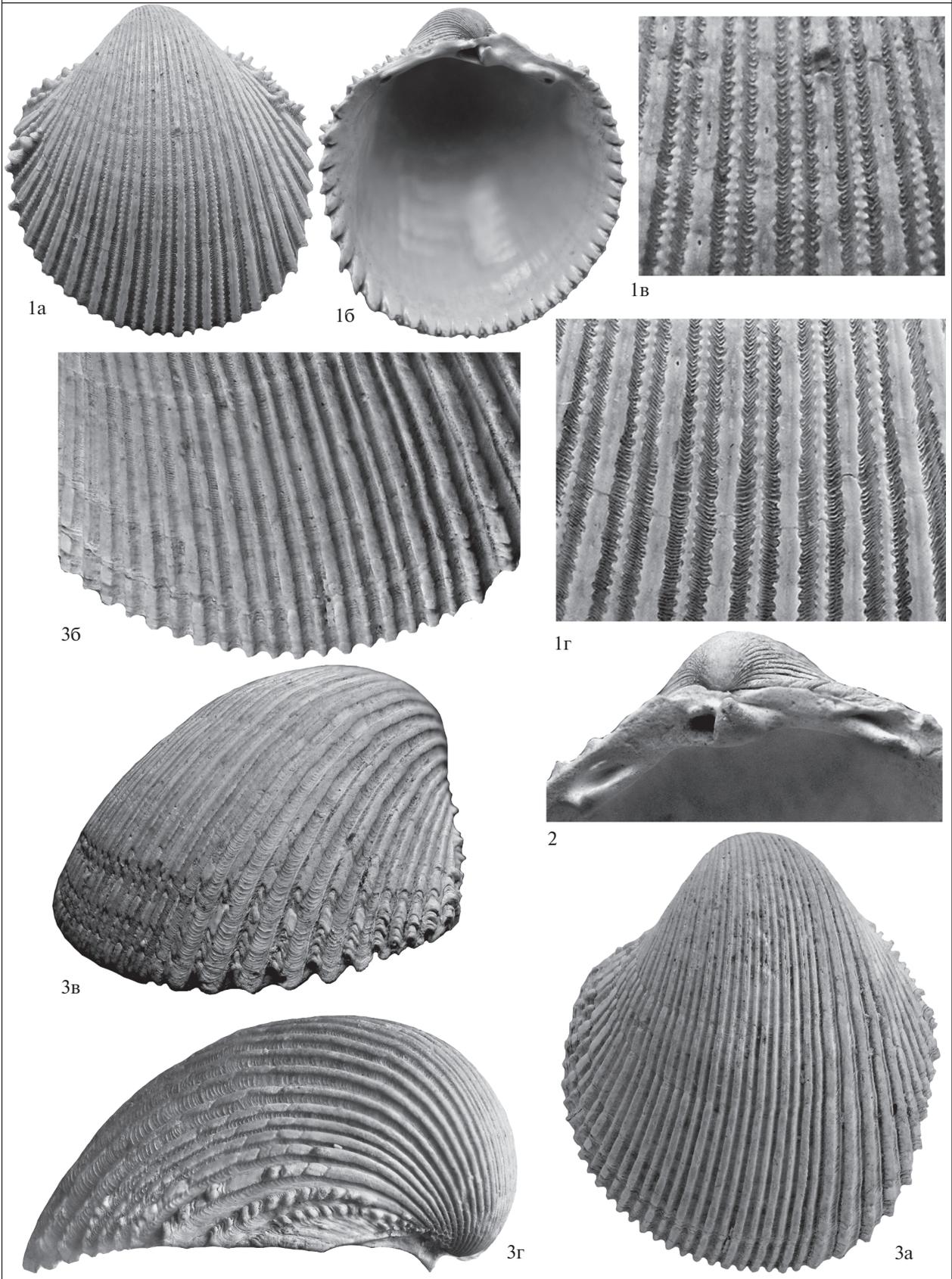
На всех имеющихся экземплярах на переднем и центральном полях наблюдается правильное чередование “толстых” и “тонких” ребер. Ширина вершин “тонких” ребер достигает 0.30–0.35 мм, ширина вершин “толстых” ребер – 0.50–0.55 мм. Первое ребро, если считать от передней ветви кардинального края, “тонкое”, второе – “толстое”, третье – “тонкое”, четвертое – опять “толстое” и т.д. “Тонкие” ребра обладают узко-трапециевидным или треугольным поперечным сечением, “толстые” – широко-трапециевидным. Наклон склонов ребер у этих двух типов ребер одинаков и по отношению к поверхности раковины в середине центрального поля равен около 55° . У самых крупных раковин вблизи нижнего края расстояние между серединами соседних ребер на центральном поле не превышает 1.0 мм. Ширина оснований как толстых, так и тонких ребер достигает 0.70–0.75 мм. На центральном поле, на удалении 20 мм от макушки, на участке шириной 10 мм умещается 10 ребер. Вершины “толстых” ребер плоские или очень слабо выпуклые, вершины “тонких” ребер округленные, выпуклые. Интеркостальные промежутки глубокие, округленно-треугольного поперечного профиля. Дно промежутков между радиальными ребрами вогнуто в поверхность раковины, плавно переходит в склоны ребер. Как дно интеркостальных промежутков, так и склоны ребер покрыты короткими, очень тонкими (до 0.05 мм толщиной), дугообразно или V-образно изогнутыми, очень низкими, пластинчатыми концентрическими струйками. Расстояние между соседними струйками заметно колеблется даже на одной створке. На одних участках эти струйки отстоят друг от друга на расстоянии около 0.05 мм, на других – на расстоянии около 0.25 мм. Обычно расстояние между струйками находится в пределах 0.10–0.20 мм. В общем, эти струйки более сближены и более отчетливы на передней половине центрального поля. У самых крупных створок из имеющихся в коллекции на центральном поле вблизи нижнего края, на участке высотой в 1 мм, как правило, умещается до 8–10 струек. При максимальном развитии скульптуры и при идеальной сохранности образцов эти струйки имеются и на вершинах ребер. Часто в местах соединения склонов ребра с его вершиной, как с передней части, так и с задней части ребра, образуется нависающий над

склонами ребер узкий козырек. Иногда подобный козырек отсутствует, иногда очень отчетлив.

На заднем поле и на заднем перегибе радиальные ребра по толщине не чередуются, они примерно одинаковые по ширине и обладают поперечным сечением сложной конфигурации. Подобных ребер 10–11. Их общей чертой является наличие низкой, но очень отчетливой ступеньки в основании передних склонов ребер. Бровка этой ступеньки очень резкая, угловатая, ее передний склон почти вертикальный, а вершина – почти горизонтальная. Над этой ступенькой возвышается вертикально поставленная оставшаяся часть (занимающая примерно $2/3$ общей высоты склона) переднего склона ребра, которая резко переходит (бровка угловатая) в слабовыпуклую вершину. Ширина вершин ребер задней части створки постепенно увеличивается от заднего перегиба (где равна 0.50–0.55 мм) до задней ветви кардинального края, где достигает ширины 0.7–0.8 мм. В этом же направлении увеличивается и наклон задних склонов ребер. На заднем перегибе их наклон равен около 60° , а у задней ветви кардинального края задние склоны ребер поставлены почти вертикально. В основании задних склонов ступенька, характерная для передних склонов, отсутствует. У ребер заднего перегиба и заднего поля часто в местах соединения их склонов с вершиной, как спереди, так и сзади ребра, образуется нависающий над склонами ребер узкий козырек (иногда подобный козырек отсутствует). По ширине интеркостальных промежутков на заднем поле створки выделяется передняя область, занимающая примерно $2/3$ части общей площади заднего поля, и более узкая задняя область. На передней области ширина интеркостальных промежутков начинает постепенно увеличиваться от начала заднего перегиба к заднему краю. У края самых крупных раковин на этом участке ширина промежутков изменяется от 0.5 до 1.5 мм. Подобных промежутков – шесть. Следующие три промежутка относятся к задней области. Они более узкие, чем предыдущие, и имеют между собой примерно одинаковую ширину, которая у нижнего края достигает 0.45–0.50 мм. Оставшиеся два интеркостальных промежутка более широкие, чем три предыдущих; их ширина доходит до 0.7–1.0 мм. Как и на центральном поле, дно всех интеркостальных промежутков и склоны ребер (в том числе и поверхности ступеньки в основании ребер) заднего перегиба и заднего поля несут тонкие, низкие, дугообразно изогнутые, пластинчатые, поперечные струйки. Толщина и разреженность этих струек подобны таковым струек центрального поля.

При максимальной степени развития скульптуры в местах, где склоны ребер сливаются с их вершинами, все ребра (на переднем, центральном, заднем полях, переднем и заднем перегибе)

Таблица I



обладают козырьками (как с передней, так и с задней части ребер). Причем, козырьки регулярно зазубрены. На “толстых” ребрах зубцы треугольные, на “тонких” ребрах — полукруглые. В первом случае, на одном ребре зубцы переднего козырька, как правило, размещаются против зубцов заднего козырька. А во втором случае, зубцы переднего и заднего козырьков обычно расположены в шахматном порядке (редко — друг напротив друга).

Также при максимальной степени развития скульптуры, помимо присутствия многочисленных, регулярных, тончайших поперечных струек, покрывающих всю поверхность раковины (как ребра, так и их промежутки), на вершинах “толстых” ребер расположен ряд достаточно крупных и высоких шипов. Эти шипы легко отпадают и очень редко сохраняются, даже на абсолютном непотертых, глянцево-створках. Шипы плоские, с треугольным продольным сечением, с узко-эллипсоидным основанием и овальной или круглой (в поперечном сечении) вершиной. Они занимают почти всю ширину вершины ребер и располагаются вплотную друг к другу. В середине центрального поля на удалении в 10 мм от макушки диаметр длинного (радиального) поперечника шипов равен 1.1–1.2 мм, а высота — около 0.7 мм. По мере удаления от макушки размеры шипов постепенно увеличиваются. Передний и задний склоны шипов, так же как и склоны ребер, покрыты дуговидными, тончайшими поперечными струйками. “Тонкие” ребра без шипов, но по срединам их вершин проходит отчетливый нитевидный валик, имеющий ширину до 0.10–0.15 мм. Поперечные струйки, покрывающие склоны ребер и их вершины, охватывают и вершины этих срединных валиков. Чередование ребер, обладающих шипами с ребрами, несущими срединный валик, сохраняется и на заднем поле, несмотря на то, что здесь чередование “толстых” и “тонких” ребер отсутствует. На ребрах заднего поля шипы обладают утолщенно-дисковидными, а не заостренными вершинами. Эти диски вдавлены в эллипсоидное основание шипа и поставлены перпендикулярно или почти перпендикулярно к плоскости вершины ребра. На переднем поле шипы имеют все ребра, в том числе и “тонкие”. Но на “тонких” ребрах шипы на вершинном срединном валике низкие, недоразвитые. Шипы на

“толстых” ребрах переднего поля имеют круглое поперечное сечение своих вершин. Данные шипы обладают игольчатым или бугорчатым обликом. Боковые поверхности шипов ребер этой части раковины, так же как и боковые поверхности шипов ребер заднего поля, покрыты тончайшими поперечными струйками.

Замочный аппарат в правой створке состоит из двух кардинальных и трех отчетливых латеральных зубов. Кардинальный зуб 3b мощный, высокий, представляет собой острый трехгранный шип, загнутый в виде крючка к макушке. Основание зуба расширенное, треугольное в поперечном сечении, вершина — заостренная. Нижняя грань этого зуба выпуклая, верхние грани (передняя и задняя) плоские. Зуб 3a очень маленький и низкий, прямой, представлен неясной прямоугольной пластиной, торчащей в сторону плоскости смыкания створок. Зуб 3a не сливается с зубом 3b. Нижние латеральные зубы AI и PI очень отчетливые, хорошо выступающие, пластинчатые, плоские и короткие, треугольные в продольном сечении. Зуб AIII самый тонкий и маленький, достаточно хорошо различается. Этот зуб короткий, тонкий и низкий. На некоторых створках имеется неясный, зачаточный латеральный зуб PIII, который отделен от поверхности задней ветви кардинального края очень узкой, тонкой и неглубокой бороздкой.

В левой створке кардинальные зубы 2 и 4b отчетливые, не соединены друг с другом. Зуб 2 высокий, представляет собой плоскую треугольную пластину, загнутую в виде крючка к макушке. Зуб 4b заметно меньшего размера, пирамидальный. Латеральный зуб AI ясный, он плоский, короткий, сильно выступающий, треугольный в продольном сечении. Латеральный зуб PII очень низкий, по очертанию напоминает зуб AI, но примерно в два раза меньше его. Под латеральными зубами находятся две маленькие ямки для вложения латеральных зубов AI и PI противоположной створки.

Нимфа короткая, располагается сразу позади макушки. Напоминает утолщенную, короткую пластину, которая по своей длинной оси плавно загнута вверх. Боковые грани этой пластины примерно параллельны плоскости смыкания створок, а верхняя, узкая грань направлена в сторону макушки.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1–3. *Freneixicardia picturata* sp. nov.: 1 — голотип ГМ КНУ, № М-150/01, молодая левая створка с максимально развитой скульптурой: 1a — снаружи, ×3.5, 1б — изнутри, ×3.5, 1в — скульптура участка створки, расположенного на середине центрального поля, ×11, 1г — скульптура участка створки в нижней половине центрального поля, ×11; 2 — экз. ГМ КНУ, № М-50/04, замочный аппарат правой створки, ×4.8; 3 — паратип ГМ КНУ, № М-150/2, взрослая левая створка со слабо развитой скульптурой: 3a — снаружи, ×3.4, 3б — скульптура в нижне-задней части центрального поля, ×5.2, 3в — характер скульптуры на заднем перегибе, ×5.7, 3г — характер скульптуры заднего поля и щитка, ×6.5; Рыбальский карьер, г. Днепр; верхний эоцен.

Лунула очень узкая, едва просматривается, без скульптуры; отделяется от остальной поверхности створки радиальным рядом маленьких бугорков. Щиток отчетливый, примерно в три раза шире лунулы, отгораживается от остальной поверхности створки радиальным рядом сравнительно мощных и высоких шипов или бугорков. Еще один радиальный ряд бугорков, но более маленьких, проходит посередине щитка.

Мускульные отпечатки округленно-трапециевидные, вдавлены слабо. Задний отпечаток немного больший по размеру и более отчетливый. Мантийная линия очень слабая, у самых больших створок она удалена от нижнего края на расстояние 2.0–2.5 мм. Внутренняя поверхность в нижней половине створок со слабой негативной скульптурой. Нижний край створок отчетливо зазубрен. Зубцы имеют трапециевидную форму.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	ДЗ	Вп	СУ	СР	СВ
М-150/01	15.3	16.2	8.8	6.5	1.06	0.58	0.40
М-150/02	20.2	23.8	12.6	11.0	1.18	0.62	0.46
М-150/05	22.8	26.0	13.7	10.5	1.14	0.60	0.40

Примечание. Здесь и далее: Д – длина раковины, В – высота, ДЗ – длина заднего края, Вп – выпуклость, СУ – степень удлиненности (В/Д), СР – степень равносторонности (ДЗ/Д), СВ – степень выпуклости (Вп/В).

Изменчивость. У этого вида встречаются экземпляры с двумя крайними типами скульптур: с “полностью развитой” и с “ослабленной”. Кроме того, имеются створки, которые позволяют проследить постепенный переход между этими крайними типами скульптур.

У раковин с полностью развитой скульптурой с передней и задней стороны все радиальные ребра обладают хорошо проявленными зазубренными боковыми козырьками, а вершины ребер несут радиальные ряды шипов. Все элементы скульптуры этих экземпляров облакаются отчетливыми, сильно сближенными, низкими, пластинчатыми, микроскопическими концентрическими струйками.

Ребра раковин с ослабленной скульптурой боковых козырьков не имеют, зазубренность просматривается только на единичных ребрах и только на небольших по длине участках. Шипы отсутствуют. Концентрические струйки имеются только на дне интеркостальных промежутков и на нижней половине склонов ребер.

Необходимо отметить, что раковины с полностью развитой скульптурой могут восприниматься как раковины с ослабленной скульптурой за счет их сохранности, так как этот вид обладает очень тонким наружным слоем, который легко отшелушивается, особенно с вершин ребер. А

именно на этом слое находятся концентрические струйки, козырьки и шипы. В результате исчезновения данного слоя раковины с полностью развитой скульптурой выглядят как экземпляры с ослабленной скульптурой. Причем, визуально судить об отсутствии данного слоя весьма затруднительно, так как поверхность ребер без этого слоя выглядит вполне естественно. Определить факт отшелушивания наружного слоя можно только по нахождению его остатков на поверхности раковины.

Сравнение. Из палеогеновых отложений Европы известно всего два вида рода *Freneixicardia* (Schneider, 2002) – *F. verrucosa* (Deshayes) (средний эоцен Франции) и *F. hausmanni* (Philippi) (латдорфский региоюрис Германии). При сравнении створок этих видов с экземплярами описанного нового вида с полностью развитой скульптурой их разграничение произвести достаточно легко. Створки нового вида отличаются формой поперечного сечения “тонких” ребер (она треугольная или узко-трапециевидная, а не почти квадратная), наличием концентрических струек, покрывавших всю поверхность раковины, присутствием зазубренных бортиков с боков вершин “толстых” ребер, наличием срединного радиального валика на вершинах “тонких” ребер, а также заметно более широкими интеркостальными промежутками (у известных видов они примерно в два раза уже вершин ребер, а у нового вида по ширине они примерно равны ребрам).

Створки с ослабленной скульптурой или потертые экземпляры отличить уже сложнее. Они очень сильно напоминают вид *F. hausmanni*. В этом случае различие нужно проводить по ширине интеркостальных промежутков. У нового вида интеркостальные промежутки всегда будут примерно равны ширине вершин ребер, а у *F. hausmanni* и *F. verrucosa* – заметно уже ребер.

Замечания. При установлении рода *Freneixicardia* Й. Шнайдер (Schneider, 2002) указал, что его представители наиболее похожи на раковины рода *Afrocadium*, но отличаются чередованием “толстых” и “тонких” радиальных ребер даже на наружной поверхности юных и молодых раковин (у *Afrocadium* чередование ребер начинает появляться на поздних стадиях роста), всегда выпуклыми вершинами ребер, другой формой шипов, которые различаются только на ребрах переднего и заднего полей и которые достаточно далеко отстоят друг от друга на одном ребре.

На экземплярах из верхнеэоценовых отложений Украины удалось рассмотреть, что шипы располагаются на всех ребрах, и находятся они вплотную друг к другу. Но эти элементы украшения ребер очень легко отпадают и могут отсутствовать даже на образцах отличной сохранности,

поэтому восстановить первоначальный характер шиповатости чрезвычайно сложно.

Материал. 27 створок из типового местонахождения.

Под *Loxocardium* Cossmann, 1886

Loxocardium denticostatum (Berezovsky, 1998)

Табл. II, фиг. 3

Laevicardium (*Laevicardium*) *denticostatum*: Бerezовский, 1998, с. 38, табл. II, фиг. 5, 6.

Голотип — ГМ КНУ, № Bv-176/4, молодая правая створка; Украина, г. Ингулец, карьер Ингулецкого ГОКа; средний эоцен.

Описание. Створки высотой до 35 мм, квадратно-округленные, с мощной, сильно выступающей, центральной макушкой, сильно выпуклые. Вертикальная линия, соединяющая центр макушки и нижний край, располагается почти перпендикулярно к горизонтальной линии, проходящей по касательной через дугу нижнего края. Кончик макушки клювовидно загнут внутрь раковины и повернут в сторону переднего края. Задний край прямой или слабо выгнут наружу, соединяется с задней ветвью кардинального края под углом 120°–125°. Кардинальный край угловато-изогнутый. Остальные края створки дуговидно изогнуты наружу. Апикальный угол равен около 120°. Задний перегиб отчетливый, угловато-округленный. Заднее поле слабовогнутое, центральное и переднее поля явственно выпуклые.

Наружная поверхность покрыта 43–49 (обычно 44–46) низкими, узко-лентовидными радиальными ребрами шириной до 1.6 мм. Раковина имеет интеркостальные промежутки шириной до 0.4–0.7 мм и регулярную боковую зазубренность. Наиболее широкие ребра располагаются на переднем перегибе и на задней части переднего поля, наиболее узкие — на передней части заднего поля. Наиболее широкие интеркостальные промежутки находятся на центральном поле вблизи заднего перегиба, наиболее узкие — на центральном поле вблизи переднего перегиба и на заднем перегибе (из-за сильного наклона ребер, проходящих по заднему перегибу, кажется, что в этом месте интеркостальные промежутки сравнительно широкие). В середине центрального поля на удалении 25 мм от макушки на участке длиной 10 мм умещается девять ребер шириной 0.8 мм (промежутки между ними имеют ширину 0.20–0.25 мм). Ребра в поперечном сечении прямоугольные или почти прямоугольные. Вершины ребер плоские или слабовыпуклые, гладкие, без вторичных элементов скульптуры. Склоны ребер прямые, поставлены перпендикулярно к поверхности раковины, их высота примерно в 2.5 раза меньше ширины ребер. Дно интеркостальных промежутков плоское, прямое, в некоторых ме-

стах слабовогнутое, желобообразное, покрыто отчетливыми, очень рельефными, прямыми или очень слабо дугообразно изогнутыми поперечными струйками (перемычками) толщиной до 0.15 мм. Обычно перемычки отстоят друг от друга на расстояние 0.10–0.15 мм. На некоторых участках раковины происходит их сгущение. В этом случае расстояние между соседними перемычками не превышает 0.05 мм. Замечено, что сгущение перемычек приурочено к местам остановки роста раковины и отмечает положение нижнего края раковины на разных этапах роста. Наиболее отчетливо перемычки развиты в интеркостальных промежутках задней половины раковины. На удалении 10–15 мм от макушки дно интеркостальных промежутков гладкое, без перемычек. Боковая зазубренность ребер развита как с переднего, так и с заднего бока ребра, и приурочена к месту соединения склонов с вершиной ребра. Зазубренность регулярная, представлена маленькими треугольными зубцами, высота которых достигает 0.1 мм, а ширина основания — 0.25–0.30 мм. Расстояние между вершинами соседних зубцов не превышает 0.3–0.4 мм. На участке высотой 1 мм умещается три–четыре зубца. На переднем и центральном полях, а также и на задней половине заднего поля радиальные ребра обладают симметричным поперечным профилем, а плоскость их вершин располагается параллельно поверхности раковины. На передней половине заднего поля плоскость вершин радиальных ребер сильно наклонена в сторону переднего края. В результате эти ребра имеют высокие задние и низкие передние склоны. Высокие задние склоны несут очень отчетливые косо расположенные (наклон небольшой) к длинной оси ребра короткие, дуговидные или прямые струйки. Низкие передние склоны без подобных струек.

Лунула покрыта радиальными 3–13 рядами шипов, поставленных перпендикулярно или почти перпендикулярно к поверхности лунулы. На некоторых створках большинство рядов шипов замещаются на ряды, состоящие из разреженных округлых бугорков. Шипы плоские, треугольной формы, согнуты вдоль длинной своей оси, из-за чего имеют V-образное поперечное сечение. Их вершины заострены. Два–четыре подобных ряда шипов есть и на поверхности щитка. Поверхности лунулы и щитка слабовогнутые.

В правой створке кардинальный зуб 3b мощный, высокий, представляет собой плоскую треугольную пластину, загнутую в виде крючка к макушке. Зуб 3a маленький, низкий, прямой, напоминает прямоугольную пластину, торчашую в сторону плоскости смыкания створок. Зуб 3a своей задней частью слит с зубом 3b. На некоторых правых створках этот зуб не развит. Нижние латеральные зубы AI и PI хорошо просматриваются. Они сильно выступающие, пластинчатые, плос-

кие и короткие, треугольные в продольном сечении. Зуб АIII самый тонкий и маленький, но достаточно отчетливый. Он узкий, низкий, короткий, треугольный в продольном сечении. Латеральный зуб РIII отсутствует, его функцию осуществляет сформированная в виде бортика задняя часть задней ветви кардинального края. В левой створке кардинальные зубы 2 и 4b развиты хорошо. Зуб 2 высокий, крючкообразный, имеет широкое, треугольное основание, заостренную, шилообразную, немного загнутую в сторону макушки вершину. Зуб 4b меньшего размера, пирамидальный. Латеральный зуб АII очень отчетливый, плоский, короткий, сильно выдающийся, трапециевидный в продольном сечении. Латеральный зуб РII едва намечается. Он низкий, короткий, в виде уплощенного и удлиненного бугорка.

Нимфа короткая, находится сразу позади кончика макушки. Напоминает толстую, короткую пластину, которая по своей длинной оси плавно загнута в сторону макушки. Боковые грани нимфы располагаются примерно параллельно плоскости смыкания створок, а верхняя, узкая грань направлена в сторону макушки.

Мускульные отпечатки ясные, овальные. Задний отпечаток немного больший по размеру. Мантийная линия не просматривается даже на створках идеальной сохранности. Внутренняя поверхность в нижней половине створок с четкой негативной скульптурой. Нижний край створок зазубрен. Зубцы имеют прямоугольную форму.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	ДЗ	Вп	СУ	СП	СВ
И-176/04	23.0	23.7	14.0	9.6	1.03	0.61	0.41
И-176/05	26.5	27.5	14.6	11.0	1.04	0.55	0.40
И-176/09	27.5	26.7	13.0	10.5	0.97	0.47	0.39

Изменчивость. На одних раковинах все вершины радиальных ребер заднего поля имеют слабую центральную бороздку, которая по ширине занимает примерно 1/4–1/3 часть вершины (как у голотипа). Бороздка желобообразного об-

лика, очень мелкая, с плавными бровками, без резких границ. Особенно эта борозда выражена на ребрах, покрывающих задний перегиб. На других створках вершины ребер заднего поля (а также и других ребер) абсолютно без следов подобной борозды. Серединные бороздки иногда проявляются (более редко) и на вершинах ребер переднего перегиба и переднего поля.

Ширина ребер центрального поля на раковинах из различных местонахождений испытывает небольшие колебания. Так, замечено, что на двух правых створках высотой 30 мм на центральном поле ширина ребер немного различается, при этом ширина интеркостальных промежутков в этой части раковины у данных экземпляров также немного отличается (интеркостальные промежутки будут немного уже у створки, обладающей более широкими ребрами). У одной из этих створок ширина срединных ребер центрального поля у нижнего края равна 0.80–0.85 мм (ширина промежутков между ними равна 0.50 мм), у другой — 1.0–1.2 мм (ширина промежутков между ними равна 0.35–0.40 мм). Вследствие такого механизма “компенсации” ширины ребер шириной интеркостальных промежутков число ребер на одном горизонтальном уровне на единицу длины у рассматриваемых створок будет примерно одинаково. На удалении 30 мм от макушки в середине центрального поля на участке шириной 10 мм у створки, имеющей узкие ребра, будет уместиться 7.5 ребер, у створки с широкими ребрами — семь ребер.

С р а в н е н и е. Данный вид хорошо отличается от всех других таксонов, похожих по форме раковин и габитусу ребер, постоянным наличием по бокам плоских гладких ребер отчетливых, регулярных треугольных зубчиков и присутствием в интеркостальных промежутках ясных поперечных струек.

Наиболее похожим на него является вид *L. umbonatum* Cossmann (нижнеэоценовые, кюизские отложения окрестностей Gap, Альпийский регион Франции), у которого также имеется боковая зубчатость ребер. Но описанный таксон

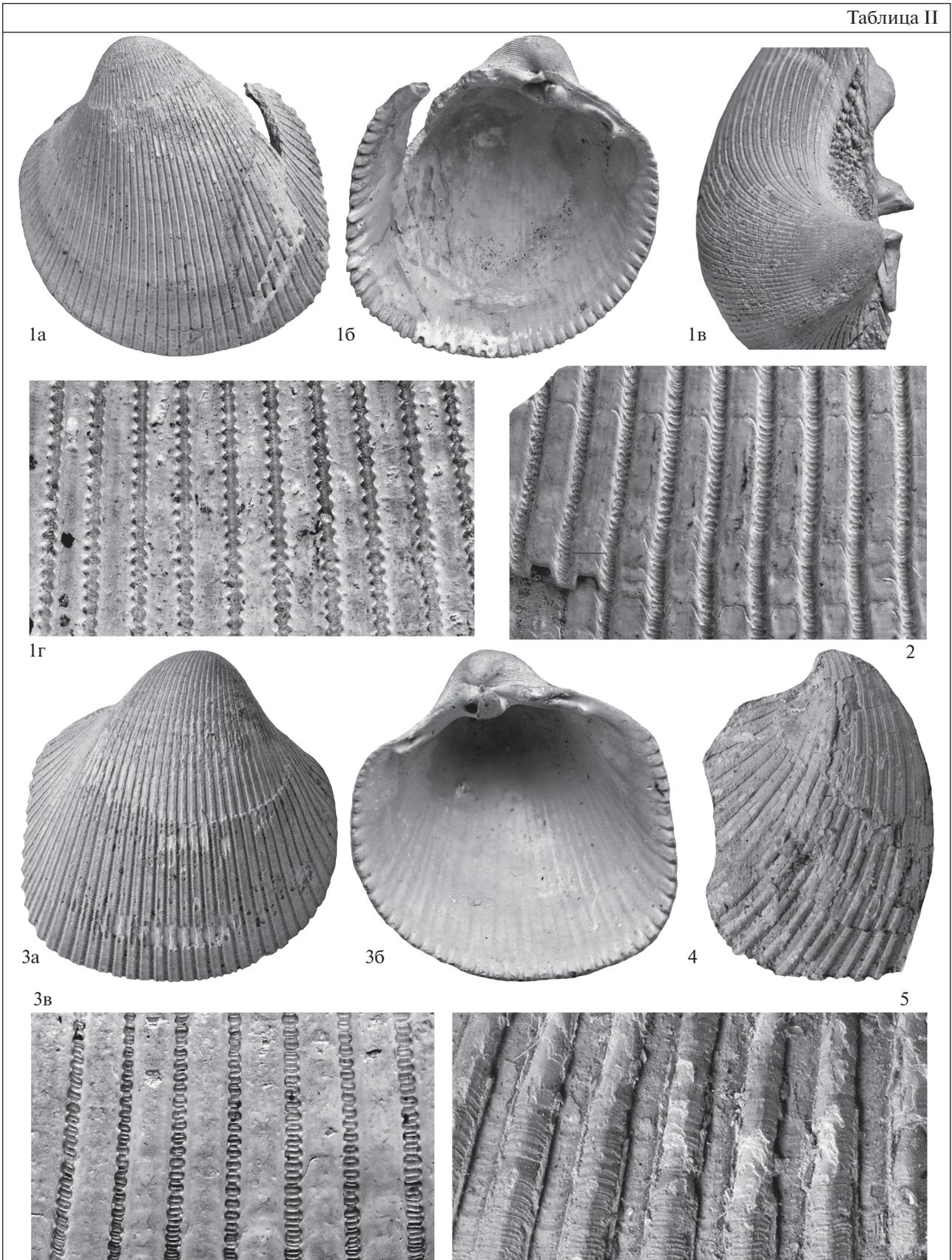
Объяснение к таблице II

Фиг. 1, 2. *Loxocardium margoreum* sp. nov.: 1 — голотип ГМ КНУ, № К-152/09, левая створка: 1а — снаружи, ×1.3, 1б — изнутри, ×1.3, 1в — лунула и ее скульптура, ×2.7, 1г — характер скульптуры в середине центрального поля, где отчетливо просматривается боковая зазубренность ребер (концентрические струйки в интеркостальных промежутках отсутствуют), ×8.4; 2 — экз. ГМ КНУ, № К-152/03, обломок левой створки снаружи, на данном участке хорошо просматриваются поперечные струйки в интеркостальных промежутках (боковая зазубренность ребер отсутствует), ×3.6; овраг у г. Канева; средний эоцен.

Фиг. 3. *Loxocardium denticostatum* (Berezovsky, 1998), голотип ГМ КНУ, № И-176/04, молодая правая створка: 3а — снаружи, ×2.5, 3б — изнутри, ×2.5, 3в — характер скульптуры в нижней половине центрального поля, ×10.5, карьер Ингулецкого ГОКа, г. Ингулец; средний эоцен.

Фиг. 4, 5. *Schedocardia imperfecta* sp. nov.: 4 — голотип ГМ КНУ, № И-400/01, молодая левая створка в породе, вид со стороны заднего перегиба, ×4.5; 5 — экз. ГМ КНУ, № И-400/02, обломок левой створки снаружи, увеличенное изображение скульптуры, ×9.3; карьер Ингулецкого ГОКа, г. Ингулец; средний эоцен.

Таблица II



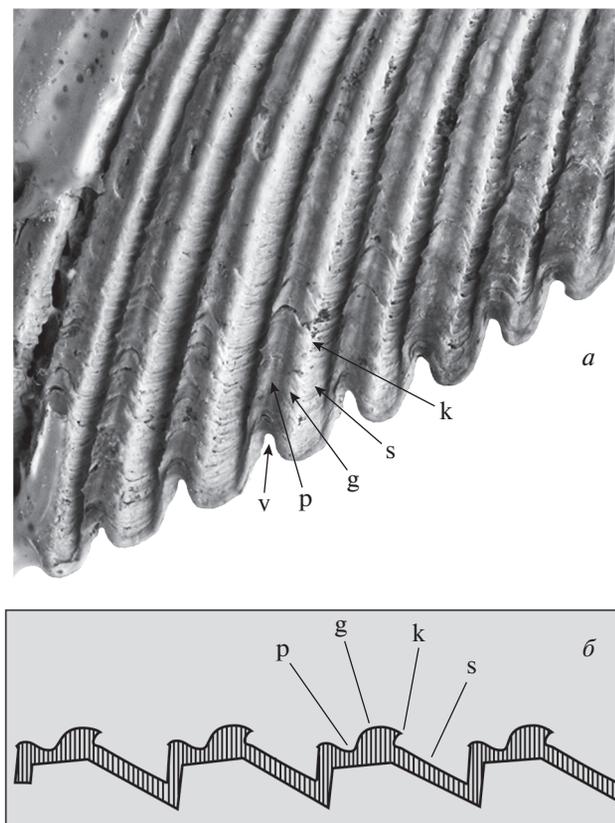


Рис. 1. Характер скульптуры в нижней части заднего поля вблизи заднего перегиба у левой створки *Loxocardium marmoreum* sp. nov., голотип ГМ КНУ, № К-152/09: *a* – фотография участка заднего поля, $\times 6$; *b* – поперечный профиль ребер, $\times 7$. Обозначения: *g* – задняя часть вершины ребра, располагающаяся между вершинной бороздкой и задним склоном ребра, *k* – козырек над задним склоном ребра, *p* – желобкообразная вершинная бороздка на ребре, *s* – задний склон ребра, покрытый поперечными дугообразными струйками, *v* – вырез напротив вершинной средней бороздки.

хорошо отличается от *L. umbonatum* заметно более плавным задним перегибом.

З а м е ч а н и е. Перенесение этого вида из рода *Laevicardium* в род *Loxocardium* произведено, благодаря замечанию известного специалиста в области систематики кардиид С.В. Попова, рецензировавшего первую версию данной статьи, который отметил отличия строения микроstructures данного вида от таковой типичных раковин *Laevicardium*. По Попову (1977, с. 19), микроstructure створок *Laevicardium* состоит из двух основных слоев, а их линии нарастания в радиальном срезе прямые, не отогнутые к макушке (группа А). У створок описанного выше вида в микроstructure четко просматриваются три слоя: сравнительно тонкий наружный слой, очень толстый средний слой (занимающий около 80% толщины створки) и тонкий внутренний слой. Линии

роста в наружном слое отгибаются к макушке. По Попову (1977, с. 24), подобная микроstructure относится к группе Г, в которую входит и род *Loxocardium*.

При первичном описании *L. denticostatum* (Березовский, 1998) совместно с типичными экземплярами этого вида использовались створки из песков бучакской свиты Украины, которые, как выяснилось позднее, необходимо отнести к другому, новому виду (его описание приводится ниже). В данной статье приводится описание вида *L. denticostatum*, основанное только на типичных его представителях (из среднеэоценовых пород южного склона Украинского щита). Строение геологического разреза, откуда происходит голотип и большинство экземпляров этого вида, можно найти в работе А.А. Березовского и Ж.-М. Пако (2019).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний эоцен Украины (верхняя часть лютетского яруса): малиновская и староингулецкая свиты южного склона Украинского щита.

М а т е р и а л. 15 створок из песков карьера Ингулецкого ГОКа и окрестностей г. Никополя.

***Loxocardium marmoreum* Berezovsky, sp. nov.**

Табл. II, фиг. 1, 2

Cardium gigas Defrance: Макаренко, Зелинская, 1982, с. 68, табл. 11, фиг. 7, табл. 12, фиг. 2.

Н а з в а н и е вида от *marmoreus* *lat.* – мраморный.

Г о л о т и п – ГМ КНУ, № К-152/09, левая створка; Украина, овраг у г. Канева; средний эоцен, бучакская свита.

О п и с а н и е (рис. 1). Створки высотой до 62 мм, квадратно-округленные, с мощной, сильно выступающей, заметно смещенной вперед макушкой, сильно выпуклые. Макушка сильно наклонена к переднему краю. Кончик макушки клювовидно завернут внутрь раковины и повернут вперед. Задний край в середине прямой, по краям – дугообразный, соединяется с задней ветвью кардинального края под углом 125° – 127° . Кардинальный край угловато-изогнутый (перегиб находится под макушкой). Остальные края створки плавно дуговидные. Апикальный угол равен 116° – 118° . Задний перегиб отчетливый, угловато-округленный. Заднее поле слабоогнутое, центральное и переднее поля выпуклые.

Наружная поверхность покрыта 53–56 низкими, узко-лентовидными радиальными ребрами шириной до 1.8–2.0 мм. Высота склонов ребер не превышает 0.5 мм. Интеркостальные промежутки достигают ширины 0.5 мм. У створок высотой до 45–48 мм ребра с регулярной, правильной зазубренностью по бокам. У более крупных экземпляров боковая зазубренность ребер в нижней части

раковин выражена плохо, на некоторых ребрах не просматривается. Самые широкие ребра располагаются на задней половине переднего поля, наиболее узкие — на передней части заднего поля (где их ширина примерно на 60% меньше ширины ребер переднего поля). Наиболее широкие интеркостальные промежутки находятся на центральном поле вблизи заднего перегиба, наиболее узкие — на центральном поле вблизи переднего перегиба (здесь они примерно в два раза уже, чем вблизи заднего перегиба). В середине центрального поля на удалении 25 мм от макушки на участке длиной 10 мм умещается десять ребер. На этом горизонтальном уровне толщина ребер равна 0.8 мм, а промежутки между ними не превышают 0.15 мм в ширину. В поперечном сечении ребра трапециевидные, реже прямоугольные. Вершины ребер гладкие, без вторичных элементов скульптуры, в основном плоские, реже слабо-выпуклые. Обычно основания ребер немного шире их вершин, а склоны ребер явственно наклонны к центру ребра. В нижней части крупных раковин дно интеркостальных промежутков слабоогнутое, желобообразное. Поперечный профиль интеркостальных промежутков трапециевидный. У створок высотой до 40 мм дно интеркостальных промежутков очень узкое, в виде борозды, а поперечный профиль интеркостальных промежутков имеет треугольную форму. Дно интеркостальных промежутков в нижней части взрослых раковин обычно покрыто отчетливыми, рельефными, очень низкими, дугообразными или V-образными, короткими, концентрическими струйками (перемычками), имеющими вершину толщиной до 0.1 мм. Эти перемычки отстоят друг от друга на расстояние 0.10–0.20 мм. На некоторых участках раковины происходит их сгущение, в этом случае расстояние между соседними перемычками не превышает 0.05 мм. Сгущенные перемычки находятся сразу над линией остановки роста, отмечающей положение нижнего края раковины на одном из этапов роста. Ниже полосы с сильно сближенными перемычками (сразу под линией остановки роста) находится полоса (высотой около 1 мм), на которой перемычки сильно сглажены и едва намечаются. После этой полосы располагается достаточно широкая (около 10 мм и более) горизонтальная лента с хорошо развитыми и отчетливыми перемычками. Затем располагается узкий участок со сгущенными перемычками, который опять отмечает момент следующего этапа остановки роста, и т.д. На удалении 15–20 мм (на некоторых экземплярах до 35 мм) от макушки дно интеркостальных промежутков без перемычек. По морфологии данные перемычки напоминают невысокие, тонкие пластины, располагающиеся на низком, расширенном, треугольном в поперечном сечении основании. На некоторых стадиях роста перемычки

полностью не формировались. Из-за этого на наружной поверхности имеются горизонтальные ленты высотой до 5 мм, на которых находятся только следы от перемычек. На участке дна интеркостального промежутка высотой 1 мм обычно умещается пять–шесть перемычек.

Боковая зазубренность ребер развита как с переднего, так и с заднего бока; она появляется на удалении 10–15 мм от макушки и приурочена к верхней половине склонов ребер. Зазубренность правильная, регулярная, представлена маленькими треугольными зубцами, выступающими за пределы ребер на расстояние около 0.15 мм. Ширина основания зубцов достигает 0.35 мм. На одной стороне ребра расстояние между вершинами соседних зубцов не превышает 0.3–0.4 мм. На участке ребра высотой 1 мм умещаются три зубца.

На центральном поле, на задней половине заднего поля и на передней половине переднего поля радиальные ребра обладают одинаковыми по высоте передним и задним склонами, а их вершины располагаются параллельно поверхности раковины. На передней половине заднего поля и задней половине переднего поля, вблизи перегибов раковины, вершины радиальных ребер наклонены к поверхности раковины (в сторону переднего края). В результате эти ребра обладают сравнительно высокими задними и очень низкими передними склонами (рис. 1). Задние склоны этих ребер покрыты отчетливыми, слабо дуговидно изогнутыми, короткими поперечными струйками, которые по облику, размерам и расстоянию между ними аналогичны перемычкам дна интеркостальных промежутков ребер центрального поля. Низкие передние склоны без подобных струек, но иногда на их некоторых участках они также просматриваются.

Все вершины ребер заднего и переднего полей, заднего и переднего перегибов имеют отчетливую радиальную бороздку шириной до 0.25 мм (рис. 1). Эта бороздка на заднем крае отмечена хорошо выраженной, достаточно глубокой выемкой (см. v на рис. 1, a). Серединная бороздка на вершинах ребер, проходящих по центральному полю, отсутствует.

Лунула отчетливая, на своей поверхности несет до 13 радиальных рядов заостренных шипов, которые поставлены перпендикулярно или почти перпендикулярно к поверхности лунулы. На некоторых створках ряды шипов не развиты. На них просматриваются только несколько рядов неотчетливых, низких неправильных бугорков. Шипы плоские, треугольной формы, согнуты вдоль длинной своей оси, из-за чего имеют V-образное поперечное сечение. Два–четыре ряда похожих шипов есть и на более узкой поверхности щитка. Поверхности лунулы и щитка слабоогнутые

Таблица 1. Ширина интеркостальных промежутков у *Loxocardium marmoreum* и *L. denticostatum* на различном удалении от макушки

Ширина интеркостальных промежутков	Вид	
	<i>L. marmoreum</i>	<i>L. denticostatum</i>
на удалении 15 мм	0.15 мм	0.15–0.20 мм
на удалении 20 мм	0.15 мм	0.20–0.25 мм
на удалении 25 мм	0.15–0.20 мм	0.25–0.30 мм
на удалении 30 мм	0.20–0.25 мм	0.35–0.45 мм
на удалении 40 мм	0.25–0.30 мм	–
на удалении 50 мм	0.40–0.45 мм	–
на удалении 60 мм	0.60–0.70 мм	–

В левой створке кардинальные зубы 2 и 4b хорошо развиты. Зуб 2 высокий, крючкообразный, имеет широкое, треугольное основание, заостренную, немного отогнутую в сторону макушки вершину. Зуб 4b меньшего размера, пирамидальный. Латеральный зуб АП очень отчетливый, плоский, короткий, сильно выдающийся, трапециевидный в продольном сечении. Латеральный зуб РП едва намечается, он низкий, короткий, в виде уплощенного и удлиненного бугорка. Замочный аппарат правой створки из-за сохранности имеющихся экземпляров не изучен.

Нимфа короткая, находится сразу позади кончика макушки, напоминает толстую, короткую пластину, которая по своей длинной оси плавно загнута вверх. Боковые грани нимфы располагаются примерно параллельно плоскости смыкания створок, а верхняя, узкая грань направлена в сторону макушки. Она плоская, часто с остатками связки.

Мышечные отпечатки ясные, овальные. Задний отпечаток немного больший по размеру. Мантийная линия очень слабая, просматривается только на передней половине створок идеальной сохранности. Внутренняя поверхность в нижней половине створок со слабой негативной скульптурой. Нижний край створок зазубрен. Зубцы имеют отчетливо трапециевидную форму.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	ДЗ	Вп	СУ	СП	СВ
К-152/09	41.4	43.6	26.0	16.0	1.05	0.63	0.37
К-152/01	–	62.3	–	26.0	–	–	0.42
К-152/02	–	37.5	–	15.3	–	–	0.41

Изменчивость. На одной створке (высотой 37 мм) на большей верхней части интеркостальные промежутки гладкие, а в нижней части несут очень ослабленные, низкие, невыразительные поперечные струйки. Обычно промежутки между ребрами обладают достаточно отчетливы-

ми поперечными струйками. Хотя на каждой створке имеются участки (в нижней половине экземпляров), где эти перемычки или отсутствуют, или сильно ослаблены. Почти всегда перемычки между ребрами отчетливо дугообразно или V-образно изогнуты. Только между ребрами переднего перегиба попадаются небольшие, по высоте, участки, где две–пять перемычек почти прямые или прямые.

Сравнение. По форме раковины, а также по наличию боковой правильной зубчатости на боковых склонах ребер, поперечных перемычек в интеркостальных промежутках и одинаковой ширины ребер этот вид очень напоминает описанный выше *L. denticostatum* (Berezovsky), но отличается заметно большим наклоном макушки к переднему краю и более узкими интеркостальными промежутками (табл. 1), из-за чего число радиальных ребер у нового вида будет на 4–13 ребер больше. У *L. denticostatum* число ребер колеблется в пределах 43–49, у *L. marmoreum* – 53–56 (переходных экземпляров по количеству ребер не встречено).

Кроме того, эти виды отличаются формой поперечного сечения ребер. У *L. marmoreum* поперечное сечение ребер трапециевидное (из-за этого под боковыми зубчиками верхних склонов ребер можно видеть незазубренные с боков основания ребер), у *L. denticostatum* поперечное сечение ребер прямоугольное (под зубчиками верхних склонов ребер основание ребер не просматривается). Из-за различного поперечного сечения ребер у сравниваемых видов различается и форма зубцов нижнего края. У *L. marmoreum* зубцы нижнего края имеют отчетливо трапециевидное очертание, у *L. denticostatum* – прямоугольное. Форма поперечного сечения ребер оказывает влияние и на очертание поперечного сечения интеркостальных промежутков. У *L. marmoreum* поперечное сечение промежутков между ребрами на центральном поле имеет треугольную (на одних экземплярах) или полукруглую (на других экземплярах) форму, у *L. denticostatum* – прямоуголь-

ную (на задней половине центрального поля) и полукруглую (на передней половине центрального поля). Замечено также, что срединная борозда на вершинах ребер заднего и переднего полей, заднего и переднего перегибов у *L. marmoreum* присутствует на всех имеющихся экземплярах. У *L. denticostatum* в основном все вершины ребер без борозды, но иногда встречаются экземпляры (напр., голотип вида), у которых вершины ребер на задней и передней частях раковины имеют очень слабую, едва намечающуюся срединную бороздку. Кроме того, раковины описанного вида имеют более крупные размеры. Так, самый крупный экземпляр *L. marmoreum* обладает высотой около 62 мм, в то время как имеющиеся в коллекции створки *L. denticostatum* не превышают в высоту 35 мм.

Распространение. Средний эоцен Украины (нижняя часть лютетского яруса): бучакская свита северо-восточного склона Украинского щита.

Материал. 14 створок из песков и песчаников из оврагов г. Канев.

Под *Schedocardia* Stewart, 1930

Schedocardia imperfecta Berezovsky, sp. nov.

Табл. II, фиг. 4, 5

Название вида от *imperfectus* *лат.* — неполный.

Голотип — ГМ КНУ, № И-400/01, молодая левая створка в породе; Украина, г. Ингулец, зап. борт карьера Ингулецкого ГОКа; средний эоцен, староингулецкая свита.

Описание. Раковины высотой до 30 мм, округленно-четырёхугольной формы, заметно выпуклые. Высота створок немного превышает их длину. Макушка мощная, округленная, умеренно выступающая. Задний перегиб округленный.

Наружная поверхность центрального и заднего полей покрыта сравнительно широко расставленными, низкими радиальными ребрами, имеющими пятиугольный поперечный профиль. У створок высотой 25–30 мм ребра достигают в толщину 1.0 мм, а ширина промежутков между ними не превышает 0.5 мм (здесь и далее измерения различных параметров скульптуры проводились на наружной поверхности обломков створок, которые обладали неповрежденным наружным слоем, так как извлеченные из окремненной породы створки обычно оказывались без тонкого наружного слоя). На макушке ширина интеркостальных промежутков примерно равна ширине ребер. Так, на удалении 1 мм от макушки толщина ребер и ширина промежутков между ними равна около 0.1 мм. Ребра имеют очень низкие вертикальные склоны и выпуклые, угловато-округленные вершины. Посередине каждого ребра проходит тон-

кая нитевидная радиальная струйка. Интеркостальные промежутки обладают слегка выпуклым дном. На удалении 0.6–0.7 мм от макушки, сначала на ребрах переднего поля и в их промежутках, а затем на ребрах центрального поля и в их промежутках появляются тончайшие (0.05 мм), дугообразные концентрические струйки, отстоящие друг от друга на расстоянии около 0.1 мм. На ребрах эти струйки охватывают вершинный валик и направлены выпуклостью к макушке. В интеркостальных промежутках данные струйки направлены своей выпуклостью к нижнему краю. На ребрах и в интеркостальных промежутках толщина поперечных струек одинакова. С ростом раковины ребра становятся выше за счет увеличения высоты треугольной верхней части ребер, а в середине интеркостальных промежутков появляется тонкая нитевидная радиальная струйка. Кроме этого, у основания каждого склона ребра имеется достаточно углубленная тонкая бороздка. Эти бороздки придают отчетливую рельефность немного выпуклому дну интеркостального промежутка. Характер скульптуры переднего поля не выяснен. Внутреннее строение не определено, удалось лишь констатировать принадлежность этого вида к кардидам.

Размеры. Экз. № И-400/01: длина — 12 мм, высота — 14 мм, выпуклость — 5 мм.

Сравнение. Неизвестны виды *Schedocardia*, которые бы обладали вышеописанной скульптурой наружной поверхности раковин. А именно: пятиугольным поперечным профилем ребер, наличием на вершинах ребер срединного валика, выпуклым дном интеркостальных промежутков, присутствием по середине дна каждого интеркостального промежутка отчетливого центрального валика (он становится заметен только в нижней части створок высотой более 20 мм) и характером ориентировки концентрических струек (на ребрах они направлены своей выпуклостью к макушке, в промежутках ребер — выпуклостью к нижнему краю).

Материал. 4 экз. из типового местонахождения.

* * *

Хочу выразить свою искреннюю признательность сотруднику Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН С.В. Попову за помощь, оказанную им в процессе исследования описанных выше кардид и за ценные замечания к рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березовский А.А. Новые виды Carditidae и Cardiidae (Bivalvia) из среднего эоцена Украины // Палеонтол. журн. 1998. № 3. С. 35–40.

Березовский А.А. Староингулецкая свита (средний эоцен, Кривбасс): расчленение, возраст и корреляция // Геол.-мін. вісник. 2009. № 1–2(21–22). С. 35–66.

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

Макаренко Д.Е., Зелинская В.А. Моллюски среднего эоцена платформенной Украины. Киев: Наук. думка, 1982. 168 с.

Понов С.В. Микроструктура раковины и систематика кардий. М.: Наука, 1977. 124 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 153).

Berezovsky A.A. Upper Eocene bivalves from Dnepropetrovsk, Ukraine: Nuculida and Arcida // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 9. P. 987–1099.

Schneider J.A. Phylogeny of cardiid bivalves (cockles and giant clams): revision of the Cardiinae and the importance of fossils in explaining disjunctive biogeographical distributions // Zool. J. Linn. Soc. 2002. V. 136. P. 321–369.

New Species of Cardiidae (Bivalvia) from the Eocene of Ukraine

A. A. Berezovsky

Three new species of Cardiidae: *Freneixicardia picturata*, *Loxocardium marmoreum*, *Schedocardia imperfecta* from the Middle and Upper Eocene of Ukraine are described. The species *Loxocardium denticostatum* (Berezovsky) from the Middle Eocene of Ukraine is redescribed.

Keywords: Mollusca, shells, Paleogene of Ukraine

УДК 564.329.61:551.782.12(470.6)

ПЕРВАЯ НАХОДКА *PARTHENINA MODESTA* (SORGENFREI) (GASTROPODA, PYRAMIDELLIDAE) В ТАРХАНЕ (МИОЦЕН) ЗАПАДНОГО ПРЕДКАВКАЗЬЯ

© 2021 г. А. В. Гужов*

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

*e-mail: avguzhov.paleo@mail.ru

Поступила в редакцию 12.12.2018 г.

После доработки 12.02.2019 г.

Принята к публикации 18.09.2020 г.

Из тархана Восточного Паратетиса описывается вид *Parthenina modesta* (Sorgenfrei, 1958), прежде известный только из миоцена Северного моря.

Ключевые слова: *Parthenina modesta*, неоген, миоцен, Восточный Паратетис, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X21010153

Изучение тарханских отложений Западного Предкавказья сопровождалось отбором проб на малакофауну. В результате было обнаружено много прежде неизвестных мелкоразмерных видов гастропод. Среди них оказалась пирамиделлида, отнесенная автором к виду *Parthenina modesta* (Sorgenfrei, 1958). Этот вид был известен из миоценовых отложений Северного моря, однако никогда ранее не отмечался в неогене средиземноморских бассейнов и Атлантического побережья. Как показано на реконструкциях в атласе по палеогеографии Паратетиса (Lithological..., 2004), связь Северного моря с Паратетисом и Средиземноморьем в неогене отсутствовала. Приведенные реконструкции базируются на предшествующих исследованиях. Связи Паратетиса с другими морскими бассейнами в палеогене и неогене подробно обсуждались Т. Бальди (Báldi, 1989). Он показал, что только в палеогене между Паратетисом и Северным морем существовало два пролива. Первый располагался вдоль Рейнского грабена и закрылся к концу олигоцена. Второй пролив проходил с территории Польши на Украину через Днепровско-Донецкую впадину и исчез ближе к олигоцену. Бальди исключил более поздние связи между Паратетисом и Северным морем. Сходная картина показана Ф. Рёглем (Rögl, 1999). В новейшем обзоре (Popov et al., 1993) последняя связь Паратетиса и средиземноморских бассейнов с Северным морем указывается к концу олигоцена, в хатте. Однако самые ранние находки *P. modesta* датируются ранним миоценом (поздний бурдигал).

В настоящее время тархан Восточного Паратетиса коррелируется по палеомагнитным данным и наннопланктону со средней частью лангия (Palsu et al., 2019). Следовательно, вид *P. modesta* мог проникнуть в Паратетис через проливы со средиземноморскими бассейнами, обогнув европейскую сушу через Атлантику. Поэтому разумно было бы ожидать находок этого вида на пути миграции. Отсутствие *P. modesta* в средиземноморских бассейнах можно объяснить плохой изученностью малакофауны среднего и нижнего миоцена. Последняя сводка по пирамиделлидам этого региона была сделана Ф. Сакко (Sacco, 1892). В ней указан только один вид для лангия, и ни одного для нижнего миоцена. Остальные виды называются с серравалия (у Сакко как *Elveziano*). С тех пор изученность семейства не улучшилась. Наиболее полно изучены баденские моллюски Центрального Паратетиса. Баден коррелируется с лангием и нижней частью серравалия. Но только у В. Фридберга изображены раковины, очень похожие на *P. modesta* (Friedberg, 1928: табл. 27, фиг. 11), из нижнего бадена Корытницы (Польша). Они определены как *Eulimella nitidissima* (Montagu). Фридберг в диагнозе указал трансаксиальный протоконх, который не показан на рисунке, но характерен для определяемого вида. Он изобразил раковины с оборотами, завитыми в одной плоскости, как у *Parthenina modesta*, с коаксиальным протоконхом. Прочие признаки также соответствуют таковым у *P. modesta*.

В таксономических списках атлантического миоцена (Франция), изученность биоты которо-

го значительно лучше, отсутствует *P. modesta*. П. Лозуа (Lozouet et al., 2001) описывает из аквитана Франции очень похожую форму под названием *Murchisonella cf. bezanconi* (Cossmann, 1892). Она отличается от *P. modesta* более плоскозавитым протоконхом и более развитой спиральной скульптурой. Также *M. bezanconi* имеет более глубокий опистоциртный изгиб линий нарастания вверху оборота. Не известно, есть ли у сравниваемого вида колумеллярная складка, которая, как у *Parthenina modesta*, может быть не видна со стороны устья.

Из-за того, что *P. modesta* обладает коаксиальным протоконхом, выпуклыми оборотами и сильно изогнутыми назад линиями роста, этот вид сильно напоминает представителей семейства *Murchisonellidae*. Однако хорошо развитая колумеллярная складка свидетельствует о принадлежности *P. modesta* семейству *Pyramidellidae*.

В работе Г. Штейна и др. (Stein et al., 2016) продемонстрированы виды *Parthenina* с редуцированной или слабо развитой скульптурой. Это *Parthenina cimbrica* (Kautsky, 1925), у которого ранние скульптурированные обороты сменяются гладкими, или *P. nodifera* (Sorgenfrei, 1958) и *P. toftlundensis* (Sorgenfrei, 1958) со слабо выраженной скульптурой. По другим признакам они демонстрируют высокое сходство с *P. modesta*, что подтверждает принадлежность последнего к роду *Parthenina*.

P. modesta из миоцена Северного моря приурочен к комплексам моллюсков, обитавших при нормальной солености. Типовое местонахождение (Дания) *P. modesta* характеризуется переслаиванием слюистых глин и средне-мелкозернистых песков (Sorgenfrei, 1958). В пачке Мисте (Нидерланды) находки приурочены к пескам (Janssen, 1986). По литологии других местонахождений данных нет. В Восточном Паратетисе *P. modesta* известен из “типичных” тарханских комплексов. К последним можно отнести сообщества из известковых более или менее алевроитовых глин и тарханского мергеля с характерным для них обилием раковин *Euspira* и *Aporrhais*. Все сообщества, из которых были собраны раковины *P. modesta*, приурочены к верхней сублиторали. Вероятно, они располагались вблизи границы воздействия регулярных штормов, т.е., на глубине порядка 50 м. Находка *P. modesta* в тархане показывает, что вид был способен переносить значительное изменение солености. Для среднего тархана она оценивается автором в интервале между 20 и 30‰. При этом плотность популяций достигает большой величины на фоне падения видового разнообразия сообществ. Так, в публикациях по фауне Северного моря (Sorgenfrei,

1958; Janssen, 1986; Stein et al., 2016) это выборки до первых десятков раковин, тогда как на р. Пшехе насыщенность достигает 90–100 раковин на килограмм породы.

Оригиналы к статье хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), колл. № 5646. Исследование поддержано проектом РФФИ 17-05-00047.

ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Под *Parthenina Bucquoy, Dautzenberg et Dollfus, 1883*

Parthenina modesta (Sorgenfrei, 1958)

? *Eulimella nitidissima*: Friedberg, 1928, табл. 27, фиг. 11.

Chrysallida modesta: Sorgenfrei, 1958, с. 309, табл. 67, фиг. 228, табл. 68, фиг. 228.

Chrysallida (*Parthenina*) *modesta*: Janssen, 1984, с. 342, табл. 14, фиг. 8; Kuster-Wendenburg, 1986, с. 373, табл. 1, фиг. 6; Moths et al., 2010, с. 84, табл. 46, фиг. 4; Stein et al., 2016, с. 145, рис. 75a–f.

Evalea sp.: Wienrich, 2007, с. 743, табл. 122, фиг. 5, табл. 160, фиг. 6.

Голотип — Геологическая служба Дании, без указания номера; Дания, скважина у д. Арнум; средний миоцен, формация Арнум. Изображение: Sorgenfrei, 1958, табл. 67, фиг. 228.

Описание (рис. 1). Очень маленькая раковина высотой около 2 мм, состоящая из одного гладкого оборота коаксиального протоконха и не менее пяти оборотов телеоконха. Обороты телеоконха выпуклые, с максимальной шириной в нижней половине боковой стороны, разделенные углубленным швом. Боковая сторона плавно переходит в выпуклое основание. Поверхность оборотов гладкая, или видны тончайшие спиральные струйки. Линии нарастания четко выраженные, вверху оборота образуют опистоциртный изгиб, ниже переходя в прозоциртные. На стобике хорошо выраженная колумеллярная складка, которая в устье не видна, а обнаруживается при размывании раковины. Устье овальное, округлое спереди, с неутолщенной наружной губой.

Замечания. Г. Винрих (Wienrich, 2007, с. 739, табл. 122, фиг. 2 и табл. 160, фиг. 2) отнес к *P. modesta* другой вид, который отличается более коренастой раковиной из быстрее растущих в диаметре оборотов и с медиаксиальным протоконхом. Также сомнительно определение *P. modesta* по единственному мелкому фрагменту из формации Грам, тортон, Дания (Schnetler, 2005, с. 120, табл. 9, фиг. 3).

Распространение. Верхний бурдигал — лангий бассейна Северного моря (формация Арнум, пачка Мисте, региоярус хемморий, рейнбекский: север Германии, Дания, Нидерланды); средний тархан Западного Предкавказья.

Материал. Средний тархан: Краснодарский край, Апшеронский р-н, станция Ширван-

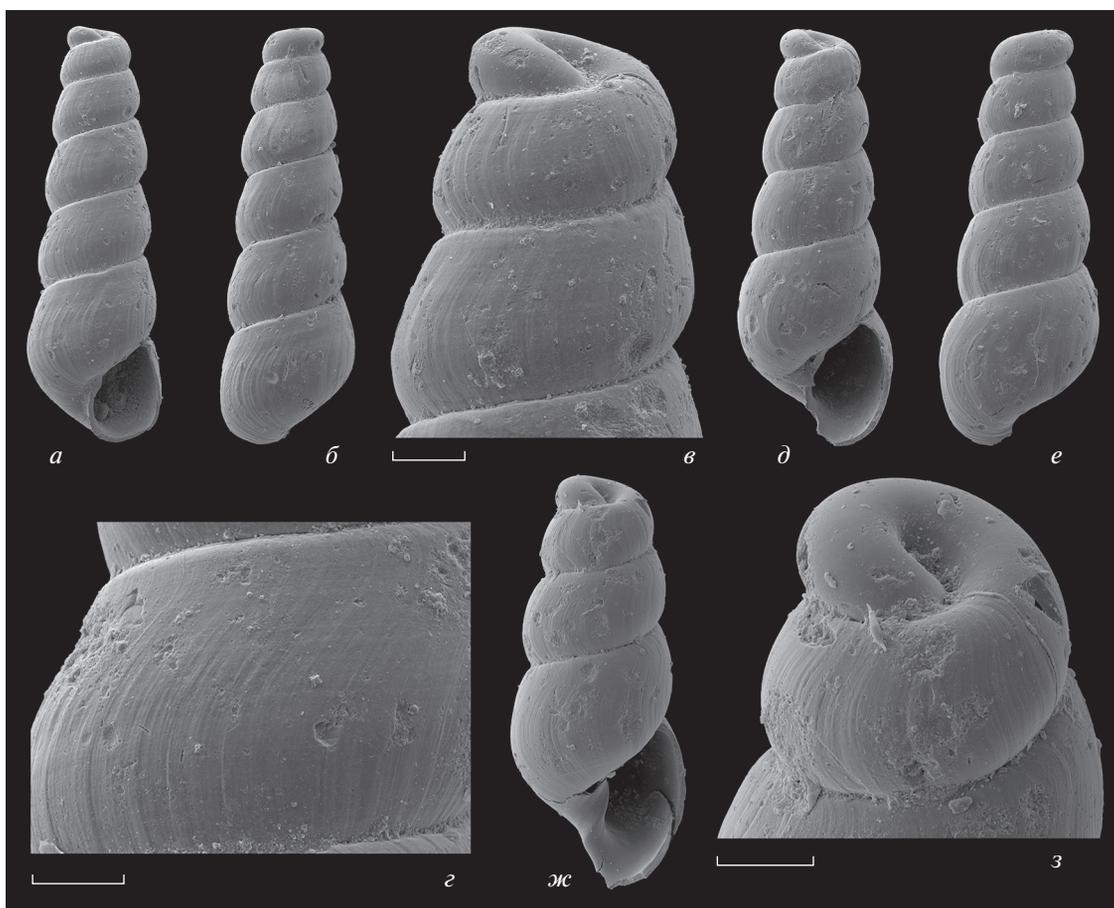


Рис. 1. *Parthenina modesta* (Sorgenfrei, 1958); р. Пшеха; средний тархан, проба ПШЗ-тип1: *a–г* – экз. ПИН, № 5646/1 (высота раковины 1.9 мм): *a* – вид со стороны устья, *б* – вид с обратной стороны, *в* – апикальная часть раковины, *г* – линии нарастания и микроструйчатость на раковине; *д*, *е* – экз. ПИН, № 5646/2 (высота раковины 1.7 мм): *д* – вид со стороны устья, *е* – вид с обратной стороны; *ж*, *з* – экз. ПИН, № 5646/3 (высота раковины 1.15 мм): *ж* – вид складки на столбике, *з* – протоконх. Масштаб отрезка – 100 микрон, для остальных фигур даны размеры раковин.

ская, р. Пшеха ниже моста: пробы ПШ1 (13 экз.), ПШ1-2 (9 экз.), ПШЗ-тип1 (761 экз.), ПШЗ-тип2 (14 экз.), ПШЗ-2 (156 экз.); Республика Адыгея, Майкопский р-н, обрыв на правом берегу р. Белой в 1 км выше руч. Семиколенный (13 экз.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Báldi T.* Tethys and Paratethys through Oligocene times. Remarks to a comment // *Geol. Carpathica*. 1989. V. 40. № 1. P. 85–99.
- Friedberg W.* Mięczaki mioceńskie ziem polskich. Część I. Ślimaki i łódkonogi. Zeszyt 5. Lwów, Poznań: Muzeum imienia Dzieduszyckich, 1928. P. i–viii, 441–631.
- Janssen A.W.* Mollusken uit het Mioceen van Winterswijk-Miste. Een inventarisatie, met beschrijvingen en afbeeldingen van alle aangetroffen soorten. Leiden: Rijksmuseum van Geol. en Mineral., 1984. 451 p.
- Kuster-Wendenburg E.M.* Pyramidellidae (Gastropoda, Mollusca) aus dem Miozän des nordwestdeutschen Tertiärs // *Beitr. regionalen Geol. der Erde*. 1986. V. 18. P. 370–411.
- Lithological-paleogeographic maps of Paratethys. 10 maps Late Eocene to Pliocene // *Cour. Forschungsinst. Senckenb.* 2004. № 250. P. 1–46.
- Lozouet P., Lesport J.-F., Renard P.* Révision des Gastropoda (Mollusca) du stratotype de l'Aquitainien (Miocène inf.): site de Saucats "Larley", Gironde, France // *Cossmanniana. Hors-série*. 2001. № 3. P. 1–189.
- Moths H., Albrecht F., Stein G.* Die Molluskenfauna (Hemmoorium, Untermiozan) aus der Kiesgrube Krinke bei Werder (Nordwest-Niedersachsen) // *Palaeofocus*. 2010. № 3. P. 1–155.
- Palcu D.V., Popov S.V., Golovina L.A. et al.* The shutdown of an anoxic giant: Magnetostratigraphic dating of the end of the Maikop Sea // *Gondwana res.* 2019. V. 67. P. 82–100.
- Popov S.V., Akhmet'ev M.A., Zaporozhets N.I. et al.* Evolution of Eastern Paratethys in the Late Eocene–Early Miocene // *Stratigr. Geol. Correlation*. 1993. V. 1. № 6. P. 572–600.
- Rögl F.* Mediterranean and Paratethys. Facts and hypotheses on an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview) // *Geol. Carpathica*. 1999. V. 50. № 4. P. 339–349.

Sacco F. I molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria. Parte XI. Torino: Carlo Clausen, 1892. 100 p.

Schnetler K.I. The Mollusca from the stratotype of the Gram Formation (late Miocene, Denmark) // *Palaeontos.* 2005. № 7. P. 62–189.

Sorgenfrei T. Molluscan assemblages from the marine Middle Miocene of South Jutland and their environments //

Danmarks geol. undersøgelse. Raekke 2. 1958. № 79. P. 1–503.

Stein G., Moths H., Albrecht F. et al. Revision der miozänen Molluskenfauna (Hemmoorium) von Werder bei Achim (Nordwest-Niedersachsen) // *Palaeofocus.* 2016. № 5. P. 1–289.

Wienrich G. Die fauna des marinen Miozäns von Kevelaer. Bd 4. Leiden: Backhuys Publ., 2007. P. 637–954.

The First Find of *Parthenina modesta* (Sorgenfrei) (Gastropoda, Pyramidellidae) in the Tarkhanian (Miocene) of Eastern Ciscaucasia

A. V. Guzhov

Parthenina modesta (Sorgenfrei, 1958) is described from the Tarkhanian of the Eastern Paratethys. The species was known previously only from the Miocene of the North Sea.

Keywords: *Parthenina modesta*, Neogene, Miocene, Eastern Paratethys, Russia

УДК 564.53:551.762.22(470.631)

О ДРЕВНЕЙШИХ LEPTOSPHINCTES (AMMONOIDEA: PERISPHINCTIDAE) ЗОНЫ NIORTENSE ВЕРХНЕГО БАЙОСА (СРЕДНЯЯ ЮРА) СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

© 2021 г. В. В. Митта^{a, b, *}

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

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

*e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 26.02.2020 г.

После доработки 06.03.2020 г.

Принята к публикации 06.03.2020 г.

По новым сборам из низов верхней джангурской подсвиты (*слои с Orthogarrantiana humilis* зоны *Strepsoceras niortense* верхнего байоса) у станции Красногорская на р. Кубань (Россия, Карачаево-Черкесия) ревизованы некоторые аммониты подсем. *Leptosphinctinae*. Приводится описание макроконхов *Leptosphinctes* (*Leptosphinctes*) *kardonikensis* (Kakhadze et Zessashwili) и *L. (L.) stephanocera-toides* (Kakhadze et Zessashwili), найденных совместно с микроконхами *L. (Kubanoceras) asinus* (Zatwornitzky) и *L. (K.) raucicosta* (Kakhadze et Zessashwili). Эти таксоны являются древнейшими представителями *Leptosphinctes*, известными из России.

Ключевые слова: Ammonoidea, средняя юра, верхний байос, зона Niortense, *Leptosphinctes*, *Kubanoceras*, *Perisphinctidae*, *Leptosphinctinae*, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X21010098

ВВЕДЕНИЕ

Семейство *Perisphinctidae* Steinmann, 1890 является одним из наиболее широко географически и стратиграфически распространенных в отряде *Ammonitida*, просуществовавшим в средней и поздней юре с середины байоса по ранний кимеридж включительно. Первые представители *Perisphinctidae* (и надсемейства *Perisphinctoidea* Steinmann, 1890 в целом) относятся к подсемейству *Leptosphinctinae* Arkell, 1950. Номинальный таксон этого подсемейства, байосский род *Leptosphinctes* Buckman, 1920, известен из различных районов Земного шара: из Европы и Азии, Северной и Южной Америки, Африки и Индонезии (Arkell, 1957; Énay, Howarth, 2019). На северо-западной окраине океана Тетис представители *Leptosphinctes* впервые появляются в пограничном интервале нижнего (зона *Stephanoceras humphriesianum*) и верхнего байоса (зона *Strenoceras niortense*) (Pavia, 1973, 1983; Dietl, 1980; Fernández-López, 1985; Galácz, 2012).

В состав рода *S.* Бакменом изначально включались как виды с мелкоразмерной раковиной и устьем с боковыми ушками (*L. cleistus* Buckman, 1920), так и виды с более крупной раковиной и простым устьем (тип рода, *L. leptus* Buckman, 1920), то есть микроконхи и макроконхи в совре-

менном понимании. В дальнейшем микроконхи были номенклатурно обособлены в ранге подрода, который долгое время обозначался как *Leptosphinctes* (*Cleistosphinctes*) Arkell, 1953 с типовым видом *L. cleistus* Buckman (Pavia, 1973; Dietl, 1980; Galácz, 1980; Безносков, Михайлова, 1981; Sandoval, 1983; Безносков, Митта, 1993, 1998; Galácz, 2012 и др.). Позднейшие исследования показали, что название *Cleistosphinctes* Arkell in Arkell et Lucas, 1953 является *nomen nudum* и оставалось непригодным, согласно ст. 13.1 МКЗН (Международный ..., 2004), до его опубликования (Arkell, 1957), что делает его младшим субъективным синонимом *Kubanoceras* Kakhadze et Zessashvili, 1955, с типовым видом *Perisphinctes* (*Grossouvria*) *asinus* Zatwornitzky, 1914 (Parsons, неопubl. рукопись¹; Énay, Howarth, 2019).

С территории современной России несомненные представители рода *Leptosphinctes* известны только с Северного Кавказа (Затворницкий, 1914; Кахадзе, Зесашвили, 1955, 1956; Никанорова, 1972; Безносков, Михайлова, 1981; Безносков, Митта, 1993, 1998; Митта, Бакарюкина, 2020). Интервал его существования в северокавказском мор-

¹ Parsons C.F. The Aalenian and Bajocian ammonites of S.S. Buckman's Type Ammonites (1909–30) (unpubl. manuscript).

ском бассейне датируется хроном Niortense (бывш. Subfurcatum) позднего байоса. В статье приводятся результаты изучения лептосфинктов из нижней части зоны Niortense, при этом макроконхи и микроконхи *Leptosphinctes* традиционно рассматриваются в двух под родах одного рода, как различные виды.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ LEPTOSPINCTES СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

А.Я. Затворницкий (1914), при характеристике аммонитов зоны Subfurcatum [=Niortense] из обнажения по левому берегу р. Кубани у станицы Красногорская, описал в том числе *Perisphinctes martinsi* d'Orbigny и *P. (Grossouvria) asinus* Zatwornitzky. Первый вид, судя по краткому (без изображения) описанию, является макроконхом *Leptosphinctes*, а второй (микроконховый) был предложен И.Р. Кахадзе и В.И. Зесашвили (1955, 1956) в качестве типового вида для установленного ими рода *Kubanoceras*. В составе рода, кроме типового вида и его нового “вариетета”, грузинские исследователи описали еще семь новых видов, из того же местонахождения у Красногорской. При этом Кахадзе и Зесашвили отметили, что виды рода могут быть распределены на две группы: I – группа *K. asinus*, объединяющая виды с субрадиальными ребрами, и II – группа *K. ultimum*, с густо расположенными, изогнутыми вперед ребрами. Впрочем, при описании видов только для немногих из них была указана принадлежность к той или иной группе.

Л.А. Никанорова (1972) описала из зоны Niortense Ходского перевала (Сев. Осетия) *Leptosphinctes ardonense* Nikanorova, *L. hodicus* Nikanorova, и *L. depressus* (Kakhadze et Zessashvili), каждый по нескольким экземплярам. Не все эти аммониты представлены взрослыми раковинами, но их принадлежность к макроконхам несомненна.

Н.В. Безносков и И.А. Михайлова (1981) при характеристике рода *Leptosphinctes* изобразили *L. (Leptosphinctes) leptus* Buckman с Ходского перевала и *L. (Cleisosphinctes) asinus* (Zatwornitzky) из местонахождения у Красногорской. Позднее Безносков привел описания и изображения этих, а также других северокавказских представителей рода: *L. (L.) coronarius* Buckman, *L. (L.) stomphus* Buckman, *L. (L.) hodicus* Nikanorova, *L. (L.?) rugmaeus* Besnosov, *L. (Cleisosphinctes) cleistus* Buckman, *L. (C.) nikanorovae* Besnosov (Безносков, Митта, 1993, 1998). Материалом послужили коллекции, собранные преимущественно в Карачаево-Черкесии на восточном (ст. Красногорская) и южном склонах горы Джангура и, в меньшей мере, в Дагестане и Северной Осетии.

Представители *Leptosphinctes* известны и из соседних регионов – Донбасса (Борисяк, 1908),

Закавказья (Ростовцев и др., 1985), Туркменистана (Сибирякова, 1961; Безносков, Митта, 1993, 2000).

МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ И МАТЕРИАЛ

Как видно из истории изучения, подавляющее большинство северокавказских представителей рода *Leptosphinctes* описано из обнажений горы Джангура в Карачаево-Черкесии. Обнажение у ст. Красногорская на восточном склоне Джангуры после работ Затворницкого и последующих исследователей является наиболее известным разрезом верхнего байоса на Северном Кавказе.

Разрез расположен на левом берегу р. Кубани выше ст. Красногорская (Усть-Джегутинский р-н Карачаево-Черкесской республики) (рис. 1). Здесь на угленосные песчаники хумаринской свиты (верхний синемюр – нижний плинсбах) с угловым несогласием налегают разнозернистые песчаники и гравелиты нижней подсвиты джангурской свиты (нижний байос) (Затворницкий, 1914; Безносков, 1967; Безносков, Митта, 1998). Выше залегают глины темно-серые алеврито-песчаные верхней джангурской подсвиты, в нижней части с маломощным (0.1–0.3 м) прослоем алевролита красновато-желтого и бурого лимонитизированного, переходящего в песчаник серый мелкозернистый. Указанный прослой (рис. 2) выдержан по простиранию на расстоянии около 300 м, но отчасти закрыт оползнями. Линзами алевролит переходит в ракушечник, изобилующий раковинами аммонитов, двустворок, реже брахиопод, нередко хорошей сохранности, и с редкими фрагментарно сохранившимися рострами белемнитов. Почти все аммониты, описываемые ниже, за одним исключением, происходят из нескольких линз ракушечника в указанном прослое алевролитов. Недавно ревизована диморфная пара гарантиантин *Strenoceras acre* [m]/*Orthogarantiana humilis* [M], характерная для этого прослоя (Митта, 2020), поэтому этот прослой и несколько метров перекрывающих глин обозначаются здесь как *slou* с *Orthogarantiana humilis*. По предварительным данным, эти слои соответствуют нижней части подзоны *Polygyralis*; обоснование подразделений инфразональной шкалы зоны Niortense Северного Кавказа я планирую привести в другой работе.

Материал был собран автором в ходе полевых работ в течение 2014–2019 гг. и насчитывает около 200 экз. раковин рода *Leptosphinctes*, однако не все аммониты в силу своей сохранности могут быть определены с точностью до вида. Оригиналы хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка (ПИН РАН), колл. № 5546.

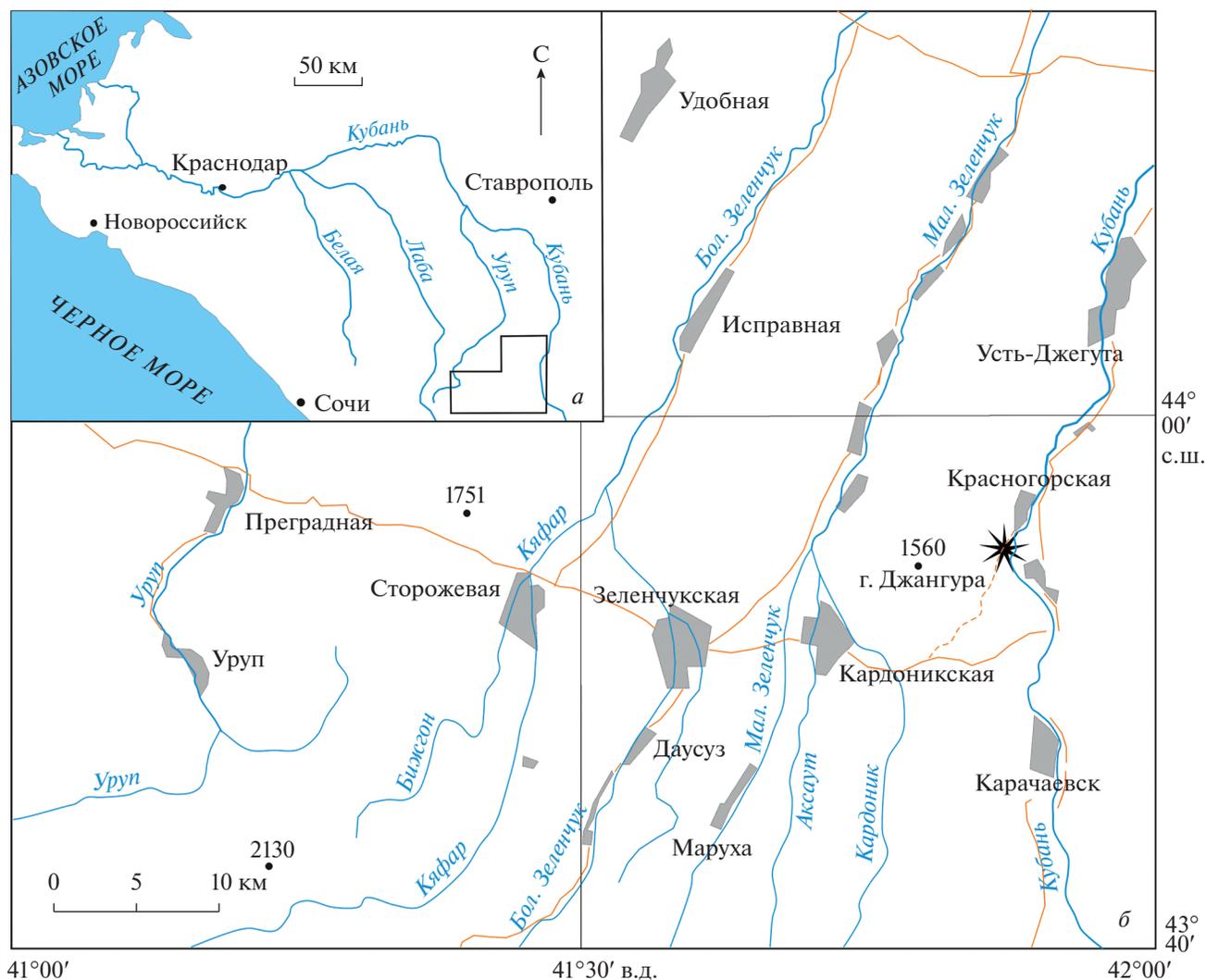


Рис. 1. Расположение местонахождения: а — общая схема, рамкой показан контур детальной карты; б — карта местонахождений №№ 20, 21 (восточный склон горы Джангура у ст. Красногорская, левый берег р. Кубань).

ОБСУЖДЕНИЕ

Род *Leptosphinctes* отличается от остальных перисфинктид верхнего байоса ослаблением (вплоть до полного сглаживания) ребер на середине вентральной стороны. Еще одно отличие — выраженные на ребрах в средней части боков бугорки. При этом точка ветвления ребер, в отличие от большинства других лептосфинктин, может располагаться ближе к вентролатеральной области, а бугорки развиты, в том числе, и на простых (одиночных) ребрах. Последний признак характерен также для предполагаемого потомка *Leptosphinctes*, рода *Vermisphinctes* Buckman, 1920.

Раковины *Leptosphinctes* являются ярким примером классического проявления полового диморфизма. Взрослые макроконхи *L.* (*Leptosphinctes*) имеют простой устьевой край, они значительно крупнее взрослых микроконхов

L. (*Kubanoceras*), которые имеют устье с очень хорошо развитыми боковыми ушками (напоминающими уши спаниеля); при этом на ранних стадиях онтогенеза форма раковины и скульптура макроконхов и микроконхов очень сходны. На рис. 3 представлены молодые раковины при $D \sim 15$ мм. Хорошо видно, что при общем сходстве раковина макроконха имеет более низкое поперечно-овальное сечение и более грубые первичные ребра — эта «коронатовая» стадия, унаследованная от предковых *Stephanoceratidae*, в онтогенезе дольше сохраняется у более консервативных самок. Кроме того, у макроконха ребра расположены реже — 21 первичное ребро на наружном обороте, против 27 таковых у микроконха; у микроконха уже заметно ослабление ребер на середине вентральной стороны.

Выше отмечалось, что авторы рода *Kubanoceras* указывали на возможность выделения в нем



Рис. 2. Разрез нижней части верхней подсвиты джангурской свиты (слоев с *Orthogarantiana humilis* зоны *Strenoceras niortense* верхнего байоса) местонахождения № 20 у ст. Красногорская; стрелкой показан уровень залегания нижнего прослоя алевролитов.

двух групп видов — “с радиальными или слабо наклоненными вперед ребрами” и “с многочисленными сильно загнутыми вперед ребрами” (Кахадзе, Зесашвили, 1955, с. 709; 1956, с. 32). Можно утверждать, что здесь не имелся ввиду половой диморфизм, так как к группе *K. asinus* (вида, описанного по микроконху) отнесен явный макроконх *K. depressum* Kakhadze et Zessashvili. К тому же, судя по описаниям и изображениям, указанные исследователи не имели в своем распоряжении раковин с сохранившимися аперттурами.

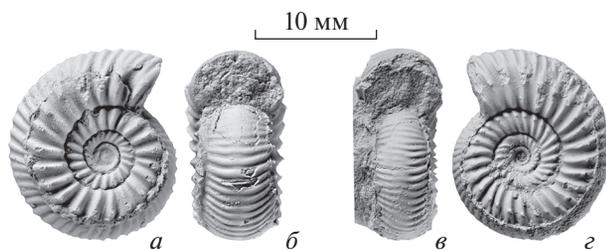


Рис. 3. Раковины ювенильных *Leptosphinctes* с частично удаленными жилыми камерами: *а, б* — *L. (Leptosphinctes) kardonikensis* (Kakhadze et Zessashvili) [М], экз. ПИН, № 5546/275: *а* — сбоку, *б* — с устья; *в, г* — *L. (Kubanoceras) asinus* (Zatwornitzky) [м], экз. ПИН, № 5546/274: *в* — с устья, *г* — сбоку; местонахождение № 21, прослой алевролитов в нижней части зоны *Strenoceras niortense*; сборы автора, 2014 г.

Изучение нашей коллекции показало, что макроконхи *Leptosphinctes* из слоев с *humilis* разреза у Красногорской представлены двумя видами, хорошо отличающимися формой сечения и скульптурой взрослых оборотов (рис. 4). Найденные совместно микроконхи уже с большими затруднениями, но так же могут быть разделены на два вида.

Трудность отнесения аммонитов из нашей коллекции к тем или иным видам, установленным предшествующими исследователями в этом же районе, обусловлена несколькими факторами. Прежде всего, не совсем ясно, с какого точно стратиграфического уровня происходит описанный ранее материал. Из работы Затворницкого (1914) следует, что описанные им перисфинктиды происходят из нижней части толщи серых глин мощностью 35–40 м, перекрытой песчаниками сильно глинистыми мощностью до 30 м. Для всего разреза общей мощностью до 70 м им приводятся “*Cosmoceras subfurcatum* Ziet.” и “*C. baculatum* Quenst.”, что указывает на его принадлежность к зоне *Niortense*. Последнее подтверждается и Безносовым, описавшим аммониты Красногорской из интервала мощностью до 70 метров, но уже без какого-либо указания на уровни находок (Безносов, Митта, 1993, 1998). Кахадзе и Зесашвили (1956) во вводной части работы лишь отметили, что описанные ими из разрезов у Красногорской

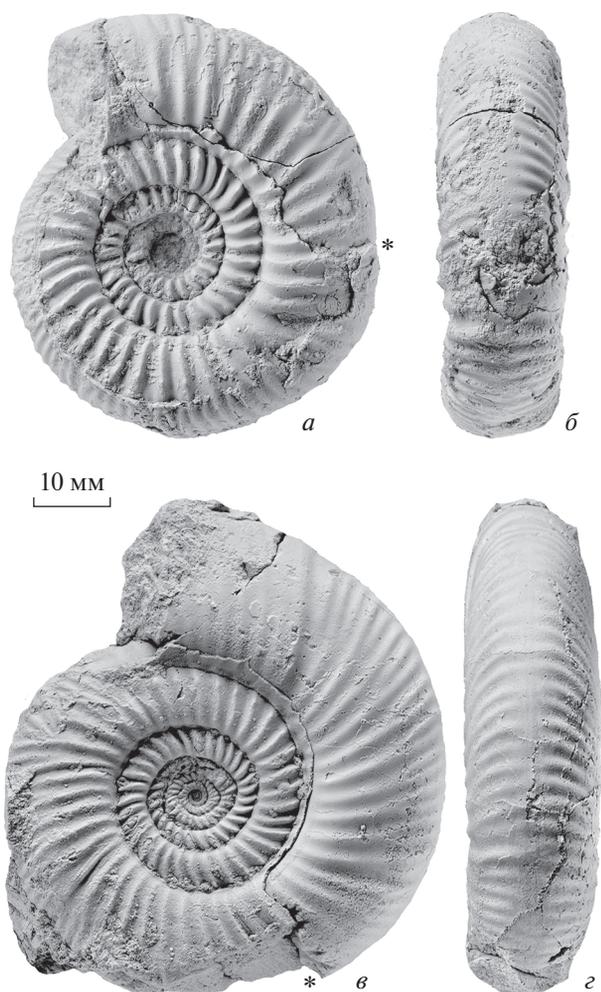


Рис. 4. Раковины не достигших зрелости макроконхов *Leptosphinctes* (*Leptosphinctes*): *a, б* – *L. (L.) stephanoceratoides* (Kakhadze et Zessashvili) [M], экз. ПИН, № 5546/271: *a* – сбоку, *б* – с вентральной стороны; *в, з* – *L. (L.) kardonikensis* (Kakhadze et Zessashvili) [M], экз. ПИН, № 5546/268: *в* – сбоку, *з* – с вентральной стороны; местонахождение № 20, прослой алевролитов в нижней части зоны *Strenoceras niortense*; сборы автора, 2014 г. Звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.

аммониты встречаются в нижних горизонтах “мощной свиты глин и аргиллитов”.

На основе анализа имеющихся данных можно предположить, что описанные Затворницким лептосфинкты и большая часть аммонитов, описанных Кахадзе и Зесашвили, происходят с того же или близкого уровня, что и собранные мною коллекции. Напротив, большее таксономическое разнообразие аммонитов, указанных для разреза у Красногорской Безносовым, указывает на их находки в различных интервалах зоны *Niortense*.

Качество иллюстраций в работе Кахадзе и Зесашвили далеко от идеального и сильно затрудняет ревизию. Кроме того, некоторые новые таксо-



Рис. 5. *Leptosphinctes* (*Kubanoceras*) *asinus* (Zatwornitzky) [m], экз. ПИН, № 5546/280, взрослая раковина с только начавшими формироваться (зачаточными) ушками, сбоку; местонахождение № 21, прослой алевролитов в нижней части зоны *Strenoceras niortense*; сборы автора, 2014 г. Звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.

ны установлены ими по юным экземплярам, у которых еще недостаточно выражены видовые признаки. К тому же некоторые отличия, указанные Кахадзе и Зесашвили как видовые, вполне укладываются в рамки внутривидовой изменчивости или обусловлены разной сохранностью.

Считаю необходимым отдельно обсудить форму, описанную по голотипу с южного склона горы Джангура как *Leptosphinctes* (*L.?*) *pygmaeus* Besnosov, 1993. Основанием для установления этого вида послужила длинная, занимающая почти полный оборот жилая камера, что считается характерным для макроконхов. По своим размерам и скульптуре, как указывал сам Безносов (Безносов, Митта, 1993, с. 97), голотип сходен с микроконхами *Leptosphinctes*.

На рис. 5 изображен микроконх с жилой камерой, занимающей почти полный оборот. Этот экземпляр уже достиг конечных размеров, но только начал отращивать боковые ушки, и у него еще не началось финального сближения перегородок. По-видимому, по достижении конечного размера раковины у моллюска высвобождались дополнительные “строительные” ресурсы, которых было достаточно не только для отращивания ушек, но и для учащенного строительства перегородок.

В фаунистическом горизонте *humilis* разреза у Красногорской сохранились аммониты различных возрастных стадий, нередко с полными жилыми камерами, но без устьевых образований. Это дало хорошую возможность проследить вариации длины жилой камеры в онтогенезе, хотя часто лопастные линии и пережимы скрыты под раковинным слоем. Для меня нет сомнений, что аммонит, описанный Безносовым как особый вид, является микроконхом *L. (Kubanoceras)*.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ
НАД СЕМЕЙСТВО PERISPINCTOIDEA
STEINMANN, 1890

СЕМЕЙСТВО PERISPINCTIDAE STEINMANN, 1890

ПОДСЕМЕЙСТВО LEPTOSPINCTINAE ARKELL, 1950

Род *Leptosphinctes* Buckman, 1920

Подрод *Leptosphinctes* Buckman, 1920 [M]

Leptosphinctes (*Leptosphinctes*) *kardonikensis*
(Kakhadze et Zessashvili, 1956)

Табл. III, фиг. 2–6 (см. вклейку)

Kubanoceras kardonikensis: Кахадзе, Зесашвили, 1955, с. 709 (nom. nud.); 1956, с. 36, табл. VI, фиг. 5.

Kubanoceras martiusiformis: Кахадзе, Зесашвили, 1955, с. 709 (nom. nud.); 1956, с. 36, табл. VI, фиг. 1.

Kubanoceras gigami: Кахадзе, Зесашвили, 1955, с. 709 (nom. nud.); 1956, с. 39, табл. VI, фиг. 6; табл. VII, фиг. 4.

Голотип (по монотипии) *Kubanoceras kardonikensis* – Палеонтол. музей Тбилисского гос. ун-та им. И. Джавахишвили (Грузия), экз. № 259/50 (Кахадзе, Зесашвили, 1956, табл. VI, фиг. 5); Карачаево-Черкесия, Усть-Джегутинский р-н, лев. берег р. Кубань выше ст. Красногорская; верхний байос, зона *Strenoceras niortense*.

Описание (рис. 3, а, б; 4, в, г). Раковины взрослых экземпляров достигают диаметра 100 мм. Молодые обороты (при Д около 30 мм) округлого сечения, у взрослых раковин (Д = 70 мм и более) сечение высокоовальное. Первичные ребра обычно субрадиальные, вторичные изогнуты, иногда сильно, вперед. Ребра двух-трехраздельные на молодых оборотах и преимущественно двураздельные у взрослых раковин. Коэффициент ветвления, подсчитанный на полуоборот, составляет 2.7 для молодых раковин (при соотношении вторичных и первичных ребер 32/12) и 2.0 для взрослой раковины (соотношение Пр/Вр = 47/24). На взрослых стадиях развиты хорошо заметные на ядрах пережимы (3–4 на оборот); в терминальной части жилой камеры ветви ребер сглаживаются и на ядре не сохраняются.

Размеры в мм и отношения:

Экземпляр №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
5546/149	104	31.5	23	50.5	0.30	0.22	0.49
	81	24	19	39	0.30	0.23	0.48
5546/267	87	26	21	41	0.30	0.24	0.47
	73	23	20	33	0.31	0.27	0.45
5546/148	80	26.5	18	36	0.33	0.23	0.45
5546/268	64	21	16	30	0.33	0.25	0.47
	54.5	17	15.5	23.5	0.31	0.28	0.43
5546/286	36	12	12	15	0.33	0.33	0.42
5546/272	33	12.5	13	14.5	0.38	0.39	0.44
	26	8.5	11.5	12	0.33	0.44	0.46

Изменчивость. Проявляется, прежде всего, в степени изогнутости ребер, что хорошо видно на двух взрослых экземплярах (табл. III, фиг. 4, 5), найденных совместно в одном куске породы.

Сравнение. От наиболее близкого *L. (L.) ultimus* Kakhadze et Zessashvili вид отличается уплощенными оборотами более высокого сечения и преимущественно двураздельными ребрами на взрослой стадии.

Замечания. Как видно из синонимии, я считаю возможным объединить в один вид три формы, установленные Кахадзе и Зесашвили как самостоятельные виды. Аммониты, описанные этими исследователями как *Kubanoceras martiusiformis* и *K. kardonikensis*, каждый по одному экземпляру, отличаются лишь сильнее или слабее изогнутыми ребрами. Сохранность голотипа *kardonikensis* лучше, и это видовое название я считаю предпочтительным для вида в новом объеме. Небольшие (Д = 30–35 мм) аммониты, описанные Кахадзе и Зесашвили как вид *K. gigami*, судя по форме сечения и дугообразно изогнутым двух-трехраздельным ребрам, являются молодыми экземплярами того же вида.

Микроконхом *L. (L.) kardonikensis*, по всей видимости, является *L. (Kubanoceras) asinus* [лекто-тип: *Perisphinctes* (*Grossouvria*) *asinus* (Затворницкий, 1914, табл. XVII, фиг. 20–21); изображен: Кахадзе, Зесашвили, 1955, с. 707, рис. 1; Énay, Howarth, 2019, с. 4, рис. 2 e, f; обозначен Л.В. Сибиряковой (1961, с. 49); типовая серия, вероятно, утрачена]. Этот вид превалирует в нашей коллекции (свыше 100 экз. различных возрастных стадий из типового местонахождения) (рис. 3, в, г; 5; табл. IV, фиг. 1–8; см. вклейку). Раковины *L. (K.) asinus* достигают зрелости при диаметре 40–45 мм, взрослые обороты высокоовального сечения с округлыми боками. Ребра преимущественно двураздельные ($K_v \sim 2.0$), одиночные ребра наблюдаются в самом конце терминальной жилой камеры. В синонимии *L. (K.) asinus* я включаю следующие ссылки: Кахадзе, Зесашвили, 1956, табл. III, фиг. 5, табл. IV, фиг. 4, 5, табл. V, фиг. 2, 3; Krumholts et al., 1988, табл. 5, фиг. 9; Безносков, Митта, 1993, табл. 10, фиг. 5; 1998, табл. 3, фиг. 1, 3. Сюда же, видимо, относится *Leptosphinctes ? rugmaeus* Besnosov (Безносков, Митта, 1993, с. 96, табл. 9, фиг. 3; 1998, табл. 2, фиг. 3).

Возможно, *L. (L.) kardonikensis* является предковым видом по отношению к *L. (L.) ultimus*.

Материал. Около 50 экз. из типового местонахождения.

Leptosphinctes (*Leptosphinctes*) *stephanoceratoides*
(Kakhadze et Zessashvili, 1956)

Табл. III, фиг. 1; табл. IV, фиг. 11, 12

Kubanoceras stephanoceratoides: Кахадзе, Зесашвили, 1955, с. 709 (nom. nud.); 1956, с. 38, табл. VII, фиг. 2.

Kubanoceras depressum: Кахадзе, Зесашвили, 1955, с. 709 (nom. nud.); 1956, с. 35, табл. V, фиг. 5; табл. VI, фиг. 2–4.

aff. *Leptosphinctes depressus*: Никанорова, 1972, с. 68, табл. II, фиг. 3; табл. III, фиг. 2.

? *Leptosphinctes (Leptosphinctes) coronarius*: Безносков, Митта, 1998, табл. 2, фиг. 4.

Г о л о т и п (по монотипии) *Kubanoceras stephanoceratoides* — Палеонтол. музей Тбилисского гос. ун-та им. И. Джавахишвили (Грузия), экз. № 261/50 (Кахадзе, Зесашвили, 1956, табл. VII, фиг. 2); Карачаево-Черкесия, Усть-Джегутинский р-н, лев. берег р. Кубань выше ст. Красногорская; верхний байос, зона *Strenoceras niortense*.

О п и с а н и е (рис. 4, а, б). Взрослые раковины достигают диаметра не менее 70 мм. Молодые обороты (Д = 30 мм) округлого сечения, с возрастом высота оборота немного превышает его ширину. Первичные ребра субрадиальные, вторичные ребра слабо изогнуты вперед. Ребра двухтрехраздельные на молодых оборотах и преимущественно двураздельные у взрослых раковин. Коэффициент ветвления равен 2.4 для молодых раковин (при соотношении Пр/Вр = 38/16) и 1.8 для взрослой раковины (соотношение Пр/Вр = 35/19).

Размеры в мм и отношения:

Экземпляр №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
5546/269	69	22	20.5	35	0.32	0.30	0.51
5546/271	56	17	16	27	0.30	0.29	0.48
	46	15	14.5	20.5	0.33	0.31	0.45
5546/279	36	10.5	12	17.5	0.29	0.33	0.49
5546/273	32	10	11.5	14	0.31	0.36	0.44
	24	8	9	11	0.33	0.36	0.46

С р а в н е н и е. От наиболее близкого *L. (L.) hodicus* Никанорова отличается более высоким сечением. Напротив, от *L. (L.) kardonikensis* описываемый вид отличается более низким сечением оборотов, а также более редкими и менее изогнутыми ребрами.

З а м е ч а н и я. В синонимию вида включены аммониты, описанные из разреза у Красногорской (преимущественно по молодым раковинам) как *Kubanoceras depressum* Kakhadze et Zessashwili. Признаки, указанные Кахадзе и Зесашвили для видов *depressum* и *stephanoceratoides* в качестве отличительных, характерны для разных стадий онтогенеза одного и того же вида.

На сходство видов *depressum* и *stephanoceratoides* и возможность их объединения указывала и Никанорова (1972, с. 68). Однако аммониты с Ходского перевала, описанные ею как *Leptosphinctes depressus*, имеют уже при небольшом диаметре (30 мм) сравнительно высокое сечение и, скорее всего, относятся к более молодому виду рода.

Микроконхом описываемого вида является, по-видимому, *L. (Kubanoceras) paucicosta* [лекто-тип: *Kubanoceras asinus* var. *paucicosta* (Кахадзе, Зесашвили, 1956, табл. V, фиг. 4), Палеонтол. музей Тбилисского гос. ун-та им. И. Джавахишвили (Грузия), экз. № 250/50; верхний байос окрестностей ст. Красногорская; обозначен Г. Дитлем (Dietl, 1980, с. 26)]. Этот вид очень слабо отличается от *L. (K.) asinus* большими размерами (Д ~ 50 мм) взрослой раковины, более уплощенными боками и менее изогнутыми преимущественно субрадиальными ребрами (табл. IV, фиг. 9, 10). Как и *L. (L.) stephanoceratoides*, этот микроконх представлен в коллекции небольшим числом экземпляров (10 экз.) и худшей сохранности, нежели представители диморфной пары *kardonikensis* [*M*]/*asinus* [*m*]. В синонимию *L. (K.) paucicosta* я включаю следующие изображения: Кахадзе, Зесашвили, 1956, табл. V, фиг. 4; Сибирякова, 1961, табл. V, фиг. 15, 16; Безносков, Митта, 1993, с. 99, табл. 11, фиг. 1; 1998, табл. 3, фиг. 2, 4, 5; Dietl, 1980, с. 26, табл. 10, фиг. 10.

L. (L.) stephanoceratoides может являться предковым видом по отношению к *L. (L.) hodicus*, происходящему, по всей вероятности, из более высоких слоев зоны *Niortense*.

М а т е р и а л. 14 экз. из типового местонахождения.

* * *

В полевых работах на обнажениях у ст. Красногорская принимали участие мои товарищи О.В. Трофимов (Ростов-на-Дону), О. Нагель (Раддеберг, Германия), Ш. Гребенштайн (Бодельсхаузен, Германия) и В. Пиркль (Герлинген, Германия). Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН РАН). Ф. Дитце (Нёрдлинген, Германия) дал возможность ознакомиться с рукописью К. Парсона по ревизии материалов С. Бакмена. М.В. Какабадзе (Тбилиси, Грузия) сообщил информацию о месте хранения и коллекционных номерах оригиналов аммонитов к работе Кахадзе и Зесашвили (1956). Автор искренне благодарен всем, кто способствовал подготовке этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безносков Н.В.* Байосские и батские отложения Северного Кавказа. М.: Недра, 1967. 179 с. (Тр. ВНИИГаз. Вып. 28/36).
- Безносков Н.В., Митта В.В.* Позднебайосские и батские аммонитиды Северного Кавказа и Средней Азии. М.: Недра, 1993. 347 с.
- Безносков Н.В., Митта В.В.* Каталог аммонитид и ключевые разрезы верхнего байоса — нижнего бата Северного Кавказа // Бюлл. КФ ВНИГНИ. 1998. № 1. С. 1–70.
- Безносков Н.В., Митта В.В.* Геология и аммониты юрских отложений Большого Балхана (Западный Турк-

- менистан) // Бюлл. колл. фонда ВНИГНИ. 2000. № 5. 115 с.
- Безносоев Н.В., Михайлова И.А. Систематика среднеюрских лептосфинктин и зигзагидератин // Палеонтол. журн. 1981. № 3. С. 47–60.
- Борисяк А. Фауна Донецкой юры. 1. Cephalopoda // Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1908. Вып. 37. С. 1–94.
- Затворницкий А.Я. Среднеюрские глины по р. Кубани // Изв. Геол. ком. 1914. Т. 33. Вып. 250. С. 525–558.
- Кахадзе И.Р., Зессашвили В.И. Новый среднеюрский род *Kubanoceras* gen. nov. // Сообщ. АН Груз. ССР. 1955. Т. 16. № 9. С. 707–709.
- Кахадзе И.Р., Зессашвили В.И. Байосская фауна долины р. Кубани и некоторых ее притоков // Тр. Геол. ин-та АН Груз. ССР. Сер. геол. 1956. Т. 9(14). Вып. 2. 55 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 4 изд. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2004. 223 с.
- Митта В.В. О диморфной паре *Strenoceras acre* / *Orthogartiana humilis* (Ammonoidea: Stephanoceratidae) из верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2020. № 4. С. 21–27.
- Митта В.В., Бакарякина Ю.А. Новые данные о байосбатских *Parkinsoniidae* (Ammonoidea, Perisphinctoidea) // Палеонтол. журн. 2020. № 3. С. 32–42.
- Никанорова Л.А. Стратиграфия и некоторые виды аммонитов среднеюрских отложений Центрального Кавказа // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1972. Т. 47. Вып. 2. С. 58–69.
- Ростовцев К.О., Прозоровская Е.Л., Вукс В.Я., Беленкова В.С. Юрские отложения южной части Закавказья. Л.: Наука, 1985. 188 с.
- Сибирякова Л.В. Среднеюрская фауна моллюсков Большого Балхана и ее стратиграфическое значение // Проблема нефтегазоносности Средней Азии. 1961. Т. 47. Вып. 5. 234 с.
- Arkell W.J. Jurassic ammonitina // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. L. Mollusca. N.Y. – Lawrence, 1957. P. 232–344.
- Dielt G. Die Ammoniten-Gattung *Leptosphinctes* aus dem südwestdeutschen Subfurcaten-Oolith (Bajocium, Mittl. Jura) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 1980. № 66. S. 1–49.
- Énay R., Howarth M.K. Systematic descriptions of the Perisphinctoidea // Treatise Online Nr. 120. Pt L, revised. V. 3B. Chapt. 7. Paleontol. Inst. Univ. Kansas, 2019. 184 p.
- Fernández-López S. El Bajociense en la Cordillera Ibérica. Madrid: Univ. Complut. Madrid, 1985. Pt. 1 (pp. 1–532), pt. 2 (pp. 533–850), pt. 3 (atlas, 27 p., 67 pl.).
- Galácz A. Bajocian and Bathonian ammonites of Gyenespuszta, Bakony Mts., Hungary // Geol. Hung. Ser. Palaeontol. 1980. V. 39. P. 1–227.
- Galácz A. Early perisphinctid ammonites from the early/late Bajocian boundary interval (Middle Jurassic) from Lókút, Hungary // Geobios. 2012. Т. 45. P. 285–295.
- Krymholts G.Ja., Mesezhnikov M.S., Westermann G.E.G. (eds). The Jurassic ammonite zones of the Soviet Union // Geol. Soc. America. Spec. Pap. 1988. V. 223. P. 1–116.
- Pavia G. Ammoniti del Baiociano superiore di Digne (Francia SE, Dip. Basses-Alpes) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1973 (1971). V. 10. № 2. P. 75–142.
- Pavia G. Ammoniti e biostratigrafia del Baiociano inferiore di Digne (Francia S.E., Dip. Alpes-Haute Provence) // Mus. Reg. Sci. Nat. Torino. 1983. Monogr. 2. P. 1–254.
- Sandoval J. Biostratigrafía y paleontología (Stephanocerataceae y Perisphinctaceae) del Bajocense y Bathonense en las Cordilleras Béticas. Granada: Granada Univ., 1983. 613 p.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1. *Leptosphinctes (Leptosphinctes) stephanoceratoides* (Kakhadze et Zessashwili) [M], экз. ПИН, № 5546/273, юная раковина с жилой камерой, занимающей более оборота: 1а – с вентральной стороны, 1б – сбоку, 1в – с устья.

Фиг. 2–6. *Leptosphinctes (Leptosphinctes) kardonikensis* (Kakhadze et Zessashwili) [M]: 2 – экз. ПИН, № 5546/286, юная раковина с жилой камерой, занимающей более оборота: 2а – сбоку, 2б – с вентральной стороны; 3 – экз. ПИН, № 5546/272: 3а – сбоку, 3б – с вентральной стороны; 4 – экз. ПИН, № 5546/148: 4а – сбоку, 4б – с вентральной стороны; 5 – экз. ПИН, № 5546/267, сбоку; 6 – экз. ПИН, № 5546/149, взрослая раковина с терминальной апертурой: 6а – сбоку, 6б – с устья.

Все: Карачаево-Черкесия, Усть-Джегутинский р-н, левый берег р. Кубань выше ст. Красногорская (восточный склон горы Джангура), 1–5 – местонахождения №№ 20 и 21, прослой алевролитов в нижней части зоны *Strenoceras niortense*; 6 – местонахождение № 21, на 0.8 м выше; сборы автора 2014–2019 гг. Звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–8. *Leptosphinctes (Kubanoceras) asinus* (Zatwormitzky) [m]: 1 – экз. ПИН, № 5546/146, взрослая раковина с сохранившимися ушками: 1а – сбоку, 1б – с вентральной стороны; 2 – экз. ПИН, № 5546/147, взрослая раковина с сохранившимися ушками: 2а – сбоку, 2б – с вентральной стороны; 3 – экз. ПИН, № 5546/283, взрослая раковина с сохранившимися ушками: 3а – сбоку, 3б – с вентральной стороны; 4 – экз. ПИН, № 5546/282, взрослая раковина с сохранившимися ушками, сбоку; 5 – экз. ПИН, № 5546/285, взрослая раковина с обломанной передней частью жилой камеры: 5а – сбоку, 5б – с устья; 6 – экз. ПИН, № 5546/284, взрослая раковина с сохранившимися ушками: 6а – сбоку, 6б – с вентральной стороны; 7 – экз. ПИН, № 5546/281, взрослая раковина с сохранившимися ушками сбоку; 8 – экз. ПИН, № 5546/276, взрослая раковина с сохранившимися ушками сбоку.

Фиг. 9, 10. *Leptosphinctes (Kubanoceras) raucicosta* (Kakhadze et Zessashwili) [m]: 9 – экз. ПИН, № 5546/277, взрослая раковина с сохранившимися ушками: 9а – сбоку, 9б – с вентральной стороны; 10 – экз. ПИН, № 5546/278, взрослая раковина с сохранившимися ушками сбоку.

Фиг. 11, 12. *Leptosphinctes (Leptosphinctes) stephanoceratoides* (Kakhadze et Zessashwili) [M]: 11 – юная раковина с жилой камерой, занимающей более оборота, экз. ПИН, № 5546/279: 11а – сбоку, 11б – с вентральной стороны; 12 – экз. ПИН, № 5546/269, сбоку.

Все: Карачаево-Черкесия, Усть-Джегутинский р-н, левый берег р. Кубань выше ст. Красногорская (восточный склон горы Джангура), местонахождения №№ 20 и 21, прослой алевролитов в нижней части зоны *Strenoceras niortense*; сборы автора 2014–2019 гг. Звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.

**On the Earliest *Leptosphinctes* (Ammonoidea: Perisphinctidae)
from the Upper Bajocian Niortense Zone (Middle Jurassic)
of the Northern Caucasus**

V. V. Mitta

Based on the study of new collections from the lower part of the Upper Djangura Subformation (beds with *Orthogarantiana humilis* of the Upper Bajocian Strenoceras niortense zone) at the village of Krasnogorskaya on Kuban River (Russia, Karachay-Cherkessia) are revised some ammonites of subfam. Leptosphinctinae, ancestral for the Perisphinctoidea. The macroconchs of *Leptosphinctes* (*Leptosphinctes*) *kardonikensis* (Kakhadze et Zessashwili) and *L. (L.) stephanoceratoides* (Kakhadze et Zessashwili), associated with the microconchs *L. (Kubanoceras) asinus* (Zatwornitzky) and *L. (K.) paucicosta* (Kakhadze et Zessashwili), are described. These taxa are oldest representatives of genus *Leptosphinctes*, known from the modern territory of Russia.

Keywords: Ammonoidea, Middle Jurassic, Upper Bajocian, Niortense zone, *Leptosphinctes*, *Kubanoceras*, Perisphinctidae, Leptosphinctinae, Northern Caucasus

УДК 564.7:551.7

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ МШАНОК ЕВРАЗИИ В ТЕЧЕНИЕ ФАМЕНА–ТУРНЕ

© 2021 г. З. А. Толоконникова^{a, b, *}

^aКубанский государственный университет, Краснодар, Россия

^bКазанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия

*e-mail: zalatoi@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.02.2020 г.

После доработки 28.02.2020 г.

Принята к публикации 28.02.2020 г.

В результате изучения позднедевонско–раннемиссисипских мшанок Евразии установлены основные тенденции их морфологической эволюции на рубеже девона–карбона. С начала фаменского века и до конца турнейского возрастало разнообразие их вертикальных колоний: происходило разрастание везикулярной ткани у *Cystoporata*, изменение структуры стенок автозооидов у *Trepostomata*, усложнение полиморфизма у *Cryptostomata*, изменение строения прутьев у *Fenestrata*. Наиболее быстрые эволюционные изменения отмечены у рабдомезин из отряда *Cryptostomata*, выраженные в смене спирального расположения автозооидов на комплексное и высоком разнообразии гетерозооидов и стилей. Развитие в колониях мшанок килей, бугорков, защитных сеток, акантостилей и шпиков, очевидно, было связано с необходимостью защиты от хищников.

Ключевые слова: Мшанки, эволюция, морфология, девон, миссисипий, Евразия

DOI: 10.31857/S0031031X21010141

ВВЕДЕНИЕ

С ордовика по настоящее время мшанки широко представлены в различных водных биотопах планеты (Boardman et al., 1983; McKinney, Jackson, 1989; Hu, Spjeldnaes, 1991; Ma et al., 2015). Вероятными причинами столь длительного их существования рассматриваются модульная организация мшанок и высокая степень адаптации к различным условиям обитания (Горюнова, 1985; Горюнова и др., 2004; Ernst, 2019). Морфологическая эволюция этих колониальных организмов обусловлена комплексным воздействием разнообразных факторов. Среди внутренних причин можно рассматривать нахождение отдельных групп на конкретной фазе эволюционного развития (экстенсивная дивергенция, расцвет, упадок или реликтовая фаза), способ реализации того или иного эволюционного пути (ароморфоз, дивергенция, гомеоморфия, параллелизмы) (Морозова, 2001; Горюнова и др., 2004). С другой стороны, очевидно, важное значение имели существовавшие конструктивные морфологии (структура стенки, развитие или отсутствие гетерозооидов) (Ernst, 2013a, b). К внешним факторам следует отнести глобальные процессы (трансгрессия–ре-

грессия, тектоническая активность, изменение климата и т.д.), а также воздействия со стороны биоты (конкуренция между мшанками разных отрядов, с иными бентосными группами, влияние хищников) (Ernst, 2013a, b). Кроме того, необходимо учитывать и причины локального характера: температуру и соленость воды, глубину, особенности субстрата (Nelson et al., 1988; McKinney, Jackson, 1989; Hageman et al., 1998; Tolokonnikova, Ernst, 2017). Комплексное воздействие условий окружающей среды значительно влияло на форму и строение колоний, вызывало появление или исчезновение в них конкретных структурных элементов.

Цель настоящей работы заключается в анализе морфологических изменений, происходивших у мшанок на протяжении 25.5 млн лет (с раннего фамена до позднего турне). Выбор конкретного временного интервала обусловлен важностью в эволюции рассматриваемых организмов. На границе девона–карбона завершилась смена раннепалеозойских мшанковых сообществ на позднепалеозойские, появились разнообразные внутренние структуры, получившие широкое развитие у каменноугольно–пермских родов. Учтены толь-

ко данные по территории Евразии, вследствие ограниченности сведений о находках позднедевонско–раннекаменноугольных мшанок на других континентах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Фактической основой для анализа морфологических изменений мшанок, распространенных в фаменско–турнейских отложениях Евразии, послужила составленная автором база данных. В нее вошли: 1) сведения из всех доступных литературных источников, 2) данные переописанного автором музейного материала (коллекции А.М. Ярошинской и В.Д. Лаврентьевой) и 3) результаты обработки собственных сборов или сборов коллег (около 1200 экз.). Были дополнительно изучены фаменско–турнейские мшанки из коллекций В.П. Нехорошева (ЦНИГР музей), К.Н. Волковой (ЦСГМ СО РАН), В.Б. Тризны (ВНИГРИ), И.П. Морозовой, Т.Д. Троицкой, Р.В. Горюновой, В.Д. Лаврентьевой (ПИН) и А. Эрнста (Гамбургский ун-т). В итоге проанализировано 689 видов, которые по современным представлениям относятся к 127 родам, 41 семейству, четырем отрядам (Cystoporata, Trepostomata, Cryptostomata и Fenestrata). Ископаемые мшанки изучались в ориентированных шлифах, изготовленных из фрагментов их колоний, микроскопическим методом.

ФОРМА КОЛОНИИ И ПОЛИМОРФИЗМ ЗООИДОВ

Палеозойские мшанки строили разнообразные по форме колонии, которые можно рассматривать как совокупный результат филогенетической истории и адаптации к условиям окружающей среды (Hageman et al., 1997, 1998; Taylor, 2005). Развитие первичного зооида колонии – анцеструлы – могло начинаться на литокластике (гальке, песчинке, конкреции) или биокластике (створке раковины, части скелета различных существ), живых организмах (водорослях) (Hageman et al., 1998). Дальнейший рост колонии, помимо генетического контроля, зависел от комплекса локальных абиотических факторов, например, пищевых ресурсов, энергии, температуры и солености воды, скорости седиментации (McKinney, Jackson, 1989). Габитус колоний определялся формой, характером почкования и расположения автозооидов (рис. 1). У мшанок выявлена высокая степень конвергенции между крупными группами (Anstey, Pachut, 1995; Ernst, 2013b), а также гомеоморфия и параллелизмы (Астрова, 1978; Морозова, 2001; Горюнова, 2011).

На рубеже девона–карбона колонии мшанок характеризовались вертикальными конструкциями, благодаря которым снижалась конкуренция за площадь на субстрате между ними и с другими бентосными организмами. Кроме того, увеличивалась площадь поверхности колонии, орошаемой токами воды, несущими питательные вещества. Анализ строения колоний фаменско–турнейских мшанок из 43 местонахождений Центральной и Южной России показал доминирование ветвистых вертикальных форм в ранне- и позднефаменских мшанковых ассоциациях, и сетчатых – в турнейских (Tolokonnikova, Ernst, 2017). Подобное распределение колониальных форм соответствовало смене доминантов в этих ассоциациях: преобладание в позднем девоне трепостомат, а в раннем карбоне – фенестрат (Толоконникова, 2008; Gutak et al., 2008).

Изменение разнообразия форм колоний в рассматриваемом интервале, вероятно, было связано с осцилляциями площади и глубины морских бассейнов. Трансгрессии в самом конце фамена и в начале турне способствовали формированию на мелководном шельфе (средние глубины 80–200 м) разнообразных типов колоний мшанок. В благоприятных условиях (прогретые воды, нормальная соленость, невысокая энергия воды и низкая скорость седиментации) развивались преимущественно поднятые и приподнятые над субстратом колонии (сетчатые, прямые ветвистые, двуслойно-симметричные ветвистые и пластинчатые). Тонкие веточки мшанок, очевидно, росли в условиях неровностей микрорельефа дна на участках со спокойным движением воды. Инкрустирующие одно- и многослойные колонии формировались недалеко от береговой линии, поскольку они наиболее устойчивы в условиях активной гидродинамики и разнородности субстрата (McKinney, Jackson, 1989; Bone, Wass, 1990). Возрастание доли инкрустирующих колоний в мшанковых сообществах раннего–среднего фамена по сравнению с поздним франом было обусловлено постепенным обмелением бассейнов и, как следствие этого, изменениями солености воды и объема поступавшего терригенного материала, нарушением нормальной циркуляции вод, обеспечивавших мшанок пищей.

Проявившиеся в начале девона возрастание гетерогенности структурных типов сетчатых колоний фенестрат (пластинчатые, веерообразные, ветвистые, воронковидные и др.) и эволюционное преобразование формы автозооидов стали основой наибольшей значимости этой группы мшанок в каменноугольном периоде (Морозова, 2001). Колонии фенестрат были образованы свободными, анастомозирующими или соединенными

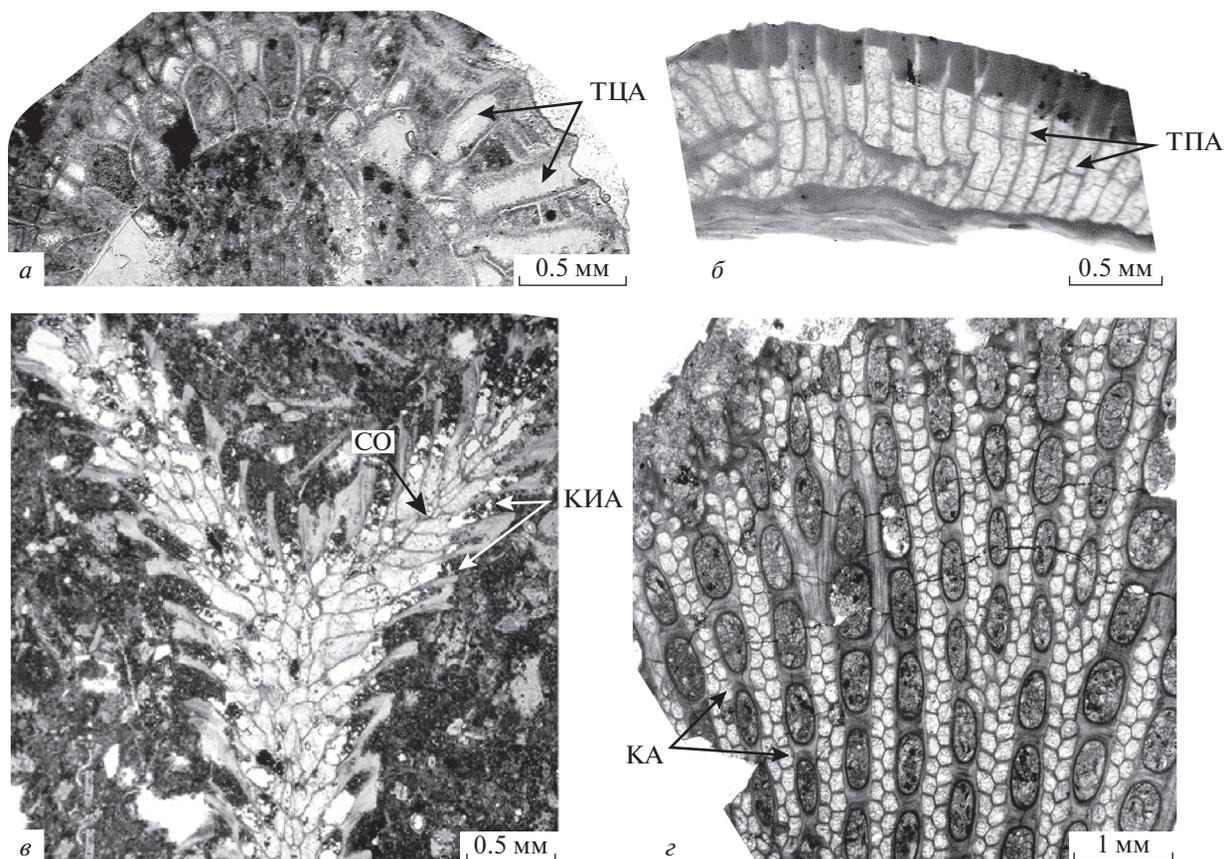


Рис. 1. Разнообразие форм колоний мшанок и автозоидов: *a* – однослойная инкрустирующая колония цистопоратной *Fistulipora praetubulosa* Lu, 1999 с трубчатыми цилиндрическими автозооидами (ТЦА), экз. КузГПА, № 4/41.1; Россия, Курганская обл., скв. Восточно-Курганская 49, глуб. 767.5 м; верхний девон, фамен, верхнефаменский подъярус, слои с фораминиферами *Quasiendothyra kobeitusana*–*Quasiendothyra communis*; *б* – инкрустирующая однослойная колония трепостоматной *Leptotytra lipovkiensis* Tolokonnikova et Pakhnevich, 2019 с трубчатыми призматическими автозооидами (ТПА), голотип СибГИУ, № 12/14.2; Россия, Липецкая обл., местонахождение у с. Липовка; верхний девон, фамен, задонский горизонт; *в* – тонковетвистая колония криптостоматной *Nikiforovastylus ourthensis* Tolokonnikova, Ernst, Poty et Mottequin, 2015 с колечкато-изогнутыми автозооидами (КИА) и срединной осью (СО), голотип Льежский ун-т, ULg PDS-72i; Бельгия, Динантский синклиниорий, разрез Pont-de-Scau, слой 72; верхний девон, фамен, формация Comblain-au-Pont; *г* – сетчатая пластинчатая колония фенестратной *Spinofenestella abyschevoensis* (Trizna, 1958) с коробочковидными автозооидами (КА), экз. ПИН, № 1613/412; Нахичевань, Геранкаласинский разрез; верхний девон, фамен, аршакиахбюрская свита, местная брахиоподовая зона *julii*–*nigra*.

ми перекладинами прутьями. Потoki воды омывали фронтальную поверхность колонии с расположенными на ней апертурами автозоидов, и проходили через петли или свободные промежутки между прутьями, обтекая дорсальную сторону, где апертуры отсутствовали (Cowen, Rider, 1972; Морозова, 1987; McKinney, Jackson, 1989). Кили, разделявшие ряды апертур автозоидов, и бугорки на прутьях, помимо защитных функций, очевидно, были важны для регуляции гидродинамической ситуации вокруг автозоидов и усиления эффективности питания (McKinney, 1981; Ernst, 2013b; Suarez Andres, Wyse Jackson, 2015). Наивысшего расцвета среди фенестрат в начале карбона достигли мшанки семейства Fenestellidae King, 1849 с билатеральной симметрией прутьев, сфор-

мированных двумя рядами чередующихся автозоидов. Они составляли 70–80% мшанковых ассоциаций (Морозова, 2001, с. 35). Наибольшим видовым разнообразием (4–9 видов одного рода) в фаменско–турнейских отложениях Евразии отличались мшанки родов *Rectifenestella* Morozova, 1974, *Spinofenestella* Termier et Termier, 1971 и *Fenestella* Lonsdale, 1839 с пластинчатыми, вееро-видными или бокаловидными сетчатыми колониями.

К самому началу турне приурочен расцвет семейства *Acanthocladiidae* Zittel, 1880 (Морозова, 2001), связанный с появлением таких родов, как *Arborocladia* Nekhoroshev, 1956, *Pseudopolypora* Morozova et Lisitsyn, 1996 и с обильным возникновением новых видов у уже существовавших родов.

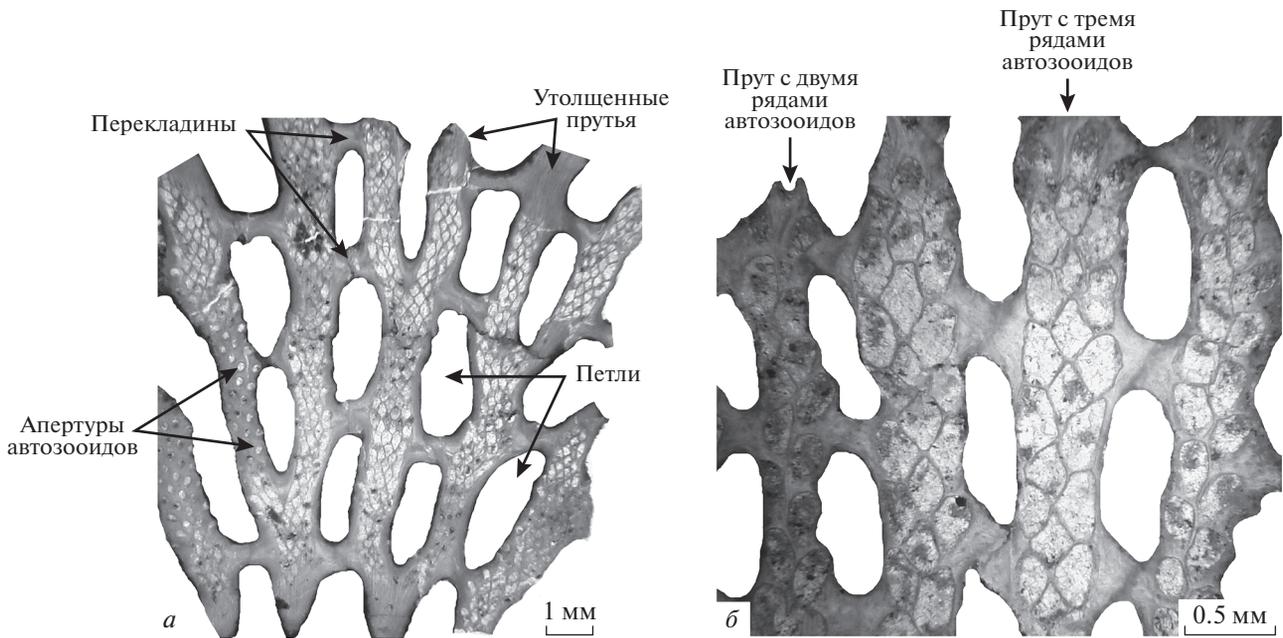


Рис. 2. Мшанки семейства Acanthocladidae: *a* – крупнопетлистая сетчатая веероидная колония *Mackinneyella macsoyana* (Ulrich, 1890), экз. КузГПА, № 4/31.1; Россия, Курганская обл., скв. Восточно-Курганская 44, глуб. 454.0–466.3 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус; *б* – мелкопетлистая сетчатая колония *Polyporella bisectiataformis* (Nekh., 1956), экз. КузГПА, № 4/31a.1; местонахождение то же, глуб. 497.0–506.4 м; возраст тот же.

Мшанки семейства Acanthocladidae отличались усложненными структурными типами колоний (утолщенные прямые или волнистые прутья, свободные либо соединенные перекладинами или анастомозами), развитием прутьев, состоявших из двух–шести рядов автозооидов, присутствием на перекладинах автозооидов, обилием бугорков на обеих сторонах колонии (рис. 2). Значительное увеличение количества автозооидов, формировавших прутья, проявилось и у возникшего в раннем турне семейства Fenestraliidae Morozova, 1963, существовавшего до конца перми. Вероятно, возраставшее количество автозооидов на прутьях было коррелятивно связано с уменьшением на рубеже девона–карбона количества и разнообразия фитопланктона (зеленые водоросли, диатомеи, цианобактерии, акритархи), являвшегося пищей для мшанок (Schwark, Empt, 2006; Strother, 2008; Riegel, 2008). Некоторые авторы связывают это явление с концентрацией углекислого газа (Bernier, 2006) или со сменой теплого климата на более прохладный (Lakin et al., 2016). Полиморфизм фенестрат в фамене–турне был слабо выражен. Кроме автозооидов, известны только микрозооиды у рода *Permofenestella* Morozova, 1974 (Yang et al., 1988), с которым связывается некоторое увеличение разнообразия фенестеллид в начале турне.

Криптостоматные мшанки Евразии относятся к подотрядам Ptilodictyina Astrova et Morozova,

1956 и Rhabdomesina Astrova et Morozova, 1956. Птилодиктиинам, находившимся, по мнению Горюновой (2007), в реликтовой фазе эволюционного развития, в фамене–турне были свойственны различные формы колонии (ветвистые, пластинчатые и др.), преимущественно с двуслойно-симметричным планом строения. С середины до конца фамена появились и исчезли роды *Junggarotrypa* Lu, 1999, *Geranopora* Gorjunova, 2007, *Mysticella* Gorjunova, 2007 (рис. 3, б, з) и *Tamaroclema* Gorjunova, 1992, у которых гетерозоиды были представлены только актинотостилями. В турне птилодиктиины были представлены родами *Taeniodictya* Ulrich, 1888 и *Intrapora* Hall, 1883. Виды *Intrapora*, возникшие в середине девона, отличались двуслойно-симметричными пластинчатыми колониями с обильными метазооидами. Билатеральный план строения, с которым связана работа лофофоров на обеих сторонах колонии во время фильтрации воды, был, очевидно, эффективнее при направленном ее орошении. Кроме птилодиктиин, этот план строения известен у цистопоратных мшанок подотряда *Hexagonellina* Crockford, 1947, у родов *Sulcoretopora* d'Orbigny, 1849 и *Meekopora* Ulrich, 1889, а у трепостоматных мшанок подотряда *Amplexoporina* Astrova, 1965 – у родов *Triznotrypa* Lavrentjeva, 1997 и *Petalotrypa* Ulrich, 1890 (рис. 3, а, в).

Параллельное развитие у птилодиктиин (Cryptostomata) и амплексопорин (Trepostomata)

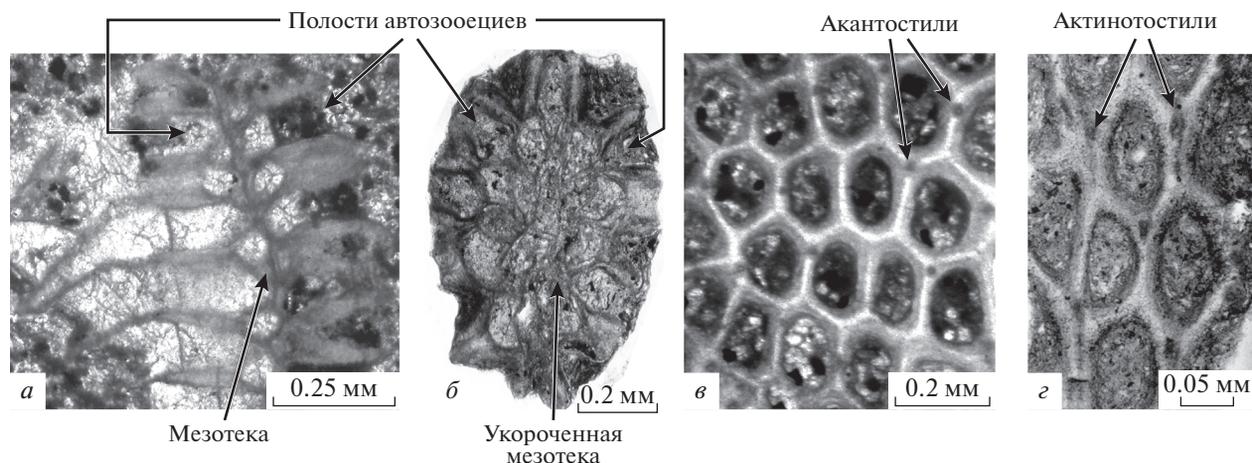


Рис. 3. Пример параллелизма у мшанок отрядов Trepostomata и Cryptostomata – билатеральные колонии с мезотекой и акантостилиями: *a, в* – *Petalotrypa proprius* (Tolokonnikova, 2006), голотип КузГПА, №4/5.1: *a* – поперечное сечение, *в* – тангенциальное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Невский разрез; верхний девон, фамен, подонинский горизонт; *б, г* – *Mysticella sarcosancta* Gorjunova, 2007, экз. ПИН, № 1613/695: *б* – поперечное сечение, *г* – тангенциальное сечение; Армения, юж. склон г. Бирали-Кузей; верхний девон, фамен, шамамидзорская свита, местная брахиоподовая зона *ghorensis*–*patiricus*.

билатеральных колоний и стилей отражает один из результатов адаптации разных мшанок к сходным условиям окружающей среды. У криптостоматных мшанок рода *Mysticella* и трепостоматных мшанок рода *Petalotrypa* колонии ветвистые двуслойно-симметричные с мезотекой, редкими актинотостилиями или акантостилиями соответственно (рис. 3).

Исключительно прямые ветвистые колонии рабдомезин со средним диаметром 0.5–1.5 мм отличались спиральной формой роста, увеличивавшей их устойчивость и прочность в освоенных экологических нишах (Горюнова, 1985). Межзооидальные образования в колониях этих мшанок были довольно разнообразно представлены: тектизооидами (*Clausotrypa* Bassler, 1929 и *Pseudoneumatopora* Balakin, 1974), метазооидами (*Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948 и *Mediapora* Trizna, 1958), макроакантостилиями [*Rhombopora* Meek, 1872 и *Klaucena* (*Klaucena*) Trizna, 1958], актинотостилиями (*Rhenishella* Tolokonnikova, Ernst et Herbig, 2014 и *Primorella* Romanchuk et Kiseleva, 1968), пауристелиями у рода *Paranicklesopora* Gorjunova, 1988 и порами. В колониях большинства родов сочетались гетерозооиды и стили. В ходе эволюции рабдомезин на рубеже девона–карбона происходило постепенное усложнение морфологии и усиленное видообразование у ведущих родов, хорошо прослеживающиеся на примере *Nikiforovella*. Появившись в начале фамена с видом *N. nitida* Troitzkaya, 1979, этот род к концу турне насчитывал 11 видов (Толоконникова, 2017). Тонкие веточки мшанок *Nikiforovella* (диаметром 0.60–1.95 мм) об-

разовывались почковавшимися вокруг спиральной оси автозооидами, промежутки между которыми заполнялись метазооидами и акантостилиями. Метазооиды выполняли функции укрепления колонии и связи между автозооидами. С начала фамена до конца турне возрастало количество метазооидов (от 1–2 до 5–8 на площадке между аперттурами) и увеличивался их диаметр (от 0.02–0.04 до 0.03–0.06 мм). Характер расположения метазооидов вокруг апертур на поверхности колоний менялся в сторону его хаотичности. Аналогичная тенденция проявилась у выполнявших защитную функцию акантостилей: в течение фамена–турне происходило увеличение их количества вокруг одной апертуры (от 2–3 до обильных). К концу турнейского века беспорядочное расположение акантостилей у *Nikiforovella* почти полностью заменило закономерное, характерное для фаменских представителей этого рода (Толоконникова, 2017).

К концу фамена приурочена вспышка образования родов и семейств у рабдомезин. Анализ динамики родового разнообразия криптостомат на рубеже девона–карбона (Tolokonnikova, 2019) демонстрирует большое количество как появившихся, так и вымерших родов этих мшанок. Их морфологическое разнообразие характеризует узкую специализацию (теломорфоз), связанную с приспособлением к особым условиям существования локального или регионального масштаба. Изменение этих условий вызывало их гибель. В течение фамена появилось и вымерло три рода рабдомезин с упрощенной организацией коло-

ний: *Rhenishella Tolokonnikova*, Ernst et Herbig, 2014 (только акантостили), *Pseudoascopora Gorjunova*, 1985 (пучок первичных зооидов и актинотостили), *Nikiforovastylus Tolokonnikova*, Ernst, Poty et Mottequin, 2015 (метазооиды и актинотостили). Мшанки рода *Irmorella Gorjunova*, 1985 с единственным первичным зооидом в центре колонии и редкими метазооидами, возникнув в конце фамена, уже в первой половине турне исчезли из морских бассейнов планеты. Сравнительно успешной эволюционной инновацией стало почкование автозооидов вокруг осевого зооида (род *Rhabdomeson Young et Young*, 1874) или пучка осевых зооидов (род *Ascopora Trautschold*, 1876) с дополнительным развитием вокруг них вторичных зооидов, макроакантостилей, актинотостилей и пор. Перечисленные роды просуществовали до конца перми, испытав расцвет видообразования в карбоне. В конце фамена рабдомезины достигли наивысшей степени полиморфизма, более до конца палеозоя не обновлявшегося.

Фаменские трепостоматы формировали радиальные ветвистые, двуслойно-симметричные пластинчатые и ветвистые, обрастающие, массивные колонии с различно выраженной степенью полиморфизма. Кроме автозооидов, были развиты эксилязооиды, как у *Eridotrypella Duncan*, 1939, *Cyphotrypa Ulrich et Bassler*, 1904, *Lepotrypella Vinassa et Regny*, 1921, мезозооиды – у *Neotrematorpora Morozova*, 1960, *Minussina Morozova*, 1960, акантостили – у *Leioclema Ulrich*, 1882. У большинства вымерших в фамене родов трепостомат колонии были разнообразными, как, например, у *Anomalotoechus Duncan*, 1939, *Cyphotrypa Ulrich et Bassler*, 1904, *Schulgina Morozova*, 1957, *Microcampylus Duncan*, 1939. У вида *Atactotoechus cellatus Tolokonnikova*, 2010, обитавшего в подонинское время (средний фамен) в Кузнецком бассейне, колонии ветвистые и инкрустирующие, у позднетурнейского *A. vaulxensis Ernst, Tolokonnikova et Poty*, 2017 из Намюрского бассейна Бельгии – только ветвистые (Tolokonnikova, 2010; Ernst et al., 2017). Виды *Anomalotoechus promiscuus Lavrentjeva*, 1974 и *Schulgina zushaensis Lavrentjeva*, 1974 из задонско–лебединских отложений (нижний–средний фамен) Русской платформы характеризуются инкрустирующими, массивными и ветвистыми колониями (Лаврентьева, 1974). Они формировались во внутренней части мелководного шельфа в периодически изменявшихся условиях (углубление/обмеление) бассейна. Появившиеся в конце девона роды характеризовались преимущественно ветвистыми формами: *Tabulipora Young*, 1883, *Stenopora Lonsdale*, 1884, *Nikiforopora Dunaeva*, 1964. В целом к началу визе произошло снижение разнообразия

колониальных форм трепостомат (Tolokonnikova, 2019). Можно заметить, что ветвистая прямая колония являлась довольно широко распространенной формой среди палеозойских мшанок. Ее ветви, поднятые над субстратом, имели большую площадь орошения токами воды, несущей пищевые ресурсы. Однако тонковетвистая колония уязвима при сильной подвижности вод, поэтому она тяготела к относительно гидродинамически спокойным участкам дна (Cheetham, Thomsen, 1981). У появившихся в фамене трепостомат повышение устойчивости и прочности ветвистых колоний достигалось за счет расширения эндозоны и, соответственно, увеличения диаметра колонии, как у мшанок родов *Rhombotrypella Nikiforova*, 1933 и *Nikiforopora Dunaeva*, 1964, или за счет возрастания количества и/или размеров гетерозооидов. Толстоветвистые колонии были более устойчивы к активным движениям воды и могли колонизировать верхнюю литораль.

Цистопораты отличались преобладавшими в фамене инкрустирующими колониями, как у *Fistulipora McCoy*, 1849 и *Cyclotrypa Ulrich*, 1896. Однако наряду с ними были пластинчатые, массивные, реже ветвистые – у *Eofistulotrypa Morozova*, 1959. Инкрустирующие колонии в определенных условиях имели преимущество перед другими формами роста: обрастая любой тип субстрата (Bone, Wass, 1990), они быстро осваивали большую площадь и сохраняли устойчивость к различным внешним воздействиям (McKinney, Jackson, 1989). Полиморфизм у цистопорат не был выражен. Во второй половине турне появились новые роды *Fistulammina Crockford*, 1947 и *Ramipora Toula*, 1875 с ленточно-ветвистой формой колоний и с коленчато-изогнутыми более крупными автозооидами. Подобная форма автозооидов считается продвинутой. Она сменила преобладавшую в фамене трубчатую и, очевидно, обеспечивала дополнительную защиту полипидов. Для всех родов цистопоратных мшанок характерно развитие везикул. Их количество в колониях от фамена к турне увеличивалось. Это можно связать с тем, что везикулы придавали дополнительную устойчивость поднимавшимся над субстратом ветвистым, сетчатым, двуслойно-симметричным колониям, доля которых возрастала к началу карбона. Помимо конструктивной функции, обилие везикул увеличивало расстояние между крупными апертурами. Подобный факт был, очевидно, благоприятен для полного раскрытия короны щупалец и создания ресничками более энергично направленного тока воды ко рту (McKinney, Jackson, 1989). Мшанки с крупными полипидами и лофофорами могли потреблять бо-

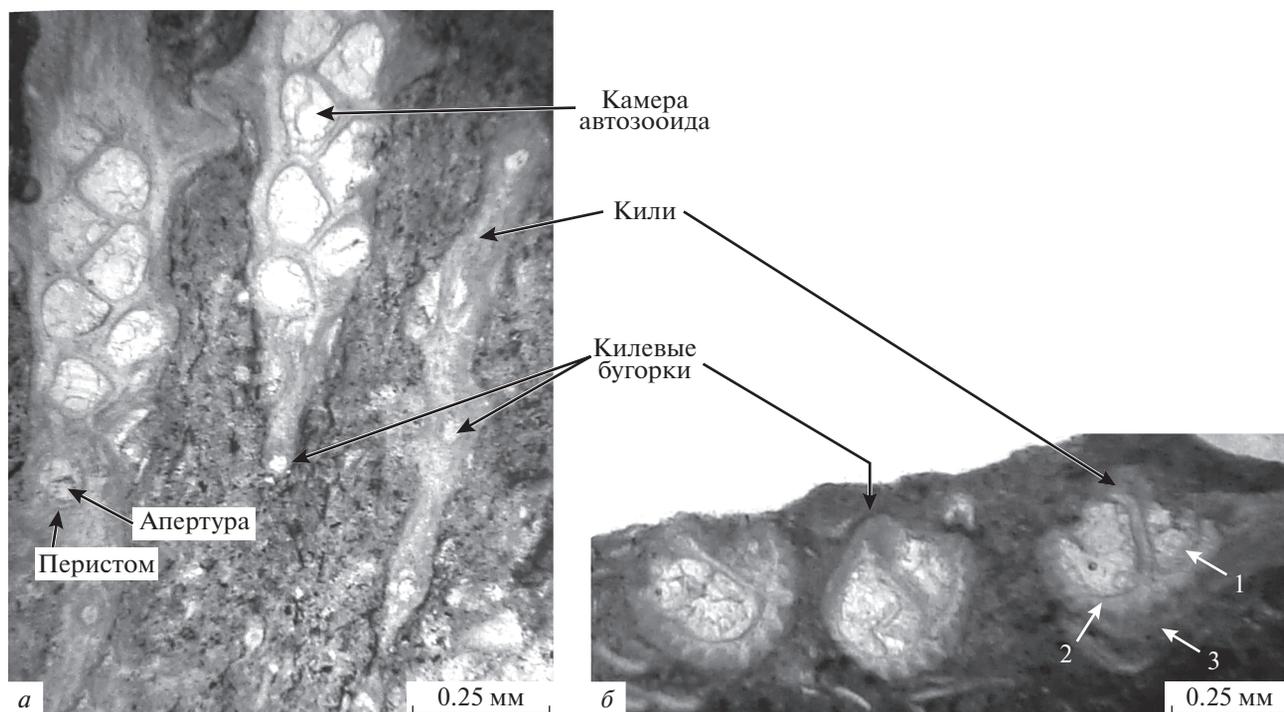


Рис. 4. Автозоиды *Rectifenestella* aff. *nododorsalis* (Ulrich, 1890), экз. КузГПА, № 4/35.1: *a* – округлая апертура с перистомом, тангенциальное сечение; *б* – слои стенок автозооида: внутренний известковый (1), срединный (2) и наружный пластинчатый (3), поперечное сечение; Россия, Курганская обл., скв. Восточно-Курганская 44, глуб. 497.0–506.4 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус.

лее крупные частицы пищи, чем мшанки с мелкими автозооидами (Ernst, 2013b).

У цистопорат и трепостомат развивались также макулы и монтикулы, образованные крупными автозооидами, как, например, у родов *Ratingella* Ernst, Tolokonnikova et Herbig, 2015, *Fistulipora*, и/или скоплениями гетерозоидов (роды *Triznotrypa* Lavrentjeva, 1997, *Petalotrypa* Ulrich, 1890). Развитие таких структур на поверхности колоний способствовало усилению циркуляции вод, как поступающих, несущих питательные частицы, так и отфильтрованных (Taylor, 1979; Anstey, 1987; Ernst, 2013b).

ХАРАКТЕРИСТИКА АВТОЗООИДОВ

Форма автозоидов, структура их стенок и внутризоидальные образования мшанок претерпевали на рубеже девона–карбона определенные изменения.

У фаменско-турнейских фенестрат в полости укороченно-трубчатых, грушевидных автозоидов (McKinney, 1981; Snyder, 1991; Морозова, 2001) развивались одна или две гемисепты (напр., у рода *Minilya* Crockford, 1944), но у некоторых родов гемисепты не были развиты (у *Narynella* Morozova, 2001). Возможно, эти структуры слу-

жили для прикрепления мышц-ретракторов, регулировавших положение шупалец (Blake, 1983). Отсутствие гемисепт у некоторых родов также можно связать с процессом избирательной фоссилизации или сохранностью материала. Автозоиды открывались на поверхности колонии округлыми апертурами с перистомом (рис. 4, *a*), часто несущим бугорки, шипики, как у рода *Rectifenestella* Morozova, 1974. Стенки автозоидов у фенестратных мшанок трехслойные (рис. 4, *б*). Толщина наружного пластинчатого слоя стенок возрастала от фамена к турне (напр., у рода *Hemistrypa* Phillips, 1841).

Для криптостомат характерно расположение овальных апертур правильными диагонально-пересекающимися рядами. На протяжении 25.5 млн лет ширина апертур увеличивалась. Например, у *Nikiforovella* этот показатель возрос в среднем от 0.09 мм у фаменских видов до 0.12 мм у турнейских (Толоконникова, 2017). Возможно, это было связано с похолоданием в миссисипии (Davydov et al., 2012). Согласно исследованиям ряда авторов (O’Dea, Okamura, 1999; Taylor, 2005), размер зоидов у современных мшанок возрастает при пониженных значениях температуры. Крупные полипиды могли продуктивнее фильтровать водные потоки, насыщенные пищевыми частицами.

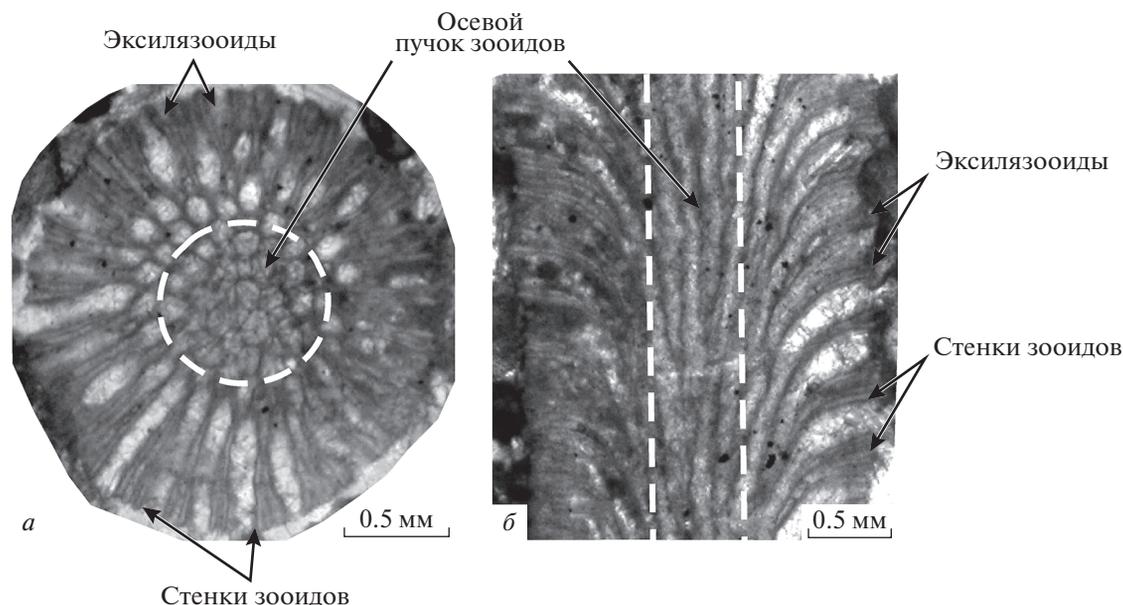


Рис. 5. *Eodyscritella clatrata* Troizkaya, 1970, экз. КузГПА, № 4/12а.1: а – поперечное сечение, б – продольное сечение; Россия, Кемеровская обл., Топкинский разрез; верхний девон, фамен, топкинский горизонт.

В результате секреции стенок в полости трубчатых призматических или цилиндрических автозооидов криптостоматных мшанок могли развиваться гемисепты, как, например, у *Paranicklespora Gorjunova*, 1988 и *Orthopora Hall*, 1886, или диафрагмы, как у *Primorella Romantchuk et Kiseleva*, 1968 и *Rhabdomeson Young et Young*, 1874. Образование диафрагм у представителей типа *Bryozoa* связывают с дегенерацией полипидов и их последующей регенерацией (Горюнова, 1985).

У цистопорат автозооиды почковались от эпителии и развивались вертикально или под небольшим углом. На поверхности колонии они открывались округлыми аперттурами с развитыми лунариями, как у рода *Eridopora Ulrich*, 1882, или слабо выраженными, как у *Cyclotrypa Ulrich*, 1896 и *Velbertopora Tolokonnikova, Ernst et Herbig*, 2014. В полости автозооидов у единичных родов присутствовали гемисепты, например, у *Meekopora Ulrich*, 1889.

Для трепостомат конец девона был временем максимального развития морфологической специализации (Горюнова и др., 2004; Ernst, 2013а, б). Одним из ее направлений на рубеже девона–карбона стало изменение структуры стенок автозооидов в экзозоне за счет их утолщения (семейства *Stenoporidae Waagen et Wentzel*, 1886, *Dyscritellidae Dunaeva et Morozova*, 1967, *Aisenvergiidae Dunaeva*, 1964, *Anisotrypidae Dunaeva et Morozova*, 1967). Длительно существовавшие роды, как, например, *Dyscritella Girty*, 1911, отличаются умеренным отложением кальцита в стенках цистиды. У вида

D. perforata Tolokonnikova, Ernst, Poty et Mottequin, 2015, распространенного в отложениях Струниан Динантского синклинория Бельгии, толщина стенок автозооидов в экзозоне 0.02–0.05 мм, а у его вероятного потомка *D. ornata Tolokonnikova, Ernst et Poty*, 2015 из низов турне того же бассейна – 0.02–0.045 мм (Tolokonnikova et al., 2015а, б). Крайне неравномерное утолщение экзозональных стенок у эндемичных родов *Aisenvergia Dunaeva*, 1964 и *Volnovachia Dunaeva*, 1964, возможно, привело к чрезмерному сужению полости автозооидов, что обусловило кратковременное существование этих родов в самом конце фамена (Tolokonnikova, 2019). Развитие гипертрофированных стенок у узкоспециализированного рода *Eodyscritella Troizkaya*, 1970 также не способствовало его длительному существованию (рис. 5). Одним из вариантов разрастания экзозональных стенок было образование в них полых расширений – “чётков”, например, у мшанок родов *Triplopora Troizkaya*, 1970 и *Schulgina*, исчезнувших к концу фамена. У семейства *Atactotrichidae Duncan*, 1939, мшанки которого почти полностью вымерли на границе девона–карбона, были, очевидно, исчерпаны адаптивные возможности. Только мшанки родов *Leptotrypella Vinassa et Regny*, 1921 и *Leptotrypa Ulrich*, 1883 продолжали существовать до позднего карбона (Астрова, 1978).

В течение фамена–турне происходила начавшаяся в раннем девоне смена многоугольной формы апертур автозооидов на овально-округлую

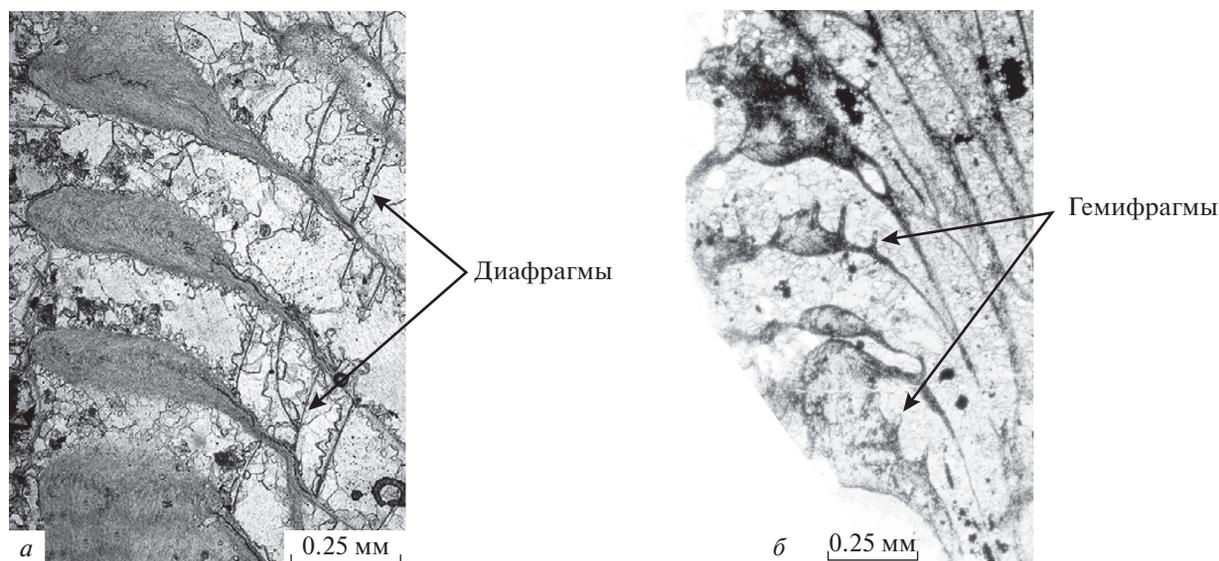


Рис. 6. Внутризоеидальные структуры трепостоматных мшанок (в продольном сечении): *a* – *Atactotoechus vaulxensis* Ernst, Tolokonnikova et Poty, 2017, голотип Льежский ун-т, ULg. PA.Mil./1c; Бельгия, карьер Le Milieu около дер. Vaulx; нижний карбон, турнейский ярус, Ivorian подъярус, формация Tournai (Providence Mb.); *b* – *Tabuliporella nakhichevanica* Tolokonnikova, 2016, экз. ПИН, № 1613/719-3; Нахичевань (Азербайджан), разр. №11, слой 22; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус, местная брахиоподовая зона tornacensis–michelini.

(Астрова, 1978; Горюнова и др., 2004). Примером могут служить мшанки родов *Eridotrypella* и *Nikiforopora*. У вида *E. danzikensis* Tolokonnikova, 2016 (ранний фамен) апертуры многоугольно-округлые, у *E. stellata* Tolokonnikova, 2007 (поздний фамен) – овальные (Толоконникова, 2007, 2016а). У *N. jurgensis* Tolokonnikova, 2010 в позднем фамене апертуры были вытянутые многоугольные, а в позднем турне они стали овальными и округлыми, как у *N. arpaensis* Tolokonnikova, 2016 (Tolokonnikova, 2010; Толоконникова, 2016б).

Интересным фактом является формирование у ветвистых колоний трепостоматных мшанок родов *Rhombotrypella* и *Eodyscritella* (рис. 5) осевого пучка автозооидов в эндозоне, который аналогичен пучку первичных (осевых) зооидов рабдомезин (напр., у родов *Pseudoascopora*, *Ascopora*). Наличие осевого пучка зооидов у ветвистых колоний мшанок разных отрядов можно рассматривать как явление параллелизма. Такой пучок увеличивал диаметр колонии в целом и способствовал усилению прочности конструкций. В полости автозооидов трепостомат развивались разнообразные микроструктуры: гемифрагмы (род *Tabuliporella*), диафрагмы – у родов *Anomaltotoechus*, *Atactotoechus* (рис. 6) и цистифрагмы – у рода *Eridocampylus*. Гемифрагмы могли развиваться совместно с диафрагмами. У представителей рода *Nikiforopora* количество этих структур в полости автозооида с середины фамена (*N. jurgensis* Tolokonnikova, 2010) до позднего турне

(*N. arpaensis* Tolokonnikova, 2016) было постоянно: 1–2 гемифрагмы и 1–2 диафрагмы (Tolokonnikova, 2010; Толоконникова, 2016б).

ЗАЩИТНЫЕ СТРУКТУРЫ

Поедание мшанок различными животными (рыбами, моллюсками, членистоногими, иглокожими) рассматривается как одна из причин развития у них защитных морфологических адаптаций (McKinney et al., 2003; Lidgard, 2008). Пассивная защита от хищников осуществлялась у мшанок разных отрядов различными способами. У фенестрат происходило формирование прочных массивных сетчатых колоний и шипов на перистоме апертур, разрастание килей на прутьях, килевых бугорков (рис. 2, 4), образование защитных сеток (=суперструктуры) (McKinney, 1987; Ernst, 2013а). Защитные сетки получили наибольшее развитие в начале девона в семействе *Semicosciniiidae* Morozova, 1987. К концу девонского периода большинство узкоспециализированных родов семикосциниид исчезло, а единичные выжившие роды вымерли в турнейском (*Qudrisemicoscinium* Plamenskaya, 1991, *Semicoscinium* Prout, 1859) или в визейском (*Eosemucoscinium* Morozova, 1987) веках. Данный факт связывают со снижением “давления” хищников (Vambach, 1999; Sallan et al., 2011) и уменьшением активности гидродинамического режима из-за углубления бассейнов, вследствие глобальной трансгрессии в

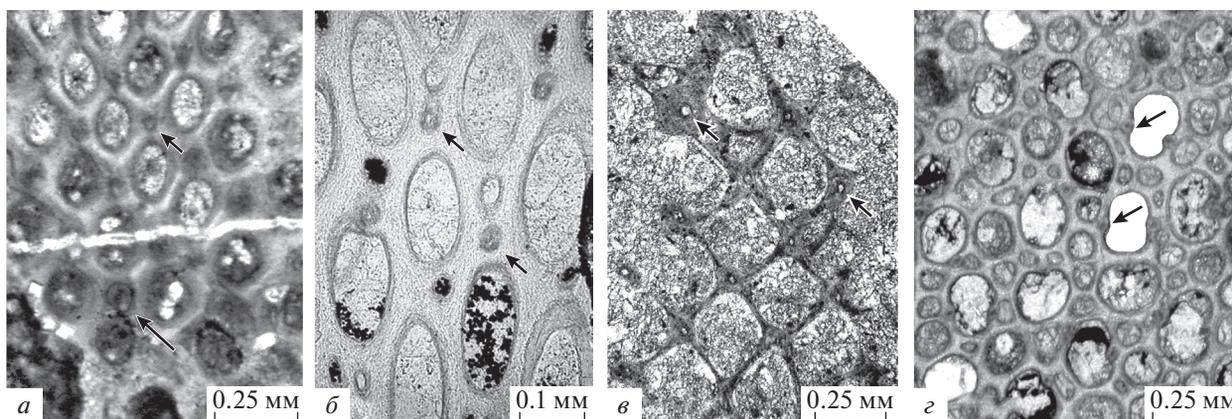


Рис. 7. Акантостили (указаны стрелками) у мшанок разных отрядов (в тангенциальном сечении): *a* – криптостоматная *Rhombopora floriformis* Trizna, 1958, экз. КузГПА, № 4/49; Россия, Кузнецкий бассейн, Костенковский разрез; нижний карбон, турнейский ярус, фоминский горизонт; *b* – криптостоматная *Nikiforovella cavernosa* (Nekhoroshev, 1932), экз. Геол. ин-т Кельнского ун-та, GIK 2500 (V4-13b); Германия, Рейнские горы, скв. Velbert, глуб. 103.8–131.5 м; верхний девон, фамен, формация Velbert; *v* – трепостоматная *Tabulipora corticosa* Nekhoroshev, 1956, экз. КузГПА, 4/50; Россия, Кузнецкий бассейн, разрез Прокопьевский-2; нижний карбон, турнейский ярус, фоминский горизонт; *z* – трепостоматная *Leioclema numerosum* Morozova, 1961, экз. КузГПА, № 4a/2.1; Россия, Кузнецкий бассейн, разрез Косой Утес; верхний девон, фамен, косоутесовский горизонт.

раннем карбоне (Наг, Schutter, 2008). Однако для мшанок с аналогичными защитными сетками, принадлежавших к родам *Hemitrypa* и *Pseudounitrypa* Nekhoroshev, 1926 (семейство *Fenestellidae* King, 1849), эти обстоятельства не стали лимитирующими, они существовали до конца карбона и начала перми соответственно.

У криптостомат в рассматриваемом интервале на поверхности колоний развивались бугорки, крупные макроакантостили (род *Rhombopora*) и/или обильные мелкие микроакантостили (рис. 7, *a*).

У трепостоматных мшанок в возникшем в среднем фамене семействе *Stenoporidae* до конца перми происходило равномерное (реже неравномерное) утолщение стенок автозооидов в экзозоне, например, у родов *Rhombotrypella*, *Stenophragmidium* Bassler, 1952, *Nikiforopora*, *Tabulipora*. У трепостомат также развивались для защиты многочисленные акантостили (рис. 7, *v*, *z*). С раннего фамена до позднего турне прослежено два направления изменения указанных стилей. У одних родов (*Atactotoechus*, *Eridotrypa* Ulrich, 1893, *Leptotrypa*) выявлена тенденция уменьшения размера акантостилей при возрастании их количества. У среднефаменной мшанки *Atactotoechus cellatus* Tolokonnikova, 2010 вокруг каждой апертуры было 3–5 акантостилей диаметром 0.025–0.05 мм, у позднетурнейской *A. vaulxensis* Ernst, Tolokonnikova et Poty, 2017 – 0–1 акантостиль диаметром 0.01–0.02 мм (Tolokonnikova, 2010; Ernst et al., 2017). У других родов (*Dyscritella* Girty, 1911,

Eostenopora Duncan, 1939) происходила их дифференциация по размерам (крупные и мелкие) в пределах одной колонии. Например, позднефаменный вид *Dyscritella perforata* Tolokonnikova, Ernst, Poty et Mottequin, 2015 из Намюро-Динантского бассейна характеризовался 2–6 акантостилем диаметром от 0.015 до 0.045 мм вокруг одной апертуры, а его турнейский потомок *D. ornata* Tolokonnikova, Ernst et Poty, 2015 из того же бассейна – 2–8 акантостилем, диаметром от 0.015 до 0.06 мм (Tolokonnikova et al., 2015a, b). Длительно существовавшие роды (напр., *Leioclema* Ulrich, 1882) отличались обилием крупных акантостилей, которые вдавались в апертуры, придавая им тем самым петалоидный облик (рис. 7, *z*).

Параллелизмы среди акантостилей у представителей отрядов *Trepostomata* и *Cryptostomata* (рис. 7) являются результатом не только прикрепленного образа жизни, но и таких сходных условий существования, которые требовали развития структур для защиты от хищников. У цистопорат такие защитные структуры на поверхности колоний в рассматриваемом интервале не выявлены.

ВЫВОДЫ

В трех из четырех рассматриваемых отрядов под воздействием условий обитания эволюция шла по пути выработки разных форм колоний при доминировании к концу турне вертикальных поднятых над субстратом. Их разнообразие возраста-

ло у цистопорат, и у наиболее развитых в карбоне фенестрат, но оно снижалось у трепостомат;

– у большинства мшанок происходило увеличение экзозонального скелета (за счет разрастания везикулярной ткани у цистопорат, утолщения и изменения структуры стенок автозооидов у трепостомат, усложнения полиморфизма у криптостомат, утолщения и изменения строения прутьев у фенестрат);

– у рабдомезин (отряд *Cryptostomata*) изменялась внутренняя структура колоний (образование срединной оси, комплексная упаковка автозооидов), их эволюция шла по пути теломорфоза;

– в трех из четырех рассматриваемых отрядов развивались защитные структуры (кили, бугорки, защитные сетки у фенестрат; акантостили и утолщенные стенки автозооидов в экзозоне у трепостомат; акантостили, шипики и бугорки у криптостоматных рабдомезин);

– у мшанок отрядов *Trepostomata* и *Cryptostomata* изменялась форма автозооидов и апертур, в полости автозооидов развивались различные внутренние структуры (гемисепты, диафрагмы, гемифрагмы, цистифрагмы).

* * *

Автор благодарна коллегам, предоставившим каменный материал или способствовавшим изучению музейных коллекций: О.Б. Вейс, Т. Кампену, Л.В. Нехорошевой, О.П. Мезенцевой, Г.А. Мизенсу, А.В. Пахневичу, Л.Г. Пороховниченко, Э. Потти, О.А. Родине, Х.-Г. Хербигу и А. Эрнсту. За критический просмотр рукописи и ценные замечания, способствовавшие ее улучшению, автор признательна Л.А. Висковой. Исследования выполнены при поддержке РФФИ (проект 18-05-00245а) и в рамках государственной программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального университета среди ведущих мировых научно-образовательных центров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астрова Г.Г.* История развития, система и филогения мшанок отряда *Trepostomata*. М.: Наука, 1978. 240 с.
- Горюнова Р.В.* Морфология, система и филогения мшанок (отряд *Rhabdomesida*). М.: Наука, 1985. 152 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 208).
- Горюнова Р.В.* Новые криптостомидные мшанки из верхнего девона Закавказья и некоторые аспекты эволюции отряда *Cryptostomida* // Палеонтол. журн. 2007. № 6. С. 12–23.
- Горюнова Р.В.* Семейство *Coelotubuliporidae* fam. nov. и морфологические параллелизмы в эволюции мшанок // Палеонтол. журн. 2011. № 5. С. 37–49.
- Горюнова Р.В., Марков А.В., Наймарк Е.Б.* Эволюция и биогеография палеозойских мшанок: результаты количественного анализа. М.: ГЕОС, 2004. 182 с.
- Лаврентьева В.Д.* Позднедевонские и раннетурнейские мшанки центральной части Русской платформы // Палеонтол. журн. 1974. № 2. С. 45–53.
- Морозова И.П.* Морфогенез, система и колониальная интеграция мшанок отряда *Fenestrada* // Морфогенез и пути развития колониальности мшанок и кишечнополостных. М.: Наука, 1987. С. 70–88 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 222).
- Морозова И.П.* Мшанки отряда *Fenestellida* (морфология, система, историческое развитие). М.: ГЕОС, 2001. 177 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 277).
- Толоконникова З.А.* Мшанки абышевского горизонта Кузбасса // Вестн. Томского гос. ун-та. 2007. № 297. С. 171–174.
- Толоконникова З.А.* Палеонтология Кузбасса. Фаменные мшанки западной части Алтае-Саянской складчатой области. Новокузнецк: КузГПА, 2008. 125 с. (Тр. н.-и. лаб. “Палеонтологии и палеогеографии”. Вып. 2).
- Толоконникова З.А.* Новые фаменные мшанки (верхний девон) Азербайджана и Армении // Палеонтол. журн. 2016а. № 3. С. 34–42.
- Толоконникова З.А.* Новые данные о турнейских мшанках (нижний карбон) Азербайджана и Армении // Палеонтол. журн. 2016б. № 4. С. 68–75.
- Толоконникова З.А.* Ранние представители мшанок рода *Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948 и их стратиграфическое значение для позднего девона–раннего карбона // Литосфера. 2017. Т. 17(5). С. 53–66.
- Anstey R.L.* Astogeny and phylogeny: evolutionary heterochrony in Paleozoic bryozoans // *Paleobiology*. 1987. V. 13. P. 20–43.
- Anstey R.L., Pachut J.F.* Phylogeny, diversity history, and speciation in Paleozoic bryozoans // *New approaches to speciation in the fossil record*. N.Y., Chichester: Columbia Univ. Press, 1995. P. 239–284.
- Bambach R.K.* Energetics in the global marine fauna: a connection between terrestrial diversification and change in the marine biosphere // *Geobios*. 1999. V. 32. P. 131–144.
- Berner R.A.* Geocarbsulf: A combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂ // *Geochim. et Cosmochim. Acta*. 2006. V. 70. P. 5653–5664.
- Blake D.B.* Introduction to the Suborder *Rhabdomesina* // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part G. Lawrence; Univ. Kansas press, 1983. P. 530–549.
- Boardman R.S., Cheetham A.H., Blake D.B., Cook P.L.* Bryozoa // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part G. Lawrence; Univ. Kansas press, 1983. 625 p.
- Bone Y., Wass R.E.* Sub-Recent bryozoans-serpulid build-ups in the Coorong Lagoon, South Australia // *Austr. J. Earth Sci.* 1990. V. 38. P. 207–214.
- Cheetham A.H., Thomsen E.* Functional morphology of arboresecent animals: strength and design of cheilostome bryozoan skeletons // *Paleobiology*. 1981. V. 7. № 3. P. 355–383.

- Cowen R., Rider J.* Functional analyses of fenestellid bryozoan colonies // *Lethaia*. 1972. V. 5. P. 145–164.
- Davydov V.I., Korn D., Schmitz M.D.* The Carboniferous period // *The Geologic Time Scale*. Amsterdam: Elsevier, 2012. P. 603–653.
- Ernst A.* Diversity dynamics and evolutionary patterns of Devonian Bryozoa // *Palaeobiodiv. and Palaeoenvirnm.* 2013a. V. 93. P. 45–63.
- Ernst A.* Diversity dynamics and evolutionary patterns of the Palaeozoic stenolaemate Bryozoa. Habilitationsschrift (unpublished), Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, 2013b. 435 p.
- Ernst A.* Fossil record and evolution of Bryozoa // *Handbook of Zoology Online*. Berlin: De Gruyter, 2019. P. 1–24.
- Ernst A., Tolokonnikova Z., Poty E., Mottequin B.A.* bryozoan fauna from the Mississippian (Tournaisian and Viséan) of Belgium // *Geobios*. 2017. V. 50. № 2. P. 105–121.
- Gutak J.M., Tolokonnikova Z.A., Ruban D.* A Bryozoan diversity in Southern Siberia at the Devonian-Carboniferous transition: New data confirm a resistivity to two mass extinctions // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2008. V. 264. P. 93–99.
- Hageman S.J., Bock P.E., Bone Y., McGowran B.* Bryozoan growth habits: classification and analysis // *J. Paleontol.* 1998. V. 72. P. 418–436.
- Hageman S.J., James N.P., Bone Y.* Cool water carbonate production from epizoic bryozoans on ephemeral substrates // *Palaios*. 1997. V. 15. P. 33–48.
- Haq B.U., Schutter S.R.* A chronology of Paleozoic sea-level changes // *Science*. 2008. V. 322. P. 64–68.
- Hu Z.-X., Spjeldnaes N.* Early Ordovician bryozoans from China // *Bull. Soc. Sci. Natur. Ouest France*. 1991. Mém. HS № 1. P. 179–185.
- Lakin J.A., Marshall J.E.A., Troth I., Harding I.C.* Greenhouse to icehouse: a biostratigraphic review of latest Devonian–Mississippian glaciations and their global effects // *Devonian climate, Sea level and Evolutionary Events*. L., 2016. P. 439–464 (*Geol. Soc. Spec. Publ.* V. 423).
- Lidgard S.* Predation on bryozoan colonies: taxa, traits and trophic groups // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2008. V. 359. P. 117–131.
- Ma J., Taylor P.D., Xia F., Zhan R.* The oldest known bryozoan: *Prophyllodictya* (Cryptostomata) from the lower Tremadocian (Lower Ordovician) of Liujiachang, south-western Hubei, central China // *Palaeontology*. 2015. V. 58. Pt 5. P. 925–934.
- McKinney F.K.* Planar branch systems in colonial suspension feeders // *Paleobiology*. 1981. V. 7. № 3. P. 344–354.
- McKinney F.K.* Paleobiological interpretation of some skeletal characters of Lower Devonian fenestrate Bryozoa, Prague Basin, Czechoslovakia // *Bryozoa: past and present*. Bellingham: Western Washington University, 1987. P. 161–168.
- McKinney F.K., Jackson J.B.C.* Bryozoan evolution. Boston: Unwin Hyman, 1989. 238 p.
- McKinney F.K., Taylor P.D., Lidgard S.* Predation on bryozoans and its reflection in the fossil records // *Predator-prey interactions in the fossil record*. N. Y.: Kluwer Academic and Plenum Publishers, 2003. P. 239–261.
- Nelson C.S., Hyden F.M., Keane S.L. et al.* Application of bryozoan zoarial growth-form studies in facies analysis of non-tropical carbonate deposits in New Zealand // *Sedimentary Geol.* 1988. V. 60. P. 301–322.
- O’Dea A., Okamura B.* Influence of seasonal variation in temperature, salinity and food availability on module size and colony growth of the estuarine bryozoan *Conopeum seurati* // *Mar. Biol.* 1999. V. 135. P. 581–588.
- Riegel W.* The Late Palaeozoic phytoplankton blackout – Artefact or evidence of global change? // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2008. V. 148. P. 73–90.
- Sallan L.C., Kammer T.W., Ausich W.I., Cook L.A.* Persistent predator-prey dynamics revealed by mass extinction // *PNAS*. 2011. V. 108(20). P. 8335–8338.
- Schwark L., Empt P.* Sterane biomarkers as indicators of Palaeozoic algal evolution // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2016. V. 240. P. 225–236.
- Snyder E.M.* Revised taxonomic procedures and paleoecological applications for some North American Mississippian Fenestellidae and Polyporidae (Bryozoa) // *Palaeontogr. Amer.* 1991. V. 57. P. 1–275.
- Strother P.K.* A speculative review of factors controlling the evolution of phytoplankton during Paleozoic time // *Rev. Micropaleontol.* 2008. V. 51. P. 9–21.
- Suárez Andrés J.L., Wyse Jackson P.N.* Feeding currents: a limiting factor for disparity of Palaeozoic fenestrate bryozoans // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2015. V. 433. P. 219–232.
- Taylor P.D.* The inference of extrazoidal feeding currents in fossil bryozoan colonies // *Lethaia*. 1979. V. 12. P. 47–56.
- Taylor P.D.* Bryozoans and palaeoenvironmental interpretation // *J. Palaeontol. Soc. India*. 2005. V. 50. № 2. P. 1–11.
- Taylor P.D., Ernst A.* Bryozoans // *The great Ordovician diversification event*. N. Y.: Columbia University Press, 2004. P. 147–156.
- Tolokonnikova Z.A.* Bryozoans from the Jurginskaya Formation (Famennian, Upper Devonian) of the Tom-Kolyvansk area (Western Siberia, Russia) // *Geologos*. 2010. V. 16. № 3. P. 139–152.
- Tolokonnikova Z.A.* The influence of the Hangenberg event on the Eurasia bryozoans // 19th Intern. Congr. on the Carboniferous and Permian. Kölner forum für Geologie und Paläontologie. 2019. Bd 23. P. 307–308.
- Tolokonnikova Z., Ernst A.* Palaeoecology of Famennian–Tournaisian (Late Devonian–Early Carboniferous) bryozoans from central and southern regions of Russia // *Palaeobiodiv. and Palaeoenvirnm.* 2017. V. 97. № 4. P. 731–745.
- Tolokonnikova Z., Ernst A., Poty E., Mottequin B.* Middle and uppermost Famennian (Upper Devonian) bryozoans from southern Belgium // *Bull. Geosci.* 2015a. V. 90. № 1. P. 33–49.
- Tolokonnikova Z., Ernst A., Poty E.* Tournaisian (Lower Mississippian) bryozoans from Belgium // *N. Jb. Geol. Paläontol.* 2015b. V. 278/1. P. 23–45.
- Yang K.C., Hu Z.X., Xia F.* Bryozoans from Late Devonian and Early Carboniferous of Central Hunan // *Palaeontol. Sin.* 1988. V. 174. N. Ser. B 23. P. 1–197.

Morphological Evolution of Eurasian Bryozoans during Famennian–Tournaisian

Z. A. Tolokonnikova

The main trends in the morphological evolution of bryozoans are established on the Devonian–Carboniferous boundary. The diversity of vertical colonies increased from Early Famennian to Late Tournaisian. The increase in their strength occurred by growth the exozonal skeleton due to the growth of vesicular tissue in cystoporates, thickening of the autozooidal walls in trepostomates, complication of polymorphism in cryptostomates, and thickening of the branches in fenestrates. The most rapid evolutionary changes were observed in rhabdomesines from the order Cryptostomata, expressed 1) in a change of the spiral budding of autozooids to complex; 2) a high diversity of heterozooids and styles. Protection from predators was carried out in bryozoans with the help of keels, nodes, superstructures, acanthostyles and spines.

Keywords: Bryozoa, evolution, morphology, Devonian, Mississippian, Eurasia

УДК 563.911.31:551.733.12(470.23)

НОВЫЙ РОД ГИБОКРИНИД (ECHINODERMATA, CRINOIDEA) ИЗ СРЕДНЕГО ОРДОВИКА ЛАДОЖСКОГО ГЛИНТА НА Р. ВОЛХОВ

© 2021 г. Н. К. Семенов*, С. С. Терентьев**, Г. В. Миранцев^а, *** , С. В. Рожнов^а. ****

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

*e-mail: semenovnk@rambler.ru

**e-mail: serge_terentiev@yahoo.com

***e-mail: gmirantsev@gmail.com

****e-mail: rozhnov@paleo.ru

Поступила в редакцию 26.05.2020 г.

После доработки 09.06.2020 г.

Принята к публикации 10.06.2020 г.

Из среднего ордовика (региональный ярус ухаку, дарривилский ярус) нижнего течения р. Волхов описан трехрукий род и вид гибокринидных криноидей *Trecrinus schmidti* gen. et sp. nov., обладающий низкой чашечкой без стебля, лежащей на грунте уплощенным основанием и широко раскинувшимися длинными руками. Морфология нового рода подчеркивает сходство и различие морфогенетических возможностей ветвей гибокринид, параллельно развивавшихся на разделенных в ордовике палеоконтинентах Балтика и Лаврентия. В хорошо выраженной ярусности сообщества *Trecrinus schmidti* занимал самый нижний донный ярус.

Ключевые слова: ордовик, Балтика, криноидеи, гибокриниды, систематика, морфология, эволюция, экология

DOI: 10.31857/S0031031X21010128

ВВЕДЕНИЕ

Гибокриниды – небольшая группа моноциклических морских лилий, значительно отличающаяся от прочих разнообразным сочетанием необычных для морских лилий признаков. Поэтому ей традиционно придавали высокий таксономический ранг, вплоть до подкласса (Рожнов, 1985а, б). К ним относятся восемь родов, включая описываемый здесь новый род *Trecrinus* gen. nov. (Sprinkle, Moore, 1978). Роды значительно отличаются друг от друга, и потому они распределены по четырём семействам. Гибокриниды встречены на двух разделенных в ордовике континентах – Балтике и Лаврентии. Отдельные таблички чашечек и членики рук, относимые к гибокринидам по особенностям морфологии, известны в ордовике Прибалтики, начиная с леетсеского регионально-го яруса (флоский ярус) нижнего ордовика (Rozhnov, 2010). Чашечки *Noplocrinus* встречены в отложениях, начиная с азериского регионального яруса (дарривилский ярус) среднего ордовика вплоть до кейласского регионального яруса (кэтийский ярус) верхнего ордовика (Мяньниль, 1959; Rozhnov, 2007). В азериском региональном ярусе найдены aberrantные экземпляры *Noplocrinus*, имеющие менее пяти рук (Schmidt, 1874; Rozhnov, 2007).

Изучение гибокринид приносит интересный материал по морфогенезу структур скелета, важный для реконструкции особенностей возникновения рук, развития анальных структур и поиска путей становления симметрии у морских лилий в целом. Описываемый здесь новый род *Trecrinus* gen. nov. расширяет наши знания во всех этих направлениях и приносит новые данные о возможных адаптациях гибокринид.

МАТЕРИАЛ И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ НАХОДОК

Материал представлен четырьмя кронами, отдельными фрагментами чашечек и рук, собранными на берегу р. Волхов в районе д. Валим (рис. 1), в слое глинистых известняков, несколько выше слоя, содержащего скопления панцирей трилобитов *Xenasaphus devexus* (Eichwald, 1840), относящихся к нижней части вельской свиты регионального яруса ухаку (средний ордовик, дарривилский ярус) (Иванцов, Мельникова, 2003). Все упомянутые в работе экземпляры хранятся в коллекции Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН, колл. № 4125).

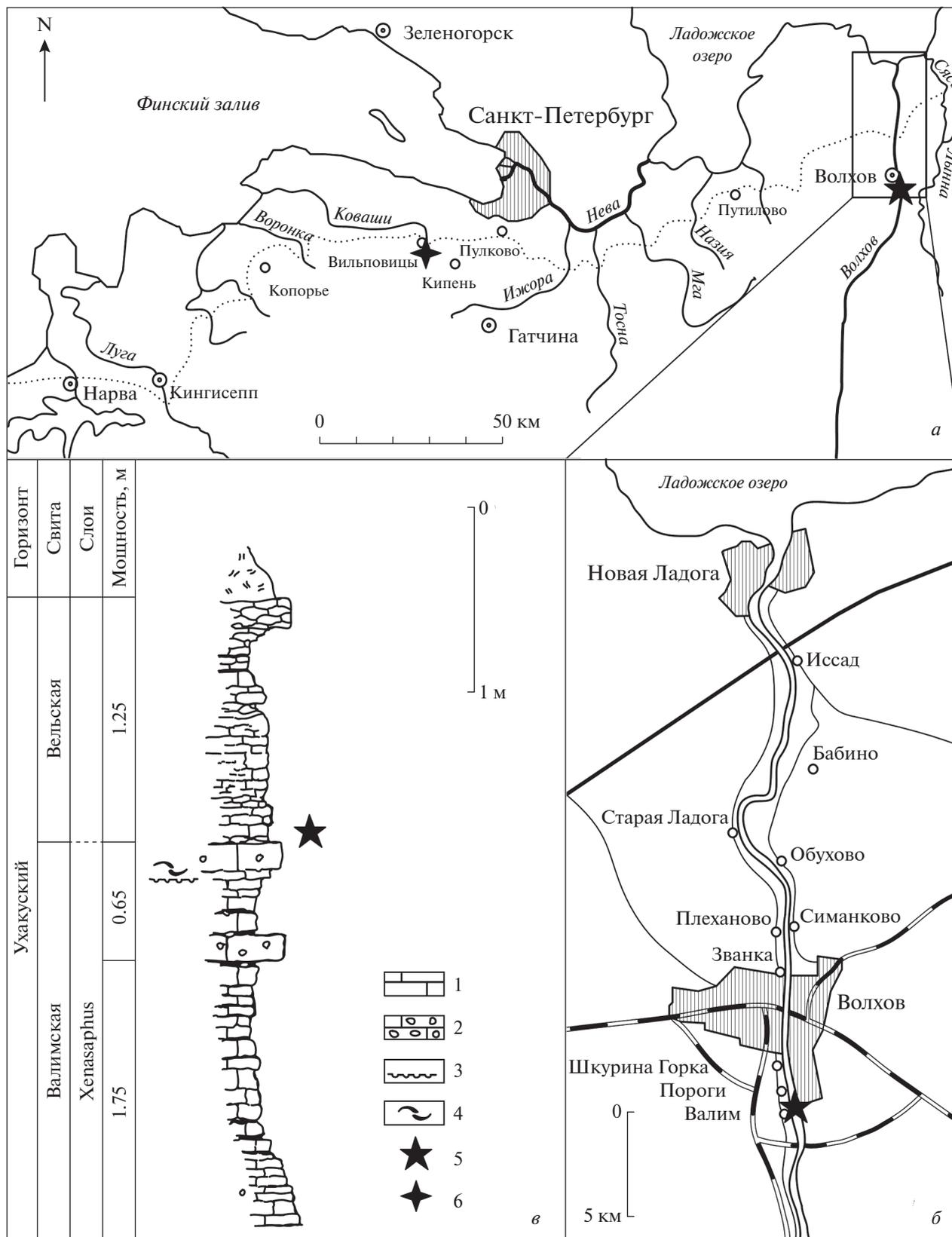


Рис. 1. Схема местонахождения: *а, б* – географическая схема местонахождения (место находок показано звездочкой); *в* – стратиграфическая колонка обнажения (по: Иванцов, Мельникова, 2003). Обозначения: 1 – известняк, 2 – известняк с кавернами выщелачивания, 3 – поверхность перерыва, 4 – скопления крупных обломков панцирей трилобитов, 5 – местонахождения и стратиграфическое положение *Treocrinus schmidti*, 6 – местонахождение aberrантного *Porpocrinus* sp.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ
ПОДКЛАСС НУВОКРИНЕА
ОТРЯД НУВОКРИНИДА

СЕМЕЙСТВО НУВОКРИНИДАЕ ZITTEL, 1879

Типовой род – *Nubocrinus* Billings, 1857.

Диагноз. Гибокриниды, несущие пять или менее (до трех) хорошо развитых длинных рук. Радиальный венчик состоит из пяти радиальных, дополнительной радиальной таблички и (иногда) анальной таблички X. Всегда развиты руки в радиусах А, С и D. В радиусах В и Е руки могут отсутствовать.

Распространение. Ордовик Балтоскандии и Северной Америки.

Род *Treocrinus* Semenov, Terentyev,
Mirantsev et Rozhnov, gen. nov.

Название рода от *tres* лат. – три, и *crinus* греч. – лилия.

Типовой вид – *Treocrinus schmidti* sp. nov.

Диагноз. Чашечка низкая с уплощенной нижней частью, без стебля у взрослых форм, только с тремя фасетками для прикрепления рук в радиусах А, С, D, расположенных на вытянутых дистальных частях радиалей, что придает треугольное очертание верхней части чашечки. Анальная табличка в составе чашечки отсутствует. Руки длинные.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От всех родов семейства отличается уплощенной низкой чашечкой с широко раскинутыми в сторону руками, тогда как у остальных родов чашечка узкоконическая или полусферическая, с компактно направленными вверх руками. Кроме того, от наиболее близкого рода *Noplocrinus* отличается наличием только трех рук, пропорциями радиальных и базальных табличек, крупной радиальной табличкой С, которая почти такого же размера, как радиали А и D (у *Noplocrinus* она существенно меньше остальных радиальных табличек). От североамериканского *Nubocrinus* отличается еще и отсутствием в составе чашечки анальной таблички.

Замечание. *Treocrinus* отличается от сходного *Ваегоскринус* отсутствием стебля у взрослых форм и иными пропорциями базалей и радиалей.

Treocrinus schmidti Semenov, Terentyev, Mirantsev et Rozhnov, sp. nov.

Табл. V, VI (см. вклейки)

Название вида – в честь российского палеонтолога Ф.Б. Шмидта.

Голотип – ПИН, №4125/968, чашечка с частично сохранившимися руками; р. Волхов в районе д. Валим; дарривилский ярус, региональный ярус ухаку, нижняя часть вельской свиты.

Описание (рис. 2, а; 3). Крона криноидеи имеет вид плоской трехлучевой звезды из-за трех массивных рук в радиусах А, С, D, которые расходятся в горизонтальной плоскости от низкой (высота около 5 мм) ширококонической (шириной до 13.5 мм) чашечки. Чашечка при виде сверху имеет очертание треугольника со слегка вогнутыми сторонами в дистальной части. Поверхность чашечки и рук гладкая. Проксимальная часть чашечки уплощенная, дистальная вертикальная. Между субгоризонтальной уплощенной проксимальной частью чашечки и ее субвертикальной дистальной верхней частью имеется резкий перегиб, проходящий в середине радиального венчика. Ширина чашечки более чем в два раза превышает высоту. Базальный венчик маленький, состоит из пяти, как правило, одинаковых табличек, расположенных почти в горизонтальной плоскости. Его диаметр 5–7 мм. Относительные размеры базального венчика незначительно отличаются у разных экземпляров. Базальные таблички голотипа имеют различный размер: площадь таблички в интеррадиусе ВС почти равна суммарной площади остальных четырех базалей; базальная табличка CD наименьшая из всех. Изгиб границ между базальными табличками вблизи точки их смыкания, вероятно, указывает на то, что на ювенильной стадии размеры всех пяти табличек голотипа были примерно равны. Базальные таблички сходятся под небольшим углом, образуя плоское или слабовыпуклое дно чашечки. На базальных табличках голотипа вблизи места их смыкания сохранились следы фасетки стебля, имевшей крайне малый размер.

Радиальный венчик образован пятью массивными радиальными табличками различной формы и размера, и разорван радиальной табличкой. Радиальные таблички радиусов А, С и D сходны между собой размерами и двусторонне-симметричной формой и несут крупные фасетки для прикрепления рук на сильно вытянутых дистальных концах. Эти фасетки полностью занимают сужающуюся дистальную поверхность радиалей и ориентированы вдоль вертикальной оси чашечки, так что прикрепленные к ним руки лежат в горизонтальной плоскости. Фасетки разделены узким мелким желобком, протягивающимся от дна V-образного амбулакального канала до наружного края фасетки, на две симметричные части. Справа и слева от желобка расположено по мелкой и широкой впадине, служившей для прикрепления связок между радиалами и первыми брахиями. По внутренней поверхности дистальной части вытянутых выступов радиалей протягивается узкий амбулакальный щелеборный желобок, плавно переходящий в амбулакальный желобок рук. Плавность перехода радиальных выростов в руки подчеркивается их единой линией внешних очертаний. Дистальный край радиальных табличек Е и В плоский и не

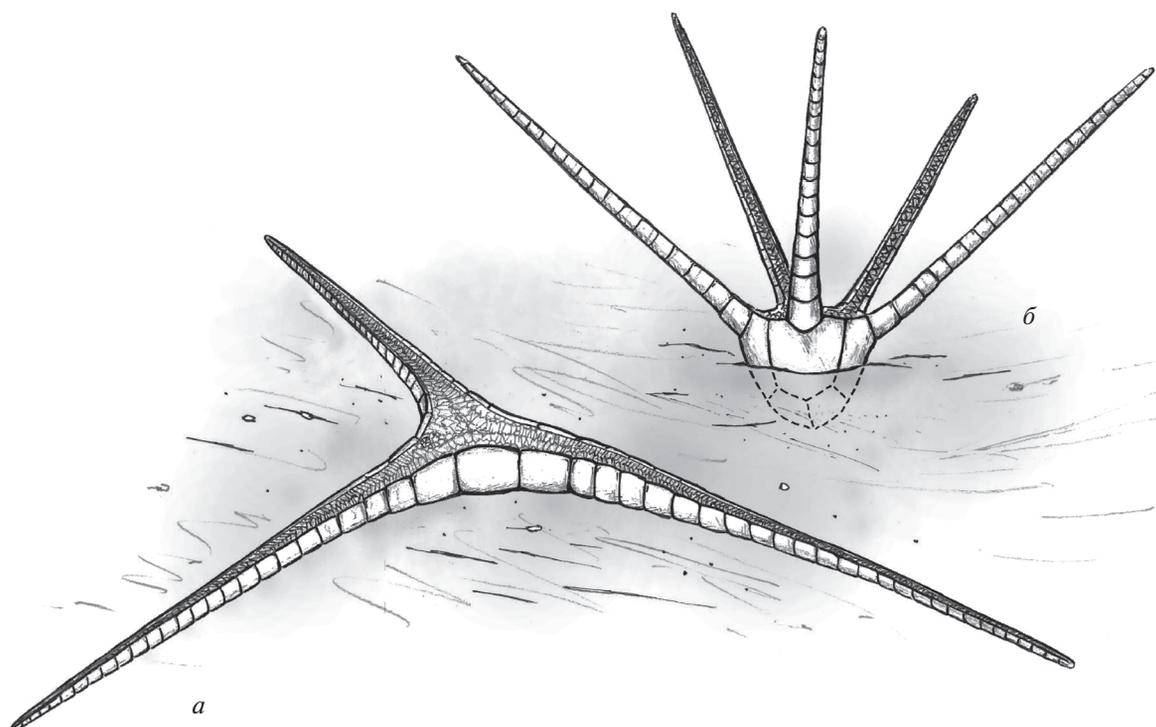


Рис. 2. Реконструкция прижизненного положения гибокринид: *a* – *Trecpinus* gen. nov., крона лежит на поверхности дна; *b* – *Norlocpinus*, нижняя часть чашечки (показана пунктиром) погружена в осадок (*b* – по Рожнову, 1985б, с изменениями).

имеет фасеток для прикрепления рук. Радиальная табличка С крупная, немногим меньше радиальных табличек в радиусах А и D, дистально вытянута и заметно выходит за уровень границы чашечки в соседних радиусах. Радиальная табличка радиуса Е четырехугольной формы, размером меньше остальных радиальных. Большая часть таблички расположена в вертикальной дистальной стенке чашечки, меньшая проксимальная изгибается и примыкает к уплощенному основанию чашечки. Очертания чашечки сверху билатерально-симметричны относительно плоскости, проходящей через радиусы С и Е.

Радиальная табличка крупная, массивная, шестиугольная, граничит с двумя базальными табличками и радиальными В, С, D. Она практически одинакова по размеру и форме с радиальной табличкой В, с которой зеркально симметрична. Дистальный край чашечки на границе между радиальной табличкой и радиальной С

имеет неглубокий вырез, отвечающий, вероятно, месту расположения анального конуса на тегмене (табл. V, фиг. 1в, 1г).

Руки длинные, не менее 50 мм. У голотипа сохранившаяся часть руки в радиусе А насчитывает 21 брахиаль. Первые брахиали массивные, широкие. Дистально руки постепенно сужаются. Высота брахиалей равна их ширине или в 1.2 раза больше. Пищесборный амбулакральный желобок глубокий, V-образного сечения. Сочленовные фасетки имеют такое же строение, как и фасетки для прикрепления рук на радиалах. На амбулакральных желобках рук экз. ПИН, № 4125/969 сохранились трудноразличимые фрагменты кроющих табличек. Нижняя сторона члеников рук округлая, без килевидного выступа, а у нескольких первых брахиалей даже уплощенная.

Размеры в мм:

Экземпляр	Наибольшая ширина чашечки вдоль радиусов С–Е	Наименьшая ширина чашечки вдоль радиуса А	Высота чашечки	Длина радиальной таблички в радиусе D
ПИН, № 4125/968, голотип	13	11.5	5.5	5
ПИН, № 4125/969	10			4
ПИН, № 4125/970		9		3.5
ПИН, № 4125/971				4.5
ПИН, № 4125/972				4

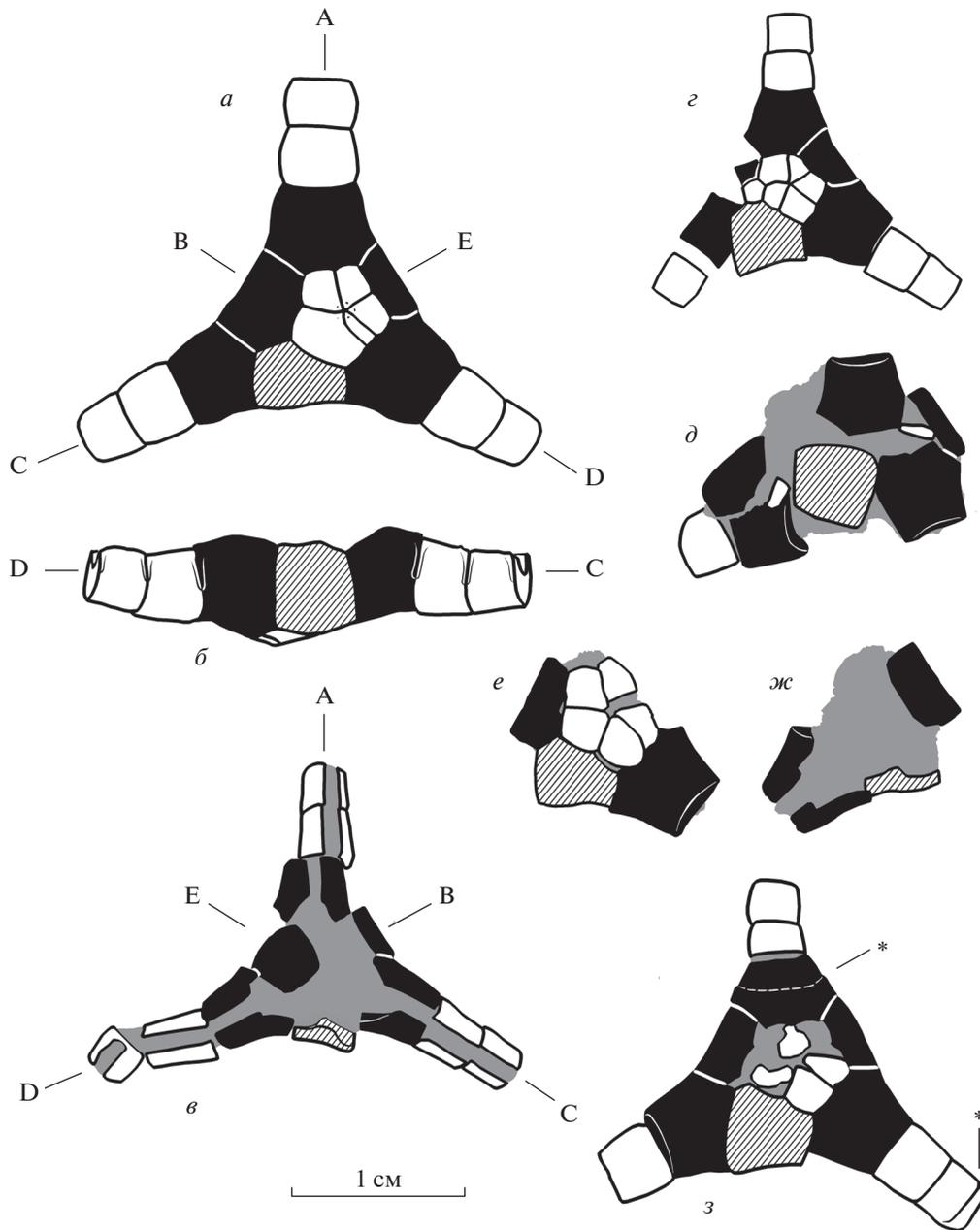


Рис. 3. Чашечки и кроны *Treocrinus schmidti* gen. et sp. nov.: *a, б* – голотип ПИН, № 4125/968: *a* – вид снизу; *б* – вид сбоку, со стороны анального интеррадиуса; *в* – экз. ПИН, №4125/969, вид сверху; *е* – экз. ПИН, № 4125/970, вид снизу; *д* – экз. ПИН, № 4125/971, вид снизу; *е, ж* – экз. ПИН, № 4125/972: *е* – вид снизу; *ж* – вид сверху; *з* – экз. ПИН, №4125/976, вид снизу; р. Волхов в районе д. Валим; нижняя часть вельской свиты, региональный ярус ухаку, дарривилский ярус. Радиальные таблички зачернены, радианальная показана косой штриховкой, базальные оставлены белыми. Звездочками отмечены следы регенерации части радиальной таблички и брахиали.

Изменчивость. Проксимальные членики рук голотипа ПИН, № 4125/968 в ширину в 1.2 раза больше, чем в длину. Кроме того, они расширены в средней части. Экз. ПИН, № 4125/970 имеет проксимальные членики рук примерно одинаковой длины и ширины, не имеющие расширений в средней части. У экз. ПИН, № 4125/969 членики

рук также прямые, в длину в 1.2 раза больше, чем в ширину.

Экз. ПИН, № 4125/970 имеет маленькую дополнительную пятиугольную табличку, примыкающую к базальному венчику. Она граничит с базальными табличками интеррадиусов АВ и ВС и с радианальной табличкой. Радиальные таблич-

ки радиусов В и С, к сожалению, при захоронении оказались смещены под чашечку, поэтому остальные особенности строения чашечки этого экземпляра неясны.

Материал. Помимо голотипа, еще пять чашечек, три из которых с причлененными руками, и несколько отдельных табличек из типового местонахождения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Обоснование выделения рода и особенности балтийских гибокринид. Состав табличек чашечки *Trescrinus* gen. nov. такой же, как и у *Norlocrinus*, но только три из пяти радиальных табличек имеют фасетки для прикрепления рук. Среди представителей *Norlocrinus* подобные формы нередко встречаются в виде внутривидовых aberrаций, а у *Trescrinus* это стабильный признак, связанный с особой формой чашечки и отсутствием стебля. Совместно с *Trescrinus* gen. nov. в одном слое встречаются многочисленные чашечки и отдельные таблички *Norlocrinus heskeri* Männil и *Norlocrinus* sp. Форма чашечек *Norlocrinus* варьирует от узкоконической до широкой полусферической, а форма брахиальных табличек варьирует от узких, с острым внешним краем, к широким, с округленным внешним краем. Встречены как фрагменты относительно крупных экземпляров, без стебля и центродорсальной таблички, так и небольшой экземпляр, с сохранившимся стеблем и холдфастом. При этом, несмотря на достаточно широкие пределы изменчивости экземпляров *Norlocrinus*, встреченных совместно с *Trescrinus* gen. nov., крайне специфическая форма табличек теки и рук последнего позволяет с уверенностью разграничить родовую принадлежность даже находящихся отдельно радиальных табличек.

Форма чашечки и отсутствие стебля резко отличают *Trescrinus* gen. nov. от трехрукого *Ваегоскринус*. Последний род может быть особой трехрукой aberrацией *Norlocrinus*, связанной также с патологией в виде зарастающего отверстия на боковой стороне чашечки (Rozhnov, 2007). Другой характерный признак нового рода — вытянутая дистальная часть радиальных табличек, несущих руки. Внутренняя полость чашечки протягивается в этот вырост, не доходит до его конца и дистально значительно сужается, переходя в желобок, в своей дистальной части неотличимый от амбулакрального желобка в первой брахиали и в остальной части рук. Видимо, дистальная часть трех радиалей, как и брахиали рук, служит скелетной поддержкой амбулакрального пищевоборного желобка. Сходное строение некоторых радиалей встречено у aberrантных экземпляров *Norlocrinus* sp. из регионального яруса азери в карьере близ д. Вильповицы (Ленинградская обл.). Их сильно оттянутая дистальная часть несла амбула-

кральный желобок, иногда оканчивающийся маленькой фасеткой для прикрепления редуцированной руки (рис. 4, 5). Такие aberrации *Norlocrinus* указывают на вероятное происхождение от него необычного рода *Cognuscrinus*, описанного из верхнего ордовика — нижнего силура Швеции. У *Cognuscrinus* вместо рук в трех радиусах (А, С и D) располагались длинные загнутые выросты радиальных табличек, несущие амбулакральные желобки и выполнявшие функцию настоящих членистых рук. Все три признака — низкая чашечка, отсутствие стебля, трехрукость и дистальная оттянутость радиалей, в которой начинается амбулакральный желобок, переходящий в длинные руки, — образуют особый экологический тип гибокринид. Комплекс этих особенностей позволяет выделить описываемые экземпляры в самостоятельный вид и род *Trescrinus*, тесно связанный в своем происхождении с предковым пятилучевым *Norlocrinus*. Видимо, редукция двух рук В и Е, а также стебля, при становлении *Trescrinus* произошла в результате педоморфоза.

Сравнение балтийских и североамериканских гибокринид. Строение чашечки *Trescrinus* gen. nov. отражает характерные особенности балтийских гибокринид, заключающиеся в отсутствии особой анальной таблички в чашечке, тегмене из мелких табличек и наличии у части представителей оттянутых дистальных выростов радиальных табличек, которые поддерживают амбулакральные желобки и имитируют руки полностью (или частично, когда к ним причленяются руки). Североамериканские гибокриниды имеют свои особенности: наличие анальной таблички в составе чашечки, тегмен из крупных оральных табличек, полностью закрывающий чашечку. Амбулакральные желобки проходят исключительно в руках, либо по поверхности чашечки, но никогда в специальных выростах радиальных табличек. Формы только с тремя амбулакрами появляются на обоих континентах. Такое параллельное развитие таксонов на разделенных континентах позволило назвать балтийский род *Norlocrinus* и лаврентийский род *Нубоскринус*, давшие начало соответствующим ветвям гибокринид, сиблинговыми таксонами (Rozhnov, 2010). Таким образом, в развитии этих ветвей на разделенных континентах главные различия проявляются в морфогенетических и индуцирующих возможностях радиальных амбулакральных каналов (Rozhnov, 2016) при сохранении исходной аранжировки табличек. У североамериканских видов каналы могли стелиться по наружной поверхности чашечки и даже переходить на стебель, не вызывая роста поддерживающего скелета. Для балтийских таксонов характерно обязательное наличие специального поддерживающего скелета, рук или несегментированных выростов радиальных табличек. Вероятно, это связано с различием индуцирующих рост скелета осо-

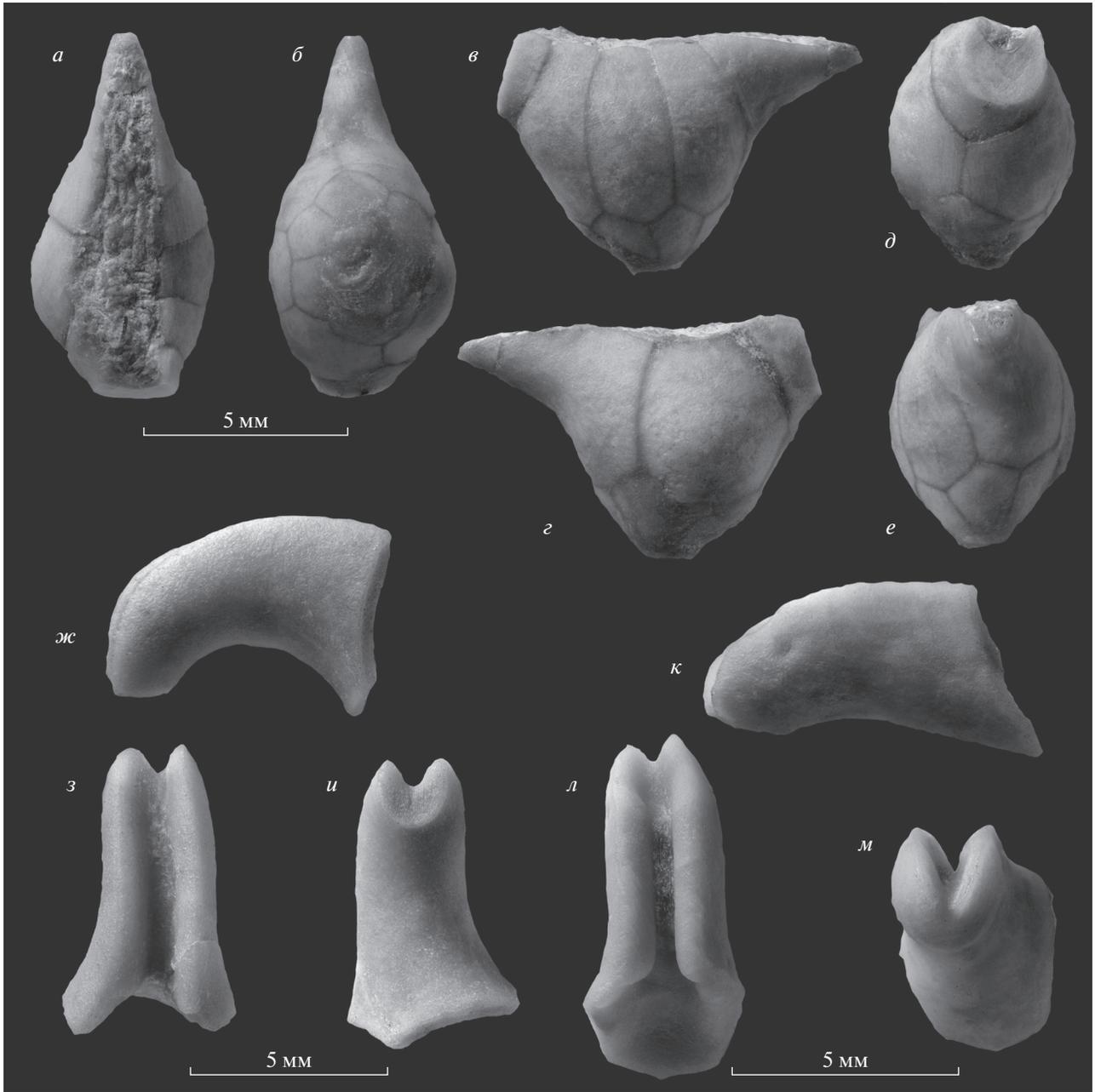


Рис. 4. Аберрантные формы *Norocrinus* sp. с выростами радиальных табличек с проходящими в них пищевыми желобками: *a–e* – экз. ПИН, № 4125/973, ювенильная чашечка, имеющая в радиусе D вырост радиальной таблички для поддержки пищевого амбулакального желобка; амбулакры в радиусах E, A, B отсутствуют; ввиду наличия скола на радиальной табличке C, неизвестно, имелась ли рука в этом радиусе: *a* – сверху, *б* – снизу, *в* – сбоку, радиус A, *г* – интерррадиус CD, *д* – сбоку, радиус C, *е* – сбоку, радиус D; *ж–м* – отдельные радиальные таблички с таким же выростом: *ж–и* – табличка с длинным, изогнутым вниз выростом, имеющим на конце небольшую фасетку руки, экз. ПИН, № 4125/974; *ж* – сбоку, *з* – снизу, *и* – сверху; *к–м* – табличка с длинным выростом, не имеющим на конце фасетку руки, экз. 4125/975: *к* – сбоку, *л* – сверху, *м* – с торца; Ленинградская обл., карьер у д. Вильповицы; средний ордовик, дарривилский ярус, региональный ярус азери, зона *kotlukovi–punctatus*.

бенностей амбулакальных каналов у близкородственных предков, заселивших эти разделенные континенты (Rozhnov, 2016). Многие другие морфогенетические возможности и ограничения роста скелета у этих предков были сходными. Таким

образом, существующее деление гибокринид по семействам на основе количества рук и амбулакров требует в дальнейшем пересмотра. Редукция скелета рук и амбулакальной системы шла в обеих группах независимо; в то же время наличие

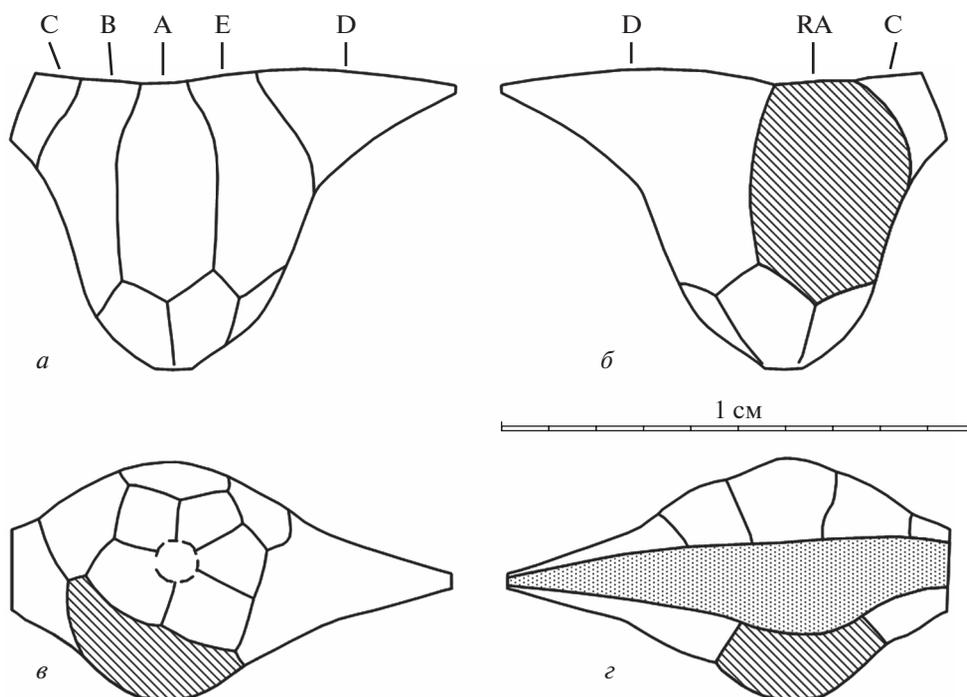


Рис. 5. Аберрантная чашечка *Hoplocrinus* sp. с выростом радиальной таблички, поддерживающим амбулакральный пищеворный желобок, экз. ПИН, № 4125/973: *а* – сбоку, радиус А, *б* – сбоку, интеррадиус CD, *в* – снизу, *г* – сверху; Ленинградская обл., карьер у д. Вильповицы; средний ордовик, дарривилский ярус, региональный ярус азери, зона kotlukovi – punctatus. Обозначения как на рис. 3.

или отсутствие анальной таблички – более существенный и при этом неучтенный в систематике признак.

Экологические особенности *Treocrinus* gen. nov. Характерный облик *Treocrinus* позволяет выявить его образ жизни и место в сообществе окружающей его биоты. Чашечка, лишенная стебля после короткой ювенильной стадии с очень тонким коротким стеблем, лежала непосредственно на дне. Отсутствие стебля у некоторых видов рода *Hoplocrinus* известно в литературе (Мянниль, 1959; Рожнов, 1985а, б). Однако, в отличие от частично погруженных в грунт массивных конусовидных чашечек этих представителей рода *Hoplocrinus*, небольшие уплощенные чашечки *Treocrinus* gen. nov. лежали на более твердом грунте и могли поддерживаться на нем руками (рис. 2). Широко раскинутые в стороны руки простирались непосредственно на илистом грунте и выбирали фрагменты полуразложившейся бактериями органики из перекачывавшегося над ними слабым волнением или течениями придонного детрита. Этот “придонный бульон” был особенно питательным для иглокожих с их малым количеством и разнообразием ферментов в пищеварительном тракте, но значительное количество минеральных частиц мешало вылавливанию органических (Rozhnov, 2009). Поэтому в рассматриваемом сообществе развивалась полноценная придонная ярусность.

Верхний ярус в основном занимали криноидеи иокриноидного облика, выделенные по характерным стеблям в паратаксон *Baltocrinus*. Молодые особи этого рода, а также *Hoplocrinus*, крупные ромбиферы *Echinosphaerites*, *Heliocrinites*, *Cheilocrinus* и эокриноидеи *Rhipidocystis* и *Heckerocrinus* вылавливали пищу из низов среднего яруса, тогда как *Treocrinus* gen. nov., другие мелкие криноидеи, эдриоастероидеи *Syathocystis* и многочисленные караваеобразные, конусовидные с червеобразными паразитами внутри и корковидные колонии мшанок, а также брахиоподы, составляли обильный самый нижний донный ярус.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, находки нового рода *Treocrinus* в дарривилских отложениях Балтики существенно дополняют данные о морфологическом и таксономическом разнообразии гибокриноид и подчеркивают сходство и различие между параллельно развивавшимися в ордовикских морях Балтики и Лаврентии ветвями этого отряда. В хорошо выраженной ярусности валимского сообщества *Treocrinus schmidti* gen. et sp. nov. занимал самый нижний донный ярус.

* * *

Авторы благодарны И.О. Пахомову за переданный в коллекцию ПИН РАН образец нового рода, С.В. Багирову (ПИН) за сделанные фотографии. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-14-00346. Эта статья является вкладом в проект 653 Международной программы геологических наук “Начало великого ордовикского события диверсификации”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иванцов А.Ю., Мельникова Л.М. Азериский, ласнамягский и ухакусский горизонты ордовика в Ленинградской области и характеристика трилобитов и остракод // Стратигр. Геол. корреляция. 2003. Т. 11. № 4. С. 24–40.

Мянниль Р.М. Новые представители рода *Hybocrinus* из среднего ордовика Эстонии // Учен. зап. Тартуского гос. ун-та. 1959. № 75. С. 82–97.

Рожнов С.В. Hybocrinea новый подкласс морских лилий // Докл. АН СССР. 1985а. Т. 280. № 4. С. 1012–1015.

Рожнов С. В. Морфология, симметрия и систематическое положение морских лилий гибокриновид // Палеонтол. журн. 1985б. № 2. С. 4–16.

Rozhnov S.V. New data on peritocrinids and hybocrinids (Crinoidea, Echinodermata) from the Middle Ordovician of the Baltic Region // Ann. Paléontol. 2007. V. 93. № 4. P. 261–276.

Rozhnov S. V. Development of the trophic structure of Vendian and Early Paleozoic marine communities // Paleontol. J. 2009. V. 43. № 11. P. 1364–1367.

Rozhnov S.V. Sibling echinoderm taxa on isolated Ordovician continents: problem of center of origin // Bull. Geosci. 2010. V. 85. P. 671–678.

Rozhnov S.V. Arms versus Brachioles: Morphogenetic basis of similarity and differences of food-gathering appendages of pelmatozoan Echinoderms // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 14. P. 1598–1609.

Schmidt F. Ober einige neue und wenig bekannte baltisch-silurischen Petrefacten. Miscellanea Silurica II // Mem. Acad. Sci. St.-Petersbourg. Ser. VII. 1874. T. 21. № 11. P. 1–48.

Sprinkle J., Moore R.C. Hybocrinida // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part 7. Echinodermata 2 / Ed. Moore R.C. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. America, Univ. Kansas Press, 1978. P. 405–407.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1, 2. *Treocrinus schmidti* gen. et sp. nov.: 1 – голотип ПИН, № 4125/968: 1а – общий вид кроны снизу, 1б – чашечка крупным планом, 1в – чашечка сбоку со стороны интеррадиуса CD, 1г – чашечка со стороны интеррадиуса CD под углом снизу; 2 – экз. ПИН, № 4125/969: 2а – общий вид кроны сверху, 2б – чашечка крупным планом; лев. берег р. Волхов в районе д. Валим; нижняя часть вельской свиты, региональный ярус ухаку, дарривилский ярус.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–4. *Treocrinus schmidti* gen. et sp. nov.: 1 – экз. ПИН, № 4125/970: 1а – общий вид кроны, 1б – чашечка крупным планом; 2 – экз. ПИН, № 4125/971: 2а – общий вид, 2б – фасетка для прикрепления рук на радиали С, 2в – фасетка для прикрепления рук радиали А, 2г – фасетка для прикрепления рук радиали D; 3 – экз. ПИН, № 4125/972: 3а – вид с дорсальной стороны, 3б – вид с вентральной стороны; 4 – экз. ПИН, № 4125/969, дистальный членик руки; р. Волхов в районе д. Валим; нижняя часть вельской свиты, региональный ярус ухаку, дарривилский ярус.

A New Hybocrinid Genus (Echinodermata, Crinoidea) from the Middle Ordovician of Ladoga Glint on the Volkhov River

N. K. Semenov, S. S. Terentyev, G. V. Mirantsev, S. V. Rozhnov

The hybocrinid crinoid *Treocrinus schmidti* gen. et sp. nov. is described from the Middle Ordovician (Uhaku, Darriwilian) of the lower stream of the Volkhov River. Three long arms in A, D and C radii, low cup with a flattened base without a stem are main characteristics of the new genus. Morphology of the new genus emphasizes the similarities and differences in the morphogenetic capabilities of the hybocrinid branches, which simultaneously developed on the Baltica and Laurentia paleocontinents, separated from each other in Ordovician. In the pronounced tiering of the Valim benthic community, this new genus occupied the lowest bottom stage.

Keywords: Ordovician, Baltica, Crinoidea, Hybocrinida, systematic, morphology, evolution, ecology

УДК 565.33:551.762.23

ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ ОБ ОСТРАКОДАХ КЕЛЛОВЕЯ ЦЕНТРАЛЬНОГО ДАГЕСТАНА

© 2021 г. Л. А. Глинских^{а, *}, Е. М. Тесакова^{б, с, **}

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

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

^сГеологический институт РАН, Москва, Россия

*e-mail: glor@mail.ru

**e-mail: ostracon@rambler.ru

Поступила в редакцию 12.08.2019 г.

После доработки 20.08.2019 г.

Принята к публикации 20.08.2020 г.

Впервые в келловее (аммонитовые зоны *Calloviense*, *Jason*, *Coronatum* и *Athleta*) Центрального Дагестана выявлены и изучены остракоды. Комплекс насчитывает девять видов, один – *Pleurocythere kharisovi* sp. nov. – описан как новый. Для ранее известных форм приведены изображения.

Ключевые слова: остракоды, новые виды, средняя юра, келловей, Дагестан

DOI: 10.31857/S0031031X21010062

ВВЕДЕНИЕ

Целью статьи является описание и изображение остракод из келловей разреза Цудахар (Центральный Дагестан) (рис. 1), перспективного для проведения бореально-тетической корреляции, так как в нем встречены комплексы аммонитов, содержащие представителей разного биогеографического происхождения (Гаврилов и др., 2015).

Обнажение у моста на правом берегу р. Казикумухское Койсу, в 500 м выше с. Цудахар, является классическим разрезом келловейских отложений, где полностью представлена армхинская свита (нижний келловей – низы верхнего келловей), включая ее несогласные контакты с подстилающей цудахарской и вышележащей иронской свитами (рис. 2). Этот разрез был мультидисциплинарно изучен в 2014–2015 гг. большим коллективом специалистов из Москвы, Ярославля и Новосибирска. Подробное описание литологии и комплексов ископаемых (аммониты, белемниты, двустворки), биостратиграфия, а также изображение характерных фораминифер и седиментологическая интерпретация приведены в “Путеводителе...” (Гаврилов и др., 2015).

Необходимость исследования цудахарских остракод, встреченных в комплексе микрофауны совместно с фораминиферами, обусловлена тем, что юрские остракоды Дагестана до сих пор практически не изучались, за редким исключением

(Касимова и др., 1956), где приведено определение (без описаний и изображений) трех видов из верхнего аалена и одного, в открытой номенклатуре, из байоса.



Рис. 1. Карта-схема расположения разреза Цудахар.

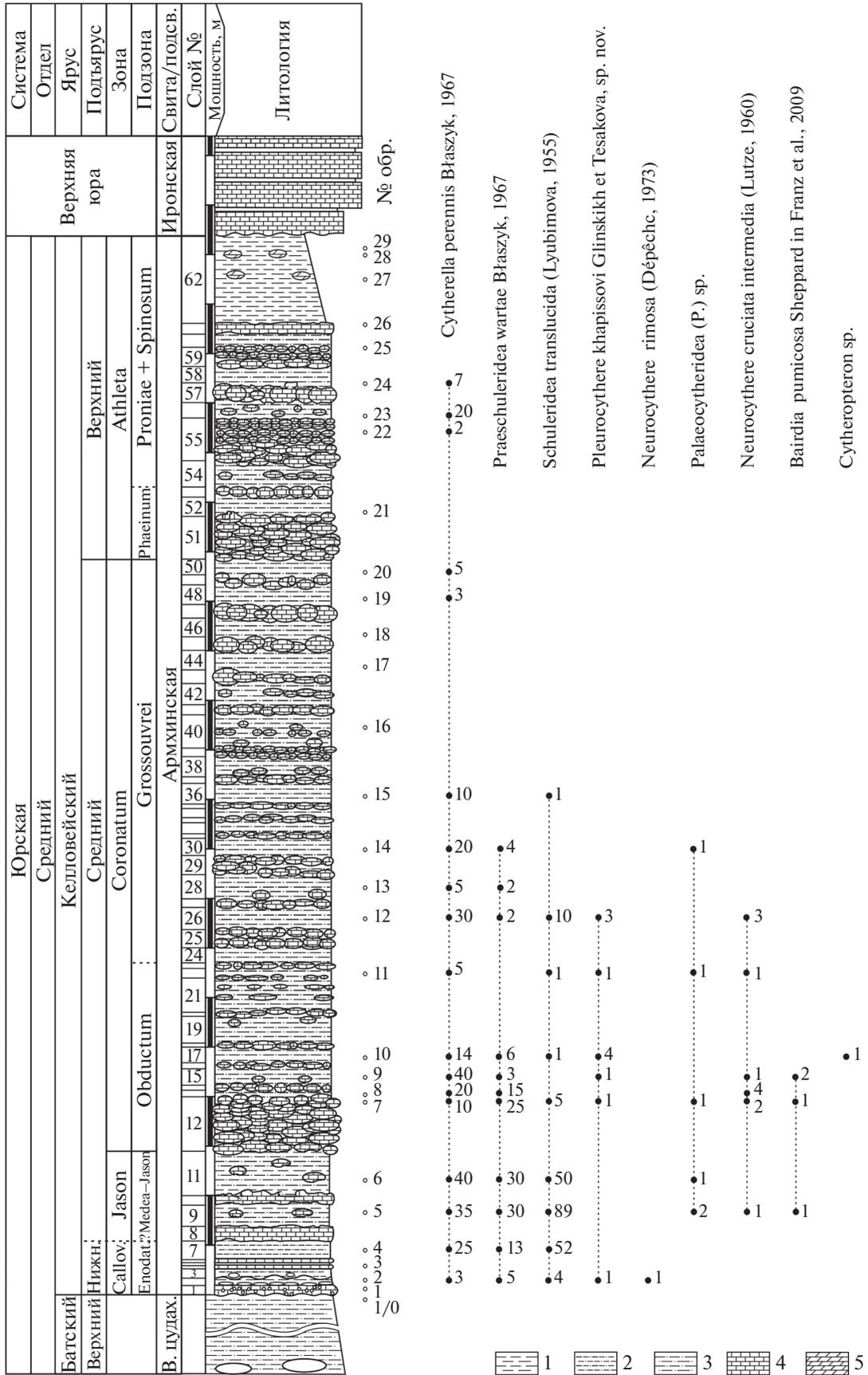


Рис. 2. Распространение остракод в армхинской свите (келловей) разреза Цулахар (литоологическая колонка и расчленение разреза по аммонитам приводится по: Гаврилов и др., 2015). Обозначения: 1 — глина; 2 — глина алевритовая; 3 — известняк; 4 — алевролит; 5 — мергель.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужила коллекция остракод, полученная в результате обработки проб, отобранных Л.А. Глинских в 2015 г. в составе полевого отряда под руководством А.П. Ипполитова (ГИН РАН, Москва) из армянской свиты (келловей) близ с. Цудахар.

Образцы были обработаны по стандартной методике. Относительно рыхлые разности пород (пробы навеской 200 г) отмачивались в воде в течение одной–двух недель, а затем дезинтегрировались простым кипячением в течение нескольких часов. Более твердые породы разрушались с использованием расплава гипосульфита натрия (Основы..., 1960). После этого осадок отмывался в проточной воде через сито с диаметром ячеек 56 мкм и сушился. После технической обработки образцов проводился отбор и изучение микрофауны под стереомикроскопом Stemi 2000-C (Carl Zeiss). Всего было обработано 29 образцов, ракушковые найдены в 18 из них. Выбрано порядка 680 экземпляров, принадлежащих девяти видам из восьми родов (рис. 2).

Подавляющее большинство изученных остракод Цудахара (сотни раковин и створок) принадлежит к широко распространенным и эврибионтным родам *Cytherella* Jones, 1849, *Praeschuleridea* Bate, 1963 и *Schuleridea* Swartz et Swain, 1946, не представляющим интерес с точки зрения био-стратиграфии. Неоправданно большой стратиграфический диапазон ряда относящихся к ним видов (как и многих других фанерозойских остракод) может быть связан со сборными таксонами. Обычно к подобным видам ошибочно относят остракод с весьма ограниченным набором диагностических признаков (гладких или без ярко выраженной скульптуры, с простыми примитивными замками и т.п.). Правильный подход к выделению реальных палеонтологических видов внутри таких групп – это прослеживание в онтогенезе изменений замка, мускульных отпечатков, простых и/или ситовидных пор и морфометрических параметров отдельно левых и правых створок. Безусловно, подобные работы есть (напр., Właszyk, 1959, 1967; Herrig, 1966 и др.), но они достаточно трудоемки и не всегда осуществимы, поскольку палеонтологический материал должен отличаться очень хорошей сохранностью и обилием разрозненных створок, иначе нельзя изучить их внутреннее строение. Кроме того, остракоды должны быть представлены экземплярами всех (или хотя бы большинства) возрастных стадий, притом статистически достоверными выборками. Перечисленные условия далеко не всегда отвечают реальному материалу (как в нашем случае), сохранность которого во многом зависит от фаций, его обилие – от трофности палеобассейна, а совместная встречаемость взрослых и

ювенильных экземпляров – от особенностей строения ареалов этих видов и типов захоронений. Поэтому виды, определенные нами в этих родах [*Cytherella perennis* Właszyk, 1967, *Praeschuleridea wartae* Właszyk, 1967 и *Schuleridea translucida* (Lyubimova, 1955)], понимаются в широком смысле (s.l.).

Для лучшего представления развития остракод в этом регионе ниже приведен краткий обзор стратиграфического и географического распространения ранее известных видов.

Cytherella perennis s.l. (табл. VII, фиг. 1–3; см. вклейку) является доминирующим элементом комплекса в нижнем и среднем келловее Цудахара (зона *Calloviense* – нижняя половина зоны *Coronatum*), а в верхах среднего и в верхнем келловее (верхи зоны *Coronatum* – зона *Athleta*) выявлены монотаксонные комплексы, представленные этим видом (рис. 2). Распространение *C. perennis* известно в средней и верхней юре. Вид широко представлен в верхнем байосе и бате Польши (Właszyk, 1967; Bielecka et al., 1988; Tesakova et al., 2008); встречен в верхнем байосе северо-востока Украины (Пяткова, Пермякова, 1978); в нижнем–среднем келловее севера Франции (Dérêche, 1969); в среднем келловее–среднем оксфорде Европейской России (Герасимов и др., 1996; Tesakova, 2003, 2008; Тесакова и др., 2017).

Представители *Praeschuleridea wartae* s.l. (табл. VII, фиг. 4, 5) в большом количестве встречаются в нижнем – среднем келловее (зона *Calloviense* – нижняя половина зоны *Coronatum*) изученного разреза (рис. 2). Вид также известен из бата Польши (Właszyk, 1967; Bielecka et al., 1988), нижнего–среднего келловее Европейской России (Tesakova, 2003, 2013; Тесакова и др., 2009).

Еще один среднеюрский вид, преобладающий в изученной коллекции, *Schuleridea translucida* s.l. (табл. VII, фиг. 7, 8), распространен в среднем–верхнем келловее Европейской России (Любимова, 1955, 1956; Герасимов и др., 1996; Tesakova, 2003, 2008; Тесакова и др., 2017) и нижнем келловее северо-востока Украины (Пяткова, Пермякова, 1978). В разрезе Цудахар он найден в нижнем–среднем келловее (зона *Calloviense* – нижняя половина зоны *Coronatum*) (рис. 2).

Представители *Bairdia pumicosa* Sheppard in Franz et al., 2009 (табл. VII, фиг. 6) в изученном разрезе встречаются в среднем келловее (зона *Jason* и низы зоны *Coronatum*) (рис. 2) в виде трех створок и одной целой раковины удовлетворительной сохранности. Этот вид известен в бате северо-запада Франции (Sheppard, 1981a, b; Dérêche, 1984, 1985), нижнем бате юго-запада Англии (Sheppard, 1981a, b), бате и келловее Южной Германии (Buck, 1954; Schudack, Schudack, 2000; Franz et al., 2009, 2014; Beher et al., 2010), а также нижнем бате и нижнем келловее Польши (Tesakova, 2008).

Особый интерес представляет *Neurocythere cruciata intermedia* (Lutze, 1960) (табл. VII, фиг. 10, 11), являющийся зональным видом биостратиграфических шкал по остракодам, разработанных в разных странах Европы. Вид распространен в нижнем келловее — нижнем оксфорде Южной Германии (Buck, 1954; Huber et al., 1987; Franz et al., 2009, 2014; Beher et al., 2010; Dietze et al., 2017); в среднем келловее восточной части Нидерландов и северо-востока Украины (Пяткова, Пермякова, 1978; Herngreen et al., 1983); в среднем и верхнем келловее Северо-Восточной Германии (Lutze, 1960); в среднем—верхнем келловее и нижнем оксфорде Шотландии и Англии (Whatley, 1970; Kilenyi, 1978; Whatley et al., 2001; Whatley, Ballent, 2004; Wilkinson, Whatley, 2009); в верхнем келловее севера Франции и Польши (Oertli, 1963; Bielecka et al., 1988; Olempska, Właszyk, 2001). В разрезе Цудахар представители данного вида встречены в среднем келловее (зона Jason и нижняя часть зоны Coronatum) в виде четырех раковин и восьми створок хорошей и удовлетворительной сохранности (рис. 2).

Neurocythere rimosa (Dérêche, 1973) (табл. VII, фиг. 9), известный из нижнего—среднего бата северо-запада Франции и всего бата южной части Англии (Dérêche, 1973, 1984, 1985; Sheppard, 1981b; Bate, 2009), а также нижнего—среднего бата Южной Германии (Franz et al., 2014), представлен в изученном разрезе в нижнем келловее (зона Calloviense) в виде одной раковины плохой сохранности (рис. 2).

Наряду с ранее известными формами, в нижнем—среднем келловее разреза Цудахар (зоны Calloviense — Coronatum) найдено 10 целых раковин и две створки плевроцитер хорошей и удовлетворительной сохранности, отнесенных авторами к новому виду *Pleurocythere khapissovi* sp. nov. (табл. VII, фиг. 13–15; рис. 2). Подробное описание таксона приведено ниже.

Неудовлетворительная сохранность единичных раковин и створок *Palaeocytheridea* (P.) sp. (табл. VII, фиг. 12) и *Cytheropteron* sp. из среднего келловее разреза Цудахар (рис. 2) не позволила определить видовую принадлежность найденных экземпляров.

Фотографирование остракодов проводилось при помощи электронного сканирующего микроскопа в ИГМ СО РАН, а их изображения приведены на фототаблице.

Авторы используют систему надродовых таксонов, принятую в “Практическом руководстве...” (1999). При описании вида применялись следующие сокращения: Д — длина раковины, В — высота раковины, Т — толщина раковины.

Коллекция № DZ-19 хранится в лаб. микропалеонтологии Ин-та нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

О Т Р Я Д P O D O C O P I D A

П О Д О Т Р Я Д C Y T H E R O C O P I N A

Н А Д С Е М Е Й С Т В О P R O G O N O C Y T H E R A C E A S Y L V E S T E R - B R A D L E Y , 1 9 4 8

СЕМЕЙСТВО PLEUROCYTHERIDAE MANDELSTAM, 1960

Род *Pleurocythere* Triebel, 1951

Pleurocythere khapissovi Glinskikh et Tesakova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 13–15

Название вида в честь энтузиаста палеонтологии Омара Хаписова.

Голотип — ИНГГ СО РАН, № DZ-19/13, целая раковина самки; Центр. Дагестан, с. Цудахар; средняя юра, нижний келловей, аммонитовая зона Calloviense (армхинская свита).

Описание. Раковина средних размеров, продолговато-овальная, умеренно выпуклая. Левая створка немного больше правой. Охват более выражен на заднеспинном крае. Передний конец раковины высокий, закругленный, с небольшим замочным ушком на левой створке, немного скошен со спинной стороны. Задний конец раковины ниже переднего, округло-треугольной формы, не симметричный (сильнее скошен сверху), на левых створках закруглен более плавно. Спинной край прямой, наклонен к заднему концу раковины. Соединяется с передним и задним концом плавно. Брюшной край прямой, не параллелен спинному, вогнут в передней трети. Наибольшая длина — в нижней трети раковины. Наибольшая высота — на переднем конце, а наибольшая толщина — в заднебрюшной части раковины. На поверхности створок развиты отчетливые ребра: четыре продольных и одно косое. Самое длинное из продольных ребер — верхнее брюшное — расположено в нижней трети раковины, пересекает оба конца и достигает переднего края (но не заднего). Ниже него на брюшной стороне наблюдается еще одно ребро, гораздо более короткое, не пересекающее концов. Оно нависает над брюшным краем, из-за чего создается ложное впечатление выпуклости брюшного края при виде сбоку. Своими концами, приподнятыми кверху, нижнее брюшное ребро сочленяется с верхним брюшным. Третье продольное ребро — срединное — расположено практически горизонтально в средней части створки. На заднем конце оно плавно отклоняется к спинной стороне, а в передней трети створки косо стремится книзу, но далеко не доходит до края переднего конца. От этой косой части срединного ребра отходят два коротких отростка, верхний — по направлению к переднему замочному ушку, нижний плавно отгибается к брюшной стороне, образуя маленькую открытую петлю. В задней части срединного ребра также наблюдается тонкий короткий отросток, отходящий от петли и наискось пересекающий задний конец по направлению к

брюшной стороне. Четвертое и самое короткое из продольных ребер расположено вдоль спинного края в задней половине створки. На заднем конце оно плавно сопрягается со срединным ребром, образуя хорошо выраженную открытую петлю, а ближе к переднему концу истончается и распадается на 2–3 фрагмента. На левых створках спинное ребрышко короче, чем на правых. Последнее ребро, тонкое и косое, наблюдается на переднем конце — пересекает всю его верхнюю половину, достигая переднего края, и по большой дуге плавно переходит на спинную сторону. Срединное ребро может соединяться с косым посредством своего верхнего отростка. Вся межреберная поверхность створок, кроме уплощенной части переднего и заднего концов, покрыта крупными пяти- или шестигранными ячейками. Между срединным и верхним брюшным ребрами насчитывается четыре ряда ячеек. Толщина граней ячеек немногим меньше таковой ребра.

Размеры, мм:

№ экз.	Д	В	Т
Голотип № DZ-19/13	0.53	0.31	
DZ-19/14	0.50	0.3	
DZ-19/15	0.53	0.3	
DZ-19/17	0.66	0.35	0.25

Изменчивость. Передние отростки срединного ребра могут быть более или менее развитами, вследствие чего сплошная перемычка между косым и срединным ребрами имеется или отсутствует. Задний отросток срединного ребра может быть либо тонким и малозаметным, либо отчетливо выраженным. Слабо варьирует толщина граней ячеек.

Половой диморфизм выражен в большей длине раковин самцов при одинаковой высоте с раковинами самок.

Сравнение. Наиболее схожий по очертанию, размерам раковины, расположению ребер на поверхности створок и ячеистой межреберной скульптуре является вид *P. caudata (uzbekistanensis)* (Masumov, 1970) из нижнего келловея Узбекистана. Этот таксон был описан А.С. Масумовым из разреза Яккабаг (юго-западные отроги Гиссарского хребта) (1973, с. 55, табл. 5, фиг. 2) и, по мнению авторов, ошибочно отнесен к роду *Platylorphocythere* Oertli, 1959. От него новый вид отличается более коротким, тонким и распадающимся в передней части спинным ребром, которое не соединяется в первой трети створки ни с передне-спинным косым ребром (что отмечено в описании Масумова на с. 56, но не просматривается на табл. 5, фиг. 2), ни со срединным (что наблюдается на табл. 5, фиг. 2, но не отмечено в описании), но соединяется характерной плавной петлей со

срединным ребром в задней трети створки (чего не наблюдается на табл. 5, фиг. 2). Также важным отличием от *P. caudata (uzbekistanensis)* служит более короткое срединное ребро, которое никак не соединяется с верхним брюшным и имеет короткие отростки в передней части, отходящие от него под иными углами, чем у сравниваемого вида.

Кроме вышеупомянутого, известен еще один ранне- и среднекелловейский вид *P. kurskensis* Tesakova, 2009 из Курской обл. России (Тесакова и др., 2009, с. 31, табл. 3, фиг. 1–3, 5–8; Tesakova, 2013, табл. 6, фиг. 11). От курских экземпляров описываемый вид достаточно сильно отличается меньшей длиной раковины, более тонкими ребрами, коротким спинным ребром, четырехрядной ячеистой (а не двурядной ямчатой) межреберной скульптурой, а также тем, что срединное и верхнее брюшные ребра не соединяются.

От *P. elliptica* Właszyk, 1967 из верхнего байоса — среднего бата Польши (Właszyk, 1967, с. 24, табл. 6, фиг. 1–4, рис. 5; Bielecka et al., 1988, с. 173, табл. 68, фиг. 2), нижнего бата — нижнего келловея Германии (Brand, 1990, с. 202, табл. 12, фиг. 17–20; Franz et al., 2009, с. 142, табл. 3, фиг. 1; Beher et al., 2010, с. 50), весьма похожего ячеистой скульптурой и петлевидной формой сочленения срединного и спинного ребер, отличается меньшей длиной этих ребер, отсутствием соединения срединного и брюшного ребер, а также более длинным косым ребрышком.

От *P. ohmertii* Franz, Ebert et Stulpinaite, 2018 из среднего аалена — нижнего байоса Южной Германии (Franz et al., 2018, с. 76, табл. 5, фиг. 9–12), сходного по ячеистой межреберной скульптуре, плавному петлевидному сочленению спинного ребра и срединного и по тонкому короткому спинному ребру левой створки, отличается продолговато-овальным (а не округло-прямоугольным) очертанием раковины сбоку, присутствием переднего замочного ушка, более тонким и продолжающимся на спинной стороне косым ребрышком, а также более низким и треугольным задним концом.

От всех остальных байосских и батских плеврочитер, сходных по ячеистой межреберной скульптуре, сравниваемый вид отличается характерной петлей в задней трети створки при плавном сочленении срединного ребра и спинного, а также субвертикальным положением переднего верхнего отростка срединного ребра.

Распространение. Средняя юра; нижний и средний келловей Центрального Дагестана.

Материал. 10 целых раковин и две створки хорошей и удовлетворительной сохранности из нижнего (зона Calloviense) — среднего (зона Cognatum) келловея разреза Цудахар (армхинская свита).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые в келловее (армхинская свита) Центрального Дагестана выявлен и изучен комплекс остракод, насчитывающий девять форм, семь из которых определены до вида, две – до рода; один вид – *Pleurocythere kharissovii* – описан как новый. Для ранее известных видов приведены изображения.

Анализ обзора хорологического и стратиграфического распространения цудахарских остракод показал, что в изученном комплексе встречены представители разного биогеографического происхождения, что является перспективным аспектом для проведения межрегиональной, а, возможно, и бореально-тетической корреляции по данной группе микрофауны.

* * *

Авторы выражают искреннюю признательность Л.М. Мельниковой (ПИН РАН, Москва), Б.Н. Шурыгину (ИНГГ СО РАН, Новосибирск) за советы и рекомендации при подготовке рукописи к печати, Н.Г. Изох (ИНГГ СО РАН) и И.В. Аборневой (ИГМ СО РАН, Новосибирск) за помощь в проведении съемки.

Работа выполнена в рамках тем госзадания №№ 0135-2019-0062 (ГИН РАН), АААА-А16-116033010096-8 (МГУ), а также является вкладом в проекты ФНИ № 0331-2019-0005 и РФФИ № 18-05-00501, № 19-05-00130.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гаврилов Ю.О., Захаров В.А., Рогов М.А. и др. Цудахар // Юрские отложения центральной части Горного Дагестана. Путеводитель геологических экскурсий VI Всеросс. совещ. “Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии”, 15–20 сентября 2015 г. / Ред. Черкашин В.И. Махачкала: “АЛЕФ”, 2015. С. 81–105.

Герасимов П.А., Митта В.В., Кочанова М.Д., Тесакова Е.М. Ископаемые келловейского яруса Центральной России. М., 1996. 126 с.

Касимова Г.К., Кузнецова З.В., Михеева З.Ф. Микрофауна юрских отложений разреза Уллучай (Центральный Дагестан) // Докл. АН АзССР. 1956. Т. 12. № 1. С. 9–13.

Любимова П.С. Остракоды мезозойских отложений Среднего Поволжья и Общего Сырта // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. 1955. Вып. 84. С. 3–190.

Любимова П.С. Триасовые и юрские остракоды восточных районов Украины // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. 1956. Вып. 98. С. 533–583.

Масумов А.С. Юрские остракоды Узбекистана. Ташкент: Фан, 1973. 197 с.

Основы палеонтологии. Членистоногие – трилобитообразные и ракообразные. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 519 с.

Практическое руководство по микрофауне СССР. Том 7. Остракоды мезозоя / Ред. Соколов Б.С. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 1999. 244 с.

Пяткова Д.М., Пермякова М.Н. Фораминиферы и остракоды юры Украины. Киев: Наук. думка, 1978. 288 с.

Тесакова Е.М., Стреж А.С., Гуляев Д.Б. Новые остракоды из нижнего келловоя Курской области // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 25–36.

Тесакова Е.М., Шурупова Я.А., Устинова М.А. Стратиграфия келловоя и нижнего оксфорда разреза Михайловцемент (Рязанская обл.) по микрофауне и наннопланктону // Тр. ГИН РАН. 2017. Вып. 615. С. 264–300.

Bate R.H. Middle Jurassic (Aalenian–Bathonian) // Ostracods in British Stratigraphy / Eds. Whittaker J.E., Hart M.B.L., 2009. P. 199–223 (The Micropalaeontological Society, Spec. Publ. Geol. Soc. London).

Behr E., Brand E., Franz M. Bathonian and Lower Callovian ostracods of Albstadt-Pfeffingen (Middle Jurassic, Baden-Württemberg, Germany) // Palaeodiversity. 2010. V. 3. P. 43–57.

Bielecka W., Styk O., Błaszczak J., Kopik J. Middle Jurassic Ostracoda Latreille, 1806 // Geology of Poland. Atlas of guide and characteristic fossils. Pt 2b. Mesozoic Jurassic / Ed. L. Malinowska. Warsaw, 1988. P. 165–179.

Błaszczak J. Two new bathonian ostracods of the genus Progonocythere // Acta Palaeontol. Pol. 1959. V. 4. № 4. P. 431–453.

Błaszczak J. Middle Jurassic ostracods of the Czestochowa region (Poland) // Acta Palaeontol. Pol. 1967. V. 12. № 1. P. 1–75.

Brand E. Biostratigraphische Untergliederung des Ober-Bathonien im Raum Hildesheim, Nordwestdeutschland mittels Ostracoden und Korrelation ihrer Vertikalreichweiten mit Ammoniten-Zonen // Geol. Jb. A. 1990. Bd 121. S. 119–273.

Buck E. Stratigraphisch wichtige Ostrakoden im Lias u. Dogger SW-Deutschlands; Freiburg i. Br. 1954 [unpublished table].

Dépêche F. Description de quelques ostracodes nouveaux de Bathonien Lorrain // Rev. Micropaléontol. 1969. V. 2. P. 107–118.

Dépêche F. Étude des Ostracodes du Dogger du Bassin Parisien. I. Ostracodes du Bathonien inférieur et de la base du Bathonien moyen de Port-en-Bessin // Rev. Micropaléontol. 1973. V. 4. P. 213–226.

Dépêche F. Les ostracodes d’une plate-forme continentale au Jurassique: recherches sur le Bathonien du Bassin Parisien // Mém. Sci. Terre. Univ. Pierre-et-Marie-Curie, Paris. Paris, 1984. No 84 38. P. 1–419 [unpublished thesis].

Dépêche F. Lias supérieur, Dogger, Malm // Atlas des ostracodes de France // Bull. Centr. Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine, Mém. 1985. № 9. P. 119–145.

Dietze V., Franz M., Kutz M., Walschew A. Stratigraphy of the Middle Jurassic Sengenthal Formation of Pölsingen-Ursheim (Nördlinger Ries, Bavaria, Southern Germany) // Palaeodiversity. 2017. V. 10. P. 49–95. <https://doi.org/10.18476/pale.v10.a5.49>

Franz M., Tesakova E., Behr E. Documentation and revision of the index ostracods from the Lower and Middle Jurassic in SW Germany according to BUCK (1954) // Palaeodiversity. 2009. V. 2. P. 119–167.

Franz M., Behr E., Diel G. The Bathonian and Early Callovian Ostracoda of Baden-Wuerttemberg, southern Germany // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2014. V. 274. № 2/3. P. 149–185.

- Franz M., Ebert M., Stulpinaite R. Aalenian – Lower Bajocian (Middle Jurassic) ostracods from the Geisingen clay pit (SW Germany) // *Palaeodiversity*. 2018. V. 11. P. 59–105.
- Herngreen G.F.W., Lissenberg Th., de Boer K.F. et al. Middle Callovian beds in the Achterhoek, Eastern Netherlands // *Med. Riks Geol. Dienst*. 1983. V. 37. № 3. P. 1–29.
- Herrig E. Ostracoden aus der Weissen Schreiekreide (Unter Maastricht) der Insel Rügen // *Paläontol. Abh. A*. 1966. Bd 2. № 4. S. 693–1069.
- Huber B., Müller B., Luterbacher H. Mikropaläontologische Untersuchungen an der Calloviens/Oxfordien-Grenze im Schweizer Jura und auf der Schwäbischen Alb (vorläufige Mitteilung) // *Ecl. geol. Helv*. 1987. V. 80. № 2. P. 449–459.
- Kilenyi T. The Jurassic. Part III, Callovian–Portlandian // *A stratigraphical index of British Ostracoda* / Eds. Bate R., Robinson E. Liverpool, 1978. P. 259–298 (*Geol. J. Spec. Iss.* № 8).
- Lutze G.F. Zur Stratigraphie und Palaontologie des Calloviens und Oxfordien in Nordwest-Deutschland // *Geol. Jg*. 1960. Bd 77. P. 391–532.
- Oertli H.J. Faunes d'Ostracodes du Mesozoique de France. Leiden: Brill, 1963. 57 p.
- Olempska E., Błaszyk J. A boreal ostracod assemblage from the Callovian of the Lukow Area, Poland // *Acta Palaeontol. Pol.* 2001. V. 46. № 4. P. 553–582.
- Schudack U., Schudack M.E. Ostracods from the Upper Jurassic (Oxfordian-Tithonian) of southern Germany // *J. Micropalaeontol.* 2000. V. 19. P. 97–112.
- Sheppard L.M. Bathonian Ostracod Correlation North and South of the English Channel, with the description of two new Bathonian Ostracods // *Microfossils of Recent and Fossil Shelf Seas* / Eds. Neale J.W., Brasier M.D. Chichester: Ellis Horwood, 1981a. P. 71–83.
- Sheppard L.M. Middle Jurassic Ostracoda from Southern England and Northern France. Thesis Ph.D. University College London. 1981b. 214 p. [unpubl.]
- Tesakova E.M. Callovian and Oxfordian ostracodes from the central region of the Russian Plate // *Paleontol. J.* 2003. V. 37. Suppl. 2. P. 107–227.
- Tesakova E. Late Callovian and Early Oxfordian ostracods from the Dubki section (Saratov area, Russia): implications for stratigraphy, paleoecology, eustatic cycles and palaeobiogeography // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 2008. V. 249. № 1. P. 25–45.
- Tesakova E.M. Ostracode-based reconstruction of paleodepths in the Early Callovian of the Kursk Region, Central Russia // *Paleontol. J.* 2013. V. 47. № 10. P. 1214–1229.
- Tesakova E.M., Franz M., Baykina E., Beher E. A new view on Bathonian ostracods of Poland // *Senckenb. Lethaea*. 2008. V. 88. № 1. P. 55–65.
- Whatley R.C. Scottish Callovian and Oxfordian Ostracoda // *Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. Geol.* 1970. V. 19. № 6. P. 299–358.
- Whatley R.C., Ballent S. A review of the Mesozoic ostracod genus *Lophocythere* and its close allies // *Palaeontology*. 2004. V. 47. P. 81–108.
- Whatley R.C., Ballent S., Armitage J. Callovian Ostracoda from the Oxford Clay of southern England // *Rev. Esp. Micropaleontol.* 2001. V. 33. № 2. P. 135–162.
- Wilkinson I.P., Whatley R.C. Upper Jurassic (Callovian–Portlandian) // *Ostracods in British Stratigraphy* / Eds. Whittaker J.E., Hart M.B.L., 2009. P. 241–287 (*The Micropalaeontol. Soc.—Spec. Publ. Geol. Soc. London*).

Объяснение к таблице VII

Все экземпляры происходят из армхинской свиты (келловей) разреза Цудахар, Центральный Дагестан. Сокращения: пр — целая раковина, пс — правая створка, лс — левая створка.

Фиг. 1–3. *Cytherella perennis* Błaszyk, 1967 s.l.: 1 — экз. ИНГГ СО РАН, № DZ-19/1, пр самки слева, слой 17, зона *Coronatum*; 2 — экз. ИНГГ СО РАН, № DZ-19/2, пр самки справа, слой 11, зона *Jason*; 3 — экз. ИНГГ СО РАН, № DZ-19/3 пр самки со спинной стороны, слой 28, зона *Coronatum*.

Фиг. 4, 5. *Praeschuleridea wartae* Błaszyk, 1967 s.l.; слой 7, зона *Calloviense*: 4 — экз. ИНГГ СО РАН, № DZ-19/4, пр самца справа; 5 — экз. ИНГГ СО РАН, № DZ-19/5, пр самца слева.

Фиг. 6. *Bairdia pumicosa* Sheppard in Franz et al., 2009, экз. ИНГГ СО РАН, № DZ-19/6, пр самки справа; слой 9, зона *Jason*.

Фиг. 7, 8. *Schuleridea translucida* (Lyubimova, 1955) s.l.; слой 7, зона *Calloviense*: 7 — экз. ИНГГ СО РАН, № DZ-19/7, пр самца справа; 8 — экз. ИНГГ СО РАН, № DZ-19/8, лс самки.

Фиг. 9. *Neurocythere rimosa* (Dépêche, 1973), экз. ИНГГ СО РАН, № DZ-19/9, раковина справа; слой 2, зона *Calloviense*.

Фиг. 10, 11. *Neurocythere cruciata intermedia* (Lutze, 1960): 10 — экз. ИНГГ СО РАН, № DZ-19/10, пр самца справа, слой 28, зона *Coronatum*; 11 — экз. ИНГГ СО РАН, № DZ-19/11, пр самки слева, слой 13, зона *Coronatum*.

Фиг. 12. *Palaeocytheridea* (P.) sp., экз. ИНГГ СО РАН, № DZ-19/12, пр слева, слой 9, зона *Jason*.

Фиг. 13–15. *Pleurocythere khapsisovi* sp. nov.: 13 — голотип ИНГГ СО РАН, № DZ-19/13, пр самки слева, слой 2, зона *Calloviense*; 14 — экз. ИНГГ СО РАН, № DZ-19/14, пр самки слева; 15 — экз. ИНГГ СО РАН, № DZ-19/15, пр самки справа; слой 17, зона *Coronatum*.

First Data on the Callovian Ostracodes of Central Dagestan

L. A. Glinskikh, E. M. Tesakova

Ostracods of the Callovian (*Calloviense*, *Jason*, *Coronatum* and *Athleta* Zones) of Central Dagestan are identified and studied for the first time. The complex composed 9 species, one new species *Pleurocythere khapsisovi* sp. nov. is described. The images of the previously known species are given.

Keywords: Ostracoda, new species, middle Jurassic, Callovian, Dagestan

УДК 595.73:551.736.3(470)

НОВЫЕ ЭОБЛАТТИДОВЫЕ НАСЕКОМЫЕ (INSECTA: EOBLATTIDA) ИЗ ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ РОССИИ

© 2021 г. Д. С. Аристов^{a, b, *}

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

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

*e-mail: danil_aristov@mail.ru

Поступила в редакцию 04.12.2019 г.

После доработки 20.08.2020 г.

Принята к публикации 20.08.2020 г.

Из верхней перми России описаны новые представители отряда Eoblattida: *Anakitala intermittendia* gen. et sp. nov. (Mesorthopteridae) из Анакита-1 (вятский ярус Красноярского края) и *Baharellinus elegans* sp. nov. (Blattogryllidae) из Новоалександровки (северодвинский ярус Оренбургской области).

Ключевые слова: Eoblattida, Mesorthopteridae, Blattogryllidae, новые таксоны, верхняя пермь, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X21010025

Фауна эоблаттидовых насекомых верхней перми России подробно рассматривалась нами ранее (Аристов, 2013, 2014; Aristov, 2013a, b, 2015; Aristov et al., 2013). Приведенные ниже описания дополняют картину распространения пермских эоблаттидовых. Семейство Mesorthopteridae ранее не было известно из местонахождения Анакит-1, а Blattogryllidae из Новоалександровки.

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

О Т Р Я Д EOBLATTIDA

СЕМЕЙСТВО MESORTHOPTERIDAE TILLYARD, 1916

Род *Anakitala* Aristov, gen. nov.

Название рода от местонахождения Анакит и *ala lat.* — крыло; ж.р.

Типовой вид — *A. intermittendia* sp. nov.

Диагноз. Крупные насекомые. Радиальное поле в основании крыла широкое, дистальная часть этого поля пересечена передними ветвями RS. Основание M не сближено с R. M₃ не выражена, RS + MA равен по размеру MP. Ствол CuA параллелен R, CuA правильно гребенчатая назад, с небольшим количеством ветвей. Ветви MP и CuA через одну ослаблены, начиная со своей середины, теряются в двойном ряде ячеек. Интеркубитальное поле узкое.

Видовой состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От всех родов Mesorthopteridae отличается анастомозом RS + MA и не доходящими до заднего края крыла ветвями MP и CuA. У остальных мезортоптерид RS не слит с MA, все ветви MP и CuA заканчиваются на заднем крае крыла (Стороженко, 1998).

З а м е ч а н и е. Чередующиеся нормально развитые и не доходящие до края крыла ветви MP и CuA уникальны не только для Eoblattida, но и для всех известных автору гриллоновых насекомых. Такой характер жилкования, вероятно, является абберрантным и вряд ли может служить признаком для выделения таксона выше родового.

Anakitala intermittendia Aristov, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида *intermittendia lat.* — перемежающаяся.

Голотип — ПИН, № 2362/21, прямой и обратный отпечатки согнутого поперек переднего крыла; Россия, Красноярский край, лев. берег р. Н. Тунгуски, ниже по течению от устья р. Анакит, местонахождение Анакит-1; верхняя пермь, вятский ярус (Садовников, 2016), чичиканская свита.

О п и с а н и е (рис. 1, а). RS вероятно начинается в конце базальной трети крыла. RS + MA более чем с шестью ветвями, MP четырехветвистая. CuA с четырьмя ветвями. Поперечные жилки простые, реже H-образные. Окраска в базальной половине крыла в виде пятен между жилками.

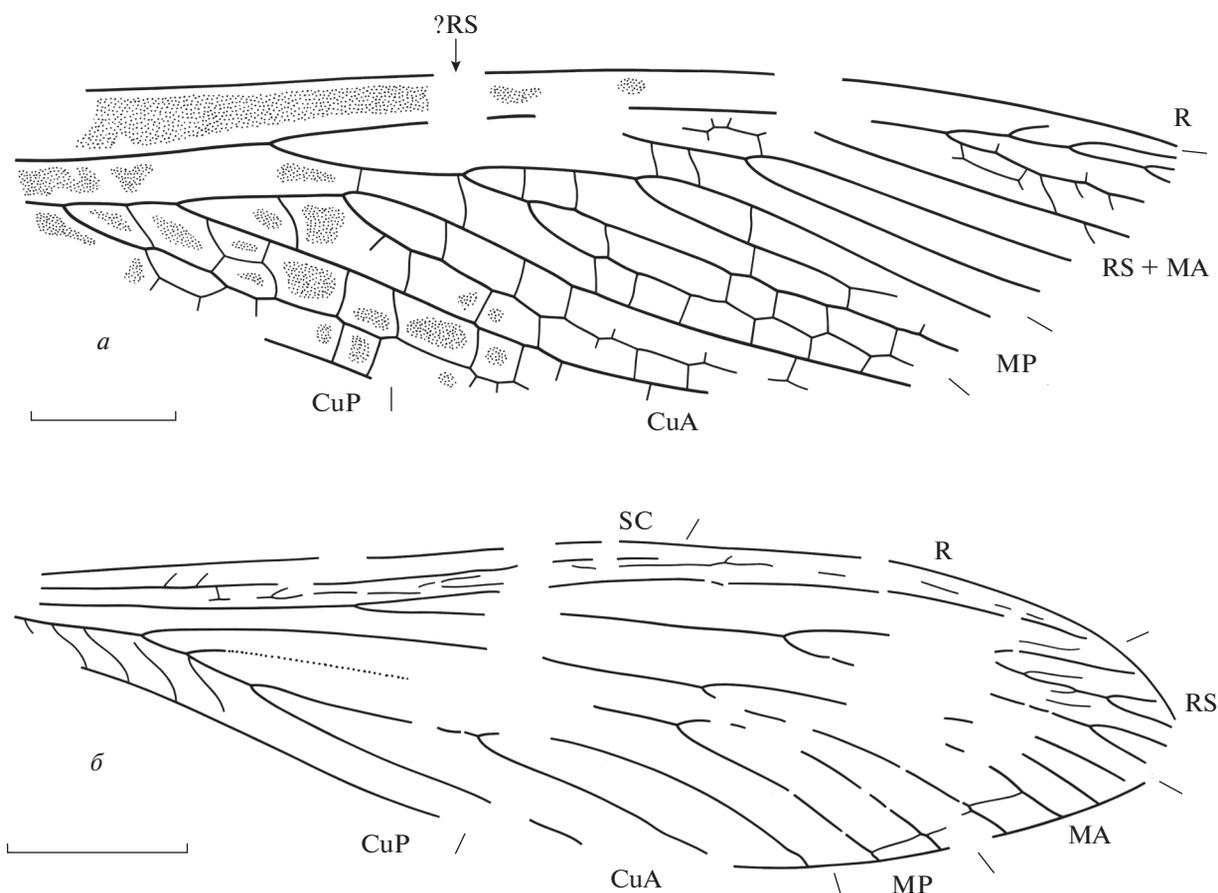


Рис. 1. Новые эоблаттидовые насекомые (Insecta: Eoblattida) из перми России, передние крылья: *a* – *Anakitata intermittendia* sp. nov., голотип ПИН, № 2362/21, местонахождение Анаakit-1; вятский ярус; *б* – *Baharellinus elegans* sp. nov., голотип ПИН, № 3700/324, местонахождение Новоалександровка; северодвинский ярус. Длина масштабной линейки соответствует 5 мм.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 50.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО BLATTOGRYLLIDAE RASNITSYN, 1976

Род *Baharellinus* Storozhenko, 1992

Baharellinus elegans Aristov, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 2

Название вида *elegans* лат. – элегантный.

Голотип – ПИН, № 3700/324, прямой и обратный отпечатки деформированного переднего крыла; Россия, Оренбургская обл., Тюльганский р-н, лев. берег р. Купля в 6 км от с. Троицкое, местонахождение Новоалександровка; верхняя пермь, северодвинский ярус, вязовская свита.

Описание (рис. 1, б). Средних размеров насекомые. Передний край переднего крыла слабо-выпуклый, вершина заостренная, смещенная вниз. Ширина прерадиального поля до основания RS равна максимальной ширине интеркубитального поля. Костальное поле у основания RS

равно по ширине субкостальному. SC со слабыми, простыми передними ветвями, заканчивается сразу за серединой крыла. Костальное поле за вершиной SC и субкостальное поле с очень длинными, горизонтальными поперечными жилками. RS начинается на границе базальной трети крыла, начинает ветвиться в дистальной трети крыла, с пятью ветвями. Основание M полностью слито с CuA, MA и MP отходят от нее отдельными стволами. MA и MP начинают ветвиться перед дистальной третью крыла, MA с четырьмя ветвями, MP двуветвистая. CuA со слабыми, S-образными задними ветвями, начинает ветвиться в своей базальной трети, с тремя окончаниями. CuP изогнута S-образно. Поперечные жилки простые, у вершины крыла параллельны ветвям RS, между ветвями M обычного строения.

Размеры в мм: длина переднего крыла 34.

Сравнение. Новый вид наиболее сходен с *B. dimidiatus* Storozhenko, 1992 из среднетриасового местонахождения Мадыген в Кыргызстане, от которого отличается более широким преради-

альным полем и S-образно изогнутой CuP. У *B. dimidiatus* ширина прерадимального поля до основания RS меньше максимальной ширины интэркубитального поля, CuP не изогнута S-образно (Стороженко, 1998).

М а т е р и а л. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов Д.С. Новые Grylloblattida (Insecta) из верхней перми и нижнего триаса Европейской России и верхней перми Казахстана // Палеонтол. журн. 2013. № 1. С. 48–56.

Аристов Д.С. Новые Mesorthopteridae (Insecta; Grylloblattida) из перми России // Палеонтол. журн. 2014. № 5. С. 38–49.

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

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

Aristov D.S. Urzhumian and Severodvinian localities // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia / Ed. Aristov D.S. N.Y., 2013a. P. 643–649 (Paleontol. J. V. 47. № 7).

Aristov D.S. Vyatkian–Olenekian localities // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia / Ed. Aristov D.S. N.Y., 2013b. P. 669–675 (Paleontol. J. V. 47. № 7).

Aristov D.S. Classification of order Eoblattida (Insecta; Blattidea) with description of new taxa // Far East. Entomol. 2015. № 301. P. 1–56.

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

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1. *Anakitala intermittendia* sp. nov., голотип ПИН, № 2362/21, переднее крыло; Красноярский край, местонахождение Анакит-1; верхняя пермь, вятский ярус.

Фиг. 2. *Baharellinus elegans* sp. nov., голотип ПИН, № 3700/324, переднее крыло; Оренбургская обл., местонахождение Новоалександровка; верхняя пермь, северодвинский ярус.

New Eoblattid Insects (Insecta: Eoblattida) from Upper Permian of Russia

D. S. Aristov

New members of the order Eoblattida from Upper Permian of Russia: *Anakitala intermittendia* gen. et sp. nov. (Mesorthopteridae) from Anakit-1 locality (Vyatkian Stage of Krasnoyarsk Region) and *Baharellinus elegans* sp. nov. (Blattogryllidae) from Novoaleksandrovka locality (Severodvinian Stage of Orenburg Region) are described.

Keywords: Eoblattida, Mesorthopteridae, Blattogryllidae, new taxa, Upper Permian, Russia

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПО ОТПЕЧАТКАМ КРЫЛЬЕВ ИСКОПАЕМЫХ ВИДОВ OECORPHYLLA (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

© 2021 г. К. С. Перфильева*

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

*e-mail: ksenperf@mail.ru

Поступила в редакцию 05.05.2020 г.

После доработки 22.05.2020 г.

Принята к публикации 22.05.2020 г.

В коллекции Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН имеется 10 образцов с отпечатками из среднего миоцена Ставропольского края, принадлежащих *Oecorphylla* Smith, 1860. Описаны отличительные признаки жилкования крыльев этого рода, позволяющие идентифицировать ископаемых представителей. Предложен способ дифференциации однотипных отпечатков передних крыльев представителей Formicinae на примере *Oecorphylla*, основанный на исследованиях рецентных муравьев. Представляется, что наиболее древние отпечатки *Oecorphylla* имеются в эоценовых местонахождениях Северной Америки, где в настоящее время экофиллы не обитают, несмотря на подходящие климатические условия. Предложено объяснение особенностей исторического распространения муравьев-портных на основании особенностей их экологии, поведения и конкурентных отношений в мирмекокомплексах.

Ключевые слова: миоцен, эоцен, ископаемые муравьи, Formicidae, *Oecorphylla*, биогеография, крылья муравьев, геометрическая морфометрия, мирмекокомплексы

DOI: 10.31857/S0031031X21010104

ВВЕДЕНИЕ

Отпечатки муравьев из местонахождений среднего миоцена у Сенгилеевского озера Ставропольского края – Вишневая Балка, расположенного в 18 км к западу от г. Ставрополя вдоль р. Вишневой, и Темнолесская, расположенного рядом с одноименным населенным пунктом у р. Егорлык (колл. ПИН, №№ 224, 254) – были описаны Г.М. Длуским (1981). При первом описании в числе других был выделен паратаксон “*Camponotites*” в ранге рода с типовым видом *C. macropterus* Dlussky, 1981. Паратаксон включал в себя описания отпечатков отдельных крыльев, сходных с типом жилкования переднего крыла представителей *Camponotus*: наличие замкнутых ячеек 3г, 1 + 2г и отсутствие ячеек gm и mci; ветви RS и M выходят из одного узелка, поперечная cu-a расположена проксимальнее развилка M и Cu на расстоянии не менее длины cu-a (номенклатуру жилкования см. табл. IX, фиг. 1, 2; см. вклейку). Подобные крылья у Formicinae имеются у представителей нескольких триб (*Camponotini*, *Oecorphyllini*, *Gigantiopini*, *Plagiolepidini*), а также у представителей с небольшими размерами тела других триб (напр., самцы *Lasius*, *Lasiini*). Позднее выяснилось, что название этого фор-

мального таксона преокупировано: Г. Штейнбах (Steinbach, 1967) описал вид муравьев *Camponotites silvestris* Steinbach, 1967 из позднего плиоцена Виллерхаузена, Сев. Германия (Нижняя Саксония). Таким образом в этот формальный таксон также вошли ранее описанный *C. silvestris* и *C. steinbachi* Dlussky, Karl et Brauckmann, 2011 из этого же местонахождения, а также *C. kraussei* Dlussky et Rasnitsyn, 1999 из нижнего эоцена Северной Америки (Формация Клондайк Маунтин, г. Рипаблик, шт. Вашингтон, США) (Steinbach, 1967; Длусский, Расницын, 1999; Dlussky et al., 2011). Несмотря на то, что экземпляры *C. silvestris* и *C. steinbachi* – это тела самок с крыльями, различимые некрыловые признаки не позволяли достоверно отнести отпечатки к какому-либо роду, поэтому диагноз паратаксона “*Camponotites*” основывается исключительно на жилковании переднего крыла. Руководствуясь особенностями жилкования крыльев и другими характерными признаками, мы перенесли *C. kraussei* и *C. macropterus* в род *Oecorphylla* (Перфильева и др., 2017).

В настоящей работе мы описываем обнаруженные нами и ранее не описанные (три отпечатка), либо отнесенные к “*Camponotites*” или *Formicidae incertae sedis* отпечатки (семь отпечатков)

Oecorphylla из местонахождений Вишневая балка и Темнолесская (средний миоцен, Ставропольский край, Россия). Представляем обобщение имеющихся на сегодня данных по палеонтологическим находкам *Oecorphylla*. На примере ископаемых представителей этого рода предлагаем способ анализа жилкования крыльев при исследовании палеонтологических остатков муравьев.

Результаты обработки массовых отпечатков передних крыльев частично были опубликованы нами ранее (Perfilieva, 2008; Antropov et al., 2014), но описание способа дифференциации отпечатков крыльев, представляющее самостоятельную ценность, мы не публиковали до настоящего времени. Согласно нашим данным, среди отпечатков крыльев позднеэоценовых мергелей Бембриджа из коллекции Музея естественной истории (Лондон, Великобритания) около 60% составляют крылья *Oecorphylla* (304 отпечатка из 485). Распределение по длине крыльев побудило первых исследователей предположить наличие трех видов (*O. megarche*, *O. atavina*, *O. perdita*) и даже больше (Cockerell, 1915; Donisthorpe, 1920). В работе Т. Коккереля описанные три вида представлены типовыми экземплярами самок с длиной крыла 7 (*O. atavina*), 12.75, 11 (*O. perdita*) и 20.5 мм (*O. megarche*), и одним самцом (*O. perdita*) с длиной крыла 7 мм.

Как следует из описания, виды, выделенные Коккерелем, отличаются по размерам особей (крыльев) самок, но не самцов *O. atavina* и *O. perdita* и соотношением участков 1RS и 1M. Форма вершины ячейки 1 + 2r, по его собственному замечанию, не является специфичной, т. к. может быть различной на разных сторонах тела у одного экз. *Camponotus novaeboracensis* (Fitch, 1855), сходного с *Oecorphylla* по типу жилкования. Х. Донисторп определил 42 экз. с длиной крыла в пределах 22–24.5 мм, как самок *O. megarche* (Donisthorpe, 1920). Остальные 245 экз. были значительно меньше последних. Однако разделить их согласно коккерелевским видам не удалось, т.к. значения различных параметров крыльев этой выборки сильно варьировали. Донисторп не мог предложить на тот момент способа для выделения видов в этой выборке, но предполагал, что, возможно, эти новые виды будут совпадать или перекрывать виды, выделенные Коккерелем. Таким образом, несмотря на большое число экземпляров, принадлежащих данному роду, не было описания признаков выделенных видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для данной работы послужили отпечатки муравьев из местонахождений Вишневая балка и Темнолесская среднего миоцена Ставропольского края из коллекции лаб. артропод Пале-

онтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН).

Количественный анализ различий проведен на отпечатках крыльев *Oecorphylla* из верхнеэоценовых мергелей о. Уайт, Бембридж, Великобритания, хранящихся в Музее естественной истории (Лондон) (Antropov et al., 2014). Для анализа были взяты наиболее хорошо сохранившиеся отпечатки передних крыльев *Oecorphylla* как с телами муравьев, так и отдельные. С помощью окуляр-микрометра измеряли длину (FWL) и ширину крыла, где это было возможно. Промерены 130 экз. (125 для FWL, 105 для ширины крыла, на некоторых отпечатках можно было точно определить только один из этих параметров), из которых 64 наиболее хорошо сохранившихся были оцифрованы.

Результаты анализа изменчивости жилкования передних крыльев шести рецентных видов Formicinae с разными типами жилкования [*Formica rufa* L., 1761, *Lasius niger* (L., 1758), *L. flavus* (Fabricius, 1782), *Camponotus saxatilis* Ruzsky, 1895, *C. lateralis* (Olivier, 1792), *C. turkestanicus* Emery, 1887] взяты из ранее опубликованных работ (Перфильева, 2007, 2008).

Анализ изменчивости жилкования был проведен пакетом программ геометрической морфометрии (TPSdig, TPSrelw, GRF) (Rohlf, 1998; Pavlinov, 2001). Основным преимуществом данного анализа является возможность количественной оценки различия форм объектов независимо от различий в размерах сравниваемых объектов, а также графическое отображение различий. Форма объектов, в данном случае изображения крыльев, описывается не линейными промерами или их производными, а декартовыми координатами меток, расположенных на изображении объекта. Метки (маркерные точки) расставляются на объекте по усмотрению исследователя, согласно поставленной задаче. Метод не ограничивает числа меток, что позволяет охватить и оценить большое количество признаков. Исключение влияния абсолютных размеров происходит благодаря процедуре выравнивания исследуемых объектов относительно усредненного для данной выборки объекта. Выравнивание объектов осуществляется за счет изометрического сжатия-растяжения, а также вращения объектов друг относительно друга, при которых по принципу наименьших квадратов минимизируется разница значений координат по всем меткам. При сравнении заданных таким образом объектов взаимные преобразования форм представляются, как смещения заданных меток относительно друг друга. Следовательно, дается наглядное представление о характере различий форм и величине изменчивости в конкретных областях объекта. Метод позволяет сравнивать как

выборки объектов, так и усредненные (консенсусные) конфигурации выборок.

Методы геометрической морфометрии позволяют выделить так называемую однородную компоненту. Она отражает долю нелокализуемых изменений формы, т.е., изменений одинаковых в окрестностях всех меток (например, относительное сужение объекта). Все вычисления, а также графическое отображение результатов сравнения производятся пакетом программ, находящихся в свободном доступе в сети интернет.

В программе-дигитайзере на цифровые изображения крыльев были проставлены маркерные точки по максимально возможному числу узловых мест, описывающих жилкование данного типа крыльев (пересечение жилок, метки, характеризующие длину и ширину крыла) (табл. IX, фиг. 1). При сравнении разных типов жилкования лишние маркерные точки, обозначающие положение поперечной жилки *m-cu*, убрали из анализа. Анализ результатов проводился в программе TPSrelw, позволяющей оценить относительные смещения маркерных точек у разных выборок.

Статистический анализ частотных распределений промеров (длины и ширины крыла) проводился в программе Statistica 6.0.

ОПИСАНИЕ ОТПЕЧАТКОВ ИЗ СТАВРОПОЛЬСКОГО КРАЯ

Среди отпечатков из местонахождений Вишневая балка и Темнолесская, имеющих на данный момент в коллекции лаб. артропод ПИН, помимо ранее описанных Длусским (1981) отпечатков в ранге паратаксона “*Camponotites*” (№№ 254/2880, 254/2414, 254/2847, 254/2853, 254/2418), в ранге *Formicidae incertae sedis* (№№ 254/1106, 254/2522), было найдено три дополнительных ранее не описанных отпечатка (№№ 254/997, 254/2395, 254/2911), принадлежащих муравьям рода *Oecophylla*. Один отпечаток переднего крыла, экз. № 254/2880, ранее был перенесен нами в *Oecophylla* (Перфильева и др., 2017).

СЕМЕЙСТВО FORMICIDAE LATREILLE, 1802

ПОДСЕМЕЙСТВО FORMICINAE LATREILLE, 1802

Д и а г н о з (по крыльям). В передних крыльях ячейка *3r* всегда замкнута. У мелких представителей ($FWL < 4$ мм) *Brachymyrmex* может выглядеть незамкнутой, поскольку жилка *5RS* не достигает края крыла и *4R₁* и в самой верхушке ячейки становится спектральной (несклеротизирована). Жилка *2r-gs* относительно длинная и всегда отчетливо наклонная (узел соединения *2r-gs* с радиус-сектором и медиальной жилкой всегда дистальнее места соединения с птеростигмой). Свободные ветви *RS* и *M* расходятся из одного узелка.

Наиболее примитивный тип переднего крыла с медиокубитальной ячейкой (*mcu*), без кубитоанальной ячейки (*2cu_a*), но иногда имеется жилка *Cu₂*. В подавляющем большинстве случаев ячейка *mcu* относительно небольшая и трапецевидная, находится заметно проксимальнее птеростигмы. Медиокубитальная ячейка обычно отсутствует у представителей триб *Plagiolepidini*, *Camponotini*, *Oecophyllini*, но *m-cu* может быть редуцирована и у мелких представителей (часто у самцов) других триб, представители которых обычно имеют *m-cu*. Поперечная *cu-a* расположена на значительном расстоянии от развилка *Cu* и *M* и близко к основанию крыла, так что индексы $Icu = 1.6-2.8$, $Icu_a = 1.2-2.4$ ¹.

Задние крылья имеют две продольные ветви *RS* и *Cu*, иногда имеется нерегулярная дистальная часть медиальной жилки. Югальная лопасть и срединные крючки отсутствуют.

З а м е ч а н и я. Подсемейство, включающее 51 современный и 31 вымерший род и 3179 видов (AntWeb, 2020), характеризуется всего двумя типами жилкования передних крыльев: три дистальные замкнутые ячейки — $1 + 2r$ (которая у всех формицин является результатом слияния трех ячеек — $1r + 2r + rm$), $3r$ и *mcu* (трибы *Lasiini*, *Formicini*, *Gesomyrmecini*) или только две радиальные — $1 + 2r$ и $3r$ (трибы *Camponotini*, *Plagi-olepidini*, *Oecophyllini*) (табл. IX, фиг. 2). Иногда представители одной и той же трибы могут иметь разное жилкование. Например, самки *Prenolepis imparis* (Say, 1836) или *Lasius niger* (L., 1758) (*Lasiini*) имеют *m-cu*, в то время как самцы зачастую нет (Перфильева, 2000). По причине однообразия типов жилкования и нестрогости их распределения по таксонам различать роды и виды формицин по фрагментам крыльев у ископаемых форм весьма затруднительно. Характерные особенности жилкования крыльев *Oecophylla* позволяют однозначно определять представителей этого рода. Однако с другими таксонами этого подсемейства невозможно однозначно трактовать принадлежность крыльев из-за слабой изученности изменчивости жилкования внутри *Formicinae*. Для таких случаев предложено использовать описание отпечатков крыльев в рамках паратаксонов (Расницын, 1986).

Род *Oecophylla* F. Smith, 1860

Типовой вид: *Oecophylla smaragdina* (Fabricius, 1775), современный.

Д и а г н о з (по крыльям; табл. IX, фиг. 2). Передние крылья с замкнутыми $3r$ и $1 + 2r$ ячейками, ячейки *rm* и *mcu* отсутствуют. Ячейка $3r$ по длине приблизительно как $1 + 2r$, но значительно уже,

¹ $Icu_a = ([1M + Cu] + [2M + Cu])/[1M + Cu]$, $Icu = ([2M + Cu] + 1Cu)/1Cu$ по Длусскому (1981).

т.к. нижний край, ограниченный 5RS, заметно (характерно) вогнут. Ячейка 1 + 2г снизу ограничена выпуклым отрезком RS + M, иногда в дистальной части значительно изогнутым; $2R_1$ значительно короче $1R_1$, основная (почти вся) часть верхней границы ячейки 1 + 2г сформирована $1R_1$. Птеростигма узкая. Проксимальная часть птеростигмы относительно места отхождения 2г-гс обычно короче, чем дистальная. Таким образом, большая часть птеростигмы расположена в ячейке 3г. Поперечная 2г-гс значительно наклонена нижним концом к вершине крыла. Жилки 5RS и 4M выходят из одного узелка. 1RS и 1M лежат на одной линии.

Задние крылья без продольной M. Поперечная cu-a расположена так, что 1M + Cu не короче $2M + Cu$. Отрезок 1RS хорошо выражен и, по крайней мере, у некоторых видов отчетливо наклонный. Поперечная жилка, образованная 1M и гs-m значительно (характерно) вогнутая.

Размеры крылатых самок чаще крупные или средние. Половой диморфизм по размерам хорошо выражен, поэтому крылья самок значительно больше, чем у самцов.

Видовой состав. До недавнего времени выделяли два современных вида – *O. smaragdina*, распространенный в Ориентальной области и Индо-Малайском регионе, и *O. longinoda* (Latreille, 1802), обитающий в Афротропическом регионе. В 2015 г. описан третий вид, *O. kolhapurensis* Kurane, Bhoje et Sathe, 2015, по 8 экземплярам (1 голотип и 7 паратипов) рабочих особей, собранных на юге Индии (Kurane et al., 2015). На данный момент описано 16 ископаемых видов этого рода. Наиболее древние находки из раннего эоцена (Формация Клондайк Маунтин, шт. Вашингтон, США: Длусский, Расницын, 1999): *Camponotites kraussei* Dlussky et Rasnitsyn, 1999, который по характерным признакам жилкования переднего крыла и удлинённому петиолюсу мы отнесли к *Oecophylla* (Перфильева и др., 2017). Из нижнего и среднего эоцена Европы описаны два вида: *O. longiceps* Dlussky, 2008 (Мессель, Германия) и *O. eckfeldiana* Dlussky, 2008 (Экфельд, Германия) (Dlussky et al., 2008), из верхнего эоцена – шесть: *O. brischkei* Mayr, 1868 и *O. crassinoda* Wheeler, 1922 (= *O. brevinodis* Wheeler, 1915) (балтийский янтарь: Mayr, 1868; Wheeler, 1915, 1922), *O. praeclara* Forster, 1891 (Брунштадт, Германия: Förster, 1891), *O. bartoniana* Cockerell, 1920 (Борнмут, Великобритания: Cockerell, 1920), *O. atavina* Cockerell, 1915 и *O. megarche* Cockerell, 1915 (Бембридж, Великобритания: Cockerell, 1915; Antropov et al., 2014).

Из олигоценовых отложений Европы описаны *O. superba* Theobald, 1937 (Кляйнкембс, Франция: Theobald, 1937) и *O. sicula* Emery, 1891 (сицилийский янтарь: Emery, 1891).

Из миоцена известны *O. obesa* (Heer, 1849) (Хорватия: Heer, 1849; Dlussky, Putyatina, 2014), *O. leakeyi* Wilson et Taylor, 1964 (Кения: Wilson, Taylor, 1964), *O. grandimandibula* Riou, 1999 (Montagne d'Andance, Ardeche, France), *O. macroptera* (Dlussky, 1981) и *O. taurica* Perfilieva, Dubovikoff et Dlussky, 2017 (Крым, Россия: Перфильева и др., 2017).

Сравнение. Некоторые признаки жилкования могут встречаться у представителей других родов, но сочетание признаков однозначно указывает на принадлежность к экофилле. Например, в переднем крыле *Colobopsis leonardi* (Emery, 1889) ячейка 3г очень узкая и имеет характерный изгиб 5RS, однако, в отличие от крыла *Oecophylla*, ячейка 1 + 2г значительно короче, чем 3г, а также соотношение $2R_1/1R_1$ гораздо больше (табл. IX, фиг. 2).

З а м е ч а н и я. Из нижнего и среднего эоцена Северной Америки, по нашим оценкам опубликованных изображений отпечатков муравьев, в роде *Oecophylla* необходимо описать экземпляры: SFU Q-04-09 (самка, FWL около 21 мм, Quilchena, British Columbia: Archibald, Mathewes, 2000, рис. 12) (табл. IX, фиг. 3); BC1-361 (самец, FWL около 8 мм) и BC1-025B (переднее крыло FWL около 13 мм) (Benton, Tallahatta Formation, Mississippi: Johnston, 1993, табл. 1, фиг. 6, табл. 2, фиг. 8).

Длусский сообщил об обнаружении им видов *O. brischkei* и *O. crassinoda* в биттерфельдском (саксонском янтаре) (Dlussky et al., 2008). *O. bartoniana* и *O. praeclara* описаны по изолированным передним крыльям, поэтому они могут принадлежать одному из описанных видов. Вызывает сомнение отнесение Длусским (Dlussky, Putyatina, 2014) к *Oecophylla* двух экз. самцов *Attopsis anthracina* (Heer) (GBA № 2009/016/0634) и *A. nigra* (Heer) (GBA № 2009/016/0118) из Радобоя (Хорватия), описанных О. Хеером (Heer, 1849) как *Attopsis*.

Выделение нового рецентного вида *O. kolhapurensis* на основании представленного авторами (Kurane et al., 2015) описания признаков слабо аргументировано, поэтому этот вид нуждается в синонимизации с *O. smaragdina* или переописании.

Oecophylla macroptera (Dlussky, 1981)

Табл. IX, фиг. 4–9

“*Camponotites*” *macropterus*: Длусский, 1981, с. 76, рис. 53e.

Г о л о т и п – ПИН, № 254/2880, прямой и обратный отпечатки переднего крыла самки; Ставропольский край, Вишневая балка, обн. № 3, слой IX; средний миоцен, караганский горизонт, 13 Ма.

Таблица 1. Средние значения и другие характеристики распределения по длине передних крыльев (мм) в исследованных выборках

Выборка	Число особей	Среднее	Минимальное значение	Максимальное значение	Дисперсия
<i>Camponotus saxatilis</i> (♀)	15	15.2 ± 0.15	13.5	15.8	0.36
<i>C. saxatilis</i> (♂)	30	8.3 ± 0.11	6.8	9.4	0.37
<i>C. lateralis</i> (♀)	38	7.4 ± 0.03	7.0	7.8	0.04
<i>C. lateralis</i> (♂)	60	4.5 ± 0.03	4.1	5.2	0.07
<i>C. tukestanicus</i> (♀)	25	13.1 ± 0.06	12.4	13.8	0.09
<i>C. tukestanicus</i> (♂)	42	6.5 ± 0.05	6.0	7.4	0.12
<i>Lasius flavus</i> (♂)	100	4.0 ± 0.02	3.5	4.6	0.03
<i>L. flavus</i> (♀)	100	8.4 ± 0.02	8.0	8.8	0.03
<i>Formica rufa</i> (♂)	84	8.8 ± 0.04	7.8	9.5	0.11
<i>F. rufa</i> (♀)	100	9.3 ± 0.03	8.7	10.1	0.08
<i>L. niger</i> (♂)	100	5.0 ± 0.02	4.5	5.4	0.04
<i>L. niger</i> (♀)	98	8.8 ± 0.02	7.8	9.3	0.06

О п и с а н и е. Передние крылья самки с ячейками 3г, 1 + 2г. Вершины ячейки 3г не видно. 2г-гs начинается вблизи основания птеростигмы. Положение жилки cu-a: Isua 1.7. Жилка RS + M слабо и плавно выгнута в дистальной части крыла, в проксимальной части почти прямая. В заднем крыле cu-a расположена так, что первый и второй отрезки M + Cu приблизительно равны. Поперечная жилка, образованная 1M и gs-m выгнута несколько больше, чем Cu. Свободная ветвь Cu слегка загибается дистальным концом внутрь крыла, 2A прямая.

Петиолус самца удлиненный, длина его видимой части до слабо выраженного узелка более чем в 2.2 раза больше ширины.

У крыльев экз. №№ 254/997 и 2418 не видно особенностей 3г, отнесены к этому виду по пропорциям других частей крыла.

Размеры в мм. Переднее крыло самки около 17.2; самцы: переднее крыло 8–9.2, заднее крыло 5–6.3. Видимая часть груди самца № 254/2911: длина 2.9, ширина 1.9, длина петиолюса до узелка 1.1. Длина груди самца 254/2414 3.2, ширина 2.1, петиолус – длина 1.1, ширина в районе узелка 0.5, длина тела без головы 7.8 (экз. придавлен, поэтому прижизненный размер тела несколько меньше).

Материал. Вишневая балка: экз. ПИН, № 254/2414 – самец с крыльями без головы, № 254/2847 – отпечаток части головы и переднее крыло. Передние крылья – №№ 254/2853, 254/997, 254/2418; задние крылья 254/2395, 254/1106, 254/2522. Темнолесская: экз. № 254/2911 – отпечаток части груди самца с петиолусом и задним крылом.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ОТПЕЧАТКОВ КРЫЛЬЕВ ИЗ БЕМРИДЖА

Мы проанализировали изменчивость крыловых признаков у представителей Formicinae на примере шести рецентных видов, имеющих разную выраженность полового диморфизма и разные типы жилкования (табл. 1) (Перфильева, 2007). Полное жилкование с медиокубитальной ячейкой имеют *Formica*, самки и частично самцы *Lasius*; без медиокубитальной ячейки крылья *Camponotus*, частично самцы *Lasius*. Наиболее выраженный половой диморфизм по размерам крылатых особей у видов *Camponotus*, наименьший у *Formica* (табл. 1). Различия по типу жилкования между полами наблюдается у видов *Lasius*: более 80% самок обоих исследованных видов имеют в передних крыльях медиокубитальную ячейку, 82% самцов *L. flavus* и 45% самцов *L. niger* не имеют медиокубитальной ячейки хотя бы на одном из передних крыльев (за счет редукции поперечной жилки m-cu).

Сравнение средних по критерию t-Стьюдента показало наличие значимых ($p < 0.05$) различий по длине переднего крыла между самками и самцами одного вида для всех исследованных видов. Однако даже когда выборки значимо различаются по длине крыла, распределения могут значительно перекрываться (напр., самки и самцы *Formica*), более того, иногда одинаковые по типу крыла выборки не различимы по распределению длины крыла (самцы *F. rufa* и самки *L. niger*).

Анализ особенностей жилкования передних крыльев был проведен методами геометрической морфометрии (рис. 1; табл. IX, фиг. 1). Мы показали, что вне зависимости от типа жилкования, от размеров особей и от выраженности полового диморфизма у Formicinae имеются отличия, одно-

значно характеризующие межполовые различия — крылья самок всегда относительно более узкие, чем у самцов (рис. 1, а, в—д). При этом разделение по этому признаку в пространстве векторов однородной компоненты демонстрировали не только одновидовые выборки, но и выборки, включающие виды одного рода и смешанные по родам и типам жилкования выборки, т.е. даже в том случае, если самки (одного вида) мельче самцов (другого вида) и имеют различные типы жилкования (рис. 1, з, д). Также нами было показано, что, несмотря на межполовые различия в жилковании, характеризующиеся однородной компонентой, локальными отличиями и даже изменением типа жилкования (самки и самцы *Lasius*), крылья исследованных формицин имеют видоспецифические признаки, одинаковые для обоих полов, вне зависимости от выраженности полового диморфизма (рис. 1, б, в, е, ж).

Проведенное нами исследование различий крыльев не выявило аналогичной закономерности межполовой изменчивости у *Dolichoderinae* (неопубликованные данные) и *Murgicinae* (частично опубликовано: Перфильева, 2007, 2008). Позже подобные представителям *Formicinae* межполовые различия передних крыльев обнаружили у вымерших *Formiciinae* (Katzke et al., 2018). Наличие этой закономерности, по нашему мнению, является еще одним аргументом, наряду с показанными нами ранее сходными тенденциями в редукции жилкования (укорочение и сокращение $rs-m$, укорочение $RS + M$ в медиокубитальной ячейке, уменьшение ячейки gm), в пользу версии о близких филогенетических отношениях *Formiciinae* и *Formicinae* (Перфильева, 2010).

Выявленные особенности — наличие специфической межполовой и межвидовой изменчивости у видов формицин — позволили опробовать метод разделения однотипных отпечатков ископаемых *Oecophylla* из коллекции Музея естественной истории (Perfilieva, 2008; Antropov et al., 2014). Среди имеющихся отпечатков с характерными для *Oecophylla* особенностями жилкования (отсутствие msu , зауженная ячейка $3r$, положение $2r-rs$ относительно птеростигмы и пр.) были отобраны наиболее полные и недеформированные отпечатки ($N = 130$). Распределение по длине крыла в этой выборке имеет три выраженных группы с модами 7.5, 11 и 22 мм (рис. 2). Диапазоны изменчивости по длине крыла в группах можно определить как 3.5 мм (6–9.5), 6 мм (10–16), 2 мм (21–23). В группе наиболее коротких крыльев 48 особей, средних — 55, крупных — 22. Диапазон изменчивости по длине крыла средней группы (как в абсолютных, так и в относительных значениях) несколько больше двух других, что свидетельствует в пользу предположения о неоднородности этой группы. Распределение по ширине крыла обнаружило наличие четырех групп с

модами 2, 3, 3.6 и 6.4 мм (рис. 2). Исходя из представления, что самки формицин имеют более узкие крылья, чем самцы, мы предположили, что средняя по длине крыльев группа распалась на две выборки по ширине крыла, поскольку может включать самок и самцов (разных видов) со сходной длиной крыла.

Ни у одного из представителей группы с самыми большими крыльями тело не сохранилось. Самые мелкие особи, тела которых сохранились, были представлены только самцами. Средняя группа включает отпечатки, предварительно определенные нами по телам, как самцов, так и самок: самка № 8711 (без крыльев, но подходящего размера), самец № 8703 ($FW = 10.6$ мм).

Для анализа методами геометрической морфометрии мы использовали расстановку меток, которая отражает компромиссный вариант между наибольшим количеством подходящих отпечатков и наибольшим числом хорошо распознаваемых мест для расстановки меток (табл. IX, фиг. 10). Таким образом, для анализа был отобран 41 отпечаток переднего крыла, в том числе, экземпляры из трех размерных групп (15 — мелкие крылья, 16 — средняя размерная группа, 10 — крупные).

В пространстве первых двух относительных деформаций крупные и маленькие крылья четко группируются относительно оси ординат (табл. IX, фиг. 11, 12). Вторая относительная деформация (ось ординат) характеризует относительную ширину крыла: в нижней части графика расположены крылья с более узкими ячейками $3r$ и $1 + 2r$ (табл. IX, фиг. 11). Такие признаки, как относительное сужение костального края крыла (сужение ячеек $3r$ и $1 + 2r$), как правило, соответствуют у формицин самкам. Поэтому с достаточной долей уверенности особей, сгруппированных в нижней части графика, можно отнести к самкам, в верхней — к самцам. Действительно, все крылья, принадлежащие отпечаткам тел, идентифицированных до начала анализа как самцы, оказались в верхней группе (табл. IX, фиг. 12). Крылья из средней группы довольно четко разделились по ординате (табл. IX, фиг. 12; табл. 2). Таким образом, результаты нашего анализа свидетельствуют о наличии двух видов *Oecophylla* в этом местонахождении, которые мы описали как *O. atavina* и *O. megarche* (Antropov et al., 2014).

Мы определили качественные признаки жилкования, которые можно было бы использовать для дифференциации остальных отпечатков *Oecophylla* этого местонахождения, опираясь на результаты приведенного анализа. По нашим данным, самцы более крупного по размерам вида *O. megarche* имеют длину крыла 10–15.9 мм и отличаются более широкой ячейкой $1 + 2r$, благодаря более выраженному изгибу $RS + M$ в дисталь-

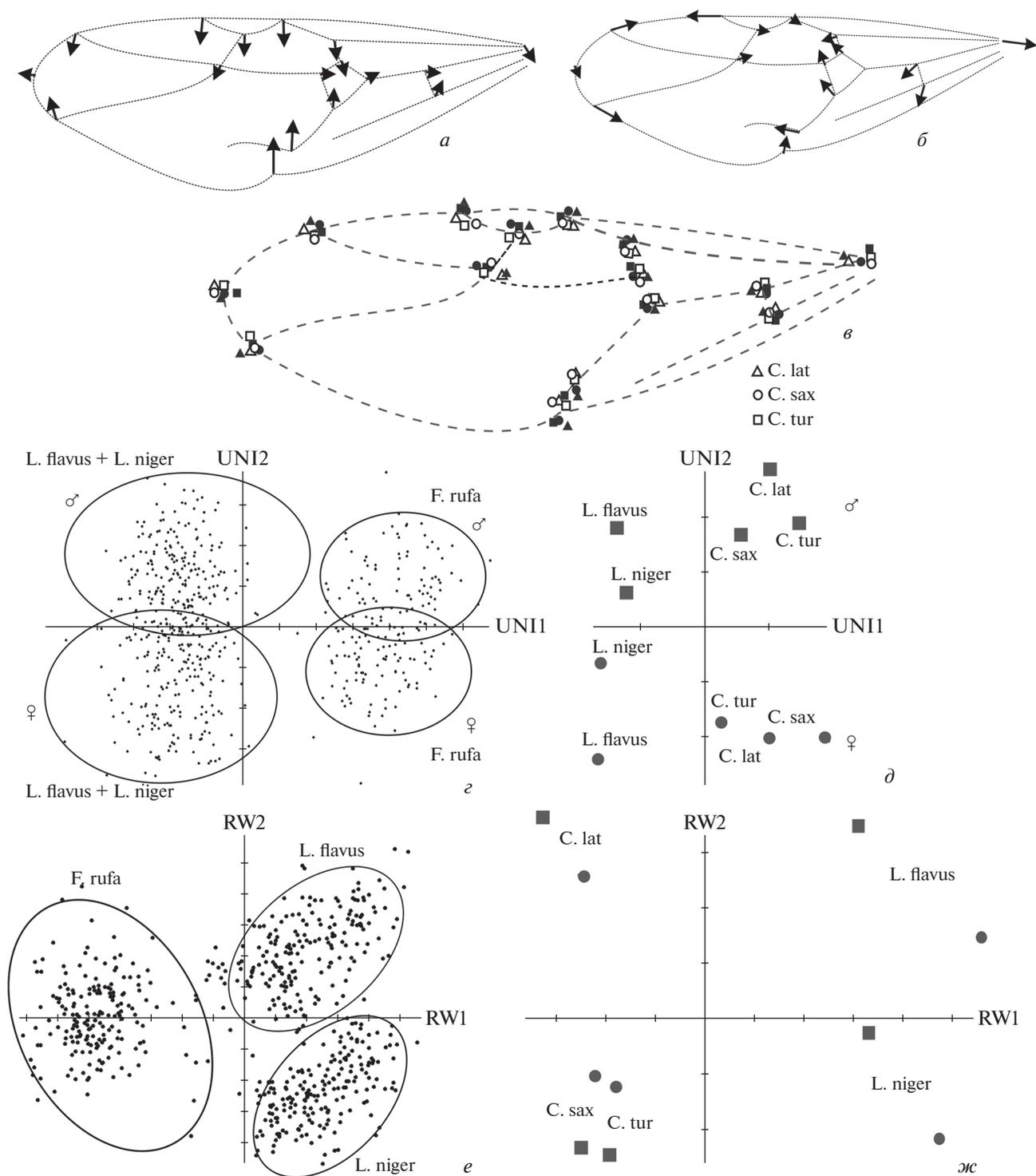


Рис. 1. Результаты анализа изменчивости жилкования передних крыльев представителей Formicinae методами геометрической морфометрии: *a* – изменчивость, характеризующаяся однородной компонентой (UNI2), отражает отличия крыльев самок от самцов в выборке Formica+Lasius; *b* – локальные отличия по маркерным точкам между крыльями Lasius и Formica (RW1); *c* – половые и видовые различия между видами Camponotus (самцы обозначены темными значками); *d–ж* – группирование в пространстве векторов однородной компоненты (*d* и *д*) и первых двух относительных деформаций без учета однородной компоненты (*e* и *ж*) выборки Formica + Lasius и усредненных (консенсусных) конфигураций выборки Camponotus + Lasius (самцы обозначены квадратами, самки – кружками).

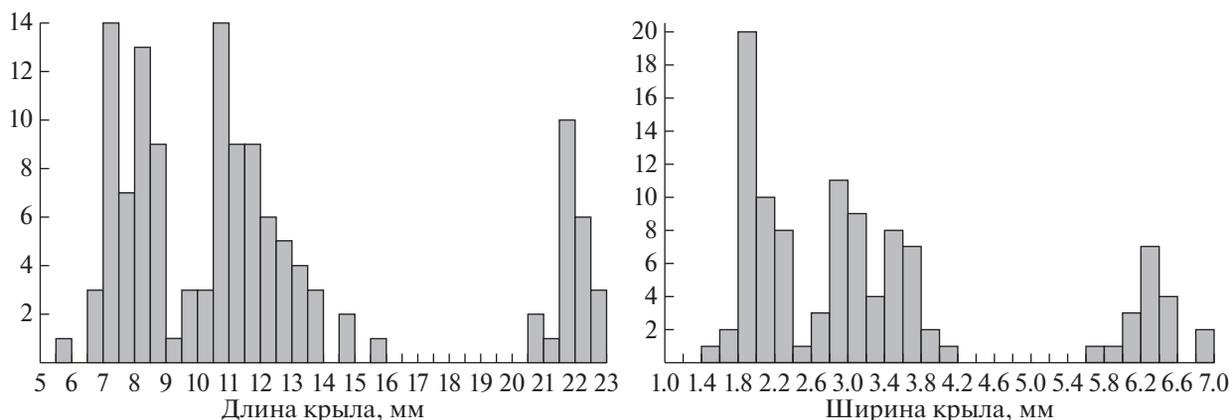


Рис. 2. Распределение по длине и ширине крыла отпечатков крыльев *Oecophylla* (Бембридж, Великобритания).

ной части ячейки. В переднем крыле самок более мелкого вида *O. atavina* с FWL 8.5–13.7 мм ячейка 1 + 2г имеет более острый дистальный угол, поскольк у изгиб RS + M в дистальной части ячейки менее выражен, чем у самцов *O. megache* (табл. IX, фиг. 13).

Сложность интерпретации результатов анализа геометрической морфометрии ископаемых отпечатков можно объяснить четырьмя основными причинами. Первая заключается в недостаточном числе маркирующих меток на исследованных крыльях, поскольку, как правило, сохранность материала не позволяет поставить достаточное их количество. На этот вывод наталкивает сравнение результатов анализа крыльев современных *Camponotus* с 9 маркирующими точками, как в данной работе, и 12 и более (Перфильева, 2007, 2008). Границы однородных выборок, совершенно четкие при анализе по 12 (и более) меткам, размываются при анализе выборки по 9 меткам. Основными “недостающими метками” являются метки основания крыла, дистального и нижнего края крыла, которые у ископаемых экземпляров сохраняются редко. Второй причиной является невозможность у многих экземпляров определить точное место расстановки многих меток, а это одно из важнейших условий использования методик геометрической морфометрии. Следующая причина заключается в том, что крылья в той или иной степени деформированы, причем в разной степени, тогда как методика геометрической морфометрии предполагает анализ объектов, подготовленных совершенно одинаковым образом (например, расправленные крылья). Это влияет на отражение соотношений длин разных участков и, как следствие, вызывает изменение позиции особи в пространстве форм (относительных деформаций). И последняя по порядку, но не по значению причина, очевидно, в том, что величина различий между крыльями разных полов и видов у разных таксонов различна. В том случае,

когда различия в жилковании хорошо выражены (как, например, у *Camponotus*), указанные выше факторы могут меньше исказить ситуационную картину; если различия слабые (например, как у *Formica rufa*, или между таксономически близкими видами (Перфильева, 2007), то искажение, возникающее из-за выше названных причин, не позволит интерпретировать результаты.

Таблица 2. Коллекционные номера, длина крыльев и предполагаемый пол отпечатков ГМ средней группы по результатам анализа методами ГМ

Коллекционный номер отпечатка/ пол согласно анализу	Порядковый номер на рис.	Длина переднего крыла, мм
8703/♂	1	10.6
8729/♂	4	11.4
17349/♂	11	14.8
24864/♂	19	10.6
24908/♂	20	12.5
25011/♂	22	12.3
25090/♂	26	7.2
25153/♀	30	13.1
25165/♂	31	13.7
25167/♂	32	10.6
25172/♀	33	12.8
25183/♂	40	7.5
25347/♀	34	11.4
25749/♀	35	10.6
43482/♂	41	7.7
61420/♀	37	12.8
61421/♀	38	12.0

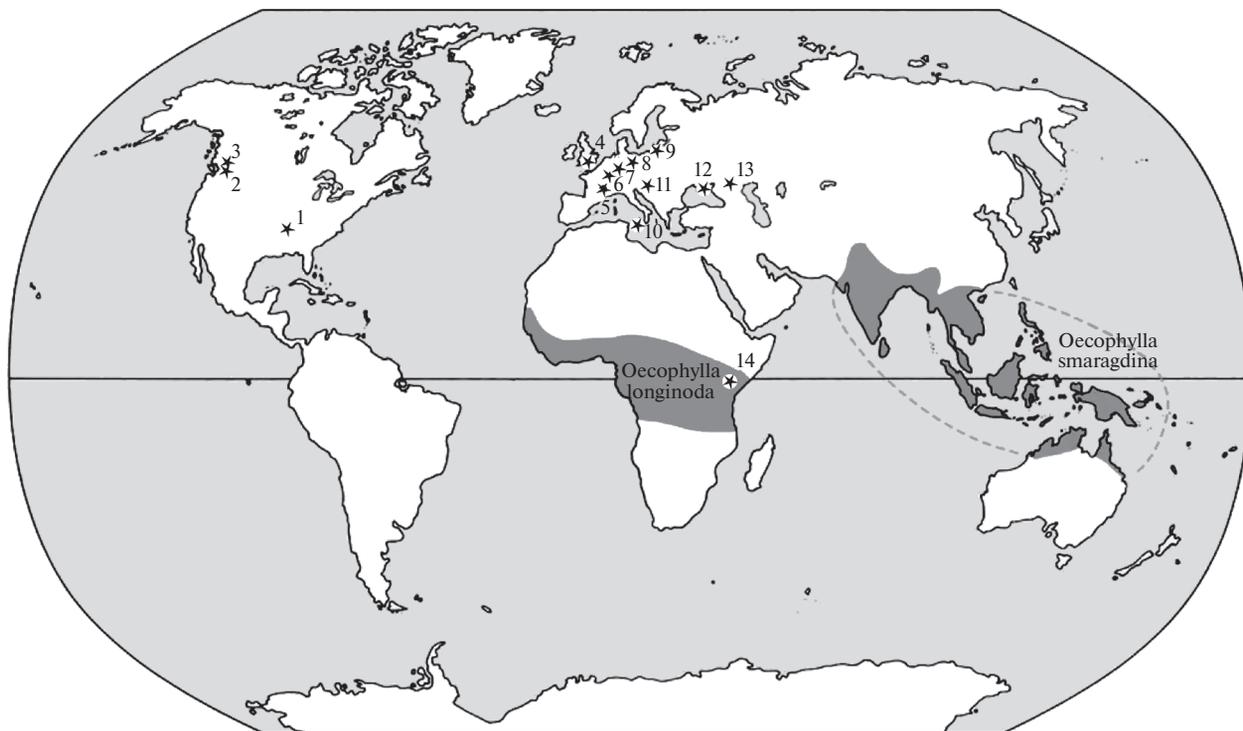


Рис. 3. Географическое распространение современных и ископаемых представителей *Oecophylla*. Область распространения современных видов дана серым цветом. Местонахождения ископаемых видов отмечены звездочками и пронумерованы: 1 – Бентон, формация Таллахата, Миссисипи, США (средний эоцен); 2 – Рипаблик, формация Клондайк Маунтин, Вашингтон, США (ранний эоцен); 3 – Квилчена, формация Колдуотер бедс, Британская Колумбия, Канада (ранний эоцен); 4 – Борнмут и Бембридж (о. Уайт), Великобритания (поздний эоцен); 5 – Ардеш, Montagne d'An-dance, Франция (миоцен); 6 – Кляйнкембс, Франция (олигоцен) и Брунштадт, Германия (поздний эоцен); 7 – Мессель и Экфельд, Германия (средний эоцен); 8 – биттерфельдский (саксонский) янтарь (поздний эоцен); 9 – балтийский янтарь (поздний эоцен); 10 – сицилийский янтарь (олигоцен); 11 – Радобой, Хорватия (миоцен); 12 – п-ов Крым, Россия (поздний миоцен); 13 – Ставропольский край, Россия (средний миоцен); 14 – Mfwangano Island, Кения, Африка (миоцен).

ИСКОПАЕМЫЕ ОЕСОРФУЛЛА

В настоящее время род *Oecophylla* (муравьи-портные) представлен тремя (?) видами. *O. longinoda* занимает тропические области Африканского континента, *O. smaragdina* заселяет тропическую Индию и Юго-Восточную Азию (рис. 3). Третий вид описан недавно по нескольким рабочим особям, поэтому здесь мы не рассматриваем его экологические характеристики. Современные виды в значительной степени морфологически изменчивы, и на данный момент выделяют 12 подвидов. Однако характеристики экологических ниш и общие размеры как половых особей, так и рабочих (учитывая внутрисемейный полиморфизм), очень сходны: дендробионты с агрессивным доминирующим поведением, сочетающие содержание колоний трофобиотических *Neptiptera* и хищничество, имеющие большие моногинные семьи с относительно крупными (FWL около 14 и 17 мм), массивными самками.

К настоящему моменту описано 16 ископаемых видов муравьев-портных. До наших исследований все находки этого рода, начиная с середи-

ны эоцена до миоцена, были известны в отложениях или в смолах только с европейской территории (Франция, Хорватия, Германия, Великобритания, балтийский и сицилийский янтари), и одна уникальная находка (гнездо с расплодом) сделана в миоценовых отложениях Кении (Африка). Однако характерные признаки жилкования и их сочетание в крыльях половых особей этого рода демонстрируют эволюционное постоянство, что позволяет уверенно судить о принадлежности экземпляра не только на основании морфологии тела, но даже по отпечатку части крыла. Более того, удалось определить число видов и половой состав выборки ископаемых отпечатков крыльев (Бембридж, Великобритания). Наши исследования дают основания полагать, что самые ранние находки представителей этого рода оказываются в отложениях раннего и среднего эоцена Северной Америки (Формация Голдуотер бедз, Британская Колумбия, Канада; Формация Клондайк Маунтин, шт. Вашингтон; Формация Таллахатта, шт. Миссисипи, США). Хорошо представлены экофиллы в Европе от среднего эоцена до миоцена (Великобритания, Германия,

Франция, балтийский янтарь, Хорватия, сицилийский янтарь), и в миоцене появляются представители экофилл в Африке и на Северном Кавказе (рис. 3). Интересно, что в верхнеэоценовых отложениях Дальнего Востока (Большая Светловодная), а также в отложениях и смолах Китая представителей этого рода пока не обнаружено, несмотря на довольно обильные находки муравьев (Hong, 1984, 2002; Zang, 1989; Zhang et al., 1994; Dlussky et al., 2015). До настоящего момента в миоценовых отложениях и смолах Сев. Америки также не обнаружено представителей этого рода (Grimaldi, Triplehorn, 2008; Durán-Ruiz et al., 2013). Таким образом, наблюдается значительное разнообразие видов муравьев-портных в прошлые геологические периоды и на территориях, в настоящее время не заселенных муравьями этого рода. Находки позволяют судить о закономерностях морфологической эволюции, связанной с адаптивным приспособлением согласно образу жизни этих муравьев, и делать заключения об эволюции биоценозов.

Современные муравьи-портные живут в кроне деревьев тропических лесов. В середине прошлого века экспериментально было показано, что современные *O. smaragdina* не выдерживают даже относительно незначительного понижения температуры, а при 0°C погибают, данные полевых исследований также говорят о явной термофилии современных экофилл (Way, 1954). По-видимому, именно эти ограничения лежат в основе отсутствия муравьев-портных в зоне горных влажных лесов Юго-Восточной Азии, тогда как в этих же регионах вне зоны гор они являются явными доминантами, способными оказывать конкурентное влияние не только на популяции беспозвоночных, но и на сообщество, например, певчих птиц, конкурирующих с муравьями за питание (Supriya et al., 2020). Обнаружение этих теплолюбивых обитателей древесного яруса в широтах, где в настоящее время наблюдается ярко выраженная сезонность, говорит о принципиальном отличии климатических условий прошлого (с середины эоцена до миоцена) и настоящего времени. Существование более мягкого и ровного климата в эоцене и миоцене сейчас является неоспоримым фактом, однако детализация временного и пространственного аспектов изменений могут быть отслежены по изменениям состава биоценозов (Archibald, Mathewes, 2000; Greenwood et al., 2005; Archibald et al., 2006, 2011, 2018; Mathewes et al., 2016). На данный момент понятно, что эоценовые экофиллы Европы при похолодании смогли обособиться (или сохраниться) в более теплых регионах Африки, Азии, Австралии, а вот североамериканские не появились в более низких широтах своего континента и не перешли в Азию (через Восточную Палеарктику). Похожая ситуация наблюдается и с некоторыми другими тепло-

любивыми видами муравьев: *Formiciinae* (гигантские муравьи эоцена), *Mutemeciinae* (муравьи-бульдоги) и *Aneuretinae* (реликтовый муравей с о. Цейлон) (Archibald et al., 2006, 2011). Виды из этих трех подсемейств и *Oecophylla* встречаются в эоцене и в Северной Америке, и в Европе в разных сочетаниях: в формации Грин-Ривер присутствуют представители мирмециин, анеуретин и формициин, но пока не описано экофилл, в балтийском янтаре отсутствуют *Formiciinae* (возможно, по причине гигантских размеров), а в германском Месселе не обнаружено *Aneuretinae* (табл. 3). Совместное присутствие этих элементов говорит о схожести мирмекокомплексов и высокой интенсивности обменных процессов между фаунами муравьев Северной Америки и Западной Палеарктики в эоцене – во время эоценового температурного оптимума. Анеуретины и мирмециины в это время есть и в Восточной Палеарктике, но там отсутствуют экофиллы и формициины (Dlussky et al., 2015).

К миоцену, следующему температурному оптимуму, картина мирмекокомплексов значительно меняется и наблюдается несколько разных сценариев распространения на примере этих теплолюбивых элементов. Полностью исчезают гигантские формициины, что, по-видимому, стоит связывать и с олигоценным похолоданием, и с понижением уровня кислорода в атмосфере. Экофиллы в миоцене еще встречаются в Европе, есть в Африке, а также обнаружены в миоценовых местонахождениях Крыма и Северного Кавказа. Мирмециины и анеуретины исчезают в Северной Америке и Европе (отсутствуют в богатых миоценовых местонахождениях Европы и Западной Палеарктики), а также в Африке (рецентные формы на ее территории также отсутствуют).

Эволюционные изменения фаун муравьев, наблюдаемые нами в Северной Америке и Западной Палеарктике с эоцена до миоцена и вплоть до современности, очевидно, спровоцированы изменяющимся климатом (похолодание, понижение концентрации углекислого газа и кислорода в атмосфере, аридизация и пр.). Однако различия реакции мирмекофаун на климатические пертурбации обусловлены особенностями, сложившимися в локальных мирмекокомплексах эоцена. Мы предполагаем, что экофилла не смогла удержаться в Северной Америке, в отличие от Западной Палеарктики, из-за конкуренции с “профессиональными” дендробионтами *Dolichoderinae*. Действительно, доля долиходерин в эоценовых североамериканских местонахождениях по числу экземпляров от всех отпечатков муравьев значительно больше, чем в известных на данный момент палеарктических, и сравнима (и даже выше) с таковой в эоценовых янтарях Европы (балтийский, ровенский, биттерфельдский), в которых доля дендробионтов заведомо завышена из-

Таблица 3. Доли представителей разных подсемейств муравьев в эоценовых ископаемых комплексах (%) (данные из Dlussky et al., 2015, с изменениями)

	Мессель	Бембридж	Большая Светловодная	Гррин-Ривер	Флориссант	Балтийский янтарь	Биттерфельдский янтарь	Ровенский янтарь
Formiciinae	48.3	0	0	0.1	0	0	0	0
Aneuretinae	0	0.1	3.5	2.9	0	0.01	0.2	0
Dolichoderinae	10.4	8.5	17.9	71.5	62.6	55.9	52.9	53.2
Formicinae	30.6**	88.2**	41.1	2.9	32.5	39.6**	34**	39
Myrmicinae	1.4	0.4	21.4	2	4.8	2.8	9.5	4.6
Poneromorpha	8.4	2.8	10.7	9.8	0	1.3	1.3	1.6
Myrmeciinae	1.4	0	3.6	10.8	0	0.01	0.1	0
Pseudomyrmecinae	0.5	0	0	0	0	0.3	1.3	1.5
Cerapachyinae	0.2	0	1.8	0	0	0.1	0.3	0.2
Изучено экземпляров	432*	630	56	102	5592	1948	1105	1202

* Без учета экземпляров Formiciinae; ** наличие *Oecophylla*.

за специфики тафономических условий (см. табл. 3).

С учетом гигантских семей и доминирующего положения муравьев-портных в современных биоценозах, утверждение кажется слабо обоснованным. Действительно, современные виды *Oecophylla* обитают большими моногинными семьями в кронах деревьев тропических лесов и строят гнезда из листьев, скрепленных паутиными нитями, выделяемыми личинками. С древесным образом жизни связаны особенности морфологии этих муравьев. Длинные конечности и антенны позволяют легко передвигаться в кроне. Своеобразное строение петиолюса обеспечивает способность поднимать брюшко вверх для большей маневренности при прыжках. Большие плоские мандибулы приспособлены к разрезанию листьев при постройке гнезда. Однако сравнительно-морфологический анализ ископаемых экофилл показал, что увеличение размера семьи (судя по общим размерам самок и относительному размеру метасомы), как и характеристики маневренности и ориентации в древесном ярусе (пропорции тела, антенн, глаз, поднятие брюшка), формировались в процессе эволюции постепенно, и не всегда были присущи им в той же самой степени, что современным представителям этого рода (Wilson, Taylor, 1964; Dlussky et al., 2008). Другая особенность тафоценозов дает еще один повод для нового взгляда на прошлое экофилл — это наличие в эоценовых местонахождениях пар симпатрических видов *Oecophylla* в Бембридже и в балтийском янтаре. Совместно обитающие виды демонстрируют морфологиче-

ские признаки, маркирующие экологические различия (значительное различие в размерах половых особей в случае с парой *O. magariche/O. atavina*, строение мандибул и пропорции тела у *O. crassinoda/O. brischkei*), т.е., явное разделение экологических ниш.

Утверждение о полной и абсолютной доминирующей роли экофилл в современных биоценозах является также явным упрощением. Исследования распределения доминирующих видов муравьев в тропических лесах показывают, что экофиллы, являясь организующим участником “мозаики видов” (Tropical Ant Mosaic), явления, объясняющего сосуществование нескольких доминирующих видов на сопряженных территориях (Holldobler, 1983), тем не менее, в определенных условиях уступают в конкурентной борьбе другим видам, таким как *Crematogaster*, *Philidris* и др., и предпочитают определенные типы микроусловий для обитания семьи, избегая неподходящих (Way, 1954; Jackson, 1984; Floren, Linsenmair, 2000; Зрянин, 2009, 2015; Arnan et al., 2011; личн. наблюдения Д. Дубовикова, 2018).

Перечисленные нами соображения позволяют предположить конкурентное вытеснение экофилл преобладающими в эоценовых североамериканских мирмекокомплексах разнообразными *Dolichoderinae* на фоне похолодания в олигоцене. Потеря сухопутного моста между Европой и Северной Америкой закрепила возникшие особенности фаун муравьев.

Мы сознательно оставляем здесь без внимания судьбу мирмециин и анеуретин на североамери-

канском континенте, поскольку решение этого вопроса требует дополнительной аргументации. Не менее интересны для подробного исследования различия между фауной муравьев Восточной Палеарктики с одной стороны, и Западной Палеарктики и Северной Америки с другой, обмена и сходство между которыми, судя по таксономическому составу и соотношению жизненных форм муравьев, существенно ограничены, и представители экофилл являются одним из элементов, подтверждающих это разобщение (см. табл. 3).

* * *

Автор признательна сотрудникам лаб. артропод ПИН РАН и лично А.П. Расницыну за предоставленный материал и помощь при работе с ним, Д. Дубовикову (СПбГУ) за обсуждение некоторых вопросов экологии муравьев, А.Ю. Журавлеву (МГУ) за помощь при работе с текстом. Работа выполнена в рамках госзадания Ч. 2 № ЦИТИС АААА-А16-116021660031-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Длусский Г.М.* Миоценовые муравьи (Hymenoptera, Formicidae) СССР // Новые ископаемые насекомые с территории СССР. М.: Наука, 1981. С. 64–83.
- Длусский Г.М., Расницын А.П.* Два новых вида жалящих перепончатокрылых (Vespidae = Hymenoptera) из среднего эоцена США // Палеонтол. журн. 1999. № 5. С. 72–75.
- Зрянин В.А.* Структура сообщества муравьев муссонного тропического леса (Южный Вьетнам) // Матер. XIII Всеросс. мирмекологического симпозиума “Муравьи и защита леса”. Нижний Новгород, 2009. С. 166–170.
- Зрянин В.А.* Анализ мирмекокомплексов тропического муссонного леса на основе изотопной метрики // Тр. РЭО. 2015. Т. 86. № 2. С. 41–56.
- Перфильева К.С.* Аномалии крыльев у половых особей муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с разной стратегией брачного поведения // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 11. С. 1311–1312.
- Перфильева К.С.* Характеристика изменчивости количественных признаков крыльев на примере некоторых видов муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Успехи совр. биол. 2007. Т. 127. № 2. С. 147–156.
- Перфильева К.С.* Эволюция жилкования крыльев муравьев (Hymenoptera: Formicidae). Дисс. ... канд. биол. наук. М., 2008. 153 с.
- Перфильева К.С.* Тенденции в эволюции жилкования крыльев муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн. 2010. Т. 89. № 8. С. 965–977.
- Перфильева К.С., Дубовиков Д.А., Длусский Г.М.* Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) из миоценовых отложений полуострова Крым // Палеонтол. журн. 2017. № 4. С. 54–64.
- Расницын А.П.* Паратаксон и параноменклатура // Палеонтол. журн. 1986. № 3. С. 11–21.
- Antropov A.V., Belokobylskij S.A., Compton S.G. et al.* The wasps, bees and ants (Insecta: Vespida = Hymenoptera) from the Insect Limestone (Late Eocene) of the Isle of Wight, UK // Earth Envir. Sci. Trans. Roy. Soc. Edinb. 2014. V. 104. № 3–4. P. 335–446.
- AntWeb. Version 8.25.1. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>. Accessed 20 April 2020.
- Archibald B.S., Cover S.P., Moreau C.S.* Bulldog ants of the Eocene Okanagan Highlands and history of the subfamily (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 2006. V. 99. № 3. P. 487–523.
- Archibald S.B., Johnson K.R., Mathewes R.W., Greenwood D.R.* Intercontinental dispersal of giant thermophilic ants across the Arctic during early Eocene hyperthermals // Proc. R. Soc. B. 2011. V. 278. P. 3679–3686.
- Archibald S.B., Mathewes R.W.* Early Eocene insects from Quilchena, British Columbia and their paleoclimatic implications // Can. J. Zool. 2000. V. 78. P. 1441–1462.
- Archibald S.B., Rasnitsyn A.P., Brothers D.J. et al.* Modernisation of the Hymenoptera: ants, bees, wasps, and sawflies of the early Eocene Okanagan Highlands of western North America // Can. Entomol. 2018. V. 150. № 2. P. 205–257.
- Arnan X., Gaucherel C., Andersen A.N.* Dominance and species co-occurrence in highly diverse ant communities: a test of the interstitial hypothesis and discovery of a three-tiered competition cascade // Oecologia. 2011. V. 166. P. 783–794.
- Cockerell T.D.A.* British fossil insects // Proc. US Nat. Mus. 1915. № 49. P. 469–499.
- Cockerell T.D.A.* Fossil arthropods in the British Museum // Ann. Mag. Natur. Hist. 1920. V. 9. № 5. P. 273–279.
- Dlussky G., Karl H.-V., Brauckmann C. et al.* Two ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae: Formicinae) from the Late Pliocene of Willershausen, Germany, with a nomenclatural note on the genus *Camponotites* // Paläontol. Z. 2011. V. 85. № 4. P. 449–455.
- Dlussky G.M., Putyatina T.S.* Early Miocene ants (Hymenoptera, Formicidae) from Radoboj, Croatia // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2014. V. 272. № 3. P. 237–285.
- Dlussky G.M., Rasnitsyn A.P., Perfilieva K.S.* The ants (Hymenoptera: Formicidae) of Bol'shaya Svetlovodnaya (Late Eocene of Sikhote-Alin, Russian Far East) // Caucasian Entomol. Bull. 2015. V. 11. P. 131–152.
- Dlussky G. M., Wappler T., Wedmann S.* New middle Eocene formicid species from Germany and the evolution of weaver ants // Acta Palaeontol. Pol. 2008. V. 53. № 4. P. 615–626.
- Donisthorpe H.* British Oligocene ants // Ann. Mag. Natur. Hist. 1920. V. 9. № 6. P. 81–94.
- Durán-Ruiz C., Riquelme F., Coutiño-José M. et al.* Ants from the Miocene Totolapa amber (Chiapas, Mexico), with the first record of the genus *Forelius* (Hymenoptera, Formicidae) // Can. J. Earth Sci. 2013. V. 50. № 5. P. 495–502.
- Emery C.* Le formiche dell'ambra Siciliana nel Museo Mineralogico dell'Università di Bologna // Mem. R. Accad. Sci. Ist. Bologna. 1891. V. 5. № 1. P. 141–165.
- Floren A., Linsenmair K.* Do ant mosaics exist in Pristine lowland rain forests? // Oecologia. 2000. V. 123. № 1. P. 129–137.

- Förster B.* Die Insekten des "Plattigen Steinmergels" von Brunstatt // Abh. Geol. Spezialkarte Elsass-Loth. 1891. Bd 3. S. 333–594.
- Greenwood D.R., Archibald S.B., Mathewes R.W. et al.* Fossil biotas from the Okanagan Highlands, southern British Columbia and northern Washington State: climates and ecosystems across an Eocene landscape // *Can. J. Earth Sci.* 2005. V. 42. P. 167–185.
- Grimaldi D., Triplehorn D.* Insects from the Upper Miocene Grubstake Formation of Alaska // *Amer. Mus. Novit.* 2008. № 3612. P. 1–19.
- Heer O.* Die Insektenfauna der Tertiargebilde von Oeningen und von Radoboj in Croatien. Zweiter Theil: Heuschrecken, Florfliegen, Aderfluger, Schmetterlinge und Fliegen. Leipzig: W. Engelmann, 1849. 264 s.
- Holldobler B.* Territorial behavior in the green tree ant (*Oecophylla smaragdina*) // *Biotropica.* 1983. V. 15. № 4. P. 241–250.
- Hong Y.-C.* Fossil insects in the diatoms of Shanwang // *Bull. Tianjin Inst. Geol. Miner. Res.* 1984. V. 8. P. 1–12 [In Chinese].
- Hong Y.-C.* Amber insects of China. Beijing: Sci. Press, 2002. 631 p. [in Chinese].
- Jackson D.A.* Ant distribution patterns in a Cameroon cocoa plantation: investigation of the ant mosaic hypothesis // *Oecologia.* 1984. V. 62. P. 318–324.
- Johnston J.E.* Insects, spiders, and plants from the Tallahatta Formation (Middle Eocene) in Benton County, Mississippi // *Mississippi Geol.* 1993. V. 14. № 4. P. 71–82.
- Katzke J., Barden Ph., Dehon M. et al.* Giant ants and their shape: revealing relationships in the genus *Titanomyrma* with geometric morphometrics // *PeerJ.* 2018. 6:e4242; <https://doi.org/10.7717/peerj.4242>
- Kurane S., Bhoje P.M., Sathe T.V.* On a new species of the genus *Oecophylla* // *Flora and Fauna.* 2015. V. 21. P. 37–40.
- Mathewes R.W., Greenwood D.R., Archibald S.B.* Paleoenvironment of the Quilchena flora, British Columbia, during the early Eocene Climatic Optimum // *Can. J. Earth Sci.* 2016. V. 53. P. 574–590.
- Mayr G.* Die Ameisen des baltischen Bernsteins // *Beitr. Naturk. Preuss.* V. 1868. № 1. S. 1–102.
- Pavlinov I.Ya.* Geometric morphometrics, a new analytical approach to comparison of digitized images // *Information technologies in biodiversity research.* St. Petersburg, 2001. P. 40–64.
- Perfilieva K.* The attempt of differentiation of fossil Formicidae species (Hymenoptera, Formicidae) on the wings // XXIII Intern. Congr. of Entomology, Durban, South Africa, 2008. P. 1811.
- Rohlf F.J.* TPSrelw: relative warps, version 1.20. N.Y.: State Univ. at Stony Brook, 1998.
- Steinbach G.* Zur Hymenopterenfauna des Pliozäns von Willershäusen // *Westharz. Bericht der Naturhist. Ges. Hannover.* 1967. V. 111. S. 95–102.
- Supriya K., Price T.D., Moreau C.S.* Competition with insectivorous ants as a contributor to low songbird diversity at low elevations in the eastern Himalaya // *Ecol. Evol.* 2020. V. 10. № 10. P. 4280–4290.
- Théobald N.* Les Insectes Fossiles des Terrains Oligocènes de France. Nancy: G. Thomas, 1937. 473 p.
- Way M.J.* Studies of the life history and ecology of the ant *Oecophylla longinoda* Latreille // *Bull. Entomol. Res.* 1954. V. 45. P. 1–93.
- Wheeler W.M.* The ants of the Baltic Amber // *Schr. Phys.-Ökon. Ges. Königsberg.* 1915 (1914). Bd 55. S. 1–142.
- Wheeler W.M.* Ants of the American Museum Congo expedition // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1922. V. 45. 1139 p.
- Wilson E.O., Taylor R.W.* A fossil ant colony: new evidence of social antiquity // *Psyche.* 1964. V. 71. P. 93–103.
- Zhang J.* Fossil insects from Shanwang, Shandong, China. Jinan, China: Shandong Sci. and Technology Publ. House, 1989. 459 p. [In Chinese].
- Zhang J., Sun B., Zhang X.* Miocene insects and spiders from Shanwang, Shandong. Beijing: Sci. Press, 1994. 298 p. [In Chinese].

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1. Номенклатура жилок переднего крыла Formicidae с наиболее полным жилкованием. Схема расстановки маркерных точек для анализа изменчивости жилкования методом геометрической морфометрии (красные метки).

Фиг. 2. Особенности жилкования крыльев *Oecophylla* на примере *O. longinoda* (нижние изображения) в отличие от сходных крыльев *Colobopsis leonardi* (верхнее переднее крыло) и *Camponotus* sp. (верхнее заднее крыло). Стрелки указывают на характерные изгибы жилок, красные скобки отражают соотношение ячеек. Фото крыльев *O. longinoda* с сайта www.discoverlife.org.

Фиг. 3. Самка *Oecophylla* из нижнего эоцена Северной Америки SFU Q-04-09 Quilchena, British Columbia (Archibald, Mathewes, 2000), фото из Archibald et al. (2018, рис. 12).

Фиг. 4–9. *Oecophylla macroptera* (Dlussky, 1981): 4, 5 – голотип ПИН, № 254/2880, прямой и обратный отпечатки; 6, 7 – самец без головы, экз. ПИН, № 254/2414, прямой и обратный отпечатки; 8 – отпечаток части груди самца с петиолюсом и задним крылом, экз. ПИН, № 254/2911; 9 – отпечаток переднего крыла, экз. ПИН, № 254/2853.

Фиг. 10–13. Анализ отпечатков передних крыльев *Oecophylla* (Бембридж) из коллекции Музея естественной истории (Лондон): 10 – расстановка маркерных точек на отпечатке крыла; 11 – изменчивость в окрестностях маркерных точек в выборках, сгруппированных относительно RW2 (красные области – самки среднего размерного класса, синие – самцы); 12 – распределение особей в пространстве первых двух относительных деформаций: голубые кружки – наиболее мелкие крылья (самцы *O. atavina*), красные кружки – наиболее крупные крылья (самки *O. megarhe*), красные точки – отпечатки крыльев среднего размерного класса; 13 – отличия формы ячейки 1+2г крыльев самок *O. atavina* (слева) от самцов *O. megarhe* (справа) в крыльях одного размерного класса.

Distribution and Differentiation by Wing Imprints of *Oecophylla* (Hymenoptera: Formicidae) Fossil Species

K. S. Perfilieva

Ten middle Miocene (Stavropol region, Russia) imprints of *Oecophylla* are described and redescribed from the collection of the Arthropoda Laboratory of the Borissiak Palaeontological Institute of the Russian Academy of Sciences. *Oecophylla* has distinctive features of the wing venation allowing the identification of fossils. A procedure for an identification of externally similar forewing imprints of the Formicinae on the example of fossil *Oecophylla* (Bembridge, U.K.), based on our study of extant ants, is proposed. It seems that the oldest fossil *Oecophylla* are recognised now among early and middle Eocene ants of North America, which weaver ants do not inhabit nowadays. Here we suggest that the historical distribution of weaver ants depends on their ecology and behaviour and the competition within ant assemblages.

Keywords: Miocene, Eocene, fossils ants, Formicidae, *Oecophylla*, ant wings, geometric morphometrics, ant assemblages, biogeography

УДК 595.766.17:[552.579+551.781.4]

НОВЫЙ РОД И ВИД ЖУКОВ МАЛАШЕК (COLEOPTERA, MALACHIIDAE) ИЗ БАЛТИЙСКОГО ЯНТАРЯ

© 2021 г. С. Э. Чернышёв^{a, b, *}

^aИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия

^bТомский государственный университет, Томск, Россия

*e-mail: sch-sch@mail.ru

Поступила в редакцию 03.02.2020 г.

После доработки 25.02.2020 г.

Принята к публикации 25.02.2020 г.

Из позднеэоценового балтийского янтаря описаны новый род и вид жуков-малашек (Coleoptera, Malachiidae) *Aliattalus intercalaris* gen. et sp. nov. Новый род отнесен к трибе Palpattalini на основании специфических структур самца: удлинённый, изогнутый вентрально куполообразный пигидий с вытянутым и раздвоенным апикальным стернитом сочетается с крупными пальпами, у которых второй и третий членик плотно прилегают друг к другу и увеличены. Этот вид габитуально близок к роду *Palpattalusinus* Tshernyshev, 2020, также известному из янтаря: оба имеют схожим образом слитые и увеличенные пальпы с маленьким чашевидным первым члеником, но у нового вида апикальный членик изогнут внутрь и на вершине закруглен, а не вытянут в трубочку.

Ключевые слова: Coleoptera, Malachiidae, Malachiinae, Palpattalini, *Aliattalus*, балтийский янтарь, эоцен, новый род, новый вид

DOI: 10.31857/S0031031X21010050

ВВЕДЕНИЕ

Жуки надсемейства Cleroidea, относящиеся к мелиридному комплексу семейств (Melyridae, Dasytidae и Rhadalidae), давно отмечены в ископаемых остатках и хорошо изучены в эоценовых балтийском и ровенском янтарях (Berendt, 1845; Klebs, 1910; Wickham, 1912, 1917; Spahr, 1981; Majer, 1998; Mawdsley, 1999; Kubisz, 2001; Kirejtshuk, Nel, 2008; Tshernyshev, 2012, 2016, 2019, 2020; Кирейчук, Пономаренко, 2018). Обзор состава янтарных фаун с описанием новых таксонов в семействах Dasytidae (Tshernyshev, 2012, 2019) и Malachiidae (Tshernyshev, 2016, 2020) довольно полно представлен в работах недавнего времени.

В отличие от дазитид, малашки (Coleoptera, Malachiidae) (Majer, 1994; Mayor, 2007) более разнообразны в янтарях и часто представлены вымершими родами и трибами, являющимися предковыми для рецентных форм (Tshernyshev, 2020).

По-видимому, такому высокому разнообразию и эволюционному потенциалу способствует морфология имаго малашек, отражающая адаптации к освоению новых ниш через усложнение брачного поведения, выражающееся в формировании ряда структур. Самцы подавляющего большинства видов семейства несут специфические структуры — выросты и вдавления, пластинчатые и шиповидные придатки, пучки волосков и щетинок на разных частях тела. По этой причине таксономический анализ следует вести по самцам,

но иногда характерные черты тела позволяют отнести виды и по самкам.

Ископаемые малашки отмечены в нескольких трибах: Troglolini (Protocephaloncus Tshernyshev, 2016), Palpattalini (*Palpattalus* Tshernyshev, 2016, *Palpattalusinus* Tshernyshev, 2020) и Malachiini (*Premalachus* Tshernyshev, 2020). Нам представляется недостаточно обоснованным приведение в эоценовой фауне рода *Colotes* Erichson, 1840 и, соответственно, трибы Colotini, поскольку *Colotes sambicus* Kubisz, 2001, *C. constantini* Kirejtshuk et Nel, 2008 и *C. impexus* Kirejtshuk et Nel, 2008 были описаны по самкам, а без специфических структур самца невозможно определить родовую принадлежность жуков. Вероятно, эти виды относятся к предковой трибе Palpattalini, т.к. в эоцене трибы Attalini и Colotini, по-видимому, еще не существовали. Безусловно, неверным следует считать отнесение к роду *Collops* Erichson, 1840 и трибе Apalochrini видов, описанных по отпечаткам из отложения Флориссант: *C. desuetus* Wickham, 1914, *C. extrusus* Wickham, 1914 и *C. priscus* Wickham, 1914, поскольку на иллюстрациях 4 и 7 таблицы 5 (Wickham, 1914) отчетливо видно, что второй членик усиков округлый, обычный, хорошо заметный. Также сомнительно отнесение к Malachiini видов *Malachus immurus* Wickham, 1917 (= *M. pristinus* Wickham 1916) и *Cerallus* sp. (Klebs, 1910), поскольку на отпечатках не видно специфических структур самца.

В 2019 г. на международном интернет-аукционе Ebuy среди множества образцов янтарных инклюзов из Прибалтики, предложенных на продажу М. Вета (Marius Veta) из Паланги, Литва, был приобретен самец (ИСЭЖ, No. sch_010) ранее неизвестного рода. Габитуально он схож с *Palpattalusinus* Tshernyshev, 2020, но отличается увеличенными и слегка загнутыми внутрь двумя последними члениками пальп, а также расширенными и уплощенными, зазубренными по краям передними голеними. Увеличенные пальпы и куполообразный, вытянутый и изогнутый пигидий в сочетании с удлинённым и раздвоенным апикальным вентритом брюшка позволяют отнести этого жука к трибе *Palpattalini*.

Детальное исследование образца позволило установить, что он представляет собой таксон родового уровня, не известный ранее. Расширенные и уплощенные передние голени и лапки у самцов малашек впервые отмечены в эоценовом янтаре. Подобная модификация передних голеней в рецентной фауне характерна для ряда представителей трибы *Aralochini* и не встречается у *Attalini*, наиболее близкой к предковой *Palpattalini*. Отсутствие гребешка над вторым члеником передних лапок отличает вид от представителей известных родов трибы *Palpattalini* – *Palpattalus* и *Palpattalusinus*.

Голотип нового вида хранится в колл. С.Э. Чернышёва в Ин-те систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск (ИСЭЖ).

Исследование поддержано РФФИ (грант № 19-04-00465-а), а также Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.5 (AAAA-A16-116121410121-7).

О Т Р Я Д COLEOPTERA

ПОДОТРЯД POLYPHAGA

НАДСЕМЕЙСТВО CLEROIDEA LATREILLE, 1802

СЕМЕЙСТВО MALACHIIDAE FLEMING, 1821

Жук отнесен к семейству Malachiidae на основании следующих признаков: тело коротковатое и дорсовентрально уплощенное, слегка расширенное кзади, переднеспинка с уплощенными краями, брюшные сегменты подвижно соединены мембранозными комиссурами, усики и ноги тонкие, длинные, формула лапок 5-5-5, по бокам груди заметны выпячивающиеся пузырьки (рис. 1, б) (табл. X, фиг. 2; см. вклейку), у самца различимы характерные специфические структуры в виде увеличенных и изогнутых пальп, уплощенных расширенных голеней и лапок передних ног, вытянутого куполообразного пигидия и удлиненного раздвоенного апикального стернита.

Жука следует отнести к трибе *Palpattalini* Tshernyshev, 2020, поскольку у самцов изогнут и

модифицирован пигидий, а также увеличены и имеют специфическую форму пальпы.

ПОДСЕМЕЙСТВО MALACHIINAE FLEMING, 1821

Т р и б а *Palpattalini* Tshernyshev, 2020

Род *Aliattalus* Tshernyshev, gen. nov.

Название рода от *alius lat.* – отличающийся, другой, и *Attalus* – название рецентного рода.

Типовой вид – *Aliattalus intercalaris* sp. nov.

Диагноз. Маленький жук (около 2.2 мм в длину), удлинённый и слегка расширенный кзади, уплощенный дорсо-вентрально. Голова слегка вытянута вперед, несколько загнута вентрально, глаза небольшие, выступающие. Усики отчетливо 11-члениковые, нитевидные (рис. 1, з), тонкие и длинные, с первым и вторым члениками слегка чашевидными, вставленными друг в друга. Пальпы крупные, заметные, вытянутые, апикальный членик слегка изогнут внутрь, плотно прилегает ко второму, образуя вид слитного единого крупного членика (рис. 1, д; табл. X, фиг. 4). Переднеспинка почти равносторонняя, не сужена кзади, слегка вдавлена у основания. Надкрылья простые, без придатков и вдавлений, равномерно закруглены на вершинах (рис. 1, в); плечи выступающие, с тонким продольным приподнятым ребрышком по внешнему краю.

Ноги тонкие и длинные, без искривлений и придатков, простые (рис. 1, ж, з), голени передних ног сжатые с боков и уплощенные, с небольшой вырезкой и мелкозубчатым краем по внутренней стороне (рис. 1, е), все лапки 5-члениковые, передние лапки простые, без гребешка на втором членике, с широковатыми члениками; членики лапок со второго по четвертый на средних и задних ногах характерной формы с вытянутой и заходящей под следующий членик апикальной стороной, выглядят узловатыми, вставленными друг в друга; коготки треугольно пластинчатые, уплощенные на вершине, выглядят широковатыми. Крылья хорошо развиты. Пигидий удлинённый и куполообразный, загнут вентрально; апикальный стернит также удлинённый и изогнутый, отчетливо двуплостной или глубоко вырезан посередине.

Поверхность покрыта редкими тонкими торчашими длинными бурыми волосками. Верх бурочерный, низ тела коричневый, верхняя губа, наличник, базальные членики пальп, основания первого и второго и полностью членики усиков с третьего по пятый желтые, середины бедер желто-коричневые, выпячивающиеся пузырьки по бокам груди бледно-бурые.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Новый род габитуально близок к роду *Palpattalusinus* Tshernyshev, 2020, также известному из янтаря. Общим признаком у них слу-

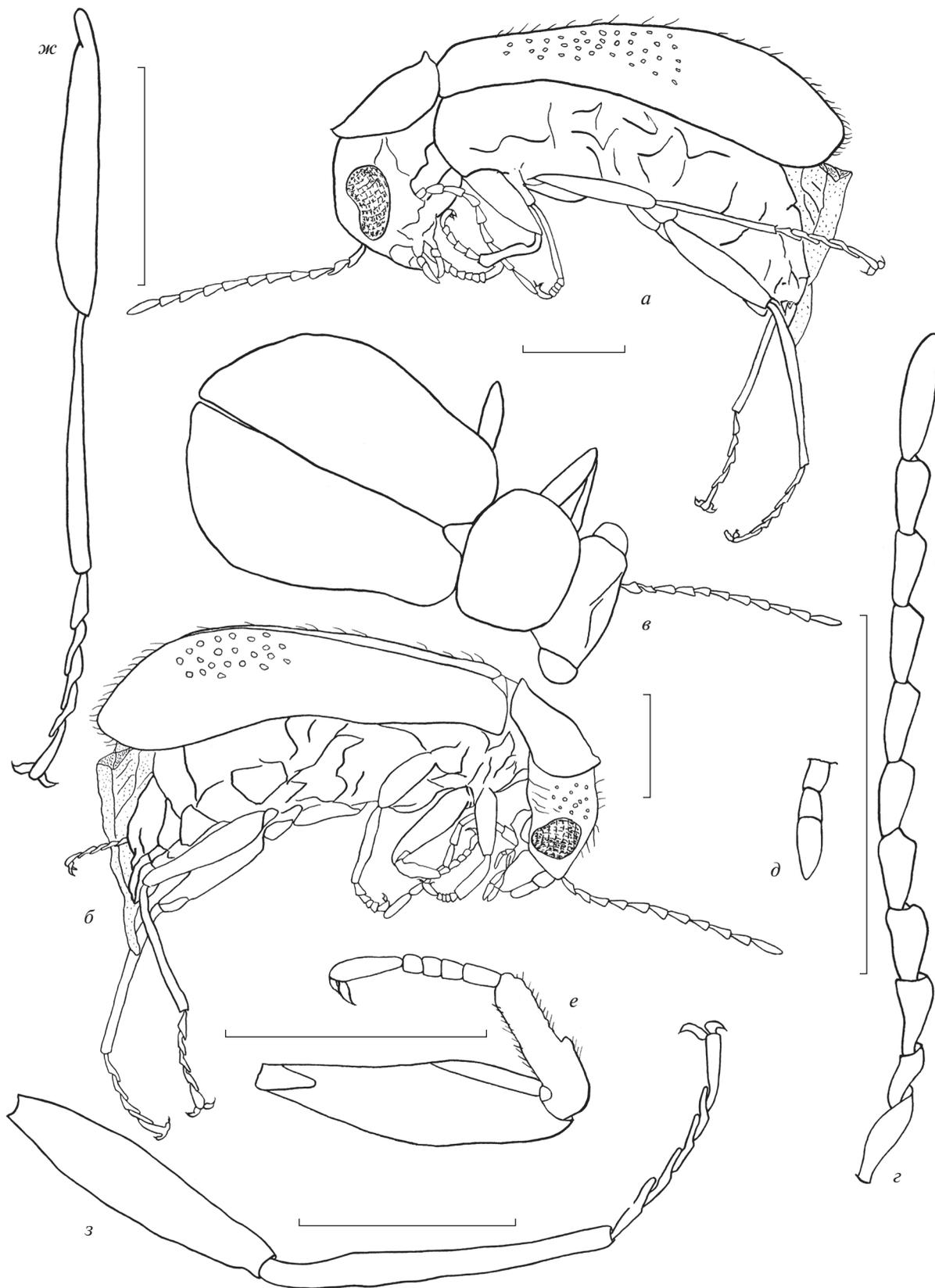


Рис. 1. *Aliattalus intercalaris* gen. et sp. nov., голотип ИСЭЖ, No. sch_010, самец; балтийский янтарь: *а* – вид сбоку слева, *б* – вид сбоку справа, *в* – вид сверху, *г* – правый усик, *д* – правый щупик, *е* – передняя нога, *ж* – средняя нога, *з* – задняя нога. Длина масштабной линейки 0.5 мм.

жат слитые и увеличенные пальпы с маленьким чашевидным первым члеником, что отличает оба рода от номинативного для трибы *Palpattalus* Tshernyshev, 2016, у которого первый членик округло вздутый, с длинной щетинкой при основании. Типичные признаки нового рода: сильно уплощенные голени и лапки передних ног, не имеющие гребешка над вторым члеником; пальпы, имеющие форму единого крупного слегка изогнутого внутрь членика, сформированного двумя, а не тремя пальпомерами, а также очень специфическая узловатая форма базальных члеников усиков и срединных члеников средних и задних лапок, как бы вставленных друг в друга. Также характерным признаком, нетипичным для ранее известных родов трибы, следует отметить расширенные у вершин треугольно-пластинчатые коготки лапок.

Aliattalus intercalaris Tshernyshev, sp. nov.

Табл. X, фиг. 1–6

Название вида *intercalaris* *лат.* – вставочный; отражает отличие таксона от других представителей трибы *Palpattalini* на основании признаков самца – члеников лапок средних и задних ног и базальных члеников усиков, имеющих вид вставленных друг в друга.

Голотип – ИСЭЖ, No. sch_010, самец; балтийский янтарь (Калининградская обл., янтарные шахты пос. Янтарный); поздний эоцен. Прямоугольный кусок янтаря 15 мм × 8 мм × 3 мм с включением жука у верхней стороны чуть правее центра.

Описание (рис. 1, а–з). У жука хорошо виден верх, правая и левая стороны тела (табл. X, фиг. 1, 2). Верх буро-черный, низ тела черно-коричневый, верхняя губа и наличник, первый и второй членики пальп, основания первого и второго и полностью членики усиков с третьего по пятый желтые, середины бедер желто-коричневые, выпячивающиеся пузырьки бледно-бурые. Тело стройное, удлиненное, расширенное кзади и уплощенное дорсо-вентрально. Голова крупная, слегка трапезиевидная и вытянутая вперед, несколько загнута вентрально, в области глаз намного шире переднеспинки (рис. 1, в); глаза небольшие, овальные, сильно выступающие; лицевая часть широкая, выпуклая у лба и слегка вдавленная между глазами. Поверхность головы в редкой тонкой равномерной пунктировке, опушение не заметно. Усики нитевидные (рис. 1, з), тонкие и длинные, заходят за основание надкрылий, но не достигают их середины. Первый членик слегка булабовидный, увеличенный, но не массивный, в 1.5 раза длиннее второго членика, габитуально схожего с предыдущим, слегка чашевидного, как бы вставленного в первый; второй членик не самый короткий, равен по длине десятому и чуть короче остальных; первый и второй

членики усиков изогнуты так, что выглядят узловато вставленными друг в друга; с третьего по десятый членики узко треугольные, вытянутые, четвертый и пятый несколько шире остальных, апикальный узкий и длинный, почти равен общей длине девятого и десятого члеников, овальный, равномерно сужен и чуть заострен на вершине. Поверхность усиков в коротком опушении. Наличник и губа удлиненные, почти продольные, прямые, не вдавленные (табл. X, фиг. 4). Пальпы (рис. 1, д) крупные, заметные, вытянутые, апикальные членики слегка изогнуты внутрь в виде единой клешни, сформированной двумя плотно прилегающими друг к другу члениками: овальным увеличенным третьим члеником с заостренной и суженной верхушкой, плотно прилегающим к нему удлиненным вторым; первый членик небольшой, чашеобразный. Переднеспинка почти равнозакруженная, поперечная, широкая, равномерно закруглена в области углов, не сужена кзади, слегка вдавлена у основания с пластинчато приподнятыми вверх задним и передним краями, уплощена с боков у основания; окаймление тонкое, четко просматривается по всем сторонам, поверхность в равномерной тонкой точечности, опушение не видно. Щиток заметен, так как переднеспинка у жука подогнута, продольный, с прямоугольной слегка округленной вершиной, без заметной пунктировки и опушения. Надкрылья простые, без придатков и вдавлений, слегка округло расширены кзади (рис. 1, в). Плечи заметные, выступающие, с тонким продольным приподнятым ребрышком по внешнему краю; эпиплевры узкие, чуть расширены под плечами. Шов узкий, приподнятый и с хорошо заметным окаймлением в вершинной половине. Поверхность в тонкой, частой пунктировке без выраженной микроскульптуры, покрыта редкими тонкими торчащими длинными бурыми волосками. Ноги тонкие и длинные, средние и задние без искривлений и придатков, простые (табл. X, фиг. 3, 5). Бедра слегка расширены у основания и уплощены; голени средних и задних ног тонкие, ровные (рис. 1, ж, з), у передних ног сжатые с боков и уплощенные, с небольшой вырезкой и мелкозубчатым краем по внутренней стороне (рис. 1, е). Все лапки 5-члениковые, самый маленький членик – четвертый, он немногим короче предыдущего; коготковый членик крупный, по длине слегка длиннее первого, к вершине заметно расширен; первый членик несколько длиннее второго или третьего, вытянуто-треугольный; второй и третий членики на всех лапках равной длины. Лапки передних ног с простыми широковатыми члениками, второй членик без гребешка сверху, уплощены дорсо-вентрально. На средних и задних ногах членики лапок со второго по четвертый чуть сжаты с боков и характерной формы с вытянутой и заходящей под следующий членик апикальной стороной, выглядят узловатыми, вставленными друг в друга. Опуше-

ние незаметно, лапки выглядят голыми; коготки характерные, треугольно пластинчатые, уплощенные на вершине, выглядят широковатыми, при основании тонкие.

Крылья хорошо развиты. Низ тела блестящий, слабопунктированный, без опушения; заднегрудь вздутая, простая; пигидий удлинённый и куполообразный, загнут вентрально; апикальный стернит также удлинённый и изогнутый, отчетливо двулопастной или глубоко вырезан посередине (табл. X, фиг. 6).

Размеры в мм: длина 2.28, ширина (в области основания надкрылий) – 0.62.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кирейчук А.Г., Пономаренко А.Г. Систематический список ископаемых жуков подотряда Scarabaeina (3-я часть каталога) // 2018. <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/paleosy2.htm> (дата обращения 23.06.2020).
- Berendt G.C. Die organischen Bernstein-Einschlüsse im Allgemeinen // Der Bernstein und die in ihm befindlichen Pflanzenreste der Vorwelt. Bd 1 / Eds. Goepfert H.R., Berendt G.C. Berlin: Nicolai, 1845. S. 41–60.
- Kirejtshuk A.G., Nel A. New beetles of the suborder Polyphaga from the Lowermost Eocene French amber (Insecta: Coleoptera) // Ann. Soc. Entomol. Fr. 2008. V. 44. № 4. P. 419–442.
- Klebs R. Über Bernsteinschlüsse im allgemein und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung // Schr. Phys.-Ökon. Ges. Königsberg. 1910. Bd 51. № 3. P. 217–242.
- Kubisz D. Beetles in the collection of the Museum of Amber Inclusions, University of Gdansk, with description of *Colotes sambicus* sp. n. (Coleoptera: Melyridae) // Polsk. Pis. Entomol. 2001. V. 70. P. 259–265.
- Majer K. A review of the classification of the Melyridae and related families (Coleoptera, Cleroidea) // Entomol. Basil. 1994. V. 17. P. 319–390.
- Majer K. Rhadalinae from the Baltic Amber (Coleoptera, Dasytidae) // Mitt. Mus. Nat. Kd. Berl. Dtsch. Entomol. Z. 1998. V. 45. № 2. P. 255–264.
- Mayor A.J. Family Dasytidae Laporte, 1840 // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. V. 4. / Eds. Löbl I., Smetana A. Stenstrup: Apollo Books, 2007. P. 388–415.
- Mawdsley J.R. Review of the extant and fossil Dasytinae (Coleoptera: Melyridae) of Colorado, U.S.A. // Trans. Amer. Entomol. Soc. Philad. 1999. № 125. P. 251–267.
- Spahr U. Bibliographie der Bernstein- und Kopal-Käfer (Coleoptera) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B (Geol. und Paläontol.). 1981. Bd 72. S. 1–21.
- Tshernyshev S.E. Aploceble (Chalcoaploceble) viridiaeneus Tshernyshev — new subgenus and species of dasytid beetles (Coleoptera, Dasytidae) in Baltic Amber // Euroasian Entomol. J. 2012. V. 11. № 3. P. 212–218.
- Tshernyshev S.E. New taxa of soft-winged flower beetles (Coleoptera, Malachiidae) in Baltic and Rovno Amber // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 9. P. 953–962. <https://doi.org/10.1134/S0031030116090021>
- Tshernyshev S.E. New species of malachite beetles (Coleoptera, Dasytidae) in Baltic Amber // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 10. P. 1024–1035. <https://doi.org/10.1134/S0031030119100022>
- Tshernyshev S.E. New taxa of soft-winged flower beetles (Coleoptera, Malachiidae) in Baltic Amber // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 3. P. 67–75. <https://doi.org/10.1134/S0031030120030065>
- Wickham H.F. A report of some recent collections of fossil Coleoptera from the Miocene shales of Florissant // Bull. Lab. Natur. Hist., St. Univ. Iowa. 1912. V. 6. P. 1–38.
- Wickham H.F. New Miocene Coleoptera from Florissant // Bull. Mus. Comp. Zool. 1914. V. 58. № 11. P. 423–494.
- Wickham H.F. New species of fossil beetles from Florissant, Colorado // Proc. U.S. Nat. Mus. 1917. V. 52. P. 463–472.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1–6. *Aliattalus intercalaris* gen. et sp. nov., голотип ИСЭЖ, No. sch_010, самец: 1 – вид сбоку слева, 2 – вид сбоку справа, 3 – голова, ноги снизу, латерально, 4 – пальпы, наличник и лабрум, вид сбоку, 5 – лапки задних ног, 6 – абдомен, сублатерально. Длина масштабной линейки 0.5 мм.

A New Genus and Species of Soft-Winged Flower Beetles (Coleoptera, Malachiidae) in Baltic Amber

S. E. Tshernyshev

A new genus and species of soft-winged flower beetles (Coleoptera, Malachiidae), *Aliattalus intercalaris* gen. et sp. nov., are described from Baltic Late Eocene amber. The new genus belongs to the tribe Palpattalini due to male special structures, namely elongate curved ventrally cupola-shape pygidium with bilacinate narrow ultimate abdominal ventrite and enlarged palpaе with apical palpomeres bear against each other. The species in inclusion shares two character combinations with *Palpattalusinus* Tshernyshev, 2020, namely enlarged palpaе combined of two apical palpomeres and modified pygidium with stretched narrow and bilacinate ultimate abdominal ventrite, but apical palpomere curved inwards and rounded at the tip, not stretched in tube. Typical characters of the new genus are as follows: flattened tibiae and tarsi in anterior legs lacking tarsal comb, enlarged palpaе formed with two apical palpomeres alike a large palpomere curved inwards, specific intercalary-shape basal antennomeres and intermediate tarsomeres in intermediate and posterior legs, and typical triangular-shaped lamellate tarsal claws.

Keywords: Coleoptera, Malachiidae, Malachiinae, Palpattalini, *Aliattalus*, Eocene Baltic amber, new genus, new species

УДК 565.768.1

НОВЫЕ ЖУКИ-ДОЛГОНОСИКИ СЕМЕЙСТВА BRENTIDAE (COLEOPTERA) ИЗ БАЛТИЙСКОГО ЯНТАРЯ

© 2021 г. А. А. Легалов^{a, b, *}

^aИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия

^bАлтайский государственный университет, Барнаул, Россия

*e-mail: fossilweevils@gmail.com

Поступила в редакцию 04.03.2020 г.

После доработки 16.03.2020 г.

Принята к публикации 16.03.2020 г.

Из позднеэоценового балтийского янтаря описаны новый род *Zherikhiniellus* gen. nov. (типовой вид *Zh. rarus* sp. nov.) и два новых вида, *Toxorhynchus michalskii* sp. nov. (Apioninae, Apionini) и *Zherikhiniellus rarus* sp. nov. (Nanorphyinae, Nanorphyini). Это вторая находка подсемейства Nanorphyinae в балтийском янтаре и первая находка рода *Toxorhynchus* в эоцене Европы.

Ключевые слова: Coleoptera, Apioninae, Nanorphyinae, поздний эоцен, балтийский янтарь, новые таксоны

DOI: 10.31857/S0031031X21010074

Семейство жуков-долгоносиков Brentidae насчитывает около 4400 современных видов (Oberprieler, 2014). К семейству относится семь подсемейств (Legalov, 2018a). При изучении долгоноси-кообразных жуков балтийского янтаря были обнаружены неописанные представители двух подсемейств (Apioninae и Nanorphyinae) этого семейства. Самые ранние формы Apioninae известны из турона Кзыл-Джара, Казахстан (Legalov, 2014). Это подсемейство также известно из палеоцена Приморского края (Legalov, 2015), эоценового янтаря Уз и балтийского янтаря (Kirejtshuk et al., 2015; Legalov, 2015, 2018b, 2020; Legalov, Vukejs, 2015), среднего эоцена Грин-Ривер (Scudder, 1893; Легалов, 2018), терминального эоцена Флорисанта (Scudder, 1893; Legalov, 2013, 2015) и миоценового доминиканского янтаря (Poinar, Legalov, 2015). Самые ранние представители Nanorphyinae описаны из раннего–среднего эоцена Грин-Ривер (Легалов, 2015) и из позднеэоценового балтийского янтаря (Legalov, 2018b). Два вида подсемейства известны из эоцена Франции (Theobald, 1937) и олигоцена Германии (Heyden, Heyden, 1866). В представленной работе описываются новый род с новым видом трибы Nanorphyini и новый вид рода *Toxorhynchus* Scudder, 1893 трибы Apionini.

Типовой материал хранится в коллекции Ин-та систематики и экологии животных СО РАН (ИСЭЖ).

Автор выражает благодарность Б.А. Коротяеву (С.-Петербург) за предоставление сравнительно-

го материала из коллекций Зоологического ин-та РАН.

СЕМЕЙСТВО BRENTIDAE BILLBERG, 1820

Рассматриваемые экземпляры (ИСЭЖ ВА2019/18 и ВА2020/4) относятся к семейству Brentidae, поскольку характеризуются удлинеными и сросшимися 1-м и 2-м вентритами, а также короткими и свободными 3-м и 4-м вентритами, расположенными в другой плоскости по отношению к предыдущим вентритам.

ПОДСЕМЕЙСТВО APIONINAE SCHOENHERR, 1823

Триба Apionini Schoenherr, 1823

Род *Toxorhynchus* Scudder, 1893

Toxorhynchus michalskii Legalov, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Название вида в честь А. Михальского (Artur R. Michalski, Wrocław, Poland), организовавшего добычу балтийского янтаря в Польше.

Голотип – ИСЭЖ, ВА2019/18, самка; Польша, устье р. Вислы, окр. Гданьска; балтийский янтарь, поздний эоцен.

Описание. Тело темное, покрытое светлыми прилегающими волосками. Усики и ноги темно-коричневые. Головотрубка длинная, почти цилиндрическая, слабо изогнутая, мелко пунктированная. Длина головотрубки в 1.8 раз больше длины переднеспинки, в 5.8 раз больше ширины

на середине и основании. Усиковые бороздки явственные, глубокие, почти вентральные, направлены под глаза. Глаза округленные, явственно выступают из контура головы. Лоб довольно широкий, примерно равен ширине головотрубки у основания, уплощенный, мелко пунктированный. Длина висков составляет 0.7 длины глаза. Темя уплощенное, мелко пунктированное. Усики прикреплены в первой трети головотрубки. Стволик короткий. Жгутик 7-члениковый. Булава крупная, компактная с явственными швами между члениками. Переднеспинка колоколовидная, довольно густо и крупно пунктированная, с небольшой продольной срединной бороздкой перед щитком. Длина переднеспинки примерно в 1.2 раза больше ширины на вершине, равна ширине на середине и составляет 0.9 ширины на основании. Промежутки между точками мелко шагренированные, немного уже диаметра точек. Диск переднеспинки слабо уплощенный, с волосками, направленными косо к середине. Переднеспинка значительно уже надкрылий. Щиток явственный, почти прямоугольный, не выступает над надкрыльями. Длина щитка в 1.8 раза больше его ширины. Надкрылья явственно выпуклые, почти грушевидные. Плечи выпуклые. Длина надкрылий в три раза больше длины переднеспинки, примерно в 1.8 раза больше ширины на основании и в 1.4 раза больше ширины на середине. Бороздки надкрылий явственные, глубокие и широкие. 10-я бороздка отсутствует. Промежутки широкие, сильновыпуклые, с двумя-тремя рядами прилегающих волосков, нежно пунктированные. Ширина промежутков едва больше ширины бороздок. Переднегрудь без глазничных лопастей, пунктированная. Пре- и посткоксальные части переднегруды короткие. Тазиковые впадины переднегруды соединенные, расположены на середине переднегруды. Тазиковые впадины среднегруды разделенные. Заднегрудь уплощенная, пунктированная. Ее длина в 2.5 раза больше длины заднего тазика. Брюшко выпуклое, однородно пунктированное довольно крупными точками. 1-й и 2-й вентриты удлиненные и сросшиеся, примерно равной длины. Длина 1-го вентрита больше длины заднего тазика. 3-й и 4-й вентриты короткие и свободные. Длина 3-го вентрита составляет 0.5 длины 2-го вентрита. Длина 4-го вентрита равна длине 3-го вентрита. Длина 5-го вентрита в 2.7 раза больше длины 4-го вентрита. Ноги длинные. Передние тазики конические. Вертлуги крупные, удлиненные, отделяют бедра от тазиков. Бедра булавовидные, без зубцов. Голени узкие и длинные, без мукро.

Размеры в мм: длина тела без головотрубки — 2.4; длина головотрубки — 0.9.

С р а в н е н и е. Новый вид сходен с *T. convexoculus* Poinar and Legalov, 2015 из доминиканского янтаря широкими бороздками и сильно выпуклыми промежутками надкрылий, но отличается от него более крупными размерами тела, слабее выпуклыми глазами, удлиненным щитком и нежно пунктированными промежутками надкрылий.

З а м е ч а н и я. Новый вид принадлежит к подсемейству Arioninae, поскольку характеризуется соединенными переднетазиковыми выемками, удлиненными вертлугами, разделяющими бедро и тазик, не коленчатыми усиками, глубокими вентральными усиковыми бороздками и явственным щитком. Однородно пунктированные вентриты брюшка, явственные швы между члениками булавы, разделенные среднетазиковые выемки, волоски на переднеспинке, направленные косо к середине подтверждают принадлежность нового вида к трибе Arionini. Новый вид может быть размещен в роде *Toxoghynchus* на основании не ступающих на груди светлых волосков, отсутствия мукро на голених, грубой скульптуры переднеспинки, сильно выпуклых промежутков и широких бороздок надкрылий.

М а т е р и а л. Голотип.

ПОДСЕМЕЙСТВО NANOPHYINAE GISTEL, 1856

Т р и б а Nanophyini Gistel, 1856

Под Zherikhiniellus Legalov, gen. nov.

Н а з в а н и е рода в память палеоэнтомолога В.В. Жерихина, изучавшего подсемейство Nanophyinae; м.р.

Т и п о в о й вид — *Zh. rarus* sp. nov.

Д и а г н о з. Тело небольшое, светлое, довольно слабо склеротизовано, покрытое светлыми сверху прилегающими волосками. Головотрубка длинная, слабоизогнутая, длиннее переднеспинки. Усиковые бороздки довольно слабые. Лоб узкий. Усики прикреплены в вершинной четверти головотрубки. Стволик не достигает переднего края глаза. Жгутик 6-члениковый. Булава немного короче жгутика, с несросшимися члениками. Щиток отсутствует. Плечи сглаженные. Основание надкрылий с мелко гранулированным килем. 10-я бороздка частично укороченная на середине. 8-й промежуток надкрылий с рядом очень мелких зернышек в первой четверти. Тазиковые впадины переднегруды соединенные. 1-й и 2-й вентриты удлиненные и сросшиеся. 3-й и 4-й вентриты короткие и свободные. 5-й вентрит удлиненный, с густыми торчащими волосками. Передние тазики конические. Вертлуги крупные, удлиненные, отделяют бедра от тазиков. Бедра с одним крупным и двумя мелкими зубцами. Голени с мукро на вершине. 1-й членик удлиненно-трапециевидный.

2-й членик трапециевидный. Коготки сросшиеся на основании.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Наличие ряда очень мелких зернышек на 8-м промежутке надкрылий сближает новый род с родами *Pericartiellus* Alonso-Zarazaga, 1989, *Dieckmanniellus* Alonso-Zarazaga, 1989 и *Baltonanophyes* Legalov, 2018. Он легко отличается от *Pericartiellus* и *Dieckmanniellus* 6-члениковым жгутиком усиков и широким 2-м члеником лапок. Новый род отличается от *Baltonanophyes* также с 6-члениковым жгутиком усиков, описанного из балтийского янтаря, частично укороченной 10-й бороздкой надкрылий, стройной изогнутой головотрубкой и мелкими размерами тела.

З а м е ч а н и я. Новый род относится к подсемейству *Nanophyinae*, поскольку характеризуется коленчатыми усиками, слабыми усиковыми бороздками, отсутствием щитка, основанием надкрылий с мелко гранулированным килем, соединенными переднетазиковыми выемками и удлиненными вертлугами, разделяющими бедро и тазик. Сросшиеся на основании коготки пятого членика лапок, несросшиеся членики булавы усиков и вершины голеней с мукро указывают на принадлежность нового рода к трибе *Nanophyini*.

Zherikhiniellus rarus Legalov, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 3, 4

Название вида *rarus* *лат.* — редкий.

Голотип — ИСЭЖ, BA2020/4, самец; Россия, Калининградская обл., окр. пос. Янтарный; балтийский янтарь, поздний эоцен.

О п и с а н и е. Тело желто-коричневое, блестящее, покрытое редкими светлыми прилегающими волосками. Снизу волоски полуторчащие, сгущающиеся на 5-м вентрите. Головотрубка длинная, почти цилиндрическая, слабоизогнута. Длина головотрубки в 1.25 раза больше длины переднеспинки, в 5.1 раза больше ширины на середине. Усиковые бороздки довольно слабые, латеральные, направлены к глазу. Глаза округленные, практически не выступают из контура головы. Лоб узкий, значительно уже головотрубки у основания, мелко пунктированный. Длина висков составляет 0.3 длины глаза. Темя уплощенное, редко пунктированное. Усики прикреплены в вершинной четверти головотрубки. Стволик длинный, прямой, не достигает переднего края глаза. Длина стволика в 9.8 раза больше ширины на вершине. Жгутик 6-члениковый. 1-й и 2-й членики жгутика удлиненно-конические. Длина 1-го членика жгутика в 2.6 раза больше его ширины и составляет 0.3 длины стволика. Ширина 1-го членика жгутика равна ширине стволика на вершине. Длина 2-го членика жгутика в 2.2 раза больше его шири-

ны и составляет 0.6 длины 1-го членика. Ширина 2-го членика составляет 0.8 ширины 1-го членика. 3-й членик коротко-конический. Длина 3-го членика жгутика едва меньше его ширины и составляет 0.6 длины 2-го членика. Ширина 3-го членика жгутика в 1.5 раза больше ширины 2-го членика. 4–6-й членики поперечные. Длина 4-го членика жгутика составляет 0.7 его ширины и 0.9 длины 3-го членика. Ширина 4-го членика жгутика в 1.1 раза больше ширины 3-го членика. Длина 4–6-го члеников одинаковая. Длина 5-го членика жгутика составляет 0.7 его ширины. Ширина 5-го членика жгутика в 1.1 раза больше ширины 4-го членика. Длина 6-го членика жгутика составляет 0.7 его ширины. Ширина 6-го членика жгутика в 1.2 раза больше ширины 5-го членика. Длина булавы немного меньше длины жгутика. 1-й и 2-й членики булавы поперечные. Длина 1-го членика составляет 0.7 его ширины и в 1.9 раза больше длины 6-го членика жгутика. Ширина 1-го членика в 1.7 раза больше ширины 6-го членика жгутика. Длина 2-го членика составляет 0.7 его ширины и в 1.1 раза больше длины 1-го членика. Ширина 2-го членика немного больше ширины 1-го членика. 3-й членик булавы каплевидный. Длина 3-го членика в 1.5 раза больше его ширины и в два раза больше длины 2-го членика булавы. Переднеспинка колоколовидная, редко и мелко пунктированная. Длина переднеспинки примерно в 1.3 раза больше ширины на вершине и составляет 0.6 ширины на основании. Промежутки между точками в три-четыре раза больше диаметра точек. Диск переднеспинки слабо уплощенный. Переднеспинка немного уже надкрылий. Щиток отсутствует. Надкрылья слабовыпуклые, со сглаженными плечами. Основание надкрылий с мелко гранулированным килем. Длина надкрылий в 2.9 раза больше длины переднеспинки, примерно в 1.6 раза больше ширины на основании и в 1.1 раза больше ширины на середине. Бороздки надкрылий явственные, довольно глубокие. 10-я бороздка сливается с 9-й бороздкой на уровне задних тазиков и появляется вновь на уровне 2-го вентрита. Промежутки широкие, слабовыпуклые, с рядом мелких точек. Ширина промежутков в 1.5–2.0 раза ширине бороздок. 8-й промежуток надкрылий от основания до уровня задних тазиков с рядом очень мелких зернышек. Вершины надкрылий закруглены совместно. Переднегрудь без заглазничных лопастей, мелко пунктированная. Пре- и посткоксовые части переднегруды короткие. Тазиковые впадины переднегруды соединенные, расположены на середине переднегруды. Тазиковые впадины среднегруды округленные, разделенные. Заднегрудь уплощенная, пунктированная. Ее длина в 1.6 раза больше длины заднего тазика. Метэпистерн узкий, пунктированный. Его длина в 5.7 раза больше его ширины. Брюшко выпуклое, редко пунктированное.

1-й и 2-й вентриты удлинённые и сросшиеся. Длина 1-го вентрита равна длине заднего тазика. Длина 2-го вентрита в 1.2 раза больше длины 1-го вентрита. 3-й и 4-й вентриты короткие и свободные. Длина 3-го вентрита составляет 0.4 длины 2-го вентрита. Длина 4-го вентрита равна длине 3-го вентрита. Длина 5-го вентрита в 2.9 раза больше длины 4-го вентрита. Ноги длинные. Передние тазики конические. Вертлуги крупные, удлинённые, отделяют бедра от тазиков. Бедра булавовидные, с одним крупным и двумя мелкими зубцами. Длина передних бедер в 3.7 раз больше ширины на середине. Длина задних бедер в 4.5 раза больше их ширины на середине. Голени узкие и длинные, расширенные на вершине, с небольшим мукро. Длина передних голени в 9.0 раз больше их ширины на середине. Длина задних голени в 7.7 раза больше их ширины на середине. Лапки длинные. 1-й членик удлинённо-трапециевидный. 2-й членик трапециевидный. 3-й членик двухлопастный, со щеточными подушечками. 5-й членик удлинённый. Коготки сросшиеся на основании. Длина 1-го членика передних лапок в 1.5 раза больше ширины на вершине. Длина 2-го членика передних лапок составляет 0.8 его ширины на вершине и 0.6 длины 1-го членика. Ширина 2-го членика передних лапок в 1.1 раза больше ширины 1-го членика. Длина 3-го членика передних лапок составляет 0.7 его ширины на вершине и в 1.2 раза больше длины 2-го членика. Ширина 3-го членика передних лапок в 1.4 раза больше ширины 2-го членика. Длина 5-го членика передних лапок в 5.0 раз больше его ширины на вершине и в 1.7 раза больше длины 3-го членика. Ширина 5-го членика передних лапок составляет 0.2 ширины 3-го членика. Длина 1-го членика задних лапок в 1.5 раза больше его ширины на вершине. Длина 2-го членика составляет 0.6 его ширины на вершине и 0.5 длины 1-го членика. Ширина 2-го членика задних лапок в 1.2 раза больше ширины 1-го членика. Длина 3-го членика задних лапок составляет 0.5 ширины на вершине и почти равна длине 2-го членика. Ширина 3-го членика задних лапок в 1.2 раза больше ширины 2-го членика. Длина 5-го членика задних лапок в 5.0 раз больше его ширины на вершине и в 1.5 раза больше длины 3-го членика. Ширина 5-го членика задних лапок составляет 0.2 ширины 3-го членика.

Размеры в мм: длина тела без головок — 1.7; длина головок — 0.7.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Легалов А.А. Первая находка долгоносика подсемейства Nanophyinae (Coleoptera, Brentidae) в эоцене Грин Ривер, США // Палеонтол. журн. 2015. № 4. С. 64–67.
- Легалов А.А. Новые виды долгоносикообразных жуков (Coleoptera: Curculionoidea) из эоцена Грин Ривер. Сообщение 1 // Палеонтол. журн. 2018. № 3. С. 69–77.
- Heyden C., Heyden L. Käfer und Polypen aus der Braunkohle des Siebengebirges // Palaeontogr. 1866. Bd 15. S. 131–156.
- Kirejtshuk A.G., Legalov A.A., Nel A. A new genus of the subfamily Apioninae (Coleoptera: Brentidae) from the Lower Eocene Oise amber // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 13. P. 1436–1441.
- Legalov A.A. New and little known weevils (Coleoptera: Curculionoidea) from the Paleogene and Neogene // Hist. Biol. 2013. V. 25. № 1. P. 59–80.
- Legalov A.A. New Nemonychidae, Brentidae and Curculionidae (Coleoptera: Curculionoidea) from the Turonian of Kzyl-Dzhar (Kazakhstan) // Hist. Biol. 2014. V. 26. № 5. P. 675–689.
- Legalov A.A. Fossil Mesozoic and Cenozoic weevils (Coleoptera, Obrienioidea, Curculionoidea) // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 13. P. 1442–1513.
- Legalov A.A. Annotated key to weevils of the world. Part 1. Families Nemonychidae, Anthribidae, Belidae, Ithyceridae, Rhynchitidae, Brachyceridae and Brentidae // Ukr. J. Ecol. 2018a. V. 8. № 1. P. 780–831.
- Legalov A.A. Two new weevil genera of the family Brentidae (Coleoptera) in Baltic amber // Entomol. Fennica. 2018b. V. 29. № 4. P. 161–168.
- Legalov A.A. A review of the Curculionoidea (Coleoptera) from European Eocene ambers // Geosciences. 2020. V. 10. № 1(16). P. 1–74.
- Legalov A.A., Bukejs A. Succinapion telnovi n. gen. et n. sp. of the tribe Kalcapiini (Coleoptera: Brentidae: Apioninae) in Baltic amber // Hist. Biol. 2015. V. 26. № 5. P. 603–607.
- Oberprieler R.G. 3.6. Brentidae Billberg, 1820 // Handbook of Zoology. Arthropoda: Insecta. Tb. 40: Coleoptera (Beetles). Vol. 3: Morphology and Systematics (Phytophaga). Göttingen, 2014. P. 363.
- Poinar G.Jr., Legalov A.A. New Apioninae (Coleoptera: Brentidae) in Dominican amber // Hist. Biol. 2015. V. 27. № 2. P. 134–157.
- Scudder S.H. Tertiary Rhynchophorus Coleoptera of the United States // Monogr. US Geol. Surv. 1893. № 21. P. 1–206.
- Théobald N. Les insectes fossiles des terrains oligocènes de France // Bull. mens. Soc. sci. Nancy. 1937. V. 1. P. 1–473.

Объяснение к таблице XI

Представители семейства Brentidae из балтийского янтаря:

Фиг. 1, 2. *Toxorhynchus michalskii* sp. nov., голотип ИСЭЖ, ВА2019/18, общий вид: 1 — дорсолатерально, 2 — вентрально. Фиг. 3, 4. *Zherikhiniellus rarus* gen. et sp. nov., голотип ИСЭЖ, ВА2020/4, общий вид: 3 — латерально, слева; 4 — латерально, справа.

Длина масштабного отрезка на всех фигурах соответствует 1 мм.

New Weevils of the Family Brentidae (Coleoptera) in Baltic Amber**A. A. Legalov**

A new genus, *Zherikhiniellus* gen. nov. (type species *Zh. rarus* sp. nov.) and two new species, *Toxorhynchus michalskii* sp. nov. (Apioninae, Apionini) and *Zherikhiniellus rarus* sp. nov. (Nanophyinae, Nanophyini) are described from Eocene Baltic amber. There are the first record of the subfamily Nanophyinae in Baltic amber and the genus *Toxorhynchus* in the Eocene of Europe.

Keywords: Coleoptera, Apioninae, Nanophyinae, Late Eocene, Baltic amber, new taxa

УДК 568.18:571.763.333(471.45)

ПЕРВАЯ НАХОДКА ПТЕРАНОДОНТИДА (PTEROSAURIA, PTERANODONTIDAE) В ПОЗДНЕМ МЕЛУ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

© 2021 г. А. О. Аверьянов^а, *, А. А. Ярков^б, **

^аЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

^бВолжский гуманитарный институт, Волжск, Россия

*e-mail: dzharakuduk@mail.ru

**e-mail: mozazaur@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.02.2020 г.

После доработки 21.03.2020 г.

Принята к публикации 01.04.2020 г.

Описан фрагмент локтевой кости птерозавра Pteranodontidae indet. из местонахождения Полунино 2 в Волгоградской области (поздний мел, кампан). Это первая находка птеранодонтид в Нижнем Поволжье, подтверждающая широкое распространение группы в позднем мелу Евразии.

Ключевые слова: Pterosauria, Pteranodontidae, поздний мел, Поволжье, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X21010037

В Среднем Поволжье остатки птерозавров известны из кампана Пензенской области (Боголюбов, 1914; Аверьянов, 2007а) и сеномана и кампана Саратовской области (Гликман, 1953; Хозацкий, 1995; Bakhurina, Unwin, 1995; Unwin, Bakhurina, 2000; Аверьянов, 2004, 2007а, б, 2008; Аверьянов и др., 2005, 2008, 2016; Аверьянов, Пантелеев, 2009; Аверьянов, Попов, 2014; Averianov, 2014). В Нижнем Поволжье остатки птерозавров более редки и происходят из трех местонахождений в Волгоградской области. Сеноманские птерозавры (семейства Ornithocheiridae и Lonchodectidae) известны из местонахождения Меловатка 3 на р. Медведице в Жирновском р-не (Averianov et al., 2005; Аверьянов, Курочкин, 2010). Два других, более поздних местонахождения обнаружены в районе хут. Полунино (Дубовский р-н, правый берег р. Волги). В местонахождении Полунино 1 (7 км к юго-западу от хут. Полунино) в палеоценовых отложениях встречаются переотложенные кости маастрихтских позвоночных. Для этого местонахождения указаны фрагменты плечевой кости птерозавра с чертами сходства с Azhdarchidae (Несов, Ярков, 1989; Несов, 1990). Эти материалы не были изучены и опубликованы и место их хранения в настоящее время неизвестно. Для местонахождения Полунино 2 (3 км к северо-западу от хут. Полунино) указывались обломки трубчатых костей птерозавров (Несов, 1990) и был описан фрагмент проксимального эпифиза плечевой кости (Аверьянов, Ярков,

2004). Последний экземпляр характеризуется выпуклой поверхностью проксимального эпифиза, тогда как у аждархид эта поверхность седловидная, выпуклая спереди назад и вогнутая в дорсо-вентральной плоскости (Averianov, 2010). На этом основании плечевая кость из Полунино 2 была определена изначально как Ornithocheiridae indet. (Аверьянов, Ярков, 2004). Данное определение сомнительно, поскольку орнитохейриды, по-видимому, не пережили кризиса биоты на границе сеномана и турона (Averianov, 2014). Позднее плечевые кости птеродактилоидов с выпуклым проксимальным суставом были обнаружены в санто-не–кампане Западного Казахстана и кампане Саратовской обл. (Averianov et al., 2015; Аверьянов и др., 2016). Эти находки были отнесены к Azhdarchidae. Недавно первым автором в кампанском местонахождении Белое Озеро в Саратовской обл. определены остатки птеранодонтид, которые сосуществовали вместе с аждархидами. Плечевые кости с выпуклым проксимальным суставом из Белого Озера и Полунино 2 пока не удается отнести ни к одному из этих семейств, поскольку как для птеранодонтид, так и для аждархид был характерен седловидный проксимальный сустав плечевой кости (Bennett, 2001). В материале из Полунино 2 имеется фрагмент кости птерозавра, найденный вторым автором в 1992 г., определение которого долгое время вызывало затруднение. Обнаружение птеранодонтид в кампане Саратовской обл. позволило по-новому взглянуть

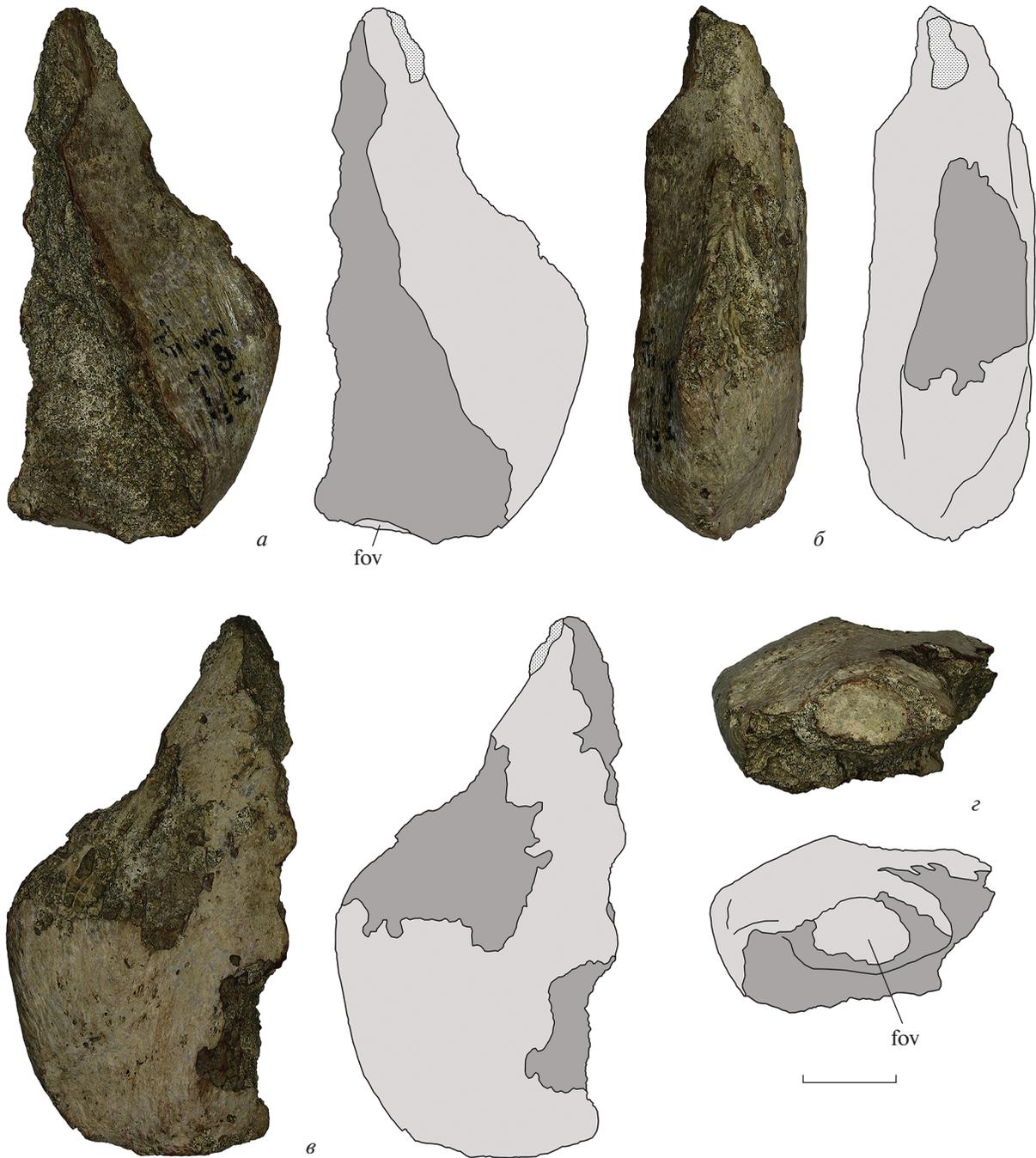


Рис. 1. Pteranodontidae indet., экз. ZIN PH 58/43, дистальный конец правой локтевой кости (фотографии и пояснительные рисунки): вид спереди (*a*), с вентральной стороны (*b*), сзади (*c*) и с дистального конца (*d*); Волгоградская обл., Полунино 2; поздний мел, кампан. Обозначение: fov – ямка для бугорка на проксимальной синкарпальной кости. Масштаб – 1 см.

на данный экземпляр и определить его как дистальный фрагмент локтевой кости птеранодонтида. Описанный в статье экземпляр хранится в палеогерпетологической коллекции Зоологического ин-та РАН в С.-Петербурге, Россия (ZIN PH). Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (проект 19-14-00020) и Зоо-

логического ин-та РАН (госзадание тема АААА-А19-119032590102-7).

Остатки позвоночных в Полунино 2 приурочены к насыщенным желваковыми фосфоритами кварц-глауконитовым пескам кампана (Первушов и др., 1999). Среди остатков позвоночных определены многочисленные хрящевые рыбы

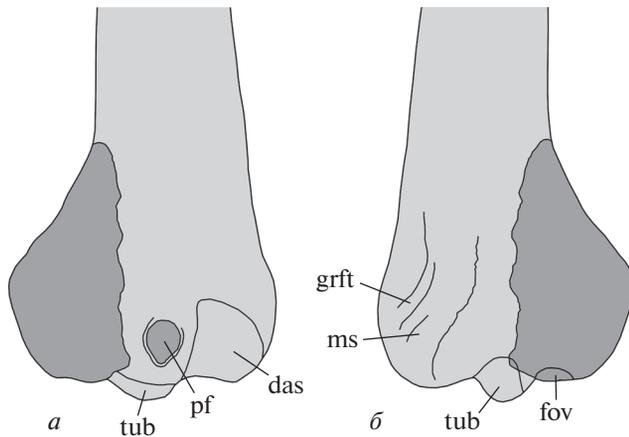


Рис. 2. Реконструкция положения фрагмента экз. ZIN PH 58/43 на правой локтевой кости *Pteranodon* sp. (по: Bennett, 2001, рис. 76; изображение реверсировано): *a* – вид сзади; *б* – вид спереди. Обозначения: *das* – дорсальная сочленовная поверхность дистального эпифиза локтевой кости; *fov* – ямка для бугорка на проксимальной синкарпальной кости; *grft* – бороздка для сухожилия сгибателя пальцев кисти; *ms* – следы крепления мышц; *pf* – отверстие пневматизации; *tub* – бугорок для ямки на проксимальной синкарпальной кости.

(акулы и химеры), осетровые и костистые рыбы, птерозавры, плезиозавры, мозазавриды и морские черепахи (Ярков, 1989, 1991, 1993). Пока описаны только остатки птерозавров и морских черепах, близких к роду *Allopleuron* (Averianov, Yarkov, 2000; Аверьянов, Ярков, 2004).

Экземпляр ZIN PH 58/43 представляет собой фрагмент вентральной части дистального конца правой локтевой кости (рис. 1). Фрагмент заполнен трабекулярной костной тканью. Для кости характерен сильно выступающий вентральный фланг близ дистального конца. Фланг почти треугольной формы, с наиболее выступающей частью посередине. Задняя поверхность фланга выпуклая, а передняя – вогнутая в дорсовентральной плоскости. Задняя поверхность вентрального фланга морщинистая, при жизни была покрыта связкой, соединяющей локтевую и лучевую кости. На задней поверхности кости дорсальнее вентрального фланга имеется продольная неглубокая бороздка, которая занимает всю длину сохранившегося фрагмента. Поверхность кости здесь гладкая. На дистальном конце сохранилась фовеа – ямка, соответствующая бугорку на проксимальной синкарпальной кости. Фовеа овальной формы, вытянута в дорсо-вентральном направлении. Ее вогнутая поверхность ориентирована дистально и вперед.

Морфология костей птеродактилоидов достаточно консервативна. Это в наибольшей степени касается костей крыла, поскольку любые морфологические изменения здесь ограничены кон-

структивными особенностями, влияющими на эффективность полета. Дистальный конец локтевой кости – один из наиболее консервативных элементов крыла. Обзор строения дистального эпифиза локтевой кости у разных птеродактилоидов приведен в работе Дж. Виффин и Р. Молнара (Wiffen, Molnar, 1988, рис. 2). Для *Ornithocheiridae*, *Dsungaripteridae* и *Azhdarchidae* характерен сравнительно небольшой вентральный фланг локтевой кости, слабо выступающий вентрально (Wiffen, Molnar, 1988; Averianov, 2010). Среди птеродактилоидов сильно развитый вентральный фланг локтевой кости известен только для североамериканских птеранодонтид рода *Pteranodon* (Bennett, 2001, рис. 75A, 76). Экз. ZIN PH 58/43 по степени развития вентрального фланга почти идентичен птеранодону (рис. 2). Это позволяет достаточно надежно отнести данный экземпляр к семейству *Pteranodontidae*, несмотря на его фрагментарность.

Обнаружение североамериканских птеранодонтид в позднем мелу Поволжья может показаться удивительным, однако это открытие согласуется с другими находками представителей североамериканской фауны позвоночных в кампане Поволжья. К таким находкам относятся морские черепахи *Protostegidae* близкие к *Protostega gigas* (Danilov et al., 2018), мозазавриды *Clidastes propython* (Григорьев и др., 2015), зубастые птицы *Hesperornis* (Зеленков и др., 2017). Отмеченные таксоны характерны для верхнемеловой формации Ниобрара в Канзасе (США) для интервала коньяк–нижний кампан. В Поволжье остатки наземных позвоночных практически неизвестны в интервале между сеноманом и кампаном, и данный комплекс североамериканских позвоночных приурочен к нижнему кампану. Когда-то птеранодонтиды считались эндемиками Северной Америки. Недавние находки птеранодонтид в кампане Японии и маастрихте Марокко (Kellner et al., 2016; Longrich et al., 2018) свидетельствуют о необычайно широком распространении этих птерозавров на северных континентах. Находки птеранодонтид в кампане Поволжья подтверждают это наблюдение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А.О. Новые данные о меловых летающих ящерах (Pterosauria) России, Казахстана и Киргизии // Палеонтол. журн. 2004. № 4. С. 73–83.
- Аверьянов А.О. Новые находки аждархид (Pterosauria, Azhdarchidae) в позднем мелу России, Казахстана и Средней Азии // Палеонтол. журн. 2007а. № 2. С. 73–79.
- Аверьянов А.О. Орнитохейриды (Pterosauria, Ornithocheiridae) середины мела России и Узбекистана // Палеонтол. журн. 2007б. № 1. С. 75–82.
- Аверьянов А.О. Надотряд Pterosauria // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые

- рептилии и птицы. Часть 1 / Ред. Ивахненко М.Ф., Курочкин Е.Н. М.: ГЕОС, 2008. С. 319–342.
- Аверьянов А.О., Архангельский М.С., Иванов А.В., Первушов Е.М.* Новая находка аждархида (Pterosauria: Azhdarchidae) в позднем мелу Поволжья // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 91–97.
- Аверьянов А.О., Архангельский М.С., Меркулов С.М.* Плечевая кость аждархида (Pterosauria, Azhdarchidae) из верхнего мела Саратовской области // Палеонтол. журн. 2016. № 4. С. 93–97.
- Аверьянов А.О., Архангельский М.С., Первушов Е.М.* Новый аждархид (Pterosauria, Azhdarchidae) из позднего мела Поволжья // Палеонтол. журн. 2008. № 6. С. 61–68.
- Аверьянов А.О., Курочкин Е.Н.* Новая находка птерозавра в сеномане Поволжья // Палеонтол. журн. 2010. № 6. С. 94–96.
- Аверьянов А.О., Пантелеев А.В.* Фрагменты коракоида крупного аждархида (Pterosauria, Azhdarchidae) из кампана Саратовской области // Исследования по палеонтологии и биостратиграфии древних континентальных отложений (памяти профессора В.Г. Очева): Сб. научн. статей / Ред. Шишкин М.А., Твердохлебов В.П. Саратов: Научн. книга, 2009. С. 74–77.
- Аверьянов А.О., Попов Е.В.* Позвонок птерозавра из верхнего мела Саратовской области // Палеонтол. журн. 2014. № 3. С. 101–104.
- Аверьянов А.О., Ярков А.А.* О существовании гигантского летающего ящера (Pterosauria) в конце позднего мела в нижнем Поволжье // Палеонтол. журн. 2004. № 6. С. 78–80.
- Боголюбов Н.Н.* О позвонке птеродактиля из верхнемеловых отложений Саратовской губернии // Ежегодн. по геол. и минерал. России. 1914. Т. 16. № 1. С. 1–7.
- Гликман Л.С.* Верхнемеловые позвоночные окрестностей Саратова. Предварительные данные // Уч. зап. Саратовск. гос. ун-та. 1953. Т. 38. С. 51–54.
- Григорьев Д.В., Архангельский М.С., Меркулов С.М.* О находке Clidastes propython Cope (Squamata, Mosasauridae) в верхнем мелу Саратовской области // Палеонтол. журн. 2015. № 5. С. 60–68.
- Зеленков Н.В., Пантелеев А.В., Ярков А.А.* Новые находки гесперорнисов в Европейской России, с замечаниями по систематике евразийских Hesperornithidae // Палеонтол. журн. 2017. № 5. С. 89–97.
- Несов Л.А.* Летающие ящеры юры и мела СССР и значение их остатков для реконструкции палеогеографической обстановки // Вестн. Ленинградского ун-та. Сер. 7. 1990. № 4. С. 3–10.
- Несов Л.А., Ярков А.А.* Новые птицы мела-палеогена СССР и некоторые замечания по истории возникновения и эволюции класса // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 197. С. 78–97.
- Первушов Е.М., Архангельский М.С., Иванов А.В.* Каталог местонахождений остатков морских рептилий в юрских и меловых отложениях Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во ГосУНЦ Колледж, 1999. 230 с.
- Хозацкий Л.И.* Птерозавр сеномана (поздний мел) Саратова // Вестн. С.-Петербургского ун-та. Сер. 3. 1995. Вып. 2. № 10. С. 115–117.
- Ярков А.А.* Полуниинские находки морских ящеров // Историко-краеведческие записки. Вып. VI. Волгоград: Нижне-Волжское книжн. изд-во, 1989. С. 207–217.
- Ярков А.А.* Из истории изучения мозазавров // Вопросы краеведения: материалы краеведческих чтений. Вып. 1. Волгоград, 1991. С. 255–259.
- Ярков А.А.* История изучения мозазавров в России и некоторые замечания по их систематике // Вопросы стратиграфии палеозоя, мезозоя и кайнозоя. Межвузовский научн. сборник. Вып. 7. Саратов: СГУ, 1993. С. 26–40.
- Averianov A.O.* The osteology of Azhdarcho lancicollis Nessov, 1984 (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous of Uzbekistan // Proc. Zool. Inst. RAS. 2010. V. 314. № 3. P. 264–317.
- Averianov A.O.* Review of taxonomy, geographic distribution, and paleoenvironments of Azhdarchidae (Pterosauria) // ZooKeys. 2014. V. 432. P. 1–107.
- Averianov A.O., Dyke G.J., Danilov I.G., Skutschas P.P.* The paleoenvironments of azhdarchid pterosaurs localities in the Late Cretaceous of Kazakhstan // ZooKeys. 2015. V. 483. P. 59–80.
- Averianov A.O., Kurochkin E.N., Pervushov E.M., Ivanov A.V.* Two bone fragments of ornithocheiroid pterosaurs from the Cenomanian of Volgograd Region, southern Russia // Acta Palaeontol. Pol. 2005. V. 50. № 2. P. 289–294.
- Averianov A.O., Yarkov A.A.* Some turtle remains from the Cretaceous and Paleogene of Volgograd Region, Russia // Russ. J. Herpetol. 2000. V. 7. № 2. P. 161–166.
- Bakhurina N.N., Unwin D.M.* A survey of pterosaurs from the Jurassic and Cretaceous of the former Soviet Union and Mongolia // Hist. Biol. 1995. V. 10. № 1. P. 197–245.
- Bennett S.C.* The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur Pteranodon. Pt I. General description and osteology // Palaeontogr. Abt. A. 2001. V. 260. № 1–6. P. 1–112.
- Danilov I.G., Obraztsova E.M., Arkhangel'sky M.S. et al.* Cretaceous chelonoid turtles of Northern Eurasia: previous records and new findings // Turtle Evolution Symposium. Japan 2018. Program and Abstracts / Ed. Hirayama R. Tubingen: Scidinge Hall Verl., 2018. P. 30–33.
- Kellner A.W.A., Costa F.R., Wang X., Cheng X.* Redescription of the first pterosaur remains from Japan: the largest flying reptile from Asia // Hist. Biol. 2016. V. 28. № 1–2. P. 304–309.
- Longrich N.R., Martill D.M., Andres B.* Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary // PLoS Biol. 2018. V. 16. № 3. P. e2001663.
- Unwin D.M., Bakhurina N.N.* Pterosaurs from Russia, Middle Asia and Mongolia // 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. 420–433.
- Wiffen J., Molnar R.E.* First pterosaur from New Zealand // Alcheringa. 1988. V. 12. № 1. P. 53–59.

**First Record of a Pteranodontid (Pterosauria, Pteranodontidae)
in the Late Cretaceous of Lower Volga Region**

A. O. Averianov, A. A. Yarkov

An ulna fragment of a pterosaur Pteranodontidae indet. is described from the locality Polunino 2 in Volgograd Region (Late Cretaceous, Campanian). This is the first record of Pteranodontidae in Lower Volga Region which supports a wide distribution of this group in the Late Cretaceous of Eurasia.

Keywords: Pterosauria, Pteranodontidae, Late Cretaceous, Volga Region, Russia

УДК 565.796:551.781.4

ПЕРВАЯ НАХОДКА СПОР РЖАВЧИННОГО ГРИБА (PUCCINIALES) ИЗ СРЕДНЕЭОЦЕНОВОГО САХАЛИНСКОГО ЯНТАРЯ

© 2021 г. Ю. Я. Тихоненко^{a, *}, В. П. Гаевая^a, М. Н. Сухомлин^b, М. С. Игнатов^{c, d},
Д. В. Василенко^{e, f}, Е. Э. Перковский^g

^aИнститут ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев, Украина

^bУчебно-научный центр “Институт биологии и медицины” Киевского национального университета им. Т. Шевченко,
Киев, Украина

^cГлавный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, Россия

^dМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

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

^fЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

^gИнститут зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, Украина

*e-mail: yu.ya.tykhonenko@gmail.com

Поступила в редакцию 29.12.2019 г.

После доработки 19.02.2020 г.

Принята к публикации 21.03.2020 г.

В образце среднеэоценового сахалинского янтаря обнаружены споры гриба, весьма схожие с телиоспорами представителей рода *Nyssopsora* Arthur (порядок Pucciniales). Морфологические признаки спор в исследованном образце янтаря в целом отвечают таковым в описании телиоспор современного вида *Nyssopsora trevesiae* (Gäum.) Tranzschel, паразитирующего на растениях семейства Araliaceae: на *Trevesia sunaica* Miq., о-ва Ява и Суматра, и на *Brassaiopsis ciliata* Dunn в Южном Китае. Можно предположить, что растение, на котором образовались телиоспоры из исследованного образца янтаря, скорее всего, принадлежит к группе родов *Trevesia* – *Brassaiopsis*. Современные виды этих родов характерны для подлеска влажных лесов от Гималаев до Индонезии, что подкрепляет палеофаунистические данные о достаточно теплом и влажном климате сахалинского янтарного леса.

Ключевые слова: *Nyssopsora trevesiae*, телиоспоры, Araliaceae, найбутинская свита, сахалинский янтарь

DOI: 10.31857/S0031031X2101013X

ВВЕДЕНИЕ

В 1972 г. сотрудниками Палеонтологического ин-та АН СССР (ПИН) в окрестностях пос. Стародубское на восточном побережье Южного Сахалина была собрана большая коллекция янтаря, в которой было найдено 838 экз. насекомых (Жерихин, 1978). Вопрос о возрасте сахалинского янтаря долгое время оставался спорным. В.В. Жерихин (1978) на основании косвенных данных определял его в широких пределах – от палеоцена (даний, 62–65.5 млн лет) до среднего эоцена (42–47 млн лет). Т.М. Кодрул (1999), основываясь на геологических и палеоботанических данных, убедительно обосновала среднеэоценовый возраст найбутинской свиты, в которой сахалинский янтарь найден *in situ*.

В течение долгого времени сахалинский янтарь специально не изучался; достаточно сказать, что первые паук, жук и ихневмоноид из сахалинского янтаря были описаны лишь недавно

(Marusik et al., 2018; Казанцев, Перковский, 2019; Davidian et al., 2021). Повторный просмотр сахалинского янтаря из коллекций ПИН РАН, начатый Е.Э. Перковским и продолженный В.В. Мартыновым (Славянск, Украина), почти удвоил число известных инклюзов. К наиболее интересным находкам, помимо упомянутых выше, принадлежат самые древние энциртиды (Симутник, 2014, 2015), первая мирмицина из современного рода (Radchenko, Perkovsky, 2016), древнейшая азиатская педогенетическая галлица (Fedotova, Perkovsky, 2016), первая цикаделлида из азиатских кайнозойских янтарей (Dietrich, Perkovsky, 2019). Впервые были описаны и растительные остатки из сахалинского янтаря, а именно, мхи (Ignatov, Perkovsky, 2013); в настоящей статье описываются ржавчинные грибы из этой биоты.

Мы считаем своим приятным долгом выразить благодарность А.П. Расницыну и И.Д. Сукачевой (ПИН) за возможность обработки сахалинского материала, В.В. Мартынову (Славянск) за обна-

ружение данного включения при разборке янтаря, А.П. Власкину (Ин-т зоологии НАНУ, Киев) за шлифовку образца, А.А. Оскольскому (Ботанический музей, Ботанический ин-т им. В.Л. Комарова РАН, С.-Петербург) за ценные замечания и комментарии о возрасте аралиевых, а также Н.П. Масловой (ПИН) за конструктивные замечания и предложения. Исследование поддержано грантом РФФИ № 19-04-00046 (ДВ).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Описанные в статье споры происходят из образца ПИН, № 3387/973 (сининклюд – самка *Chitonomidae*), собранного в пос. Стародубское в 1972 г. и хранящегося в коллекции Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН, колл. № 3387. Фотографии сделаны на световом микроскопе проходящего света Olympus C41 (объективы 10× и 20×), с дополнительной подсветкой сверху оптоволоконным осветителем Motic, с цифровой камерой Infinity 2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В образце обнаружены споры гриба, весьма схожие с телиоспорами представителей рода *Nyssopsora* Arthur (порядок Pucciniales). Они лежат в толще янтаря довольно тесной группой из семи спор вне связи с субстратом, на котором они образовались. Каждая состоит из трех клеток, одна из которых, базальная, несколько превышает по размерам апикальные. Очертаниями споры напоминают почти равнобедренные треугольники с закругленными углами, слегка перетянутые у клеточных перегородок (табл. XII, фиг. 1–3; см. вклейку). Споры окрашенные, но полупрозрачные, так что клеточные перегородки хорошо видны. Размеры спор составляют 33–38 × 34–37 мкм. Ножек телиоспор не наблюдается. Внешние оболочки всех клеток покрыты многочисленными простыми придатками, длиной до 6–7 мкм, некоторые из них у верхушки крючковато изогнуты (табл. XII, фиг. 2, 3). Часть придатков, очевидно, была оторвана течением смолы, и споры окружены ореолом из их обломков.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ржавчинные грибы (порядок Pucciniales) – группа облигатных паразитов сосудистых растений, насчитывающая около 7800 современных видов (Kirk et al., 2008) и характеризующаяся сложной морфологией и онтогенезом: в строгой последовательности сменяют друг друга пять типов спороношения, причем у многих видов жизненный цикл происходит со сменой питающего растения. Ряд ржавчинников являются возбудителями опасных болезней культурных растений.

Такие особенности этой группы организмов поддерживают значительный интерес микологов к ее исследованию. На сегодня накоплен огромный фактический материал об их видовом составе и распространении. В то же время, данные об их ископаемых остатках очень немногочисленны и разрозненны (Debey, Ettingshausen, 1857; Dilcher, 1965; Wolf, 1969; Tiffney, Barghoorn, 1974; Ramanujam, Ramachar, 1980). Вследствие этого в современных работах (McTaggart et al., 2016; Aime et al., 2018) время возникновения порядка Pucciniales и дивергенции его основных клад калибруется, главным образом, на основе возраста питающих растений и ископаемых остатков грибов других групп. По последним данным, ржавчинные грибы отделились от их ближайших родственников около 215–230 млн лет назад, т.е., значительно позже момента возникновения семенных растений, но до появления ранних Pinaceae (Aime et al., 2018).

Споры из исследованного образца янтаря, несомненно, принадлежат одному из представителей рода *Nyssopsora*. Телиоспоры ржавчинников из родов *Triphragmium* Link и *Triphragmiopsis* Naumov также состоят из трех клеток, но их оболочка бородавчатая, а не покрыта придатками.

Род *Nyssopsora* был выделен в 1906 г. Д. Артюром (Arthur, 1906). В течение XX в. появилось несколько монографических обработок этого таксона (Lütjeharms, 1937; Monoson, 1974; Lohsomboon et al., 1990). В последней работе для рода приведено девять видов; в диагнозе телиоспоры описываются как “borne singly on pedicels, composed of 3 cells, arranged as one basal cell attached with pedicels and two cells above, walls pigmented, bearing conspicuous projections, entire or branched at the tips” (Lohsomboon et al., 1990, с. 909). Еще один вид этого рода был описан позже из Панамы (Carvalho Junior et al., 2014).

Описанные нами споры напоминают телиоспоры современного вида *Nyssopsora trevesiae* (Gäum.) Tranzschel. Из всех известных на сегодня видов *Nyssopsora* только у *N. trevesiae* и *N. echinata* (Lév.) Arthur придатки телиоспор, как правило, не имеют разветвлений на верхушке, но у *N. echinata* они значительно длиннее (до 18 мкм), а сами телиоспоры намного темнее, чем у *N. trevesiae*. Морфологические признаки телиоспор в исследованном образце янтаря в целом отвечают таковым в описании *N. trevesiae*: “teliospores 3-celled, trigonal-subglobose or pyriform, not at all or slightly constricted at the septa, 24–37 × 25–36 μm (av. 31 × 29 μm); walls uniformly 0.5–2.5 μm (av. 1 μm), golden-brown to cinnamon-brown, with 10–23 spines in each spore, usually sharply pointed or rarely bifurcated at the tips, 2–9 μm long (av. 6 μm)” (Lohsomboon et al., 1990, с. 911). Из отличий можно указать лишь то, что

некоторые придатки, хотя и не разветвлены, но на верхушке крючковато изогнуты.

Функция придатков на оболочке телиоспор ржавчинных грибов остается не совсем ясной, но существует предположение, что они служат не для улучшения плавучести спор в воздухе, а, скорее, способствуют непреднамеренному переносу спор путем запутывания в щетинках на ногах и теле насекомых (Savile, 1989). С некоторой вероятностью можно предположить, что попавшее в смолу насекомое сумело освободиться, но оставило в ней часть запутавшихся в его щетинках спор.

На Дальнем Востоке России в настоящее время известен лишь один вид рода *Nyssopsora* — *N. asiatica* Lütjeh., развивающийся на видах рода *Aralia* L. и отмеченный на Южных Курилах, юге о. Сахалин и в Приморском крае (Азбукина, 2005). Придатки на оболочке его телиоспор на вершине якоревидно разветвлены, что отличает его от гриба в исследованном образце янтаря.

В образце янтаря нет заметных растительных включений, но, принимая во внимание, что ржавчинные грибы являются облигатными паразитами сосудистых растений, а виды *Nyssopsora* довольно узко специализированы к отдельным представителям порядков *Apiales* и *Sapindales*, все же можно сделать некоторые предположения о систематической принадлежности растения, на котором образовались исследованные телиоспоры.

Данные о субстратной и географической приуроченности современных видов рода *Nyssopsora* можно суммировать следующим образом. На растениях порядка *Apiales* отмечено шесть видов: *N. asiatica* (семейство *Araliaceae* в Китае, на Дальнем Востоке России и в Японии), *N. citriobati* Syd. (семейство *Pittosporaceae* в Австралии), *N. clavelliosa* (Berk.) Arthur (семейство *Araliaceae* в Канаде и США), *N. echinata* (семейство *Apiaceae* в Европе и западной части Северной Америки), *N. thwaitesii* (Berk. et Broome) Syd. (семейство *Araliaceae* в Китае, Индии, Индонезии, Таиланде, на Филиппинах и Шри Ланке) и *N. trevesiae* (семейство *Araliaceae* в Китае и Индонезии). На растениях порядка *Sapindales* зарегистрировано четыре вида: *N. cedrelae* (Hori) Tranzschel (семейства *Anacardiaceae*, *Meliaceae* и *Simaroubaceae* в Индии, Китае, Корее, на Тайване и в Японии), *N. formosana* (Sawada) Lütjeh. (семейство *Sapindaceae* в Китае, на Тайване и в Японии), *N. koelreuteriae* (Syd. et P. Syd.) Tranzschel (семейство *Sapindaceae* в Китае и Японии) и *N. panamensis* A.A. Carvalho et E. Esquivel (семейство *Anacardiaceae* в Бразилии и Панаме).

Центром видового разнообразия (и, очевидно, происхождения) рода *Nyssopsora* является Восточная Азия, где отмечено шесть видов. В Северной Америке и Южной Азии зарегистрировано

по два вида, в Европе, Австралии и Южной Америке — по одному представителю этого рода.

Следует отметить, что питающие растения современных видов рода *Nyssopsora* принадлежат к двум (и только к двум) филогенетически отдаленным друг от друга порядкам (*Sapindales* и *Apiales*). Отметим также, что семейство *Pittosporaceae* долгое время относили к порядку *Rosales*, и лишь сравнительно недавно оно было окончательно отнесено к порядку *Apiales* (Plunkett et al., 1996; Chandler et al., 2007), хотя по наличию секреторных каналов их сближали гораздо ранее (Van Tieghem, 1884): такие каналы — очень стабильный признак у высших *Apiales* (не случайно они все распознаются в природе по запаху). Паразитирование на его представителях одного из видов рода *Nyssopsora* свидетельствовало об этом еще со времени описания этого гриба в 1938 г. (Sydow, 1938). Все известные виды на представителях *Sapindales* развивают, кроме телиев, еще и урединии, в то время как все паразиты *Apiales* принадлежат к микроцикловым видам и образуют только телии. Основываясь на этом, В.Г. Траншель (1925) высказал предположение, что микроцикловые виды произошли от полноцикловых с урединиями и телиями на сапиндовых и эциальной стадией на аралиевых или зонтичных, и что *N. cedrelae* и *N. koelreuteriae* могут быть разнохозяинными и развивать эции на видах семейства *Araliaceae* или *Apiaceae*. Однако наблюдениями в природе это до сих пор не было подтверждено и, кроме того, экспериментально доказано, что вид *N. cedrelae* образует эции типа *Uredo*, урединии и телии на одном и том же питающем растении, то есть, является однохозяинным (Kakishima et al., 1984). Как *Apiales*, так и *Sapindales* отделились от своих сестринских клад еще в конце раннего мела (Nicolas, Plunkett, 2014) или в позднем мелу (Patel et al., 2000; Muellner-Riehl et al., 2016), поэтому временные рамки для датирования происхождения рода *Nyssopsora* остаются очень широкими.

Современный вид *N. trevesiae* паразитирует на растениях семейства *Araliaceae*: на *Trevesia sundaca* Miq. в Индонезии (Lütjeharms, 1937; Lohsomboon et al., 1990) и на *Brassaiopsis ciliata* Dunn (= *Euaraliopsis ciliata*) в Южном Китае (Zhuang, Wei, 2009). Можно предположить, что растение, на котором образовались телиоспоры из исследованного образца янтаря, скорее всего, принадлежит к группе *Trevesia* Vis. — *Brassaiopsis* Decne. et Planch. Это, в свою очередь, подтверждает палеофаунистические указания на достаточно теплый и влажный климат сахалинского янтарного леса (Baranov et al., 2015). Современные виды упомянутых родов характерны для подлеска влажных субтропических и тропических лесов, протянувшихся от Гималаев через Китай, Таиланд, Вьетнам до Индонезии. Согласно данным молекуляр-

ной хронологии, группа родов *Trevesia*–*Brassaiopsis* существует как отдельная клада семейства *Araliaceae* с раннего эоцена (Valcárcel et al., 2014), что согласуется с возрастом исследованного образца янтаря. Дивергенция этой группы на роды *Trevesia* и *Brassaiopsis* произошла в миоцене около 20 млн лет назад (Mitchell, Wen, 2005).

В обобщающей монографии, посвященной палеогеновой флоре Южного Сахалина (Кодрул, 1999), нет данных о представителях *Trevesia*–*Brassaiopsis* (как и о других видах семейства *Araliaceae*), однако, в разделе этой работы “*Plantae incertae sedis*” для найбутинской и снежинкинской свит среднего эоцена Сахалина приведены отпечатки листьев “*Broussonetia*” cf. *kamtschatica*. По мнению Т.М. Кодрул, по ряду морфологических признаков найденные образцы отличаются от видов рода *Broussonetia*, что не позволяет уверенно отнести их к этому роду. По типу жилкования, сходной морфологии листовых пластинок и зубчатости края листа они ближе к представителям семейства *Araliaceae*. Нам также представляется, что данное описание во многом отвечает признакам, характерным для современной группы *Trevesia*–*Brassaiopsis*. Очевидно, таксономическое положение “*Broussonetia*”, как и указывает Кодрул, требует дальнейшего изучения.

Самые древние достоверные аралиевые имеют ранне- и среднеэоценовый возраст (Dillhoff et al., 2005; Martínez-Millán, 2010), причем самые древние надежно определимые до рода (среднеэоценовые) листья принадлежат к современному роду *Dendropanax* Decne. et Planch. (Mitchell et al., 2012), известному из Восточной и Юго-Восточной Азии, Центральной и Южной Америки. Данные молекулярной филохронологии указывают на середину эоцена как время диверсификации субклад восточноазиатских аралиевых (Li, Wen, 2014), или же на эоцен для большинства клад аралиевых и границу эоцена и олигоцена для *Asian Palmate clade* (Nicolas, Plunkett, 2014). Наша находка свидетельствует в пользу первой, более ранней датировки, и нет больших сомнений, что дальнейшие находки подтвердят более древний возраст семейства аралиевых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Азбукина З.М. Низшие растения, грибы и мохообразные Дальнего Востока России. Грибы. Том 5. Ржавчинные грибы. Владивосток: Дальнаука, 2005. 616 с.

Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1978. Т. 165. 198 с.

Казанцев С.В., Перковский Е.Э. Новый род жуков-мягкотелок (Insecta: Coleoptera: Cantharidae: Cantharinae) из сахалинского янтаря // Палеонтол. журн. 2019. № 3. С. 84–87.

Кодрул Т.М. Фитостратиграфия палеогена Южного Сахалина. М.: Наука, 1999. 150 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 519).

Симутник С.А. Первая находка энциртиды (Hymenoptera: Chalcidoidea: Encyrtidae) в сахалинском янтаре // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 46–49.

Симутник С.А. Описание двух новых монотипических родов энциртид (Hymenoptera, Chalcidoidea: Encyrtidae) по самцам из среднеэоценового сахалинского янтаря // Энтотомол. обозр. 2015. Т. 94. № 2. С. 463–466.

Траншель В.Г. К систематике и биологии рода *Triphragmium* auct. (*Triphragmium* Link, *Triphragmiopsis* Naumov, *Nyssopsora* Arthur) // Журн. Русс. ботан. об-ва. 1925. Т. 8. С. 123–132.

Aime M.C., Bell C.D., Wilson A.W. Deconstructing the evolutionary complexity between rust fungi (Pucciniales) and their plant hosts // Stud. Mycol. 2018. V. 89. P. 143–152.

Arthur J.C. Eine auf die Struktur und Entwicklungsgeschichte begründete Klassifikation der Uredineen // Rés. Sci. Congr. Intern. Bot. Vienne (1905). Jena: Fischer, 1906. P. 331–348.

Baranov V., Andersen T., Perkovsky E.E. Orthoclads from Eocene Amber from Sakhalin (Diptera: Chironomidae, Orthocladinae) // Insect Syst. Evol. 2015. V. 46. № 4. P. 359–378.

Chandler G.T., Plunkett G.M., Pinney S.M. et al. Molecular and morphological agreement in Pittosporaceae: phylogenetic analysis with nuclear ITS and plastid trnL–trnF sequence data // Austral. Syst. Bot. 2007. V. 20. № 5. P. 390–401.

Davidian E.M., Kaliuzhna M.O., Perkovsky E.E. First aphidiine species (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) described from Sakhalinian amber // Acta Palaeontol. Pol. 2021 (in press).

Debey M.H., Ettingshausen A. Die urweltlichen Thallophyten des Kreidegebirges von Aachen und Maestricht // Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 1857. Bd 16. P. 131–214.

de Carvalho Junior A.A., Esquivel Rios E., Piepenbring M. A new species of *Nyssopsora* (Pucciniales) from Panama // Nova Hedwigia. 2014. V. 99. Iss. 1–2. P. 65–70.

Dietrich C.H., Perkovsky E.E. First record of Cicadellidae (Insecta: Hemiptera: Auchenorrhyncha) from Eocene Sakhalinian amber // ZooKeys. 2019. V. 886. P. 127–134. <https://doi.org/10.3897/zookeys.886.3882>

Dilcher D.L. Epiphyllous fungi from Eocene deposits in western Tennessee, U.S.A. // Palaeontogr. B. 1965. V. 116. S. 1–54.

Dillhoff R.M., Leopold E.B., Manchester S.R. The McAbee flora of British Columbia and its relation to the Early–Middle Eocene Okanagan Highlands flora of the Pacific Northwest // Can. J. Earth Sci. 2005. V. 42. P. 151–166.

Fedotova Z.A., Perkovsky E.E. A new genus and species of gall midges of the supertribe Heteropezidi (Diptera, Cecidomyiidae) found in Eocene amber from Sakhalin // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 9. P. 1033–1037.

Ignatov M.S., Perkovsky E.E. Mosses from Sakhalinian amber (Russian Far East) // Arctoa. 2013. V. 22. P. 79–82.

Kakishima M., Sato T., Sato S. Notes on two rust fungi – *Pileolaria klugkistiana* and *Nyssopsora cedrelae* // Trans. Mycol. Soc. Jap. 1984. V. 25. P. 355–359.

- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. Dictionary of the Fungi (10th ed.). Wallingford, UK: CAB International, 2008. 771 p.
- Li R., Wen J. Phylogeny and biogeography of Asian Schefflera (Araliaceae) based on nuclear and plastid DNA sequence data // J. Syst. Evol. 2014. V. 52. № 4. P. 431–449.
- Lohsomboon P., Kakishima M., Ono Y. A revision of the genus *Nyssopsora* (Uredinales) // Mycol. Res. 1990. V. 94. № 7. P. 907–922.
- Lütjeharms W.J. Vermischte Mykologische Notizen I. Ueber die Gattung *Nyssopsora* (Pucciniaceae) // Blumea. 1937. Suppl. I (J.J. Smith Jubilee Vol.). P. 142–161.
- Martínez-Millán M. Fossil record and age of Asteridae // Bot. Rev. 2010. V. 76. P. 83–135.
https://doi.org/10.1007/s12229-010-9040-1
- Marusik Yu.M., Perkovsky E.E., Eskov K.Yu. First records of spiders (Arachnida: Aranei) from Sakhalinian amber with description of a new species of the genus *Orchestina* Simon, 1890 // Far East. Entomol. 2018. № 367. P. 1–9.
- McTaggart A.R., Shivas R.G., van der Nest M.A. et al. Host jumps shaped the diversity of extant rust fungi (Pucciniales) // New Phytologist. 2016. V. 209. P. 1149–1158.
- Mitchell A., Li R., Brown J.W. et al. Ancient divergence and biogeography of *Raukua* (Araliaceae) and close relatives in the southern hemisphere // Austral. Syst. Bot. 2012. V. 25. P. 432–446.
- Mitchell A., Wen J. Phylogeny of *Brassaiopsis* (Araliaceae) in Asia based on Nuclear ITS and 5S-NTS DNA sequences // Syst. Bot. 2005. V. 30. № 4. P. 872–886.
- Monoson H.L. The species *Triphragmium*, *Nyssopsora*, and *Triphragmiopsis* // Mycopathol. Mycol. Applicat. 1974. V. 52. № 2. P. 115–131.
- Muellner-Riehl A.N., Weeks A., Clayton J.W. et al. Molecular phylogenetics and molecular clock dating of Sapindales based on plastid *rbcL*, *atpB* and *trnL-trnF* DNA sequences // Taxon. 2016. V. 65. № 5. P. 1019–1036.
- Nicolas A.N., Plunkett G.M. Diversification times and biogeographic patterns in Apiales // Bot. Rev. 2014. V. 80. № 1. P. 30–58.
- Patel S., Chang R., Jackson A. et al. Apiales: Fossil Records, 2000. https://ucmp.berkeley.edu/anthophyta/asterids/apiales/apialesfr.html, accessed February 17, 2019.
- Plunkett G.M., Soltis D.E., Soltis P.S. Higher level relationships of Apiales (Apiaceae and Araliaceae) based on phylogenetic analysis of *rbcL* sequences // Amer. J. Bot. 1996. V. 83. № 4. P. 499–515.
- Radchenko A.G., Perkovsky E.E. The ant *Aphaenogaster dluskyana* sp. nov. (Hymenoptera, Formicidae) from the Sakhalin amber — the earliest described species of an extant genus of Myrmicinae // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 9. P. 936–946.
- Ramanujam C.G.K., Ramachar P. Recognizable spores of rust fungi (Uredinales) from Neyveli lignite, Tamil Nadu // Rec. Geol. Surv. India. 1980. V. 113. № 5. P. 80–85.
- Savile D.B.O. Raveneliaceae revisited // Can. J. Bot. 1989. V. 67. P. 2983–2994.
- Sydow H. Neue oder bemerkenswerte australische Micromyceten // Ann. Mycologici. 1938. V. 36. P. 295–313.
- Tiffney B.H., Barghoorn E.S. The fossil record of the fungi // Occas. Pap. Farlow Herb. 1974. V. 7. P. 1–42.
- Valcárcel V., Fiz-Palacios O., Wen J. The origin of the early differentiation of Ivies (*Hedera* L.) and the radiation of the Asian Palmate group (Araliaceae) // Mol. Phylog. Evol. 2014. V. 70. P. 492–503.
- Van Tieghem P. Sur la structure et les affinités des Pittosporées // Bull. Soc. Bot. France. 1884. V. 31. P. 384–385.
- Wolf F.A. A rust and an alga in an Eocene sediment from western Kentucky // T. Elisha Mitchell Soc. 1969. V. 85. P. 57–58.
- Zhuang J.-Y., Wei S.-X. Notes on some rust fungi from southern China // Mycosystema. 2009. V. 28. № 5. P. 630–636.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–3. Телиоспоры ржавчинного гриба *Nyssopsora* из образца сахалинского янтаря, экз. ПИН, № 3387/973. Длина масштабной линейки — 30 мкм.

The First Record of the Rust Fungus Spores from Middle Eocene Sakhalin Amber

Yu. Ya. Tykhonenko, V. P. Hayova, M. N. Sukhomlyn, M. S. Ignatov,
D. V. Vasilenko, E. E. Perkovsky

Fungus spores very similar to the teliospores of the genus *Nyssopsora* Arthur (Pucciniales) were found in the sample of Sakhalinian amber. Morphological features of the spores in the examined amber sample in general correspond to those in the description of the teliospores of the extant species *Nyssopsora trevesiae* (Gäum.) Tranzschel, which parasitizes Araliaceae plants: *Trevesia sundaica* Miq. in Java and Sumatra and *Brassaiopsis ciliata* Dunn in Southern China. It can be assumed that the plant on which those teliospores were formed most likely belongs to the *Trevesia* Vis. — *Brassaiopsis* Decne. et Planch. group. Extant species of these genera are characteristic for the undergrowth of humid forests from the Himalayas to Indonesia, which confirms paleo-faunistic data about rather warm and humid climate of Sakhalinian amber forest.

Keywords: *Nyssopsora trevesiae*, teliospores, Araliaceae, Naibuchi Formation, Sakhalinian amber

УДК 552.63:573.5

НОВЫЕ НАХОДКИ МИКРОФОССИЛИЙ В МЕТЕОРИТЕ ОРГЕЙ

© 2021 г. А. Ю. Розанов^{a, b, d}, Р. Хувер^c, А. К. Рюмин^{b, *}, Е. А. Сапрыкин^{b, d},
М. И. Капралов^{b, d, **}, А. Н. Афанасьева^b

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

^bОбъединенный институт ядерных исследований, Дубна, Московская обл., Россия

^cКосмический и ракетный центр Соединенных Штатов, Хантсвилл, Алабама, США

^dГосударственный университет “Дубна”, Дубна, Московская обл., Россия

*e-mail: arjumin@mail.ru

**e-mail: mast34@mail.ru

Поступила в редакцию 09.12.2019 г.

После доработки 15.07.2020 г.

Принята к публикации 15.07.2020 г.

В ходе исследования метеорита Оргей при помощи электронного сканирующего микроскопа TESCAN VEGA 3 были сделаны новые находки микрофоссилий, в частности: фрагмент панциря пеннатной диатомеи, трубковидные формы с двойной пористой клеточной стенкой (празиофиты?), полые шарообразные формы с отростком (акритархи?) и спороподобные формы. Рассмотрен вопрос о кометном происхождении Оргея.

Ключевые слова: метеорит Оргей, углистые хондриты, микрофоссилии, прازیофиты, диатомеи, акритархи

DOI: 10.31857/S0031031X21010116

ВВЕДЕНИЕ

Микропалеонтологическое изучение метеорита Оргей берет свое начало в 1961 г., когда в нем были обнаружены углеводороды (Nagy et al., 1961), характерные для живых организмов, а затем индигенные для метеорита микроскопические структуры, так называемые “организованные элементы”, сходные по морфологии с ископаемыми водорослями (Claus, Nagy, 1961). Ф. Стэплин (Staplin, 1962) обнаружил органические остатки, среди которых были микрофоссилии неясного систематического положения, контаминанты и меловые микрофоссилии. П. Палик (Palik, 1962) находит в Метеорите Оргей нитевидные образования, морфологически сходные с водорослями. С. ВанЛэндингом и др. (VanLandingham, 1965; VanLandingham et al., 1967) делают выводы, что организованные элементы обладают достаточной структурированностью и с большой долей вероятности не являются контаминантами. М. Россиньол-Стрик и Э. Баргхурн (Rossignol-Strick, Barghoorn, 1971) обнаружили в Оргее разнообразные структуры (полые сферы, мембраны, воронковидные образования и т.д.).

С середины 1990-х гг. в ходе микропалеонтологических исследований в метеорите Оргей найдены разнообразные фоссилизированные бактерии и протисты (Розанов, 1996, 2009; Жмур и др.,

1997; Hoover et al., 1998, 2004, 2008, 2018; Герасименко и др., 1999, Hoover, Rozanov, 2005; Hoover, 2006a, b).

ОПИСАНИЕ МИКРОФОССИЛИЙ

За последнее время в секторе астробиологии Лаб. радиационной биологии Объединенного ин-та ядерных исследований (ОИЯИ) при помощи электронного сканирующего микроскопа TESCAN VEGA 3 в метеорите Оргей был сделан ряд интересных находок.

Трубковидные формы (табл. XIII, фиг. 1, 2; см. вклейку). Могут образовывать колонии. Ширина внутренних полостей 5–10 мкм. Толщина стенки от 2 до 4 мкм. Стенка двойная, пронизанная радиальными каналами. Морфологические особенности позволяют предположить, что данные формы относятся к прازیофитам.

Шарообразные формы с отростком. Один экземпляр (диаметром около 19 мкм) полый, частично разрушен (табл. XIII, фиг. 3). Стенка толстая без пор (толщиной около 2–2.5 мкм), слегка изгибается образуя отросток (P1). Полость была заполнена кристаллами магнетита. Меньший по размеру экземпляр (табл. XIII, фиг. 4) в диаметре около 5 мкм, хорошей сохранности, с коротким отростком (P2). Предположительно акритархи.

Фрагмент панциря пеннатной диатомеи, имеющей гантелеобразную форму. Ширина в узкой части 5.3 мкм, в широкой – 5.8 мкм. Длина сохранившейся части – около 14 мкм. Общая длина панциря могла составлять около 20 мкм (табл. XIII, фиг. 5).

Мешковидные формы размером 8–12 мкм, сходные со спорами водорослей и грибов, в ряде случаев напоминающие споры мохообразных. Некоторые экземпляры с бороздками, напоминающими щель разверзания (табл. XIII, фиг. 6; табл. XIV, фиг. 1; см. вклейку); один из них представлен фрамбоидом по спороподобной форме (табл. XIII, фиг. 6). У других экземпляров наблюдаются ямки (табл. XIV, фиг. 2–4).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ МЕТЕОРИТА ОРГЕЙ

В связи с большим разнообразием находок стоит подробнее остановиться на происхождении метеорита Оргей. Изначально считалось, что родительскими телами всех метеоритов являлись астероиды главного пояса или облако Оорта. Однако последние открытия позволяют предположить, что наиболее вероятными родительскими телами С11 и, возможно, СМ2 углистых хондритов могут являться кометы.

Оргей (как и другие С11 метеориты) имеет отчетливые следы воздействия жидкой воды на свою минеральную матрицу, что служит весомым доказательством в пользу наличия жидкой воды в его родительском теле. Также была отмечена близость отношения изотопов дейтерия к водороду (D/H) в Оргее к таковому в комете 103P/Hartley 2. Все это, а также схожесть индигенных аминокислот и аминов, обнаруженных в Оргее, с таковыми в кометах, служит серьезным доводом в пользу кометного происхождения данного метеорита (Hartogh et al., 2011; Wickramasinghe et al., 2012).

Основываясь на свидетельствах очевидцев падения, была рассчитана не только траектория прохождения через атмосферу, но и орбита Оргея. Параметры перигелия и афелия орбиты указывают на то, что родительское тело метеорита могло происходить либо из водосодержащих астероидов группы Аполлонов, либо из комет семейства Юпитера или галлеевского типа.

Исследования показали, что по своему минеральному составу Оргей выделяется значительной гетерогенностью; различные части метеорита имеют разное происхождение и сильно различаются по своему возрасту. Основываясь на приведенных выше доводах в пользу кометного происхождения метеорита, становится вероятной следующая модель его формирования: досолнечная межзвездная и межгалактическая космическая пыль, наряду с другими летучими веществами и водным льдом, сконденсировались на кометное

родительское тело, сформировав таким образом внутреннее ядро будущего метеорита. Затем, в процессе аккреции, на это ядро прирастала космическая пыль, образованная самыми разными событиями, такими как астероидные коллизии, импактные события на планетах и лунах, хвосты других комет и т.д.

Известно, что кометы теряют значимое количество вещества при каждом своем прохождении вблизи перигелия, и часть этого материала, как считается, может пережить прохождение через земную атмосферу в форме метеорита. Наблюдения показывают возможность наличия на большинстве комет условий, благоприятных для, как минимум, сохранения в них различных экстремофильных микроорганизмов, или даже их полноценного метаболизма. При прохождении метеорита через атмосферу происходит нагрев лишь внешних его слоев, в то время как температура внутренних остается стабильной (Wickramasinghe et al., 2012).

Таким образом, гипотеза о кометном происхождении Оргея кажется вполне вероятной, также она способна выступить обоснованием для присутствия в метеорите индигенных объектов, морфологически схожих с микрофоссилиями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасименко Л.М., Жегалло Е.А., Жмур С.И. и др.* Бактериальная палеонтология и исследования углистых хондритов // Палеонтол. журн. 1999. № 4. С. 103–125.
- Жмур С.И., Розанов А.Ю., Горленко В.М.* Следы древнейшей жизни в космических телах Солнечной системы // Природа. 1997. № 8. С. 3–10.
- Розанов А.Ю.* Цианобактерии и, возможно, низшие грибы в метеоритах // Соросовский образовательный журн. 1996. Т. 11. С. 61–65.
- Розанов А.Ю.* Псевдоморфозы по микробам в метеоритах // Проблемы происхождения жизни. Сб. научных статей / Ред. Розанов А.Ю., Лопатин А.В., Снытников В.Н. М.: ПИН РАН, 2009. С. 158–168.
- Claus G., Nagy B.* A microbiological examination of some carbonaceous chondrites // Nature. 1961. V. 192. P. 594–596.
- Hartogh P., Lis D.C., Bockelée-Morvan D. et al.* Ocean-like water in the Jupiter-family comet 103P/Hartley 2 // Nature. 2011. V. 478. № 7368. P. 218–220.
<https://doi.org/10.1038/nature10519>
- Hoover R.B.* Comets, carbonaceous meteorites and the origin of the biosphere // Biogeosci. Discuss. 2006a. № 3. P. 23–70.
https://doi.org/10.1007/978-0-387-68656-1_4
- Hoover R.B.* Fossils of prokaryotic microorganisms in the Orgueil meteorite // Proc. SPIE. 2006b. V. 6309. P. 1–18.
<https://doi.org/10.1117/12.690441>
- Hoover R.B., Jerman G., Rozanov A. Yu., Sipiера P.P.* Indigenous microfossils in carbonaceous meteorites // Proc. SPIE. 2004. V. 5555. P. 1–17.
<https://doi.org/10.1117/12.566491>

- Hoover R.B., Rozanov A.Yu.* Microfossils, biominerals and chemical biomarkers in meteorites // *Perspectives in Astrobiology* / Eds. Hoover R.B., Paeppe R.R., Rozanov A.Yu. Amsterdam: IOS Press, 2005. P. 1–240 (NATO Sci. Series: Life and Behavioural Sci. V. 366).
- Hoover R.B., Rozanov A.Yu., Krasavin E.A. et al.* Diatoms in the Orgueil meteorite // *Paleontol. J.* 2018. V. 52. № 13. P. 1647–1650.
<https://doi.org/10.1134/S0031030118130051>
- Hoover R.B., Rozanov A.Yu., Zhmur S.I., Gorlenko V.M.* Further evidence of microfossils in carbonaceous chondrites // *Proc. SPIE.* 1998. V. 3441. P. 203–216.
<https://doi.org/10.1117/12.319839>
- Nagy B., Meinschein W.G., Hennessy D.J.* Mass spectroscopic analysis of the Orgueil meteorite: Evidence for biogenic hydrocarbons // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1961. V. 93. P. 25–35.
- Palik P.* Further life-forms in the Orgueil meteorite // *Nature.* 1962. V. 194. P. 1065.
- Rosignol-Strick M., Barghoorn E.S.* Extraterrestrial abiogenic organization of organic matter: The hollow spheres of the Orgueil meteorite // *Space Life Sci.* 1971. V. 3. P. 89–107.
- Staplin F.L.* Microfossils from the Orgueil meteorite // *Microfossils.* 1962. V. 8. P. 343–347.
- VanLandingham S.L.* Evidence for microfossils in the Alais and Orgueil carbonaceous meteorite // *Nature.* 1965. V. 208. P. 947–948.
- VanLandingham S.L., Sun C.N., Tan W.C.* Origin of round-body structures in the Orgueil meteorite // *Nature.* 1967. V. 216. P. 252–253.
- Wickramasinghe N.C., Wickramasinghe J.T., Wallis J. et al.* Comets as Parent Bodies of CII Carbonaceous Meteorites and Possible Habitats of Ice-Microbes // *Instruments, Methods, and Missions for Astrobiology XV. Proc. SPIE.* 2012. V. 8521.
<https://doi.org/10.1117/12.975979>

Объяснение к таблице XIII

- Фиг. 1. Трубковидная форма, предположительно прازیнофит; видна двойная стенка, пронизанная радиальными каналами; метеорит Оргей, ОИЯИ, обр. 1/9.
- Фиг. 2. Предположительно колония прازیнофитов; метеорит Оргей, ОИЯИ, обр. 1/9.
- Фиг. 3. Фрагмент стенки полого сферического объекта (предположительно акритарх) диаметром около 19 мкм, стенка слегка изгибается, образуя отросток (P1); толщина стенки около 2–2.5 мкм; объект ранее был заполнен кристаллами магнетита; метеорит Оргей, ОИЯИ, обр. 1/7.
- Фиг. 4. Объекты шарообразной формы разной размерности (0.5–3 мкм) и крупный (около 5 мкм в диаметре) сферический объект с коротким отростком (P2), предположительно акритарх; метеорит Оргей, ОИЯИ, обр. 1/7.
- Фиг. 5. Фрагмент панциря пениатной диатомеи; метеорит Оргей, ОИЯИ, обр. 1/7.
- Фиг. 6. Мешковидная спороподобная форма с бороздками, напоминающими щель разверзания; метеорит Оргей, ОИЯИ, обр. 1/2.

Объяснение к таблице XIV

- Фиг. 1. Фрамбоид магнетита (по спороподобной форме); метеорит Оргей, ОИЯИ, обр. 1/2.
- Фиг. 2–4. Спороподобные формы с ямками; метеорит Оргей, ОИЯИ, обр. 1/2.

New Findings of Microfossils in the Orgueil Meteorite

A. Yu. Rozanov, R. B. Hoover, A. K. Ryumin, E. A. Saprykin, M. I. Kapralov, A. N. Afanasyeva

During the study of the Orgueil meteorite using the TESCAN VEGA 3 scanning electron microscope, new microfossils have been found, in particular: a fragment of the shell of a pennate diatom, tubular forms having double porous cell walls (prasinophytes?), Hollow spherical forms with a process (acritarchs?), and spore-like forms. The question of the cometary origin of the Orgueil meteorite was considered.

Keywords: Orgueil meteorite, carbonaceous chondrites, microfossils, prasinophytes, diatoms, acritarchs