

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 2, 2021

90-летие Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН:
от “золотого века” палеонтологии к новым перспективам

С. В. Рожнов, А. Ю. Розанов 3

Новый род скафопод из нижнего мела Поволжья (Россия)

А. В. Гужов 25

Необычайно крупная нижняя челюсть *Lytoceraoidea* из верхнего байоса (средняя юра)
Северного Кавказа

В. В. Митта 29

Особенности микроструктуры раковины *Septaliphoria excitata* (Smirnova)
(*Rhynchonellida*, семейство *Cycolthyrididae*) из берриаса Русской платформы

Т. Н. Смирнова, Е. А. Жегалло 33

Обзор семейства *Tococladidae* Carpenter (Insecta: Eoblattida) из перми Северной Америки
и Европы

А. П. Расницын, Д. С. Аристов 37

Новые данные по семейству *Siricidae* (Hymenoptera, Symphyta) в балтийском янтаре

А. Р. Манукян, А. В. Смирнова 42

Первые стрекозы семейства *Kennedyidae* (Odonata: Protozygoptera)
из пограничных пермо-триасовых отложений Кузнецкого бассейна России

А. С. Фелькер 52

Новый род и вид жуков дазитид (*Coleoptera*, *Dasytidae*) из балтийского янтара

С. Э. Чернышев, М. В. Щербаков 60

Новая триба *Palaeoanoplini trib. nov.* (*Coleoptera*: *Curculionidae*) из балтийского янтара

А. А. Легалов 65

Первая находка кожееда (*Coleoptera*, *Dermestidae*) в сахалинском янтаре

Е. Э. Перковский, И. Гава, А. А. Зайцев 69

Striatolamia tchelnurensis Glickman (*Elasmobranchii*: *Lamniformes*), самый молодой
валидный вид рода *Striatolamia*

Т. П. Малышкина 77

Морфология чешуйного покрова и стратиграфическое распространение
Isadia arefievi A. Minich (*Actinopterygii*, *Eurynotooidiformes*)

А. С. Бакаев, В. В. Буланов 88

Обзор пищух рода *Alloptox* (*Lagomorpha*, *Ochotonidae*) Долины Озер,
Центральная Монголия, с описанием нового вида

М. А. Ербаева, Б. Баярмаа 99

Pseudoschizaea sp. из ранней юры Италии: строение и сравнение

М. В. Теклева, С. В. Полевова, О. А. Гаврилова, Г. Роги, М. Нери 107

Contents

No. 2, 2021

The 90th Anniversary of the Borissyak Paleontological Institute RAS:
from the “Golden Age” of Paleontology to New Perspectives

S. V. Rozhnov, A. Yu. Rozanov 3

New Genus of Scaphopoda from the Lower Cretaceous of the Volga Region (Russia)

A. V. Guzhov 25

An Exceptionally Large Lower Jaw of Lytoceratoidea from the Upper Bajocian
of the Northern Caucasus

V. V. Mitta 29

The Peculiarity of the Shell Microstructure of the *Septaliphoria excitata* (Smirnova)
(Rhynchonellida, Family Cyclothyrididae) from the Berriasian of the Russian Platform

T. N. Smirnova, E. A. Zhegallo 33

Review of the Family Tococladidae Carpenter (Insecta: Eoblattida)
in Permian of North America and Europe

A. P. Rasnitsyn, D. S. Aristov 37

New Data on Family Siricidae (Hymenoptera, Symphyta) in Baltic Amber

A. R. Manukyan, A. V. Smirnova 42

The First Damselflies of the Family Kennedyidae (Odonata: Protozygoptera)
from the Permian-Triassic Boundary Deposits of the Kuznetsk Basin, Russia

A. S. Felker 52

A New Genus and Species of Malachite Beetles (Coleoptera, Dasytidae) in Baltic Amber

S. E. Tshernyshev, M. V. Shcherbakov 60

A New Tribe Palaeoanoplini trib. nov. (Coleoptera: Curculionidae) in Baltic Amber

A. A. Legalov 65

First Finding of Skin Beetle (Coleoptera, Dermestidae) from Sakhalinian Amber

E. E. Perkovsky, J. Háva, A. A. Zaitsev 69

Striatolamia tchelkarnurensis Glickman (Elasmobranchii: Lamniformes),
the Youngest Valid *Striatolamia* Species

T. P. Malyshkina 77

Squamation Morphology and Stratigraphic Distribution
of *Isadia arefievi* A. Minich (Actinopterygii, Eurynotoidiformes)

A. S. Bakaev, V. V. Bulanov 88

A Review of the Genus *Alloptox* (Lagomorpha, Ochotonidae) from Valley of Lakes, Central Mongolia,
with Description of a New Species

M. A. Erbajeva, B. Bayarmaa 99

Pseudoschizaea sp. from the Early Jurassic of Italy: Fine Structure and Comparison

M. V. Tekleva, S. V. Polevova, O. A. Gavrilova, G. Roghi, M. Neri 107

УДК 56:57

90-ЛЕТИЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. А.А. БОРИСЯКА РАН: ОТ “ЗОЛОТОГО ВЕКА” ПАЛЕОНТОЛОГИИ К НОВЫМ ПЕРСПЕКТИВАМ

© 2021 г. С. В. Рожнов^{а, *}, А. Ю. Розанов^{а, **}

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

*e-mail: rozhnov@paleo.ru

**e-mail: aroza@paleo.ru

Поступила в редакцию 12.10.2020 г.

После доработки 19.10.2020 г.

Принята к публикации 19.10.2020 г.

Рассмотрены основные направления и результаты деятельности института за последние 40 лет. Востребованность палеонтологических исследований сотрудников института сдвинулась от стратиграфии и геологической съемки в сторону изучения эволюции биосферы и эволюционной биологии развития. Показано, что бурно развивающийся биологический аспект палеонтологических исследований продолжает в значительной мере базироваться на детальном анализе стратиграфического и географического распространения ископаемых организмов.

Ключевые слова: история палеонтологии, докембрий, фанерозой, бактериальная палеонтология, астробиология, брахиоподы, мшанки, иглокожие, кораллы, насекомые, моллюски, позвоночные, растения

DOI: 10.31857/S0031031X21020136

Создание Палеонтологического института в 1930 г. не случайно совпало с началом расцвета палеонтологии в Советском Союзе. Как и во всем мире, этот расцвет в нашем государстве был обусловлен планомерной геологической съемкой огромной территории, необходимой для поиска полезных ископаемых и быстрой индустриализации страны. Высокая востребованность палеонтологии для стратиграфических целей привела к образованию специальных палеонтологических партий при региональных геологических управлениях, которым требовались определители, палеонтологические руководства и монографии. Палеонтологический институт быстро становится необходимым центром в разработке методики палеонтологических исследований разных групп фауны и флоры и создания по многим из них классических монографий с точным морфологическим описанием и указанием стратиграфического и географического распространения. Во всех регионах огромной страны появилось большое число палеонтологов, нуждавшихся в результатах подобных исследований для обработки собственного материала, собранного в многочисленных полевых отрядах при геологической съемке. Это время по праву называют “золотым веком палеонтологии”. За этот период, продолжавшийся примерно 50 лет, в Палеонтологическом институ-

те создался мощный кластер палеонтологических школ мирового уровня, возникли новые направления в науке, было организовано издание “Палеонтологического журнала” и издано большое число монографий в рамках “Трудов Палеонтологического института”. Эти и многие другие достижения подробно описаны в специальном 184-м выпуске “Трудов” института, изданном к его пятидесятилетнему юбилею (Палеонтологический институт, 1980). Поэтому далее мы остановимся на тех изменениях, которые произошли в институте за последующие 40 лет.

“Золотой век” палеонтологии к началу 80-х годов прошлого века подошел к концу. Резко сократилась геологическая съемка на территории СССР и всего мира. Появились новые методы стратиграфии, которые, как казалось, уже не нуждались в классической палеонтологии. Число палеонтологов стало быстро сокращаться. Из-за ухода старых специалистов и отсутствия новых целые группы организмов оставались без достаточного изучения. Обострилась застарелая проблема хранения коллекций. Помещение старого Палеонтологического музея было заставлено экспозиционными образцами до такой степени, что в него уже невозможно было пускать посетителей. Запланированное Академией наук СССР строительство нового здания музея застопори-



Рис. 1. Заседание оргкомитета секции стратиграфии и палеонтологии Международного геологического конгресса (Москва, 1984 г.); слева направо: В.А. Вахрамеев, неизвестный, М.А. Федонкин, Т.Н. Корень, А.Ю. Розанов, Б.С. Соколов, В.В. Меннер, А.И. Жамойда, Дж. Кауи, Е.Д. Заклинская, Ю.Б. Гладенков, Д.Л. Кальо, С.В. Мейен.

лось из-за отсутствия достаточного финансирования. Но помогли обстоятельства. В 1984 г. в Москве должен был состояться Международный геологический конгресс. Палеонтологический институт стал одним из организаторов секции палеонтологии и стратиграфии. Часть сотрудников входила в состав оргкомитета, другие возглавляли отдельные секции и проводили полевые экскурсии (рис. 1). Проведение конгресса расценивалось руководством страны как важное политическое мероприятие. В план его работы удалось внести посещение участниками конгресса Палеонтологического музея. Поэтому в Постановлении ЦК КПСС и Совмина по поводу конгресса был записан показ нового Палеонтологического музея, здание которого к этому времени должно было быть достроено, а половина залов заполнена экспонатами. Информация о новом замечательном музее стала достоянием всего мира. Перед открытием музея весь институт несколько лет был поглощен разработкой и созданием экспозиции музея и его переездом. И в 1984 г. часть залов удалось открыть для участников Геологического конгресса. Несмотря на то, что участникам конгресса была показана только половина будущего музея, его оформление и уникальные экспонаты произвели большое впечатление (рис. 2). Доработку оставшихся залов и их экспозиции удалось закончить только в 1987 г., когда музей открылся для широкой публики (рис. 3). Тем самым он сразу вошел в число нескольких крупнейших и лучших естественноисторических музеев мира (Розанов и др., 2012). Его открытие решило проблему экспозиции многих уникальных палеонтологических объектов для всеобщего обозрения, хотя в запасниках оставалось еще много выставочного материала, достаточного для экспозиции еще од-

ного музея. Но для хранения научного монографического материала по-прежнему не хватало места. Запланированный лабораторный корпус с современным хранилищем так и не построен до настоящего времени. А проблема сохранения коллекций вставала исключительно остро. Уход постаревших специалистов и отсутствие молодых преемников ставили под угрозу сохранность коллекций, собранных за многие годы. Огромные собранные предшественниками коллекции различных групп животных и растений обеспечивали большой запас для продолжения научных исследований при наступившей финансовой невозможности проведения широких и продуктивных палеонтологических экспедиций. Но все эти коллекции требовали особого хранения и учета.

Частично эту проблему удалось решить организацией монографического отдела, задачей которого стали учет и хранение экземпляров, описанных в статьях и монографиях. Были организованы новые площади для хранения монографических коллекций. В эти трудные времена институт сумел перестроить часть здания и создать новое хранилище типовых материалов. Огромную помощь в оснащении этой новой части хранилища оказала Патриция Викерс-Рич (Австралия), которая способствовала не только внутреннему оборудованию стеллажами и специальными шкафами, но и поступлению коллекций древних организмов из разных стран, в результате чего в институте находится одна из крупнейших и интереснейших коллекций вендских организмов. Образование монографического отдела значительно улучшило систему коллекционного хранения, но полностью не смогло решить проблему до настоящего времени.



Рис. 2. Древо жизни.



Рис. 3. Экскурсия в музее.

Перестройка в Советском Союзе и его распад имели разнонаправленные последствия для института. С одной стороны, резко уменьшилось финансирование института, ученые превратились в полунищих людей, едва сводящих концы с концами. Молодежь не хотела работать на таких условиях и не шла в науку. Это поставило бы институт на грань существования, если бы не открывшаяся возможность организовывать зарубежные выставки палеонтологического материала, не вошедшего в основную экспозицию музея. Этот материал был весьма высококачественный, и его экспозиция в различных странах вызывала большой интерес и приносила институту значительную финансовую прибыль, что позволяло поддерживать выплаты сотрудникам на приемлемом уровне. Важным элементом в договоре о выставках была статья об оплате присутствия одного–двух научных сотрудников для научной работы в местах проведения выставки. Благодаря этому, у сотрудников института резко расширились международные связи с коллегами, а заработанные деньги помогли перенести финансовые трудности девяностых. Зарубежные выставки были очень важны для поддержания финансовой и научной устойчивости института. Они пропагандировали замечательные коллекции института и

научные достижения сотрудников за рубежом (Финляндия, Франция, Польша, Германия, Корея, Швеция, Япония, США, Италия, Кипр и др.) и часто содействовали обширным совместным работам сотрудников ПИНа с зарубежными специалистами. Особенно продуктивно оказалось сотрудничество с австралийскими учеными, поскольку выставка, получившая название “The Great Russian Dinosaurs Exhibition”, проходила в разных городах Австралии в течение четырех лет. Было опубликовано много совместных статей австралийских ученых и сотрудников ПИНа и большая популярная монография о четырехлетней истории выставки в Австралии (Vickers-Rich, Rozanov, 2018). В проведении австралийской “The Great Russian Dinosaurs Exhibition” активное спонсорское участие принимало несколько австралийских компаний, в том числе крупнейшая авиакомпания Qantas. Последняя также частично спонсировала и полевые работы института.

Большую финансовую помощь оказал известный шведский ученый и изобретатель Ханс Раусинг, особенно прославившийся изобретением Тетрапак — упаковки для жидких продуктов. Став чрезвычайно богатым человеком, Ханс Раусинг много занимался благотворительностью в России в девяностые годы, помогая научным и образова-



Рис. 4. Палеонтологический музей: А.Ю. Розанов, Шереметьев, Х. Раусинг, Т.Б. Леонова.

тельным учреждениям. На него произвело неизгладимое впечатление посещение Палеонтологического музея (рис. 4), после которого он два раза жертвовал большие суммы институту и музею. Благодаря его пожертвованиям, в музее были проведены значительные мероприятия по сохранению выставленных скелетов, было приобретено серьезное научное оборудование. При этом администрация института не только заботилась об оснащении современными приборами, но и создала такую компоновку приборной базы, которая обеспечивала широкую доступность к приборам сотрудников института, студентов и всех коллег из других институтов. Главным была не супер-уникальность приборов, а их широкая доступность в нужное время. Также, благодаря поддержке Ханса Раусинга, были изданы труды и каталоги, оказана финансовая помощь сотрудникам в сложные годы начала девяностых. Его помощь институту в девяностые годы в значительной мере предопределила устойчивость и равномерную работу института в те непростые времена. Портрет Ханса Раусинга висит в вестибюле музея.

Изменения в Советском Союзе в конце восьмидесятых и в России после его распада предоставили широкую возможность ученым сотрудничать со своими зарубежными коллегами. Участие в палеонтологических выставках научных сотрудников Палеонтологического института во многих случаях обеспечило финансовую возможность такого сотрудничества. Например, во время пребывания выставки в Айове одному из авторов удалось не только изучить обширную коллекцию иглокожих, но и лично познакомиться со многи-

ми коллегами в США. Благодаря этому знакомству, был хорошо обоснован и получен совместный российско-американский грант “Развитие иглокожих в ордовике на разделенных континентах”. Это дало замечательный толчок в развитии международной кооперации изучения палеозойских иглокожих не только в России, но и в США. Оказалось, что американские коллеги почти не выезжали до этого за пределы США. Для известного палеонтолога Д. Спринкла, уже не очень молодого, поездка благодаря гранту в Москву и Ленинградскую область на полевые работы оказалась его первым выездом за пределы его страны. В дальнейшем его можно было встретить уже на многих международных конференциях в разных странах. Как ни парадоксально, в трудные девяностые у института развивались обширные и очень плодотворные научные связи с NASA (отделения в Хансвилле и Хьюстоне), с Калифорнийским университетом (особенно в его подразделениях в Беркли). Институт активно участвовал в работах Международного общества инженеров-оптиков (SPIE — Society of Photo-Optical Instrumentation Engineers), где совместно с сотрудниками NASA была организована секция астробиологии, труды которой (16 выпусков) регулярно издавались каждый год. Также институт сотрудничал с Кембриджским университетом (Cambridge Arctic Shelf Program), результатом этого сотрудничества стали крупные обзоры по стратиграфии и нефтеносности ряда районов России. Известный польский палеонтолог А. Урбанек параллельно с исполнением обязанностей представителя Польской академии наук в РАН несколько лет плодотворно работал в ПИНе.



Рис. 5. Ленские столбы.

В этот же период активную деятельность вела международная подкомиссия по кембрийской системе, в составе которой работало несколько российских ученых, в том числе сотрудники ПИНа. Подкомиссия подготовила и опубликовала корреляционные схемы кембрия Сибирской платформы, Алтае-Саянской складчатой области и Восточно-Европейской платформы. Одним из важнейших событий, связанных с деятельностью Института, было признание ЮНЕСКО Ленских столбов, Якутия, памятником всемирного научного наследия в связи с тем, что этот район является важнейшим в истории Земли регионом — центром происхождения скелетной фауны, которая стала основой всей скелетной фауны Земли (рис. 5). Территория этого природного памятника характеризуется наиболее высоким таксономическим разнообразием раннекембрийской биоты —

более половины всех известных родов и 85% семейств мировой кембрийской фауны. Ленские столбы — это эталон общей стратиграфической зональной ярусной шкалы нижнего кембрия, разработанной И.Т. Журавлевой, Л.Н. Репиной, В.В. Хоментовским и А.Ю. Розановым.

Участие сотрудников института в международных конференциях и проектах стало обычным делом. Стали чаще организовываться и международные конференции в институте. В рамках межкаadémического сотрудничества с Великобританией М. Бентоном и С.В. Рожновым в 2016 г. был организован круглый стол по современным проблемам палеонтологии, который закончился приемом в Британском посольстве. А в 2018 г. в институте успешно прошла X европейская конференция по



Рис. 6. Научные руководители Совместной Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции А.Ю. Розанов и Р. Барсболд.

иглокожим, собравшая более сотни иностранных участников из многих стран мира.

В то же время активно развивались научные исследования сотрудников, объединенных в рамках лабораторий, научных программ и полученных грантов. Лаборатории института по-прежнему отражали объединение на основе изучаемой группы. Такая работа была связана, в основном, с монографическим изучением таксонов из местонахождений России — «зоны ответственности» Палеонтологического института в мировом разделении — и по накопленным коллекциям из других территорий бывшего СССР и Монголии.

О палеонтологическом изучении Монголии нужно сказать особо. Оно проходило в рамках Совместной Советско/Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции (ССМПЭ/СРМПЭ), пятидесятилетний юбилей которой Академии наук этих двух стран торжественно отмечали в 2019 г. (рис. 6). История экспедиции и колоссальные результаты ее деятельности уже подробно освещены в нескольких публикациях (Рожнов и др.,

2014; Лопатин, 2019; Рожнов, 2019; Розанов и др., 2020). Главные достижения экспедиции связаны не только с открытием и описанием позвоночных животных, но и с детальным изучением флоры и беспозвоночных животных — брахиопод, мшанок, иглокожих, кораллов и других групп. Изучение беспозвоночных сыграло большую роль для разработки стратиграфии палеозоя Монголии (Фауна..., 1996). Но особенно здесь стоит отметить изучение кембрийских фосфоритов (Школьник и др., 1999). Было выявлено их микробиальное происхождение и в дальнейшем показано, что все осадочные фосфориты сформировались в результате жизнедеятельности бактерий. Отсюда пошло новое направление исследований — бактериальная палеонтология, быстро расширявшая поле деятельности — от седиментологии до астробиологии, от «оживления» древнейших архейских пород до поиска фоссилизованных органических остатков в метеоритах (Розанов и др., 2001). Это привело к активному сотрудничеству с НАСА

и с Объединенным институтом ядерных исследований в Дубне.

Другое важное направление, связанное с докембрийскими исследованиями, проводилось в **лаборатории докембрийских организмов**. Эта лаборатория получила всемирное признание, благодаря систематическим раскопкам вендских организмов на побережье Белого моря, принесшим уникальный материал для убедительной реконструкции морфологии и образа жизни многих представителей древней фауны. Эту лабораторию организовал акад. Б.С. Соколов в 1977 г. Она сначала называлась лаборатория палеонтологии докембрия, и ее центральным направлением исследований сразу стала палеобиология Metazoa (Соколов, 1997). Благодаря концентрации усилий многих исследователей и, прежде всего, сотрудников ПИН, за два десятилетия были обнаружены богатые местонахождения вендских макроостатков в Подолии, Юго-Восточном Беломорье, Среднем и Южном Урале, на Оленекском поднятии. Особое значение имеет открытое в 1977 г. Зимнегорское местонахождение (Федонкин, 1981), превосходящее все другие вендские местонахождения мира по обилию, разнообразию и качеству сохранности ископаемых. В многочисленных публикациях этого времени описаны десятки родов и сотни видов “телесных” макроостатков и следов жизнедеятельности животных (см., напр., Федонкин, 1987). Этот героический период завершился публикацией фундаментальной двухтомной монографии “Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование”, вышедшей в двух вариантах – на русском (1985) и на английском (1990) языках.

Дальнейшие исследования были связаны с расшифровкой деталей анатомии вендских макроорганизмов, реконструкцией особенностей их ауто- и синэкологии. В результате к настоящему времени в ПИН РАН накоплена крупнейшая в мире коллекция ископаемых остатков вендских макроорганизмов, содержащая уникальные по сохранности экземпляры большинства известных видов. В тафоценозах вендских мелководных захоронений, считавшихся прежде почти исключительно метазойными, установлено присутствие микробных колоний, талломов метафитов, гигантских построек протистов, многоклеточных животных, в том числе возможных представителей губок, книдарий, полихет, “протомоллюсков”, членистоногих, а также групп неясной природы, не известных в фанерозое (Petalonamae, Proarticulata и Trilobozoa). У нескольких видов “классических” вендских животных, впервые для ископаемой летописи, выявлены следы питания и передвижения, прижизненные повреждения с признаками регенерации тканей (Иванцов, 2013;

Ivantsov et al., 2019a, b); описан состав и структура ряда сообществ (Zakrevskaya, 2014).

В 1977 г. была образована **лаборатория древнейших скелетных организмов**, которая быстро пополнилась молодыми кадрами; в результате совместных работ всех сотрудников она быстро превратилась в мировой центр по изучению древнейших организмов. Ее сотрудники изучают преимущественно скелетные кембрийские организмы, последовательность и особенности их появления в геологической летописи. Итоги совместных исследований были опубликованы в ряде монографий, посвященных отдельным регионам: Сибири, Монголии, Канаде, Австралии и Китаю (Воронин и др., 1982; Воронова и др., 1987; Розанов и др., 1989, 2010; Parkhaev, Demidenko, 2010), и в многочисленных статьях, а сама лаборатория стала признанной мировой школой по изучению древнейших организмов. Благодаря детальным палеонтологическим исследованиям, проводимым в лаборатории, были разработаны и вошли в практику зональные стратиграфические схемы нижнего кембрия для разных регионов. Кроме этого, лаборатория участвовала в создании корреляционных схем в рамках Международной подкомиссии по кембрийской системе и разработке ярусов нижнего кембрия, которые были приняты в СССР (Варламов и др., 1984, 2008; Astashkin et al., 1991, 1995; Кембрий..., 2008).

В процессе разноплановых исследований было создано новое направление – бактериальная палеонтология, доказавшая биогенное происхождение фосфоритов (Школьник и др., 1999; Zhegallo et al., 2000), а в дальнейшем показавшая роль бактерий в образовании и других полезных ископаемых (железа, марганца, бокситов и др.) (Розанов, Жегалло, 1989; Розанов и др., 2001; Школьник и др., 2004, 2005; Астафьева и др., 2011). Благодаря результатам изучения каменного космического материала, Президиум РАН принял решение о создании Научного совета по астробиологии при Президиуме РАН.

В лаборатории успешно развивались работы по изучению древнейших представителей разных групп фауны (брахиопод, остракод, археоциат, агностицид). Среди них особую важность представляет собой мелкокораквинная фауна, характеризующая первые этапы кембрийского эволюционного взрыва. Появилось много новых данных по этой фауне, особенно по древнейшим гастроподам. На основе интерпретации морфологически разнообразных кембрийских ископаемых показано, что моллюски классов Polyplacophora, Monoplacophora, Gastropoda и Bivalvia обособились на рубеже докембрия – кембрия, т.е., с нача-

ла палеонтологически документированной эволюционной истории типа (Пархаев, 2017).

В лаборатории протистологии, созданной в 1993 г., исследовались морские протисты фанерозоя, прежде всего, известковый наннопланктон, радиолярии, фораминиферы и другие группы микроскопических ископаемых организмов, в частности, известковые водоросли, остракоды и конодонты. Отдельное направление – каменноугольные палеопочвы и их микробиота. Широко применялся метод количественного палеоэкологического анализа сообществ для реконструкции обстановок древних морских бассейнов: по остракодам восстановлена история затопления шельфа моря Лаптевых в голоцене (Stepanova, 2006); по известковому наннопланктону реконструирован температурный режим морского бассейна Восточно-Европейской платформы на протяжении кампана и маастрихта (Овечкина, 2007); выявлена смена комплексов фузулинид как ответ на цикличность морского бассейна среднего карбона Подмосковья (Varanova et al., 2014). Выполнялась разработка стратиграфических схем каменноугольных и верхнемеловых отложений Восточно-Европейской платформы (Олферьев, Алексеев, 2005), осуществлены выбор и обоснование маркеров границ ряда ярусов каменноугольной системы международной хроностратиграфической шкалы. Детально изучена смена фораминифер в верхнем эоцене и олигоцене Камчатки, изучены известковые водоросли и фораминиферы верхнего визе и серпуховского яруса Подмосковья (Гибшман, 2003; Гибшман, Алексеев, 2017). Обобщены сведения о морфологии радиолярий, разработана новая систематика этой группы планктона (Афанасьева, Амон, 2006), изучены стратиграфическое значение и биогеография девонских радиолярий России. Выделены комплексы радиолярий верхнего мела Подмосковья. На юге Московской синеклизы впервые выявлены каменноугольные палеопочвы различного типа и использованы в циклическом анализе разрезов и детальной стратиграфии. В Подмосковье получена детальная палеонтологическая характеристика типовых разрезов серпуховского, московского, касимовского и гжельского ярусов, необходимая для обоснования их международного статуса (Махлина и др., 2001; Alekseev, Goreva, 2009).

В лаборатории моллюсков к этому времени объединились два основных направления, ранее разрабатывавшихся в самостоятельных лабораториях. Одно из них было связано с изучением пластинчатожаберных и брюхоногих моллюсков кайнозоя солоноватоводных морей, образывавшихся на месте закрывающегося океана Тетис. С этим направлением связаны работы Л.А. Невесской, Л.Б. Ильиной, О.В. Амитрова,

Н.П. Парамоновой, С.В. Попова, И.А. Гончаровой. Статьи и монографии по фауне этого региона увенчались появлением “Атласа литолого-палеогеографических карт Паратетиса”, в котором на современной и реконструированной основе отражена палеогеографическая история этого огромного моря, простиравшегося от Предальпийского прогиба до Средней Азии (Atlas..., 2000). Параллельно с этими исследованиями Л.А. Невесская (1998, 1999) создала уникальную двухтомную сводку “Этапы развития бентоса фанерозойских морей”, в которой дана характеристика бентосных сообществ морей, начиная с кембрийских. В последние годы своей жизни Невесская подготовила фундаментальный справочник по двустворчатым моллюскам, ставший современной версией тома “Основ палеонтологии” (Невесская и др., 2013).

В начале 2000-х годов была опубликована серия монографий (четыре тома) “Биогеография северного Перитетиса в позднем эоцене–раннем миоцене” (Northern Peri-Tethys biogeography during late Eocene–Early Miocene). В этих работах, на основе данных по разным группам морских и наземных организмов, рассмотрены стратиграфия и палеогеография бассейнов Западной Евразии с позднего эоцена до раннего миоцена, биогеография акваторий древнего Средиземноморья и Паратетиса и окружавшей их суши (С.В. Попов, О.В. Амитров). В последние годы изучение условий осадконакопления проводится международным коллективом с применением геохимических и палеомагнитных методов (Popov et al., 2016).

Второе направление, которое сейчас возглавляет заведующая лабораторией Т.Б. Леонова, было связано с изучением огромного разнообразия ископаемых головоногих моллюсков. Это направление ведет свое начало с работ В.Е. Руженцева, который, опираясь на опыт предшественников, прежде всего А.П. Карпинского, разработал методику всестороннего изучения аммоноидей. Эта методика стала основой реконструкции морфо-, онто- и филогенеза, происхождения палеозойских аммоноидей, путей и темпов их эволюции. Результаты этих исследований опубликованы во многих статьях и монографиях, которые принесли лаборатории заслуженный авторитет во всем мире (Leonova, 2002, 2011; Николаева, Богословский, 2005; Mitta, 2019). В изучении ископаемых наутилоидей большую роль играют монографии В.Н. Шиманского по цефалоподам девона–триаса. В последние десятилетия коллектив пополнился новыми сотрудниками, и тематика исследований заметно расширилась. Кроме традиционных филогенетических и биостратиграфических, появились работы морфо-экологической и биогеографической направленности (Barskov et al.,

2008). Были открыты богатейшие местонахождения пермских цефалопод и гастропод в пермских рифовых и околорифовых отложениях Кировской обл. и Башкортостана. Уже опубликованы многочисленные статьи и монографии по среднепермским (Barskov et al., 2014; Mazaev, 2015) и асельско–артинским моллюскам (Mazaev, 2019; Leonova, 2019). Эти исследования позволили значительно уточнить стратиграфию (сопоставить роудский ярус Международной шкалы с казанским ярусом Восточно-Европейской), а также расширить знания о биогеографии и экологии палеозойских цефалопод.

Начиная с 2006 г., лаборатория организует Всероссийскую конференцию “Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология, биостратиграфия”, на которую съезжаются практически все действующие цефалоподчики нашей страны и некоторые зарубежные коллеги.

Большая часть работ **лаборатории артропод** связана с изучением ископаемых насекомых. Сотрудники этой лаборатории во главе с Б.Б. Родендорфом стали признанными в мире основоположниками палеоэнтмологии. Восемьдесятые годы уже знаменитой в мире лаборатории начались с обобщения предшествующих успехов отечественной и мировой палеоэнтмологии в коллективной монографии “Историческое развитие класса насекомых” (1980), краткой, но позже развернутой в фундаментальный англоязычный гроссбух “History of Insects” (2002). Одновременно были опубликованы монографии по историческому развитию отдельных групп насекомых (Расницын, 1980) и по составу и структуре конкретных древних сообществ (Раннемеловое озеро Манлай, 1980). Коллективные палеоэнтмологические и палеобиоценологические исследования продолжались и далее. На базе обширных коллекций ископаемых насекомых, хранящихся в лаборатории (около 220 тыс. экз. по состоянию на конец 2019 г.), и с использованием всей доступной литературы и собственных наблюдений сотрудников при изучении зарубежных коллекций, выполнялись коллективные обобщающие работы по различным аспектам палеоэнтмологии и эволюционной биологии в целом, таким как динамика биологического разнообразия в палеозое (Aristov et al., 2013), разнообразии насекомых и его динамика в мелу и специально по данным ископаемых смол (Rasnitsyn et al., 2016), и, наконец, динамика разнообразия насекомых в целом с карбона поныне (Дмитриев и др., 2018). Развивались исследования теоретических аспектов эволюционной биологии, таких как общие и палеонтологические аспекты холистической (эпигенетической) теории эволюции и методология филогене-

тики, систематики и номенклатуры (Rasnitsyn, 2006; Расницын, 2020), палеоэкология и теория эволюционной биоценологии (Жерихин, 2003). Специальная работа была выполнена по истории и методологии палеоэнтмологических исследований (Жерихин и др., 2008). Все это происходило на фоне интенсивной рутинной работы по изучению ископаемых насекомых и по смежным биологическим направлениям, результатом которой были сотни публикаций в отечественных и зарубежных изданиях. Сотрудники лаборатории активно проводят полевые работы и собирают материал, как по всей России, так и за рубежом (в Монголии, Испании, США, сравнительный материал по реликтовым современным насекомым также в Чили и Австралии). Последние годы лаборатория посылает по два, иногда до четырех экспедиционных отрядов в год.

А.Г. Пономаренко показал, что в течение всего пермского времени ископаемые комплексы насекомых по доле возникающих и вымирающих семейств образуют последовательность, соответствующую их возрасту. На этапах падения разнообразия вымирание не растет, а наоборот, падает формообразование. Сделан вывод, что разнообразие растет или падает в большей степени по внутренним для биоты причинам, чем под внешним воздействием.

Лаборатория высших беспозвоночных объединяет с 1997 г. существовавшие ранее самостоятельно лабораторию брахиопод, более 20 лет возглавлявшуюся Г.А. Афанасьевой, лабораторию мшанок, руководимую Л.А. Висковой, и кабинет иглокожих, организованный в 1979 г. по инициативе Р.Ф. Геккера, во главе с А.Н. Соловьевым (рис. 7). Это слияние произошло из-за сокращения числа исследователей мшанок и брахиопод. Тем не менее, даже в таком усеченном виде специалисты по мшанкам и брахиоподам опубликовали значительное число работ по монографическому изучению крупных фаун и по отдельным систематическим группам (Афанасьева и др., 2003; Алексеева и др., 2006; Alekseeva et al., 2018; Koromylova, 2011). Л.А. Вискова (2008) описала уникальных раннемезозойских мшанок. Подробно история изучения мшанок в институте изложена в специальной статье (Viskova, Koromylova, 2011). И.Н. Мананков на основе монографического изучения карбоновых и пермских брахиопод обосновал стратиграфию и палеогеографические особенности территории Монголии в карбоне и перми. Планомерные сборы мезо-кайнозойских морских ежей, иглокожих из ордовика Ленинградской обл. и Эстонии, каменноугольных иглокожих Московской синеклизы и пермских иглокожих в Приуралье позволили собрать коллекции мирового значения. Ю.А. Арндт (1981) опубли-



Рис. 7. Лаборатория беспозвоночных у входа в здание ОБН, где располагается часть лабораторий института: Г.В. Миранцев, А. Эрнст (гость лаборатории из Германии), С.В. Рожнов, А.Н. Соловьев, С.С. Лазарев, А.В. Пахневич, А.В. Марков, Р.В. Горюнова, Г.А. Афанасьева, И.Н. Мананков, А.В. Коромылова, И.О. Ренге, А.А. Мадисон, Л.А. Вискова, В.Т. Антонова, О.Б. Вейс, В.Б. Кушлина. 2009 г.

ковал ряд монографий по ископаемым морским лилиям с уникальными данными по морфологии, симметрии и онтогенезу отдельных групп. В.Б. Кушлина тщательно изучила загадочных ордовикских больбопоритов и показала их экриноидную природу. С.В. Рожнов детально описал многие группы раннепалеозойских иглокожих, уделив особое внимание морфогенезу отдельных структур. Многие данные обобщены в монографии по морфогенезу пельматозойных иглокожих (Rozhnov, 2002). Изучение ордовикских отложений Ленинградской области позволило ему разработать модель развития ордовикской эволюционной радиации бентосной фауны; эта модель основывалась на выявлении обратных положительных связей между грунтами и жившими на них сообществами животных и цианобактерий. Каменноугольных морских лилий активно изучает молодой сотрудник лаборатории Г.В. Миранцев. Морских ежей с энтузиазмом изучали А.Н. Соловьев, Л.Г. Эндельман и А.В. Марков. Кабинет иглокожих, а затем и лаборатория, в которую он вошел, стал организационным центром изучения иглокожих, благодаря организации Всесоюзных/Все-российских конференций по этой группе. Это большая заслуга А.Н. Соловьева.

Все сотрудники лаборатории активно разрабатывали проблемы исторического и индивидуального морфогенеза изучаемых ими групп, активно участвуя в межинститутских конференциях и

коллоквиумах по морфогенезу, многократно организовывавшихся Палеонтологическим институтом. В рамках этого направления разработаны проблемы эволюции симметрии у иглокожих и четырехлучевых кораллов, проблемы регенерации и ее связь с возникновением колониальности у кораллов (Rozhnov, 2014a, b; Казанцева, Рожнов, 2018), реконструирован онтогенез строфоменидных брахиопод (Madison, Kuzmina, 2020).

Лаборатория палеоботаники была организована в 1994 г., с приходом в институт В.А. Красилова. В настоящее время ее возглавляет Н.Е. Завьялова. Направления работы лаборатории были заданы широким спектром научных интересов Красилова, включавших в себя морфологию ископаемых высших растений, систематику, филогению, палеоэкологию, общие вопросы эволюции (Krassilov, 2003, 2014). За время существования лаборатории пополнилась активно работающими сотрудниками (Н.В. Баженова, А.Б. Соколова, Е.В. Карасев, А.В. Баженов, Н.П. Маслова, Н.Е. Завьялова, М.В. Теклева, Т.С. Форапонова), среди которых много молодежи. В круг исследований входят ископаемые флоры (крупномерные остатки растений, споры и пыльца) от палеозоя до кайнозоя; в сравнительном плане — также и современные растения (Krassilov, 2010). Применяется обширный арсенал палеоботанических методов, включающих в себя как традиционную световую, так и сканирующую и трансмиссион-

ную электронную микроскопию, конфокальную лазерную микроскопию, компьютерную томографию. Мультидисциплинарные исследования выполняются в сотрудничестве с учеными различных направлений (геологами, ботаниками, палинологами, микологами) из многих лабораторий института, других институтов, университетов России и зарубежья.

В результате сопоставления данных электронной микроскопии и эпидермально-кутикулярного анализа получены неопровержимые доказательства того, что большинство загадочных девонских растений с толстой кутикулой являются сосудистыми растениями, а не проблематичными организмами, близкими водорослям или лишайникам, как ранее предполагалось (Broushkin, Gordenko, 2009).

Исследование палеофлористических изменений в позднепермское и раннетриасовое время на территории Московской синеклизы показало, что сокращение таксономического разнообразия носило постепенный характер, а резкая смена палеофлористических комплексов в пограничных отложениях связана с уменьшением числа проходящих и увеличением числа короткоживущих таксонов. Изучение листьев и генеративных структур пельтаспермовых птеридоспермов и вольциевых хвойных позволило предположить пути филогенетических преобразований этих групп в позднем палеозое. Показано, что вольциевые хвойные регулярно встречаются в отложениях ранней перми Русской платформы, и что они играли заметную роль в средне- и позднепермское время. Продолжаются работы, направленные на понимание экосистемных событий, происходящих в растительных сообществах перми и триаса Кузбасского и Тунгусского бассейнов; собран значительный объем данных о таксономическом составе палеофлористических комплексов из всех крупных разрезов на территории Западной Сибири; построены кривые изменения таксономического разнообразия для основных групп высших растений на границе перми и триаса Кузбасского бассейна (Karasev et al., 2019).

В ходе монографического изучения туронской флоры пустыни Негев исследовано более 40 видов ископаемых растений, преимущественно новых для науки, реконструированы сообщества растений, проанализированы следы фитофагии (Krassilov et al., 2005). На основе электронно-микроскопического изучения пыльцевых зерен ископаемых и современных представителей гнетофитов и платаноидов выявлена гомеоморфия палинологических признаков. Разработана классификация мезозойских гнетофитов; выделен подотдел антогнетофитов с переходными признаками от эугне-

тофитов к цветковым растениям. Восстановлена история семейства Platanaceae (Maslova, 2010). Проанализирован опыт многолетних исследований ультраструктуры оболочек ископаемых и современных пыльцевых зерен и спор высших растений, рассмотрены особенности интерпретации получаемых данных и перспективы применения новых методик для целей палиноморфологии (Zavialova et al., 2018).

Исследуются фитопатологические проявления у ископаемых растений, инициированные различными агентами. Развивается палеомикологическое направление, основанное на изучении морфологии микромицетов и палеоэкологических связей растений и грибов (Маслова и др., 2016).

Лаборатория палеоихтиологии разрабатывает классические направления палеонтологии рыб и бесчелюстных позвоночных, ее исследования охватывают интервал с начала палеозоя до наших дней. В основу научных изысканий положены работы Д.В. Обручева, представителя российской династии ученых-естествоиспытателей и основателя национальной, а позднее международной, школы палеоихтиологии. В лаборатории с помощью традиционных методов исследуются морфология, филогения и систематика первичных позвоночных, происхождение бесчелюстных и челюстноротых, а также происхождение тетрапод, закономерности исторической динамики палеобиоразнообразия низших позвоночных.

Обработка массива данных на видовом уровне позволила обобщить информацию в сводных томах "Бесчелюстные и древние рыбы" (отв. ред. Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева, 2004) и "Ископаемые колючеперые рыбы (Teleostei, Acanthopterygii)" (А.Ф. Банников, 2010) монографической серии "Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран".

Обширные исследования Л.И. Новицкой происхождения агнат и гнатостом позволили связать происхождение ветви челюстноротых (Gnathostomata) с двуноздревыми бесчелюстными и разработать сравнительную схему онтогенезов современных круглоротых и челюстноротых с привлечением дефинитивных бесчелюстных (Новицкая, 2015).

Изучение морфологии и эволюции палеозойских кистеперых, связанной с выходом позвоночных на сушу, проведенное Э.И. Воробьевой, выявило мозаичность и параллельность процессов перехода на более высокий морфофизиологический уровень развития (Воробьева, 1992). Открытие раннефаменской *Jakubsonia* доказало более раннее, чем конец позднего девона, происхождение тетрапод (Lebedev, 2004). При исследовании

основных закономерностей формирования твердых покровов позвоночных зав. лабораторией О.Б. Афанасьева (2019), базируясь на современных данных о строении экзоскелета у различных таксонов костнопанцирных бесчелюстных, показала, что многообразие в его строении достигается за счет комбинирования типов тканевых закладок дентиновой и костной ткани и способов их развития и основано на конечном числе вариантов развития.

Открытие новых пресноводных ихтиофаун в палеогене (1964 – конец 80-х гг.) и неогене (1959–2000 гг.) СССР и Монголии и их последующее изучение впервые создали документальную основу для реконструкции общей истории этих сообществ в кайнозое Голарктики. Е.К. Сычевская (1986, 1989) показала, что неогеновой и современной биогеографической структуре этих сообществ предшествовало принципиально иное пространственное распределение, унаследованное из позднего мела, выражавшееся в существовании на циркумбореальной суше Голарктики двух фаунистических областей – Амфипацифики и Амфиатлантики. А.Ф. Банников выявил систематический состав и палеообстановку важнейших кайнозойских местонахождений морских рыб Монте Болька и Монте Солане в Италии (Vapnikov, 2014 и др.), и на р. Пшехе на Северном Кавказе (где открыто несколько местонахождений разного возраста).

Основные направления исследований **лаборатории палеогерпетологии** – пермо–триасовые и позднемезозойские рептилии и амфибии, их морфология, систематика, филогения, а также палеоэкология, палеоихнология, биостратиграфия и тафономия. Последние результаты этих исследований были суммированы в серии монографий (Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран, 2008, 2012).

Акад. Л.П. Татаринев получил новые важные данные по морфологии и эволюции низших тетрапод и рассмотрел ключевые вопросы теории эволюции. Результаты исследований обобщены в монографии “Очерки по эволюции рептилий” (Татаринев, 2009). Выявленный им процесс широкого параллельного появления признаков млекопитающих среди предковых зверообразных рептилий, названного маммализацией, стал своеобразной “калькой” для выявления аналогичных процессов среди других групп животных и растений (артроподизация А.Г. Пономаренко, ангиосперматизация В.А. Красилова и др.).

М.Ф. Ивахненко обосновал выделение нового подкласса Parareptilia (Ивахненко, 1987), проведена ревизия всех зверообразных рептилий Восточной Европы и проанализирована их роль в

сообществах тетрапод (Ивахненко, 2001; Ivakhnenko, 2003).

М.А. Шишкин (совместно с В.Г. Очевым, СГУ) создал основу современной схемы биозональной стратификации континентального триаса Восточной Европы по позвоночным (Shishkin et al., 2000). Разработал и обосновал эпигенетическую теорию эволюции, опирающуюся на идею Шмальгаузена–Уддингтона об эволюционном процессе как системном преобразовании организации организмов. Представления данной теории о поддержании конечного (взрослого) равновесия системы развития как о реальном двигателе эволюционного процесса составляют альтернативу традиционным геноцентрическим представлениям о механизме эволюции (Шишкин, 2010; Shishkin, 2018).

Важным направлением исследований сотрудников лаборатории является изучение этапности развития фауны пермских и триасовых тетрапод Восточной Европы и двух биотических кризисов континентальной биоты – средне–позднепермского и пермо–триасового, самого масштабного в истории жизни на Земле. Была открыта новая Сундырская фауна позвоночных, характеризующая первый из этих кризисов, и подробно изучена терминальнопермская Вязниковская фауна с древнейшими в мире архозаврами, отражающая предкризисную дестабилизацию и смену сообществ на рубеже перми и триаса. Также детализирована история восстановления тетраподной фауны после пермо–триасового кризиса с выделением в раннем триасе не менее восьми эволюционных стадий. Изученная последовательность пермо–триасовых фаун тетрапод Восточной Европы не имеет аналогов в мире по детальности выделяемых этапов ее эволюции и может рассматриваться в качестве эталонной для межконтинентальных сопоставлений (Сенников, Голубев, 2017).

Были разработаны, уточнены и обоснованы по фауне тетрапод региональные стратиграфические схемы континентальных перми и триаса Восточной Европы. В Подмосковье открыта и описана среднеюрская континентальная фауна тетрапод, включающая динозавров (Алифанов, Сенников, 2001 и др.). Впервые в России обнаружены остатки древнейших позднепермских летающих рептилий – вейгельтизавров в Южном Приуралье, расширяющие наши представления об их морфологии и появлении планирующего полета у позвоночных (Буланов, Сенников, 2010). Установлены древнейшие известные на сегодняшний день случаи неопластических новообразований костной ткани у тетрапод.

Кабинет палеорнитологии был создан в 2012 г. для продолжения работ крупнейшего исследова-

теля ископаемых птиц Е.Н. Курочкина. В палеорнитологии одним из важнейших открытий оказалась описанная им находка в нижнемеловых отложениях Монголии древнейшей веерохвостой птицы амбиортуса (*Ambiortus dementievi*) – она впервые показала, что птицы современного типа уже существовали около 120 млн лет назад (Курочкин, 1982). Позднее в Монголии был найден и первый в истории науки практически полный скелет энанциорнисовой (“противоположной”) птицы трехмерной сохранности, описанный как *Nanantius valifanovi* (Kurochkin, 1996). Близкое родство современных (веерохвостых) и энанциорнисовых птиц казалось невероятным из-за фундаментального морфологического разрыва между этими группами (Курочкин, 2006), но недавнее открытие aberrantных энанциорнисов-пенгорнитид позволило разработать оригинальную гипотезу происхождения современных птиц от “противоположных” (Зеленков, 2017). Ключевой эволюционной инновацией, обусловившей “успех” современных птиц, представляется строение основного летательного сустава (Зеленков, 2017). Значительны достижения в изучении яичной скорлупы: собраны уникальные данные по разнообразию строения скорлупы у птиц (Mikhailov, 1997a), но также разработаны уже ставшие классическими в мировой науке принципы классификации ископаемой скорлупы позвоночных (Mikhailov, 1997b). С помощью ископаемой скорлупы реконструирована эволюция гигантских нелетающих птиц Старого Света, неожиданно показавшая восточноевропейское происхождение страусов (Mikhailov, Zelenkov, 2020). За последние 40 лет также были достигнуты значительные успехи в изучении кайнозойской эволюции птиц Северной Евразии. С территории бывшего Советского Союза и Монголии были описаны десятки новых таксонов (в том числе новые отряды и семейства), что впервые позволило пролить свет на эволюцию фаун птиц и отдельных групп птиц в палеогене и неогене. Эти достижения суммированы в первой монографической сводке по ископаемым птицам данного обширного региона (Зеленков, Курочкин, 2015). Наиболее яркие и неожиданные открытия последних лет включают в себя находки тропических птиц (попугаев, бородастиков) в миоцене Восточной Сибири (Zelenkov, 2016; Volkova, 2020), а также одних из самых крупных из когда-либо обитавших на Земле птиц – нелетающих гигантов *Pachystruthio* – в плейстоцене Крыма (Zelenkov et al., 2019).

Лаборатория млекопитающих является одной из старейших в институте. С ней связаны имена К.К. Флерова, Е.И. Беляевой, И.А. Дуброво, Н.С. Шевыревой, В.Ю. Решетова. Долгое время лабораторией руководил Б.А. Трофимов, а после

него А.К. Агаджанян, которого в последние годы сменил А.В. Лопатин. Сотрудниками лаборатории получены принципиально новые по объему и временному охвату материалы по мезозойским млекопитающим Сибири и Монголии, проанализированы и обобщены данные по морфологии и филогении млекопитающих от позднего триаса до современности в мировом масштабе. Проанализирована по молекулярным данным современная систематика плацентарных млекопитающих, согласно которой они группируются в четыре надотрядных таксона (*Xenarthra*, *Afrotheria*, *Euarchontoglires* и *Laurasiatheria*). Показано, что палеонтологическая летопись является единственным способом тестирования филогенетических гипотез, полученных на рецентном материале молекулярными и морфологическими методами (Аверьянов, Лопатин, 2014). Полученные за последние годы палеонтологические данные свидетельствуют, что к середине мелового периода мезозойские млекопитающие реализовали все основные адаптации, аналогичные адаптациям современных *Mammalia* мелкоразмерного класса, кроме активного машущего полета (Lopatin, Averianov, 2009). Новые палеонтологические и эмбриологические данные по морфогенезу слуховых косточек демонстрируют параллельное развитие звукопередаточного механизма среднего уха у плацентарных, сумчатых и однопроходных, а также обосновывают независимое происхождение ряда древних групп в пределах *Mammaliaformes* (Лопатин, 2018).

Установлено геологическое время формирования плацентарности как комплекса признаков длительного вынашивания эмбриона в начале кайнозоя. Показано, что оно явилось спусковым механизмом ускоренной прогрессивной эволюции центральной нервной системы *Eutheria* (Агаджанян, 2003). Разработана новая глубокая и всеобъемлющая модель эволюции оленеобразных (*Cervidae*), и в свете современных данных – концепция макроэволюции (Vislobokova, 2012, 2017). За последние годы создана детальная модель эволюции отряда зайцеобразных, предложена новая модель происхождения и адаптивной радиации отряда *Insectivora* и создана новая схема эволюции полевок (*Arvicolidae*) – основных зеленоядных млекопитающих Старого Света в мелкоразмерном классе (Агаджанян, 2009). На основании полученных данных разработана биостратиграфия плиоценовых и плейстоценовых отложений европейской части России. Ее основные результаты вошли в современную стратиграфическую схему неоген–плейстоцена Русской платформы. Эта выдающаяся работа А.К. Агаджаняна была представлена на Государственную премию.

На основании данных молекулярной генетики интернациональным коллективом исследовате-

лей установлено, что во второй половине плейстоцена на Алтае обитал не только неандерталец, но и генетически обособленный другой вид рода Homo – *H. denisensis*. Изучение палеонтологических материалов палеолитических памятников Северо-Западного Алтая позволило восстановить условия обитания, биоресурсы и вероятные пути миграции палеолитического человека этого региона.

Межинститутская лаборатория бактериальной палеонтологии земных и внеземных объектов была образована в 1999 г. после публикации статьи в “*Geochemistry International*” о находках ископаемых микроорганизмов в метеорите Мурчисон и доклада на Президиуме Академии наук об этих результатах в 1999 г. В это время в Академии наук был создан Совет по астробиологии при Президиуме РАН. Аналогичные результаты по Мурчисону были получены в NASA в отделении Хансвилл Р. Хувером, после чего Хувер прилетел в Москву, и начались совместные работы NASA и Палеонтологического ин-та. Началось исследование всех углистых хондритов, которое показало наличие в этом классе метеоритов многочисленных фоссильных остатков. С этого времени в разных странах стала бурно развиваться астробиология, создавались новые журналы. Уже в 2004 г. состоялось международное совещание по перспективам в астробиологии (*Perspectives in Astrobiology*, IOS Press, NATO Science Series, V. 366) под эгидой NATO, организаторами и участниками которого были российские ученые, в том числе и из Палеонтологического института. Развитие астробиологических исследований выразилось в создании при SPIE специальной секции астробиологии, которая проводила ежегодные заседания в США и опубликовала, как уже говорилось выше, серию трудов этой секции. Более того, уже в 2011 г. был опубликован атлас “Ископаемые бактерии”, в создании которого участвовали, в основном, сотрудники Палеонтологического института. Результаты астробиологических работ в ПИНе были также опубликованы в многотомном совместном труде Академии наук и NASA в серии “*Space, Biology and Medicine*”. В это же время была создана специальная астробиологическая группа при Объединенном институте ядерных исследований, которая, совместно с сотрудниками ПИНа, Ин-та микробиологии и NASA, опубликовала монографию по исследованию органических остатков метеорита Оргей.

Сотрудники лабораторий не замыкались в узкой теме исследований таксономической группы, но объединялись с сотрудниками других лабораторий и других институтов и учреждений для решения более общих проблем. Прежде всего, лаборатории объединяет работа по общеинститут-

ским темам. Сейчас их пять, и в них участвуют все научные сотрудники в разных комбинациях. Не меньшую роль играют различные объединения научных сотрудников по тем или иным проектам, которые организуются инициативными группами часто в виде грантов РФФИ, РНФ, программ Президиума РАН и в рамках постоянно действующих семинаров.

В 80-х годах был успешно реализован проект “Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя” в виде серии из семи монографий под редакцией В.Н. Шиманского и А.Н. Соловьева. Во главе этой темы стоял акад. В.В. Меннер. Итоги исследования были подведены в монографии “Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира” (Шиманский, Соловьев, 1982). Небольшие группы сотрудников объединялись для получения инициативных грантов Российского фонда фундаментальных исследований. За время существования этого фонда, организованного в 1992 г., сотрудниками института было получено более 200 грантов. В последние годы было получено несколько важных грантов Российского научного фонда, позволивших организовать интересные междисциплинарные исследования. Но особенно широко междисциплинарные исследования в самых разных комбинациях и аспектах развивались в рамках Программы фундаментальных исследований Президиума РАН. Начинаясь под названием “Эволюция биосферы” в 2003 г., она продолжалась в течение 17 лет под разными названиями, но основу ее составляли работы по происхождению и эволюции биосферы. Палеонтологический институт, будучи головным институтом, принимал активное участие в программе Президиума. В этой программе, кроме ПИНа, принимали участие многие институты Сибирского отделения РАН, Москвы, С.-Петербурга, Дальневосточного и Уральского отделений РАН. В программе активно участвовали выдающиеся ученые – Н.Л. Добрецов, А.Э. Конторович, В.Н. Пармон, Н.А. Колчанов, А.С. Спиринов, А.Б. Четверин, Г.А. Заварзин, Е.А. Бонч-Осмоловская, Ю.В. Наточин, С.Г. Инге-Вечтомов, Н.К. Янковский, Э.М. Галимов, А.И. Григорьев, С.В. Шестаков, А.П. Деревянко и др. В результате было выпущено более десяти выпусков трудов–отчетов из серии монографий и проведена серия международных совещаний в Новосибирске, Москве и за рубежом. За время существования этой программы были достигнуты замечательные результаты в области изучения астрокатализа, симптоматики кризисов биосферы и многих проблем эволюционной биологии. Руководителями этой программы в разное время были Н.Л. Добрецов, Г.А. Заварзин, Э.М. Галимов и А.Ю. Розанов. Исследо-

вания по этой программе породили ряд новых направлений исследований.

Другая важная программа Президиума РАН, в которой участвовал институт, была посвящена изучению биоразнообразия. Институт курировал направление по палеобиоразнообразию.

Опираясь на структуру этих программ, в институте стали активно развиваться междисциплинарные исследования в рамках периодически организуемых конференций “Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии”, которые в последние годы дополнились постоянно действующим одноименным коллоквиумом, каждое заседание которого было посвящено конкретной проблеме эволюционной биологии развития.

Расширение и интенсификация научной деятельности института потребовали расширения возможности публикации результатов исследований. Главный редактор “Палеонтологического журнала” А.Ю. Розанов сумел добиться постепенного существенного увеличения его объема с 4 до 12 номеров. Это явилось значительным событием в развитии палеонтологических работ в ПИНе и, вообще, в стране. При этом половина журнала издавалась на русском и английском языках, а половина — только на английском. Журнал всегда был очень популярен у палеонтологической общественности мира, и во времена активного журнального обмена ПИН отправлял “Палеонтологический журнал” в зарубежные страны, взамен получая довольно широкий спектр журналов, издающихся в других странах. Увы, к началу 2000-х эта практика резко сократилась. В институте появилась собственная издательская база, способная создавать макеты книг для типографии, издавать небольшие брошюры и печатать постеры. Основная роль в ее организации и функционировании принадлежит М.К. Емельяновой.

При институте активно работает Научный совет по палеобиологии и развитию органического мира Отделения биологических наук РАН, успешно координирующий многие палеонтологические исследования в России. Этот совет долгое время возглавлял А.Ю. Розанов, а благодаря активности секретаря Л.Н. Большаковой регулярно печатались отчеты о его деятельности. Необходимая координация исследований осуществляется и через активную деятельность сотрудников в Палеонтологическом обществе при Академии наук (ВПО), которому в 2018 г. исполнилось 100 лет. Президентом общества были Б.С. Соколов и А.Ю. Розанов, вице-президентом — С.В. Рожнов, а многие сотрудники — членами Совета ВПО. ВПО является организующей и цементирующей субстанцией для палеонтологов всей

страны. Проводятся ежегодные сессии ВПО. Работа сессий ВПО прерывалась только во время блокады Ленинграда и в 2020 г. — из-за пандемии коронавирусной инфекции. Институт помог возрождению публикации “Трудов Палеонтологического общества” после длительного перерыва, связанного с распадом Советского Союза. Институт организовал ежегодную Школу молодых палеонтологов, на которой молодежь выступает со своими докладами и слушает лекции ведущих палеонтологов (рис. 8). Эту школу хорошо дополняет организованная А.С. Алексеевым ежегодная конференция “Палеострат”. Большие достижения института во многом связаны с творческой научной обстановкой и теплой благожелательной атмосферой, царящей в коллективе. Это было бы невозможно без женщин с особым складом заботливого и благожелательного характера, ярко проявлявшегося у И.Д. Сукачевой, М.Б. Борисоглебской, Е.В. Шнитниковой, Н.В. Егоровой, Н.К. Гончаровой и многих других сотрудниц института.

Такая обширная и результативная творческая работа научного коллектива была бы невозможна без замечательной команды других подразделений института: АУПа, препараторской, мастерских. Многие люди из этих подразделений фактически, как и большинство научных сотрудников, связали почти всю свою взрослую жизнь с институтом. Это А.В. Голованов, А.Н. Колянс, А.Г. Тюваев, С.В. Болотин, Ю.Ф. Орудов, В.Г. Баранников, В.Н. Мироманов, А.И. Аникин, С.А. Харитонов, В.Т. Антонова, В.Н. Качанова, и многие другие.

За 90 лет существования института произошли многие изменения в методах и направлениях работы. Исследования одних групп затухали, других групп, наоборот, интенсифицировались. Многие исследования беспозвоночных сначала определялись необходимостью разработки морфологии и систематики групп, важных для стратиграфических исследований. Таковы были подходы к изучению брахиопод, мшанок, кораллов, фузулинид, моллюсков. В меньшей степени это касалось позвоночных животных. Но с самого начала А.А. Борисьяком была определена биологическая направленность работ института, которая проявлялась в результатах работ по всем группам. Видимо, этим объясняется относительно слабое развитие исследований по гиперстратиграфическим группам, связанным с микропалеонтологическими методами. Лишь в последнее время они усилились после создания лаборатории протистологии. Поэтому в настоящее время ярко проявляется тенденция к изучению таксонов, позволяющих связать их с современными проблемами эволюционной биологии развития, ключевыми про-



Рис. 8. Дирекция института на Школе молодых палеонтологов (С.В. Рожнов, А.Ю. Розанов, А.В. Лопатин). 2014 г.

блемами эволюции биосферы и развития биоразнообразия. Несмотря на такую значительную биологическую направленность исследований института, основой палеонтологии по-прежнему остается необходимость тщательного изучения геологических условий залегания ископаемых остатков, их стратиграфического и географического распространения. Особую роль приобретает палеонтологическое изучение древнейших докембрийских толщ, важное не только для понимания первых этапов развития биосферы, но и для разработки актуальных астробиологических проблем.

Таким образом, быстрое развитие палеонтологии, обусловленное широкими стратиграфическими исследованиями и геологической съемкой обширной территории, начинает стимулироваться запросами современной биологии развития и необходимостью изучения истории становления биосферы для преодоления кризисных ситуаций в ее дальнейшем развитии. Широкие возможности Палеонтологического института и всей российской палеонтологии уверенно вписываются в эти доминирующие в мире направления исследований и подтверждаются тем научным фундаментом, который был создан за все время существования института. Реализовать эти возможности и решить стоящие перед институтом задачи помогает характерный для коллектива творческий энтузиазм, способный преодолеть мертвящий бюрократизм в организации науки, столь усилившийся в последнее время.

* * *

Авторы сердечно благодарят сотрудников института А.К. Агаджаняна, О.Б. Афанасьеву, Е.А. Жегалло, Н.Е. Завьялову, Н.В. Зеленкову, Т.Б. Леонову, А.П. Расницына, А.Г. Сенникова за плодотворное обсуждение материалов статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А.О., Лопатин А.В.* Происхождение плацентарных млекопитающих: современное состояние проблемы // Зоол. журн. 2014. Т. 93. № 7. С. 798–813.
- Агаджанян А.К.* Вопросы ранней радиации млекопитающих // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 78–91.
- Агаджанян А.К.* Мелкие млекопитающие плиоцен–плейстоцена Русской равнины. М.: Наука, 2009. 676 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 289).
- Алексеева Р.Е., Афанасьева Г.А., Барабашева Е.Е., Грунт Т.А., Комаров В.Н., Оленева Н.В., Пахневич А.В., Роганов Г.В., Шишкина Г.Р., Эйхвальд Т.П.* Брахиоподы и стратиграфия девона Монголо-Охотской области. Дальний Восток и Восточное Забайкалье России. Монголия. М.: Наука, 2006. 365 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 285).
- Алифанов В.Р., Сенников А.Г.* Об открытии остатков динозавров в Подмоскowie // Докл. АН. 2001. Т. 376. № 1. С. 73–75.
- Арендт Ю.А.* Трехрукие морские лилии. М.: Наука, 1981. 194 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 189).
- Астафьева М.М., Герасименко Л.М., Гептнер А.Р., Жегалло Е.А., Жмур С.И., Карпов Г.А., Орлеанский В.К., Пономаренко А.Г., Розанов А.Ю., Сумина Е.Л., Ушатинская Г.Т., Хувер Р., Школьник Э.Л.* Ископаемые бакте-

рии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах. М.: ПИН РАН, 2011. 172 с.

Афанасьева Г.А., Алексеева Р.Е., Лазарев С.С., Мананков И.Н. и др. Палеонтология Монголии. Брахиоподы. М.: Наука, 2003. 255 с.

Афанасьева М.С., Амон Э.О. Радиолярии. М.: ПИН РАН, 2006. 320 с.

Афанасьева О.Б. Экзоскелет позвоночных: геометрические закономерности формирования рельефа панциря у ранних бесчелюстных (Agnatha, Vertebrata) // Докл. АН. 2019. Т. 489. № 1. С. 99–102.

Банников А.Ф. Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые колючеперые рыбы (Teleostei, Acanthopterygii) / Ред. Парин Н.В. М.: ГЕОС, 2010. LXI+244 с.

Буланов В.В., Сенников А.Г. Новые данные по морфологии пермских планирующих диапсид (Weigeltisauridae) Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2010. № 6. С. 81–93.

Варламов А.И., Григорьева Н.В., Журавлев А.Ю., Журавлева И.Т., Репина Л.Н., Розанов А.Ю., Шабанов Ю.Я. Описание разрезов. Ярусное расчленение нижнего кембрия. Стратиграфия / Ред. Розанов А.Ю., Соколов Б.С. М.: Наука, 1984. С. 20–22.

Варламов А.И., Розанов А.Ю., Хоментовский В.В., Шабанов Ю.Я., Абаимова Г.П., Демиденко Ю.Е., Карлова Г.А., Коровников И.В., Лучинина В.А., Киприянова Л.Д., Пархаев П.Ю., Пегель Т.В., Скорлотова Н.А., Сундуков В.М., Сухов С.С., Федоров А.Б., Киприянова Л.Д. Кембрий Сибирской платформы. Кн. 1: Алдано-Ленский регион: 13-я Междунар. полевая конф. раб. гр. по ярусному расчленению кембрийской системы, Якутия, Россия, 20 июля–1 авг. 2008 / Ред. Розанов А.Ю., Варламов А.И. М.–Новосибирск, 2008. 297 с.

Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Т. 1. Палеонтология. М.: Наука, 1985. 221 с.

Вискова Л.А. Новые стенолемные мшанки из юры центра европейской части России (Москва, Подмосковье и Костромская область) // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 46–53.

Воробьева Э.И. Проблема происхождения наземных позвоночных. М.: Наука, 1992. 344 с.

Воронин Ю.И., Воронова Л.Г., Григорьева Н.В., Дроздова Н.А., Жегалло Е.А., Журавлев А.Ю., Рагозина А.Л., Розанов А.Ю., Саютина Т.А., Сысоев В.А., Фонин В.Д. Граница докембрия и кембрия в геосинклинальных областях (опорный разрез Саланы-Гол, МНР). М.: Наука, 1982. 152 с. (Тр. ССМПЭ. Вып. 18).

Воронова Л.Г., Дроздова Н.А., Есакова Н.В., Жегалло Е.А., Журавлев А.Ю., Розанов А.Ю., Саютина Т.А., Ушатинская Г.Т. Ископаемые нижнего кембрия гор Маккензи (Канада) / Ред. Розанов А.Ю. М.: Наука, 1987. 108 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 224).

Гибишман Н.Б. Характеристика фораминифер стратотипа серпуховского яруса в карьере Заборье (Подмосковье) // Стратигр. Геол. корреляция. 2003. Т. 11. № 1. С. 39–63.

Гибишман Н.Б., Алексеев А.С. Морская альгофлора поздневизейского (ранний карбон) Подмосквовного бассейна // Палеонтол. журн. 2017. № 3. С. 86–96.

Горюнова Р.В. Филогения палеозойских мшанок. М.: Наука, 1996. 165 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 267).

Дмитриев В.Ю., Аристов Д.С., Башкуев А.С., Василенко Д.В., Вришанский П., Горохов А.В., Лукашевич Е.Д., Мостовский М.Б., Пономаренко А.Г., Попов Ю.А., Расницын А.П., Синиченкова Н.Д., Сукачева И.Д., Храмов А.В., Шмаков А.С., Тарасенкова М.М. Разнообразие насекомых от карбона до современности // Палеонтол. журн. 2018. № 6. С. 21–31.

Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: КМК, 2003. 544 с.

Жерихин В.В., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. Введение в палеоэнтомологию. М.: КМК, 2008. 371 с.

Зеленков Н.В. Раннемеловые энантиорнисовые птицы (Aves, Ornithothoraces) и становление морфологического типа Ornithuomorpha // Палеонтол. журн. 2017. № 6. С. 62–77.

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Класс Aves // Ископаемые рептилии и птицы. Ч. 3 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2015. С. 86–290.

Иванцов А.Ю. Следы жизнедеятельности докембрийских многоклеточных животных – “вендобионтов” и “моллюсков” // Стратигр. Геол. корреляция. 2013. Т. 21. № 3. С. 8–21.

Ивахненко М.Ф. Пермские парарептилии СССР. М.: Наука, 1987. 160 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 223).

Ивахненко М.Ф. Тетраподы Восточно-Европейского плаката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь, 2001. 200 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 283).

Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы / Ред. Новицкая Л.И. М.: ГЕОС, 2004. 436 с.

Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Ч. 1 / Ред. Ивахненко М.Ф., Курочкин Е.Н. М.: ГЕОС, 2008. 348 с.

Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Ч. 2 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В. М.: ГЕОС, 2012. 388 с.

Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. 269 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 175).

Казанцева Е.С., Рожнов С.В. Массовое появление регенерационных почек у одиночного коралла *Bothrophylum conicum* Trd (Rugosa) в подмосковном карбоне // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии и гетерохронии, гетеротопии и аллометрия. М.: ПИН РАН, 2018. С. 103–121.

Кембрий Сибирской платформы. Кн. 2: Северо-восток Сибирской платформы: 13-я Междунар. полевая конф. Раб. гр. по ярусному расчленению кембрийской системы, Якутия, Россия, 20 июля–1 авг. 2008 / Ред. Розанов А.Ю., Варламов А.И. М.–Новосибирск, 2008. 138 с.

- Курочкин Е.Н. Новый отряд птиц из нижнего мела Монголии // Докл. АН СССР. 1982. Т. 262. № 2. С. 452–455.
- Курочкин Е.Н. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 3. С. 283–297.
- Лопатин А.В. Современные данные о происхождении и ранней радиации млекопитающих // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 8. С. 1013–1020.
- Лопатин А.В. 50 лет Совместной Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции // Палеонтол. журн. 2019. № 3. С. 3–14.
- Маслова Н.П., Василенко Д.В., Кодрул Т.М. Исследование фитопатологии ископаемых растений: новые данные, вопросы классификации // Палеонтол. журн. 2016. № 2. С. 97–104.
- Махлина М.Х., Алексеев А.С., Горева Н.В., Горюнова Р.В., Исакова Т.Н., Косовая О.Л., Лазарев С.С., Лебедев О.А., Школин А.А. Средний карбон Московской синеклизы (южная часть). Т. 2. Палеонтологическая характеристика. М.: Научн. мир, 2001. 328 с.
- Невеская Л.А. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Ч. I. Палеозой. М.: Наука, 1998. (Тр. ПИН РАН. Т. 270).
- Невеская Л.А. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Ч. II. Мезозой, кайнозой. М.: Наука, 1999. 203 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 274).
- Невеская Л.А., Попов С.В., Гончарова И.А., Гужов А.В., Янин Б.Т., Полуботко И.В., Бяков А.С., Гаврилова В.А. Двустворчатые моллюски России и сопредельных стран в фанерозое. М., 2013. 524 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 294).
- Николаева С.В., Богословский Б.И. Девонские амmonoидеи. IV. Климении (Подотряд Clumeniina). М.: Наука, 2005. 220 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 287).
- Новицкая Л.И. Предшественники рыб, бесчелюстные – начало пути к человеку. М.: ГЕОС, 2015. 336 с.
- Овечкина М.Н. Известковый нанопланктон верхнего мела (кампан и маастрихт) юга и востока Русской плиты. М.: Наука, 2007. 352 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 288).
- Олферьев А.Г., Алексеев А.С. Стратиграфическая схема верхнемеловых отложений Восточно-Европейской платформы. Объяснительная записка. М.: ПИН РАН, 2005. 203 с.
- Палеонтологический институт Академии наук СССР. 1930–1980 / Ред. Татаринцев Л.П., Невеская Л.А., Розанов А.Ю., Шиманский В.Н. М.: Наука, 1980. 95 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 184).
- Пархаев П.Ю. Происхождение и ранняя эволюция типа Mollusca // Палеонтол. журн. 2017. № 6. С. 91–112.
- Раннемеловое озеро Манлай. М.: Наука, 1980. 91 с. (Тр. ССМПЭ. Вып. 13).
- Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980. 192 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 174).
- Расницын А.П. Философия эволюционной биологии // Журн. общ. биол. 2020. Т. 81. № 1. С. 54–80.
- Рожнов С.В., Розанов А.Ю., Барсболд Р., Ариунчимэг Я. Исследования ископаемых беспозвоночных в Монголии // Историко-биологические исследования. 2014. Т. 6. № 4. С. 29–42.
- Рожнов С.В. 50 лет Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции. Итоги. М.: РАН, 2019. 175 с.
- Розанов А.Ю., Дебрени Ф., Журавлев А.Ю. Правильные археозоиаты. М.: Наука, 1989. 198 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 233).
- Розанов А.Ю., Жегалло Е.А. К проблеме генезиса древних фосфоритов Азии // Литол. и полезн. ископ. № 3. С. 67–82.
- Розанов А.Ю., Заварзин Г.А., Герасименко Л.М., Жегалло Е.А., Ушатинская Г.Т., Раабен М.Е., Орлеанский В.К., Школьник Э.Л., Сергеев В.Н., Хувер Р., Абызов С.С., Воробьева Е.А., Соина В.С., Звягинцев Д.Г., Гиличинский Д.А. Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН, 2001. 152 с.
- Розанов А.Ю., Лопатин А.В., Рожнов С.В., Счастливецва Н.П., Новиков И.В., Пахневич А.В., Лебедев О.А., Буланов В.В., Алифанов В.Р., Курочкин Е.Н., Агаджанян А.К., Губин Ю.М., Захаренко Г.В. Палеонтологический музей имени Ю.А. Орлова / Ред. Лопатин А.В. М.: ПИН РАН, 2012. 320 с.
- Розанов А.Ю., Пархаев П.Ю., Демиденко Ю.Е., Карлова Г.А., Коровников И.В., Шабанов Ю.Я., Иванцов А.Ю., Луцинина В.А., Малаховская Я.Е., Мельникова Л.М., Наймарк Е.Б., Пономаренко А.Г., Скорлотова Н.А., Сундуков В.М., Токарев Д.А., Ушатинская Г.Т., Киприянова Л.Д. Ископаемые стратотипов ярусов нижнего кембрия / Ред. Пархаев П.Ю. М.: ПИН РАН. 2010. 230 с.
- Розанов А.Ю., Рожнов С.В., Юсупова Т.И. Крупнейшая из экспедиций в практике мировой палеонтологической науки: к 50-летию Совместной Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции // Вестн. РАН. 2020. Т. 90. № 8. С. 65–76.
- Сенников А.Г., Голубев В.К. Последовательность пермских фаун тетрапод Восточной Европы и пермо-триасовый экологический кризис // Палеонтол. журн. 2017. № 6. С. 30–41.
- Соколов Б.С. Очерки становления венда. М.: КМК, 1997. 154 с.
- Сычевская Е.К. Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии. М.: Наука, 1986. 157 с. (Тр. ССМПЭ. Вып. 29).
- Сычевская Е.К. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии. М.: Наука, 1989. (Тр. ССМПЭ. Вып. 39).
- Татаринцев Л.П. Очерки по эволюции рептилий. М.: ГЕОС, 2009. 277 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 291).
- Фауна и биостратиграфия нижнего кембрия Монголии. М.: Наука, 1996. 216 с. (Тр. ССМПЭ. Вып. 46).
- Федонкин М.А. Беломорская биота венда (докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы). М.: Наука, 1981. 99 с. (Тр. ГИН АН СССР. Т. 342).

- Федонкин М.А.* Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции Metazoa. М.: Наука, 1987. 174 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 226).
- Шиманский В.Н., Соловьев А.Н.* Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира. М.: Наука, 1982. 40 с.
- Шишкин М.А.* Эволюционная теория и научное мышление // Палеонтол. журн. 2010. № 6. С. 3–17.
- Школьник Э.Л., Жегалло Е.А., Герасименко Л.М., Шувалова Ю.В.* Углеродистые породы и золото в них бассейна Витватерсранд, ЮАР – исследование с помощью электронного микроскопа. М.: Эслан, 2005. 120 с.
- Школьник Э.Л., Жегалло Е.А., Еганов Э.А., Богатырев Б.А., Бугельский Ю.Ю., Новиков В.М., Слукин А.Д., Жуков В.В., Мыскин В.И., Одокий Б.Н., Георгиевский А.Ф.* Биоморфные структуры в бокситах (по результатам электронно-микроскопического изучения). М.: Эслан, 2004. 184 с.
- Школьник Э.Л., Тан Тяньфу, Еганов Э.А., Батурин Г.Н., Розанов А.Ю., Жегалло Е.А., Сюз Яосун, Юй Цунлю, Джел К., Пайпер Д., Медрано М.* Природа фосфатных зерен и фосфоритов крупнейших бассейнов мира. Владивосток: Дальнаука, 1999. 207 с.
- Alekseev A.S., Goreva N.V.* (eds). Type and reference Carboniferous sections in the south part of the Moscow Basin. Field trip guidebook, August 11–12, 2009 of the Intern. Field Meeting of the I.U.G.S. Subcommittee on Carboniferous Stratigr. “The historical type sections, proposed and potential GSSP of the Carboniferous in Russia”. М.: PIN RAS, 2009. 137 p.
- Alekseeva R.E., Afanasjeva G.A., Grechishnikova I.A., Oleneva N.V., Pakhnevich A.V.* Devonian and Carboniferous brachiopods and biostratigraphy of Transcaucasia // Paleontol. J. 2018. V. 52. № 8, 9.
- Aristov D.S., Bashkuev A.S., Golubev V.K., Gorochov A.V., Karasev E.V., Kopylov D.S., Ponomarenko A.G., Rasnitsyn A.P., Rasnitsyn D.A., Sinitshenkova N.D., Sukatsheva I.D., Vassilenko D.V.* Fossil insects of the Middle and Upper Permian of European Russia // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 7. P. 641–832.
- Astashkin V.A., Belyaeva G.V., Esakova N.V., Osadchaya D.V., Pakhomov N.N., Pegel' T.V., Repina L.N., Rozanov A.Yu., Zhuravlev A.Yu.* The Cambrian System of the Foldbelts of Russia and Mongolia. Correlation Chart and Explanatory Notes. Trondheim, Norway: Intern. Union of Geol. Sci., Geol. Surv. of Norway, 1995. 132 p.
- Astashkin V.A., Pegel' T.V., Repina L.N., Rozanov A.Yu., Shabanov Yu.Ya., Zhuravlev A.Yu., Sukhov S.S., Sundukov V.M.* The Cambrian System on the Siberian Platform. Correlation Chart and Explanatory Notes // Intern. Union of Geol. Sci. Herndon. 1991. Publ. № 27. 133 p.
- Atlas of the Peri-Tethys Paleogeographic maps, vol. “Tertiary” Explonatory Notes. Mem. of Peri-Tethys Programme (S. Popov, I.A. Gontcharova, L.B. Ilyina et al.). P., 2000. Maps 17–23.
- Bannikov A.F.* The systematic composition of the Eocene actinopterygian fish fauna from Monte Bolca, northern Italy, as known to date // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2014. V. 15. P. 23–33.
- Baranova D.V., Kabanov P.B., Alekseev A.S.* Fusulinids (Foraminifera), lithofacies and biofacies of the Upper Moscovian (Carboniferous) of the southern Moscow Basin and Oka-Tsna Swell // Paleontol. J. 2014. V. 48. № 7. P. 701–849.
- Barskov I.S., Boiko M.S., Konovalova V.A., Leonova T.B., Nikolaeva S.V.* Cephalopods in the marine ecosystems of the Paleozoic // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 11. P. 1167–1284.
- Barskov I.S., Leonova T.B., Shilovsky O.P.* Middle Permian cephalopods of the Volga-Ural region // Paleontol. J. 2014. V. 48. № 13. P. 1331–1414.
- Broushkin A.V., Gordenko N.V.* Istchenkophyton filiciforme gen. et sp. nov., a new small vascular plant with thick cuticle from the Devonian of Voronezh Region (European Russia) // Paleontol. J. 2009. V. 43. № 10. P. 1202–1216.
- History of Insects / Eds Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dodrecht etc.: Kluwer Acad. Publ., 2002. 517 pp.
- Ivakhnenko M.F.* Eotherapsids from the East European Placket (Late Permian) // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. 4. P. 339–465.
- Ivantsov A.Yu., Nagovitsyn A.L., Zakrevskaya M.A.* Traces of locomotion of Ediacaran macroorganisms // Geosciences. 2019a. 9, 395.
<https://doi.org/10.3390/geosciences9090395>
- Ivantsov A.Yu., Zakrevskaya M.A., Nagovitsyn A.L.* Morphology of integuments of the Precambrian animals, Proarticulata // Invertebrate Zool. 2019b. V. 16. № 1. P. 19–26.
- Karasev E., Forte G., Coiro M., Kustatscher E.* Mutoviaspermum krassilovii gen. et sp. nov.: A peculiar compound ovuliferous conifer cone from the Lopingian (Late Permian) of European Russia (Vologda Region) // Intern J. Plant Sci. 2019. V. 180. № 8. P. 779–799.
- Koromysova A.V.* Bryozoans of the Latorp and Volkhov horizons (Lower–Middle Ordovician) of the Leningrad Region // Paleontol. J. 2011. V. 45. № 8. P. 887–980.
- Krassilov V.A.* Terrestrial paleoecology and global changes. Sofia: Pensoft, 2003. 464 p.
- Krassilov V.A.* Cercidiphyllum and fossil allies: morphological interpretation and general problems of plant evolution and development. Sofia: Pensoft, 2010. 151 p.
- Krassilov V.* Evolution: System Theory. Sofia: Pensoft, 2014. 414 p.
- Krassilov V.A., Lewy Z., Nevo E., Silantjeva N.* Turonian flora of Southern Negev, Israel. Sophia: Pensoft, 2005. 252 p.
- Kurochkin E.N.* A new enantiornithid of the Mongolian Late Cretaceous, and a general appraisal of the infraclass Enantiornithes (Aves). М.: PIN RAS, 1996. 55 p.
- Lebedev O.A.* A new tetrapod Jakobsonia livnensis from the Early Famennian (Devonian) of Russia and palaeoecological remarks on the Late Devonian tetrapod habitats // Acta Univ. Latviensis. 2004. V. 679. P. 79–98.
- Leonova T.B.* Permian ammonoids: Classification and phylogeny // Paleontol. J. 2002. V. 36. Suppl. 1. P. 1–114.
- Leonova T.B.* Permian ammonoids: Biostratigraphic, biogeographical and ecological analysis // Paleontol. J. 2011. V. 45. № 10. P. 1206–1312.

- Leonova T.B.* New data on the biogeography of the Permian ammonoid family Perrinitidae // *Paleontol. J.* 2019. V. 53. № 5. P. 465–470.
- Lopatin A.V., Averianov A.O.* Mammals that coexisted with dinosaurs finds on Russian territory // *Herald of the Russian Academy of Sciences.* 2009. V. 79. № 3. P. 268–273.
- Madison A.A., Kuzmina T.V.* The tube-like structures on the juvenile shells of earliest strophomenides and billingsellides as evidence of their life cycle // *Lethaia.* 2020. V. 53. Iss. 1. P. 91–105.
- Märss T., Afanassieva O., Blom H.* Biodiversity of the Silurian osteostracans of the East Baltic // *Trans. Roy. Soc. Edinb., Earth and Environm. Sci.* 2014. V. 105. P. 73–148.
- Maslova N.P.* Systematics of fossil platanoids and hamamelids // *Paleontol. J.* 2010. V. 44. № 11. P. 1379–1466.
- Mazaev A.V.* Upper Kazanian (Middle Permian) gastropods of the Volga–Urals Region // *Paleontol. J.* 2015. V. 49. № 8. P. 869–988.
- Mazaev A.V.* Lower Permian gastropods of Shakhtau (Asselian–Sakmariian Boundary Beds, Southern Cisuralia) // *Paleontol. J.* 2019. V. 53. № 12. P. 1237–1345.
- Mikhailov K.E.* Avian egg-shells: an atlas of scanning electron micrographs // *Brit. Ornithol. Club. Occas. Publ.* 1997a. № 3. 88 p.
- Mikhailov K.E.* Fossil and recent eggshell in amniotic vertebrates: fine structure, comparative morphology and classification. L.: *Palaeontol. Assoc.*, 1997b. 80 p.
- Mikhailov K.E., Zelenkov N.V.* The late Cenozoic history of the ostriches (Aves: Struthionidae), as revealed by fossil eggshell and bone remains // *Earth-Sci. Rev.* 2020. V. 208: 103270
- Mitta V.V.* Ammonites and stratigraphy of the Upper Bajocian *Garantiana garantiana* zone in the interfluvium between the Kuban and Urup rivers (Northern Caucasus) // *Palaeontol. J.* 2019. V. 53. № 11. P. 1188–1202.
- Parkhaev P.Yu., Demidenko Yu.E.* Zooproblematica and Mollusca from the Lower Cambrian Meishucun Section (Yunnan, China), and taxonomy and systematics of the Cambrian small shelly fossils of China // *Paleontol. J.* 2010. V. 44. № 8. P. 883–1161.
- Popov S.V., Rostovtseva Yu.V., Fillippova N.Yu., Golovina L.A., Radionova E.P., Goncharova I.A., Vernyhorova Yu.V., Dykan N.I., Pinchuk T.N., Iljina L.B., Koromysslova A.V., Kozыrenko T.M., Nikolaeva I.A., Viskova L.A.* Paleontology and stratigraphy of the Middle–Upper Miocene of Taman Peninsula. Part 1. Description of key-sections and benthic fossil groups // *Paleontol. J.* 2016. V. 50. № 10. P. 1039–1206.
- Rasnitsyn A.P.* Ontology of evolution and methodology of taxonomy // *Paleontol. J.* 2006. V. 40. Suppl. 6. P. 679–737.
- Rasnitsyn A.P., Bashkuev A.S., Kopylov D.S., Lukashevich E.D., Ponomarenko A.G., Popov Yu.A., Rasnitsyn D.A., Ryzhkova O.V., Sidorchuk E.A., Sukatsheva I.D., Vorontsov D.D.* Sequence and scale of changes in the terrestrial biota during the Cretaceous (based on materials from fossil resins) // *Cret. Res.* 2016. V. 61. P. 234–255.
- Rozhnov S.V.* Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // *Paleontol. J.* 2002. V. 36. Suppl. 6. P. 525–674.
- Rozhnov S.V.* Symmetry of echinoderms: From initial bilaterally-asymmetric metamerism to pentaradiality // *Natur. Sci.* 2014a. V. 6. № 4. P. 171–183.
- Rozhnov S.V.* Bilateral symmetry in ontogeny and regeneration of solitary Rugosa (Cnidaria; Paleozoic) // *Paleontol. J.* 2014b. V. 48. № 11. P. 1183–1193. <https://doi.org/10.1134/S0031030114110094>
- Shishkin M.A.* Evolution as a search for organizational equilibrium // *BioSystems.* 2018. V. 173. P. 174–180.
- Shishkin M.A., Ochev V.G., Lozovskii V.R., Novikov I.V.* Tetrapod biostratigraphy of the Triassic of Eastern Europe // *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia* / Eds. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: *Cambr. Univ. Press*, 2000. P. 120–139.
- Stepanova A.Yu.* Late Pleistocene–Holocene and recent Ostracoda of the Laptev Sea and their importance for paleoenvironmental reconstructions // *Paleontol. J.* 2006. V. 40. Suppl. 2. P. 91–204.
- Vickers-Rich P., Rozanov A.* *The Great Russian Dinosaurs Exhibition.* Australia: *Patricia Vickers-Rich*, 2018. 302 p.
- Viskova L.A., Koromysslova F.V.* The history of study of Post-Paleozoic bryozoans in Russia (results and perspectives) // *Annals of Bryozoology 3: aspects of the history of research on bryozoans* / Eds. P.N. Wyse Jackson, M.E. Spenser Jones. *Intern. Bryozool. Assoc.*, 2011. P. 163–199.
- Vislobokova I.A.* Giant deer: origin, evolution, role in the Biosphere // *Paleontol. J.* 2012. V. 46. № 7. P. 643–775.
- Vislobokova I.A.* The concept of macroevolution in view of modern data // *Paleontol. J.* 2017. V. 51. № 8. P. 799–898.
- Volkova N.V.* The first fossil barbet (Aves: Ramphastidae) from Siberia // *J. Ornithol.* 2020. V. 161. P. 325–332.
- Zakrevskaya M.A.* Paleoeological reconstruction of the Ediacaran benthic macroscopic communities of the White Sea (Russia) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2014. V. 410. P. 27–38.
- Zavialova N.E., Tekleva M.V., Polevova S.V., Bogdanov A.G.* *Electron microscopy for morphology of pollen and spores.* Moscow: *RIPOL Classic Press*, 2018. 334 p.
- Zelenkov N.V.* The first fossil parrot (Aves, Psittaciformes) from Siberia and its implications for the historical biogeography of Psittaciformes // *Biol. Letters.* 2016. V. 12. № 10: 20160717.
- Zelenkov N.V., Lavrov A.V., Startsev D.B., Vislobokova I.A., Lopatin A.V.* A giant early Pleistocene bird from Eastern Europe: unexpected component of terrestrial faunas at the time of early *Homo* arrival // *J. Vertebr. Paleontol.* 2019. V. 39: e1605521.
- Zhegallo E.A., Rozanov A.Yu., Ushatinskaya G.T., Hoover R.B., Gerasimenko L.M., Ragozina A.L.* *Atlas of Microorganisms from Ancient Phosphorites of Khubsugul (Mongolia).* Huntsville, Alabama: *Paleontol. Inst. RAS; NASA*, 2000. 167 p.

**The 90th Anniversary of the Borissyak Paleontological Institute RAS:
from the “Golden Age” of Paleontology to New Perspectives**

S. V. Rozhnov, A. Yu. Rozanov

The main threads and the Institute activity for the last 40 years are viewed in the article. In the Institute the state of being important of the paleontological research moved from stratigraphy and geological surveying to exploring of evolution of biosphere and evolutionary development biology. It's shown that a biological aspect of the paleontological research in its rapid development continues to base mostly on detail analysis of stratigraphic and geographic spread of fossil organisms.

Keywords: history of paleontology, Precambrian, Phanerozoic, bacterial paleontology, astrobiology, brachiopods, bryozoans, echinoderms, corals, insects, mollusks, vertebrates, plants

УДК 564.2:551.763.13(470.4)

НОВЫЙ РОД СКАФОПОД ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА ПОВОЛЖЬЯ (РОССИЯ)

© 2021 г. А. В. Гужов*

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

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

Поступила в редакцию 29.04.2020 г.

После доработки 28.05.2020 г.

Принята к публикации 28.05.2020 г.

Из нижнего апта Поволжья описан новый род *Progadilinoidea* с типовым видом *P. balakovensis* sp. nov., который отнесен к семейству *Pulsellidae*. Род *Progadilina* Palmer, 1974 перемещен в то же семейство.

Ключевые слова: *Pulsellidae*, Восточно-Европейская платформа, Саратовская область, мезозой, апт

DOI: 10.31857/S0031031X21020069

Изученный материал происходит с обрывистого правого берега Волги между Саратовской ГЭС и д. Широкий Буерак. В одном километре выше плотины из верхнего полуметра слоя 2 (Rogov et al., 2019, рис. 2) была взята проба. В этой пробе обнаружены скафоподы, которые были переданы автору на изучение. Материал происходит из серых пиритизированных известковистых глин и представлен хрупкими, в основном слегка эродированными раковинами, обычно с заполненной пиритом внутренней полостью. Уровень отбора пробы датирован зоной *Deshayesites volgensis* нижнего апта.

Отличительными особенностями найденной скафоподы являются трапециевидное сечение с двумя дорсальными перегибами, сужение раковины книзу и округлая вентральная сторона. Близкое сечение имеют два рода: неоген–современный *Gadilina Foresti*, 1895 и раннеюрский *Progadilina Palmer*, 1974. К роду *Gadilina* относят несколько ископаемых (Pavia, 1991) и два современных вида (Scarabino, 1995; Steiner, Kabat, 2001, 2004). Типовой вид, плиоценовый *Dentalium triquetrum Brocchi*, 1814, характеризуется умеренно изогнутой гладкой раковиной с субтреугольным сечением (Sacco, 1897; Rossi Ronchetti, 1956; Pavia, 1991). Однако расширение видового состава *Gadilina* привело к размыванию диагностических признаков рода. Так, в него были включены виды со слабо изогнутыми раковинами, с кольцевидной поперечной скульптурой, с различными передними сечениями раковины — от субтреугольных с утолщенной дорсальной стенкой до овальных или округлых, с утолщением стенки или без (Pavia, 1991). Соответственно, у таких видов исчезают обособление и уплощенный характер дор-

сальной и боковых (у типового вида с вогнутостью) сторон. Поэтому, говоря далее о роде *Gadilina*, принимаем за основу типовой вид. Передним и задним сечениями, характером дорсальной, боковых и вентральной сторон он совпадает с таковыми у меловой формы. Последняя отличается более быстрым ростом в диаметре, наличием продольной скульптуры в задней части и неутолщенной дорсальной стенкой раковины.

Типовым видом рода *Progadilina* является *Dentalium ? trigonalis* Moore, 1867, описанный из нижнего плинсбах Англии. Он характеризуется треугольным сечением раковины, состоящим из уплощенной дорсальной стороны и двух вентрально сходящихся боковых сторон (Moore, 1867; Richardson, 1906). Таким образом, имеются три килевидных перегиба: окаймляющие вентральную сторону и расположенный на вентре. Скульптура из более или менее грубых прозеклинных аннулятных полос. Ч. Пальмер указал для рода *Progadilina* только типовой вид, хотя в диагнозе отметил изменчивость сечения от треугольного до квадратного (Palmer, 1974). На это обратили внимание Т. Энгезер и А. Ридель, которые включили в род только виды с треугольным сечением раковины, стратиграфическое распространение которых ограничено синемюрмом и плинсбахом (состав рода по: Engeser, Riedel, 1992; распространение главным образом по: Richardson, 1906, с. 592). Наш материал отличается рядом черт от типового вида *Progadilina*: продольной скульптурой в задней части раковины и менее резко сходящимися боковыми сторонами, из-за чего они внизу не образуют киль, а разделены сильновыпуклой округлой и неширокой вентральной стороной. Ближе стоит *P. subovata*

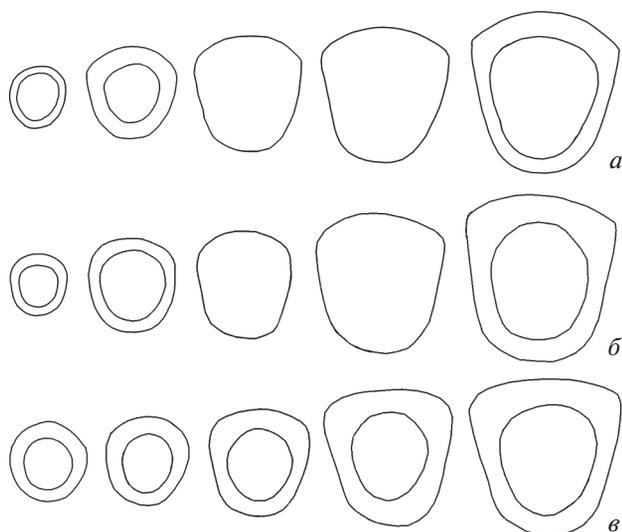


Рис. 1. Серии поперечных срезов раковин *Progadilinooides balakovensis* sp. nov.: *a* – экз. ПИН, № 5789/2, *б* – голотип ПИН, № 5789/1, *в* – экз. ПИН, № 5789/4. Наиболее близким сечением к апертуре является правая фигура в верхнем ряду. Все срезы выполнены в одном масштабе.

(Richardson, 1906), который имеет закругленные дорсальные перегибы и округлый вентер. У видов *Progadilina*, вероятно, имеются разные тренды в изменении поперечного сечения с ростом раковины. Так, у *P. subtrigonalis* (Richardson, 1906) показано, что треугольное сечение с вогнутыми сторонами и острыми киями в начале раковины сменяется на менее резко угловатое сечение с уплощенными или слабовыпуклыми сторонами. У *P. trigonalis* такое изменение не отмечено (Richardson, 1906). У *Gadilina* общей тенденцией является редукция угловатости к переднему концу взрослых раковин (Pavia, 1991; Scarabino, 1995). Исключением является типовой вид рода, у которого сохраняется треугольное сечение. Каково сечение самой ранней стадии постличиночной раковины, остается неясным (округлое у неогеновых видов?). У *G. insolita* (Smith, 1894) оно, вероятно, было полигональным (Scarabino, 1995, рис. 95a). У аптской формы видно, что в начале постличиночной стадии раковина имела округлое сечение, которое быстро сменяется на трапециевидное, характерное для большей части раковины (рис. 1).

Описываемая ниже скафопода имеет мелкие раковины (5–6 мм) по сравнению с *Progadilina* (10–12 мм) и типовым видом *Gadilina* (20 мм). Вероятно, это экологически обусловленная карликовость, связанная с обитанием в разжиженных пелитовых илах. Аналогичное явление нами было выявлено для юрских скафопод из фаций такой же литологии (Гужов, 2017).

Наиболее близким по сечению передней части раковины является раннеюрский вид “*Dentalium subovatum* Richardson, 1906”. Он имеет аналогичное трапециевидное сечение, но отличается от отсутствия продольной скульптуры. Форма раковины не известна.

Таким образом, раннемеловая форма отличается от представителей обоих обсуждаемых родов. Различия с *Progadilina* заключаются в развитии продольной скульптуры у нашего вида и субтрапециевидном сечении. Также имеются различия в изменении поперечного сечения раковины с некоторыми видами, включенными в *Progadilina*, помимо типового вида. Меловая форма, по нашему мнению, является новым этапом в эволюции раннеюрского рода *Progadilina*, который мы выделяем в отдельный род *Progadilinooides*.

Progadilina из-за сходства в сечении раковины с *Gadilina* помещалась в то же семейство – в *Laevidentaliidae* (Palmer, 1974), а позднее в *Gadiliniidae* (Engeser, Riedel, 1992). По нашему мнению, это лишь внешнее сходство между двумя группами, которые независимо приобрели одинаковый признак. *Gadilina* отличается медленно растущими в диаметре, равномерно и часто слабо изогнутыми раковинами, выраженным утолщением дорсальной стенки раковины. *Progadilina* и *Progadilinooides* gen. nov. имеют более быстро растущие в диаметре и более изогнутые раковины. Дорсальное утолщение раковины не выражено у *Progadilina* и *Progadilinooides*. Для *Gadilina* указывается задний край ровный или со слабо выступающей сифональной трубкой (Pavia, 1991; Scarabino, 1995), но для мезозойских родов его характер не известен. Если не обращать внимание на характер сечения, то *Progadilina* аннулятной скульптурой и формой раковины более всего напоминает *Pulsellidae*, а *Progadilinooides* продольной скульптурой и формой раковины – *Entalinidae*. Поэтому более разумным считаю включить оба рода в *Pulsellidae*, если учитывать также и то, что *Progadilinooides* может происходить от *Progadilina*. При этом нельзя исключить, что *Progadilinooides* может оказаться представителем *Entalinidae* с необычным сечением раковины.

ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО PULSELLIDAE BOSS, 1982

Под *Progadilinooides* Guzhov, gen. nov.

Название рода – от *Progadilina*; м.р.

Типовой вид – *Progadilinooides balakovensis* sp. nov.

Диагноз. Раковины мелкие, умеренно изогнутые, короткие, быстро растущие в диаметре. На постличиночной стадии развития быстро при-



Рис. 2. *Progadilinooides balakovensis* sp. nov.: *a–в* – голотип ПИН, № 5789/1, длина 4.65 мм: *a* – вид сбоку, *б* – вид промежуточный между боковым и вентральным, *в* – вид с вентральной стороны; *г–е* – экз. ПИН, № 5789/2, длина 3.75 мм: *г* – вид сбоку, *д* – вид промежуточный между боковым и вентральным, *е* – вид с вентральной стороны; *ж, з* – экз. ПИН, № 5789/4, длина 4 мм: *ж* – вид сбоку, *з* – вид с дорсальной стороны; *и* – экз. ПИН, № 5789/5, длина 3.15 мм, вид сбоку; *к* – экз. ПИН, № 5789/3, длина 4.85 мм, вид сбоку; *л* – экз. ПИН, № 5789/6, длина 3.65 мм, вид сбоку; *м, н* – экз. ПИН, № 5789/7, форма сечения и строение стенки раковины в сколе ближе к заднему концу: *м* – масштаб 100 мкм, *н* – масштаб 20 мкм.

обретают трапециевидное сечение со слабо выпуклой дорсальной стороной, ограниченной четко выраженными краевыми перегибами. Боковые стороны уплощенные, плавно переходящие в округлую вентральную сторону. Скульптура из продольных ребрышек в задней части раковины, кпереди редуцирующихся. Задний конец округлый, устье субтреугольное, расширяющееся сверху, дорсовентрально удлиненное. Внутреннее сечение округлое на заднем конце, становится немного дорсовентрально вытянутым у аперттуры.

Состав. Типовой вид из нижнего апта Поволжья.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Progadilina* Palmer, 1974 отличается отсутствием кия на вентральной стороне, развитием спиральной скульптуры, отсутствием поперечной скульптуры.

***Progadilinooides balakovensis* Guzhov, sp. nov.**

Название вида – по местонахождению у г. Балаково.

Голотип – ПИН, № 5789/1 (рис. 1, б; 2, а–в); Россия, Саратовская обл., Балаковский р-н, прав. берег р. Волги выше Саратовской ГЭС; нижний апт, зона *Deshayesites volgensis*.

О п и с а н и е (рис. 1, 2). Раковина маленькая, длиной до 5.5 мм, средней изогнутости. Задний конец в сечении округлый, переход раковины к трапециевидному сечению происходит очень рано, при высоте сечения около 0.3 мм. С ростом раковины сечение трансформируется в субтреугольное. Обособляется дорсальная сторона, ограниченная от остальной поверхности раковины краевыми перегибами. Дорсальная сторона слабо выпуклая. Перегибы под прямым углом, от закругленных до резко угловатых. Боковые стороны уплощенные, нередко со слабым прогибом в средней части. По направлению вниз они сближаются, отклоняясь от вертикали примерно на 15°. Внизу боковые стороны плавно переходят в узкую закругленную вентральную сторону. Скульптура в задней части раковины из многочисленных тонких ребрышек, которые кпереди быстро редуцируются до еле выраженных полосок или исчезают. Дольше всего сохраняются ребрышки, венчающие остроугольные перегибы. В зоне прогиба боковых сторон, в средней части дорсальной стороны скульптура развита слабее и редуцируется раньше. Линии нарастания прозо-клинные, четко видимые. Устье трапециевидное, более широкое сверху, дорсовентрально приподнятое, сужающееся вниз, с округлой нижней частью. Верхняя сторона устья ровная, с закругленными или остро угловатыми границами. Высота устья 0.8–0.9 мм при длине раковины 5–5.5 мм. Просвет устья овальный, приподнятый.

Размеры и отношения

№	Длина, мм	Высота, мм	Д	КИ	КР, мм
5789/1	4.65	0.8	1.174	0.107	0.106
5789/2	3.75	0.7	1.148	0.1	0.118
5789/3	4.85	0.75	–	0.106	0.085
5789/4	4	0.78	1.085	0.102	0.113
5789/5	3.2	0.67	–	0.84	0.112
5789/6	3.65	0.7	–	0.095	0.129

Измерения параметров по: Гужов, 2007 (для КР правильная формула A_1-A_2/L). Высота сечения переднего конца раковины в дорсовентральном направлении; КИ – коэффициент изогнутости; КР – увеличение высоты сечения раковины

за 1 мм прироста раковины в длину; Д – соотношение А/В (высоты и ширины апертуры).

М а т е р и а л. 54 экз. из типового местонахождения.

* * *

Автор благодарит И.П. Ипполитова (ГИН РАН), который отобрал пробу, и А.А. Мироненко (ГИН РАН), который ее отмыл и любезно предоставил найденные скафоподы для изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гужов А.В. Юрские скафоподы Русской плиты. Pulsellidae и Gadilidae // Палеонтол. журн. 2017. № 1. С. 16–33.
- Engeser T., Riedel F. Scaphopods from the Middle Liassic erratic boulders of northern Germany; with a review on Liassic Scaphopoda // Scripta geol. 1992. № 99. С. 35–56.
- Moore C. On the Middle and Upper Lias of the South West of England // Proc. Somersetshire Archaeol. and Natur. Hist. Soc. 1867. V. 13. P. 119–244.
- Palmer C.P. A supraspecific classification of the scaphopod Mollusca // The veliger. 1974. V. 17. № 2. P. 115–123.
- Pavia G. I molluschi del Messiniano di Borelli (Torino). 2. Scaphopoda // Boll. Museo reg. sci. natur. Torino. 1991. V. 9. № 1. P. 105–172.
- Richardson L. Liassic Dentaliidae // Quart. J. Geol. Soc. London. 1906. V. 62. Pt 4. P. 573–596.
- Rogov M.A., Shchepetova E.V., Ippolitov A.P. et al. Response of cephalopod communities on abrupt environmental changes during the early Aptian OAE1a in the Middle Russian Sea // Cret. Res. 2019. V. 96. P. 227–240.
- Rossi Ronchetti C. I tipi della “Conchiologia fossile subapennina” di G. Brocchi // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 1956. V. 63. № 2. P. 331–343.
- Sacco F. I molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria. Parte 22. Torino: Carlo Clausen, 1897. 148 p.
- Scarabino V. Scaphopoda of the tropical Pacific and Indian Oceans, with description of 3 new genera and 42 new species // Mém. Mus. Hist. Natur. Zool. 1995. V. 167. P. 189–379.
- Steiner G., Kabat A.R. Catalogue of supraspecific taxa of Scaphopoda (Mollusca) // Zoosystema. 2001. V. 23. № 3. P. 433–460.
- Steiner G., Kabat A.R. Catalog of species-group names of Recent and fossil Scaphopoda (Mollusca) // Zoosystema. 2004. V. 26. № 4. P. 549–726.

New Genus of Scaphopoda from the Lower Cretaceous of the Volga Region (Russia)

A. V. Guzhov

New genus *Progadilinoidea* with type species *P. balakovensis* sp. nov. was described from the Lower Aptian and determined as a representative of Pulsellidae. Genus *Progadilina* Palmer, 1974 was move to the same family.

Keywords: Pulsellidae, East European Platform, Saratov Region, Mesozoic, Aptian

УДК 564.53:551.762.22(470.631)

НЕОБЫЧАЙНО КРУПНАЯ НИЖНЯЯ ЧЕЛЮСТЬ LYTOCERATOIDEA ИЗ ВЕРХНЕГО БАЙОСА (СРЕДНЯЯ ЮРА) СЕВЕРНОГО КAVKAZA

© 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 18.03.2020 г.

После доработки 23.03.2020 г.

Принята к публикации 30.03.2020 г.

Из низов верхней джангурской подсвиты (подзона *Garantiana baculata* зоны *Strenoceras niortense* верхнего байоса) р. Кяфар (Карачаево-Черкесия) описан необычно крупный анаптих. Судя по форме и размерам, его обладателем был представитель *Lytoceras* (*Thysanolytoceras*) (сем. *Lytoceratidae*). Крылья анаптиха отчасти деформированы и асимметричны, на большей части образовавшихся валиков и перегибов не наблюдается трещин и разрывов. Это может свидетельствовать о синседиментационной деформации и прижизненной эластичности, по крайней мере, периферийной части анаптиха.

Ключевые слова: *Lytoceratoidea*, *Lytoceras*, анаптих, средняя юра, верхний байос, зона *Niortense*, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X21020100

ВВЕДЕНИЕ

В недавней статье (Мироненко, Митта, 2020) описаны разнообразные находки остатков челюстных аппаратов цефалопод из верхнего байоса Карачаево-Черкесской республики, как различных аммоноидей, так и колеоидей. Осенние полевые работы 2019 г. позволили дополнить коллекцию челюстного материала из этого района еще одной, и очень важной, находкой.

В работе описывается нижняя челюсть анаптического типа, размеры которой в несколько раз превосходят все подобные челюсти цефалопод (анаптихи), описанные к настоящему времени из средней юры.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ И МАТЕРИАЛ

Лучшие разрезы верхнего байоса на р. Кяфар обнажаются в окрестностях станицы Сторожевая (Зеленчукский р-н Карачаево-Черкесской республики). Здесь под четвертичными галечниками вскрывается толща глин темно-серых алевропесчанистых с небольшими конкрециями и крупными линзами алевролита светлого и желтоватосерого, иногда образующими прослои. Эта толща относится к нижней части верхней джангурской подсвиты (Безносов, 1967). Описываемый анаптих происходит из небольшой конкреции алевро-

ролита, найденной в местонахождении № 30 на левом берегу р. Кяфар в 1.5 км ниже устья р. Бижгон (рис. 1; схема расположения приведена в: Мироненко, Митта, 2020).

Ранее в этом же местонахождении в 0.8 м ниже по разрезу были найдены остатки челюстей цефалопод, как и выше по разрезу, в местонахождении № 17 уже по правому берегу (Mitta, Schweigert, 2016; Мироненко, Митта, 2020). По распространению *Garantiana cf. baculata* (Quenstedt), *Spiroceras* spp. и других аммонитов (Митта, 2017), интервал с находками челюстного материала в этих обнажениях относится к нижней части подзоны *Baculata* зоны *Niortense* стандартной западноевропейской шкалы.

Оригиналы хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка (ПИН РАН), колл. № 5546.

ОПИСАНИЕ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анаптих (рис. 2, *a–г*) имел округлые очертания, о чем свидетельствует хорошо сохранившееся левое крыло. Правое крыло (рис. 2, *a*) асимметрично сдвинуто вперед и деформировано, деформации выражены в виде преимущественно субконцентрических складок (валиков). Краевые части обоих крыльев загнуты к внутренней сторо-



Рис. 1. Часть местонахождения № 30 на левом берегу р. Кяфар ниже ст. Сторожевая, стрелкой показан уровень находки крупного анаптиха; на заднем плане обнажение № 17 по правому берегу р. Кяфар; нижняя часть верхней подсвиты джангурской свиты; подзона *Garantiana baculata* зоны *Strepoceras niortense* верхнего байоса.

не анаптиха — в задней части под прямым, а по бокам под острым углом, так что полоса шириной 8–10 мм по периферии челюсти при виде сверху (рис. 2, в) находится вне зоны видимости. Как краевые перегибы, так и складки поверхности правого крыла частично растрескавшиеся, но чаще не несут следов разрывных нарушений.

Сохранились остатки черного органического слоя, без кальцитовых элементов. Органический слой имеет характерную сетчатую микроструктуру, выраженную и у других северокавказских анаптихов (Mironenko, Gulyaev, 2018; Мироненко, Митта, 2020).

Особенностью описываемого экземпляра являются размеры — данный анаптитх в несколько раз крупнее всех опубликованных среднеюрских находок; на рис. 2, д приведено для сравнения изображение одного из самых крупных анаптихов, найденных в местонахождениях на р. Кяфар. Сравнимые и даже более крупные, чем описываемая находка, нижние челюсти аммоноидей описаны недавно из верхнего мела Японии (Tanabe et al., 2019).

При находке изолированных остатков челюстного аппарата часто проблематичным является определение их владельца. Среднеюрские анаптихи считаются присущими исключительно отрядам *Phylloceratida* и *Lytocerotida* (Westermann

et al., 1999; Engeser, Keupp, 2002; Tanabe et al., 2015 и др.). Однако все среднеюрские *Phylloceratida* имеют высокое сечение взрослых оборотов, их высота значительно превышает ширину (Howarth, 2017), а наш анаптитх имеет округлые контуры (нижние челюсти аммоноидей, будь то анаптихи или двустворчатые аптихи в комплекте, по очертаниям соответствуют форме устья). Следовательно, “хозяйном” описываемой нижней челюсти мог быть только представитель *Lytocerotida*.

Исходя из размеров, анаптитх принадлежал обладателю крупнорослой раковины диаметром не менее 200 мм. Таких размеров достигали раковины родов *Thysanolytoceras* (сем. *Lytocerotidae*) и *Megalytoceras* (сем. *Megalytocerotidae*), описанные из верхнего байоса Северного Кавказа Н.В. Безносовым (1958). В подзоне *Vaculata* зоны *Niortense* на р. Кяфар мною были найдены раковины обоих этих таксонов, хорошо отличающихся, в том числе, формой сечения оборотов. Округлое сечение (где высота приблизительно равна ширине) характерно для видов *Thysanolytoceras*, включая тип рода *T. eudesianum* (d’Orbigny) (d’Orbigny, 1845, табл. 128; Galácz, 1980, рис. 37; Fischer et al., 1994, табл. 45, фиг. 3).

Род *Thysanolytoceras* Buckman, 1905 некоторыми исследователями предлагается считать младшим субъективным синонимом *Lytoceras* Suess,

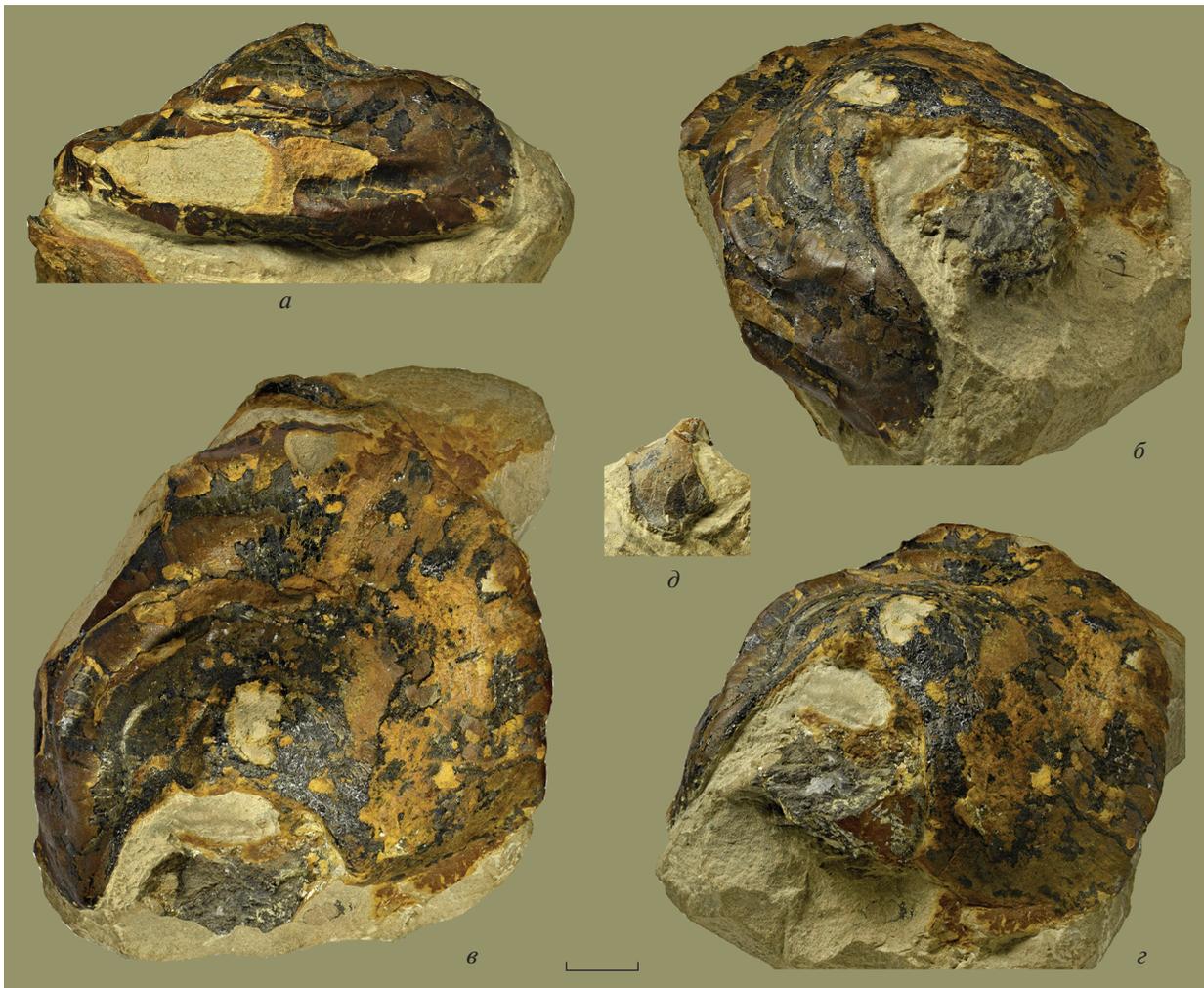


Рис. 2. Нижние челюсти (анаптитхи) *Lytoceratoidea*: *a–z* – экз. ПИН, № 5546/350, *д* – экз. ПИН, № 5546/212; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, лев. берег р. Кыфар ниже ст. Сторожевая, местонахождение № 30; верхний байос, зона *Strenoceras niortense*, подзона *Garantiana baculata*; сборы автора, 2017 и 2019 гг. Длина линейки 10 мм.

1865 (Hoffmann, 2010, 2015), с диапазоном существования последнего с ранней юры (синемюр) по поздний мел (сеноман). Вслед за М. Рио (Riout, 1994) я считаю более обоснованным рассматривать *Thysanolytoceras* как подрод рода *Lytoceras*.

Наибольший интерес вызывает сохранность обсуждаемого анаптитха (асимметричность челюсти и деформация крыльев). Маловероятно, что образование складок на поверхности одного крыла, даже частично, можно объяснить прижизненными повреждениями. Наблюдающиеся на некоторых складках трещины, несомненно, представляют собой результат позднего диагенеза. Но образование складок и подогнутые, причем также в большинстве своем без видимых трещин, периферийные части крыльев анаптитха трудно объяснить иным, нежели их эластичностью при жизни моллюска.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из формы и размеров, обсуждаемый анаптитх принадлежал представителю таксона, установленного С. Бакменом (Buckman, 1905) как род *Thysanolytoceras*, с типовым видом *Ammonites eudesianus* d'Orbigny, 1845 из верхнего байоса Нормандии. Полагаю, что название *Thysanolytoceras*, как и некоторые другие названия в обширной синонимии Р. Хофмана для рода *Lytoceras* (Hoffmann, 2010, 2015), следует сохранить в ранге подрода *Lytoceras*.

Деформации анаптитха, по моему мнению, указывают на эластичность его периферийных частей. Такое заключение представляется наиболее логичным – если нижние челюсти (в данном случае анаптитхи) служили и как оперкулум, то их края до достижения конечного размера раковины могли состоять только из органического слоя (при этом еще вполне пластичного, обеспечивав-

шего как дальнейшее увеличение размеров в соответствии с ростом раковины, так и плотное закрывание устья в стрессовой ситуации).

В осенних полевых работах 2019 г. на Северном Кавказе принимали участие О. Нагель (Радеберг, Германия), Ш. Гребенштайн (Бодельсхаузен, Германия), В. Пиркль (Герлинген, Германия) и Ю.А. Бакарюкина (Москва). Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН РАН). Автор искренне благодарен всем, кто способствовал подготовке этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безносков Н.В.* Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма. Phylloceratina и Lytoceratina. Л.: Гостоптехиздат, 1958. 118 с.
- Безносков Н.В.* Байосские и батские отложения Северного Кавказа. М.: Недра, 1967. 179 с. (Тр. ВНИИГаз. Вып. 28/36).
- Мироненко А.А., Митта В.В.* О новых находках челюстей цефалопод в верхнем байосе (средняя юра) Северного Кавказа (Карачаево-Черкесия) // Палеонтол. журн. 2020. № 5. С. 38–48.
- Митта В.В.* Род Spiroceras (Spiroceratidae, Ammonoidea) в верхнем байосе Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017. № 2. С. 26–34.
- Buckman S.S.* On certain genera and species of Lytoceratidae // Quart. J. Geol. Soc. London. 1905. V. 61. P. 142–154.
- Engeser T., Keupp H.* Phylogeny of the aptychi—possessing Neoammonoidea (Aptychophora nov., Cephalopoda) // Lethaia. 2002. V. 34. P. 79–96.
- Fischer J.-C. (ed.)*. Révision critique de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny. 1. Céphalopodes jurassiques. P.: Masson, 1994. 340 p.
- Galácz A.* Bajocian and Bathonian ammonites of Gyenespuszta, Bakony Mts., Hungary // Geol. Hung. Ser. Palaeontol. 1980. V. 39. P. 1–227.
- Hoffmann R.* New insights on the phylogeny of the Lytoceratoidea (Ammonitina) from the septal lobe and its functional interpretation // Rev. Paléobiol. 2010. V. 29. № 1. P. 1–156.
- Hoffmann R.* Systematic descriptions of the Lytoceratoidea. Treatise Online Nr. 70. Pt L, revised. V. 3B. Chapt. 3. Paleontol. Inst. Univ. Kansas, 2015. 34 p.
- Howarth M.K.* Systematic descriptions of the Jurassic and Cretaceous Phylloceratoidea, Boreophylloceratoidea, and Aequiloboidea. Treatise Online Nr. 128. Pt L, revised. V. 3B. Chapt. 2. Paleontol. Inst. Univ. Kansas, 2020. 37 p.
- Mironenko A., Gulyaev D.* Middle Jurassic ammonoid jaws (anaptychi and rhynchaptychi) from Dagestan, North Caucasus, Russia // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2018. V. 489. P. 117–128.
- Mitta V.V., Schweigert G.* A new morphotype of lower jaw associated with Calliphylloceras (Cephalopoda: Ammonoidea) from the Middle Jurassic of the Northern Caucasus // Paläontol. Z. 2016. V. 90. № 2. P. 293–297.
- Orbigny A d'.* Paléontologie française. Terrain jurassiques. V. 1. Cephalopodes. P.: Masson, 1842–1851. 642 p.
- Rioul M.* Lytoceras eudesianum (d'Orbigny, 1845) // Révision critique de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny. 1. Céphalopodes jurassiques / Eds. Fischer J.-C. et al. P.: Masson, 1994. P. 113–114.
- Tanabe K., Kruta I., Landman N.H.* Ammonoid buccal mass and jaw apparatus // Ammonoid Paleobiology: from Anatomy to Ecology / Eds. Klug C., Korn D., De Baets K. et al. Dordrecht: Springer, 2015. P. 439–494 (Topics in Geobiology. V. 43).
- Tanabe K., Misaki A., Ikeda T. et al.* Taxonomic relationships and paleoecological significance of two exceptionally large lower jaws of Late Cretaceous ammonoids from Japan // Paleontol. Res. 2019. V. 23. № 2. P. 152–165.
- Westermann G.E.G., Riccardi A.C., Lehmann U.* A new Anaptychus-like jaw apparatus of Jurassic? Lytoceras from Argentina // N. Jb. Geol. Paläontol. Monat. 1999. Bd 1. P. 21–28.

An Exceptionally Large Lower Jaw of Lytoceratoidea from the Upper Bajocian of the Northern Caucasus

V. V. Mitta

An unusually large anaptychus is described from the lower part of the Upper Djangura Subformation (Upper Bajocian Garantiana baculata Subzone of the Strenoceras niortense Zone) on the Kyafar River (Karachay-Cherkessia, Northern Caucasus). Judging by the shape and size, it belonged to a representative of *Lytoceras* (*Thysanolytoceras*) (family Lytoceratidae). The wings of the anaptychus are partially deformed and asymmetrical; most ridges and flexures have no cracks or fractures. This may indicate synsedimentary deformation and life-time elasticity of at least the peripheral part of the anaptychus.

Keywords: Lytoceratoidea, *Lytoceras*, anaptychus, Middle Jurassic, Upper Bajocian, Niortense zone, Northern Caucasus

УДК 564.81.551.762.3

ОСОБЕННОСТИ МИКРОСТРУКТУРЫ РАКОВИНЫ SEPTALIPHORIA EXCITATA (SMIRNOVA) (RHYNCHONELLIDA, СЕМЕЙСТВО CYCLOTHYRIDIDAE) ИЗ БЕРРИАСА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

© 2021 г. Т. Н. Смирнова^{а, *}, Е. А. Жегалло^{б, **}

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

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

*e-mail: tatianasmirnova76@bk.ru

**e-mail: ezheg@paleo.ru

Поступила в редакцию 10.12.2019 г.

После доработки 19.12.2019 г.

Принята к публикации 26.12.2019 г.

На поверхности первичного слоя раковины *Septaliphoria excitata* (Smirnova, 1978) имеются ромбовидные отпечатки везикулярных клеток периостракума. Весь первичный слой пронизан микропорами. Пучки фибр вторичного слоя расположены под разными углами, вплоть до прямого угла по отношению к соседним пучкам.

Ключевые слова: берриас, Русская платформа, ринхонеллиды, верхний слой, микропоры, фибры

DOI: 10.31857/S0031031X21020148

Материал для изучения был предоставлен П.А. Герасимовым, многие годы изучавшим мезозойские отложения Русской платформы. Все экземпляры были найдены в Рязанской области, в берриасских отложениях, рязанском горизонте, в породах, соответствующих зоне *Rjasanites rjasanensis*.

В Рязанской области рязанский горизонт представлен глауконитовым песчаником, нередко обохренным, фосфатизированным, с галькой фосфоритов из подстилающих юрских и, реже, карбоновых пород. Мощность рязанского горизонта до 2 м. Здесь найдены *Rjasanites rjasanensis* (Nik.), *R. subrjasanensis* (Nik.), *Tollia* (*Subcraspedites*) *bidevexa* (Bog.), *Lima costata* Geras., *Perisphinctes solovaticus* Bog., *Trigonia scapha* Ag., *Ostrea limaceformis* Geras. (Герасимов, 1955; Герасимов и др., 1995).

Вид *Septaliphoria excitata* (Smirnova, 1978) впервые описан Т.Н. Смирновой (1978) под родовым названием *Praecyclothyris* Makridin, 1955. После ревизии, проведенной рядом авторов и опубликованной в издании “Третис ...” (Treatise ..., 2002, с. 1334), родовое название *Praecyclothyris* было признано синонимом рода *Septaliphoria* Leidhold, 1921. Род *Septaliphoria*, широко распространенный в отложениях от средней юры до раннего мела, относится к семейству *Cyclothyrididae* Makridin, 1955, надсемейству *Hemithyrididoidea* Rzhon-

snitskaia, 1956. Описываемый вид представлен 20 экземплярами удовлетворительной сохранности, найденными на Русской платформе в одном местонахождении в Рязанской обл., Спасский р-н, близ с. Чевкино. В процессе работы изучалась микроструктура у 12 экз., для иллюстрации использовались 8 экз. с лучшей сохранностью раковины.

Поверхность первичного слоя раковины брюшной створки *S. excitata* тонкоструйчатая, неровная, различаются слабо выраженные бугорки (рис. 1, а). При большем увеличении на тонкоструйчатой поверхности брюшной створки можно различить слабо выраженные в рельефе ячейки (рис. 1, б). На хорошо сохранившихся участках брюшной створки виден сплошной покров, состоящий из параллельных рядов глубоких ячеек; ячейки имеют четкую ромбовидную форму, они расположены в шахматном порядке (табл. I, фиг. 1; см. вклейку). Ячейки являются отпечатками везикулярных клеток периостракума. Сторона ромбовидной ячейки имеет длину до 3 мкм, толщина стенок ячейки около 0.3–0.4 мкм (табл. I, фиг. 2).

Первичный слой состоит из слегка перекристаллизованных игольчатых кристаллов, расположенных перпендикулярно поверхности створки. На спинной створке структура первичного слоя гранулированная, гранулы размерами от 2 до

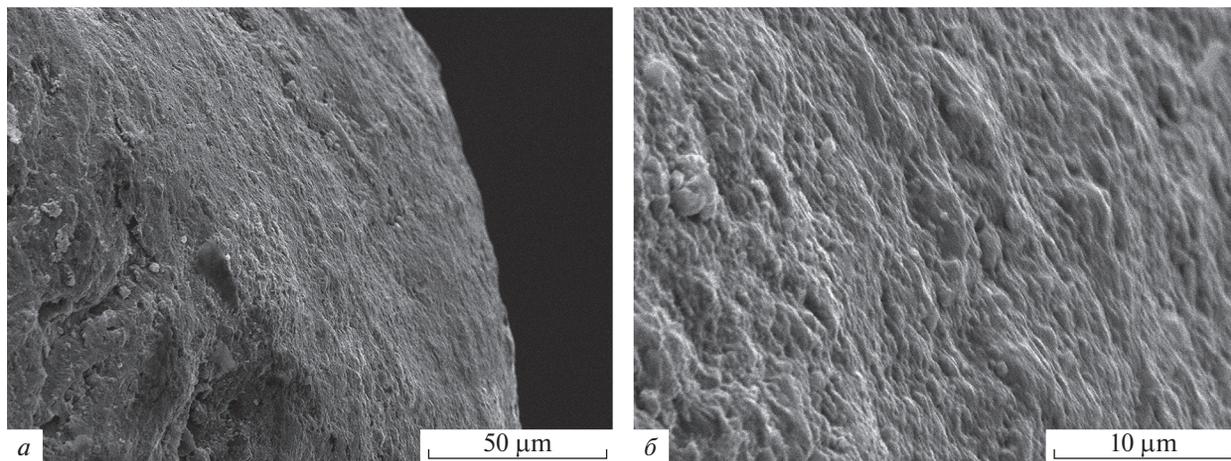


Рис. 1. *Septaliphoria excitata* (Smirnova, 1978), экз. ПИН, №5609/55, брюшная створка: *a* – тонкоструйчатая поверхность первичного слоя; шкала 50 мкм; *б* – с большим увеличением тонкоструйчатая поверхность первичного слоя с мелкобугорчатым рельефом; шкала 10 мкм; Рязанская обл., Спасский р-н, с. Чевкино; берриас, рязанский горизонт.

8 мкм, слой пронизан беспорядочно расположенными микропорами размером до 2 мкм (табл. I, фиг. 3). На поперечном срезе всего первичного слоя спинной створки видны микропоры и тонкие параллельные каналцы, идущие от них; каналцы ориентированы перпендикулярно к поверхности створки, их диаметр не превышает 2 мкм, стенки каналцев также пронизаны микропорами. Толщина первичного слоя спинной створки около 20 мкм (табл. I, фиг. 4).

Верхняя часть вторичного слоя брюшной створки состоит из нескольких пластин, параллельных поверхности створки, боковые стороны пластин вогнутые, толщина этой части вторичного слоя около 15 мкм (табл. I, фиг. 5).

Фиброзный слой является основным составляющим раковинного вещества всех ринхонеллид. Особенностью строения фиброзного слоя у *S. excitata* является изменение направления соседних пучков фибр, как под небольшим углом (табл. I, фиг. 6), так и под углом вплоть до 90°, что наблюдалось в межреберном пространстве, где три пучка фибр направлены взаимно перпендикулярно (табл. I, фиг. 7).

В пределах одного пучка отдельные фибры могут быть изогнуты в разной степени, они имеют различную форму. В близком к поверхности створки пучке фибр можно видеть фибры с субквадратным сечением, с длиной стороны до 12 мкм. Фибры, примыкающие к ним плотную, имеют квадратное сечение с длиной стороны 10 мкм, а также плоские фибры шириной сечения 15 мкм, толщиной сечения 3–4 мкм (табл. I, фиг. 8).

Размеры и форма фибр изменяются в зависимости от места нахождения на раковине. На поверхности складок фибры уплощенные, широ-

кие, до 17 мкм шириной, имеют округленно-ромбическое поперечное сечение (табл. II, фиг. 1; см. вклейку). Несколько глубже фибры имеют вид более узких балочек шириной 12–13 мкм (табл. II, фиг. 2). Между складками фибры ориентированы вертикально к поверхности узкой боковой стороной, имеющей ширину 5–6 мкм (табл. II, фиг. 3). В более глубоких местах фиброзного слоя различаются фибры с трапециевидным сечением, имеющие широкую срединную ложбинку; длина одной стороны трапеции равна 6–7 мкм, другой стороны 4–5 мкм (табл. II, фиг. 4). Рядом фибры такой же формы, но более плоские, имеющие длину поперечного сечения 6–7 мкм и немного меньшую ширину поперечного сечения (табл. II, фиг. 5).

На одном экземпляре обнаружен участок раковины с молодыми фибрами. Он находится в примакушечной части спинной створки, где отсутствует большая часть фиброзного слоя (табл. II, фиг. 6, 7). Фибры имеют характерный ланцетовидный облик, соседние фибры слегка перекрывают друг друга, образуя подобие черепитчатого покрытия, при этом фибры располагаются в шахматном порядке. Сходная картина с характерной формой новых фибр описана О. Вильямсом (Williams, 1968b) на примере современной *Notosaria nigricans* (Sowerby, 1846). Средняя ширина одной фибры составляет 12–13 мкм. На соседних участках раковины на спинной створке сохранилась граница с уже сформировавшимися фибрами (табл. II, фиг. 8).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Известны публикации, посвященные наличию различных по форме отпечатков везикулярных клеток периостракума на поверхности пер-

вичного слоя у хитиново-фосфатных раковин (Williams, 1968a, b, 2003). В статье об ультраструктуре протегулюма некоторых акротретидных брахиопод приводится схема формирования отпечатков везикулярных клеток периостракума на первичном слое у этой группы брахиопод; отмечается, что такая же схема характерна для современных теребрателлид (Biernat, Williams, 1970). Характер отпечатков везикулярных клеток периостракума у акротретид описан также О. Вильямсом и Л. Холмером (Williams, Holmer 1992). Дифференциация периостракума у лингулид, краниид и дисцинид описана Вильямсом и С. Маккей (Williams, Mackay, 1979). Более подробно для дисцинид эта проблема освещена в работе Вильямса и др. (Williams et al., 1998). Известны отдельные краткие описания характера отпечатков везикулярных клеток у известковых замковых брахиопод. Сложный характер образования отпечатков везикулярных клеток современных теребратулид указан Вильямсом и Маккей (Williams, Mackay, 1978). Отпечатки везикулярных клеток на поверхности первичного слоя наблюдались у современной ринхонеллиды *Frieleia* sp., однако в процессе приготовления препаратов в результате дегидратации и полимеризации отпечатки приобрели неправильную эллипсоидную форму (Williams, 2003, с. 83, табл. 4, фиг. 9).

Интерес представляет сравнение микроstructures раковины у изученного вида с двумя видами семейства *Rhynchonellidae* d'Orbigny, 1847 из Бореального бассейна, также на территории Русской платформы, — с *Rhynchonella loxiae* Fischer, 1809 из верхневолжских отложений Подмоскovie (Смирнова, Жегалло, 2017, 2018a) и *Kabanoviella obliterated* (Lahusen, 1874) из верхнеготеривских отложений г. Ульяновска (Смирнова, Жегалло, 2018б). От *Rh. loxiae* вид *Septaliphoria excitata* отличается отсутствием тонких, тесно расположенных, дихотомирующих ребер, находящихся в первичном слое и верхней части фиброзного слоя, также отсутствием четкого рисунка ромбовидных ячеек в верхней части первичного слоя. В строении фиброзного слоя отличия заключаются в наличии большего угла между пучками фибр и преобладании сильноизогнутых фибр, меняющих свое направление и форму в пределах одного пучка. От *Kabanoviella obliterated* отличается отсутствием прослоев призматического кальцита в толще фиброзного слоя и несколько большим углом между пучками фибр.

Изучение микроstructures раковины у трех видов ринхонеллид с Русской платформы позволило выявить их существенные отличия от раннемеловых ринхонеллид Средиземноморья: наличие хорошо сохранившегося первичного слоя с отпечатками, оставленными везикулярными клетками периостракума, наличие микропор, пронизывающих весь первичный слой; их отличают также в

несколько раз меньшие размеры фибр, в большинстве случаев большие углы между пучками фибр и в различной степени изогнутые фибры в пределах одного пучка.

Коллекция хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), № 5609. Авторы искренне благодарны Г.Т. Ушатинской (ПИН) за ценные консультации в процессе выполнения работы.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН № 17 “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов” (подпрограмма I “Развитие жизненных и биосферных процессов”), поддержана грантом РФФИ 19-04-00324, и Министерством высшего образования и науки РФ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасимов П.А.* Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей Европейской части СССР. Часть 1. М.: Госгеолтехиздат, 1955. 374 с.
- Герасимов П.А., Митта В.В., Кочанова М.Д.* Ископаемые волжского яруса Центральной России. М.: ВНИГНИ, 1995. 114 с.
- Смирнова Т.Н.* Новые ринхонеллиды из берриаса и готерива Русской платформы // Палеонтол. журн. 1978. № 2. С. 51–61.
- Смирнова Т.Н., Жегалло Е.А.* Первые сведения о микроstructures раковины бореальных ринхонеллид поздней юры на примере *Rhynchonella loxiae* Fischer de Waldheim, 1809 // Палеострат—2017. Годичн. собр. (научн. конф.) секции палеонтол. МОИП и Московского отд. Палеонтол. об-ва. М., 2017. С. 62–63.
- Смирнова Т.Н., Жегалло Е.А.* Микроstructures раковины брахиопод *Rhynchonella loxiae* Fischer из верхневолжских отложений Московской области // Палеонтол. журн. 2018а. № 3. С. 43–48.
- Смирнова Т.Н., Жегалло Е.А.* Микроstructures раковины *Kabanoviella obliterated* (Lahusen) (Brachiopoda, Rhynchonellidae) из верхнеготеривских отложений Ульяновской области // Палеонтол. журн. 2018б. № 4. С. 43–47.
- Biernat G., Williams A.* Ultrastructure of the protegulum of the some acrotretide brachiopods // Palaeontology. 1970. V. 13. Pt 3. P. 491–502.
- Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda. V. 4. Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2002. 1334 p.
- Williams A.* Evolution of the shell structure of articulate brachiopods // Spec. Pap. in Palaeontol. 1968a. № 2. P. 1–55.
- Williams A.* A history of skeletal secretion among articulate brachiopods // Lethaia. 1968b. V. 1. P. 268–287.
- Williams A.* Microscopic imprints on the juvenile shells of Palaeozoic linguliform brachiopods // Palaeontology. 2003. V. 46. Pt 1. P. 67–92.
- Williams A., Cusack M., Buckman J.* Shell structure of Palaeozoic discinoids // Phil. Trans. Roy. Soc. 1998. V. 353. P. 2005–2038.
- Williams A., Holmer L.* Ornamentation and shell structure of acrotretid brachiopods // Palaeontology. 1992. V. 35. Pt 3. P. 657–692.

Williams A., Mackay S. Secretion and ultrastructure of the periostracum of some terebratulide brachiopods // Proc. Roy. Soc. London. B. 1978. V. 202. P. 191–209.

Williams A., Mackay S. Differentiation of the brachiopod periostracum // Palaeontology. 1979. V. 22. Pt 3. P. 721–736.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1–8. *Septaliphoria excitata* (Smirnova, 1978): 1, 2, 4 – экз. ПИН, №5609/53, брюшная створка: 1, 2 – ромбовидные ячейки на поверхности первичного слоя брюшной створки, шкала 5 мкм; 4 – поперечный скол первичного слоя на брюшной створке, видны микропоры и каналы микропор, ориентированные перпендикулярно к поверхности створки, шкала 20 мкм; 3, 8 – экз. ПИН, №5609/56, спинная створка: 3 – гранулированный первичный слой, состоящий из асимметричных гранул размерами 2–8 мкм; микропоры размерами до 2 мкм, шкала 20 мкм; 8 – фибры балочковидные с субквадратным сечением и в том же пучке уплотненные фибры с узко ромбовидным сечением, шкала 50 мкм; 5, 7 – экз. ПИН, №5609/55, брюшная створка: 5 – верхняя часть вторичного слоя, состоящая из нескольких пластин, параллельных поверхности створки, шкала 20 мкм; 7 – три пучка фибр, направленных взаимно перпендикулярно; шкала 100 мкм; 6 – экз. ПИН, №5609/51, различно изогнутые фибры в соседних пучках, шкала 50 мкм; Рязанская обл., Спасский р-н, с. Чевкино; берриас, рязанский горизонт.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1–8. *Septaliphoria excitata* (Smirnova, 1978): 1–3 – экз. ПИН, №5609/51: 1 – фибры близ поверхности складок уплощенные, шириной до 17 мкм, с округло-ромбическим сечением, шкала 20 мкм; 2 – фибры недалеко от поверхности имеют вид балочек шириной 12–13 мкм, шкала 50 мкм; 3 – фибры между складками ориентированы узкой боковой стороной перпендикулярно к поверхности створки, шкала 50 мкм; 4, 5 – экз. ПИН, №5609/55, брюшная створка, фибры внутри фиброзного слоя имеют трапециевидное поперечное сечение: 4 – компактное трапециевидное поперечное сечение через фибры, шкала 10 мкм; 5 – в том же пучке узко трапециевидное сечение через фибры, шкала 20 мкм; 6–8 – экз. ПИН, №5609/56, спинная створка: 6, 7 – молодые фибры близ макушечной части, шкала 20 мкм; 8 – граница молодых и сформировавшихся фибр, шкала 20 мкм; Рязанская обл., Спасский р-н, с. Чевкино; берриас, рязанский горизонт.

The Peculiarity of the Shell Microstructure of the *Septaliphoria excitata* (Smirnova) (Rhynchonellida, Family Cyclothyrididae) from the Berriasian of the Russian Platform

T. N. Smirnova, E. A. Zhegallo

The surface of the shell premier layer of *Septaliphoria excitata* (Smirnova, 1978) has rhomboidal imprints of vesicular cells of periostracum. The premier layer is penetrated by micropores entirely. The second layer consists of bundles of fibers disposed at the different angle, up to right angle.

Keywords: Berriasian, Russian Platform, rhynchonellids, premier layer, micropores, fibers

УДК 595.73:551.736.1(7/4)

ОБЗОР СЕМЕЙСТВА ТОСОСЛАДИДАЕ CARPENTER (INSECTA: EOBLATTIDA) ИЗ ПЕРМИ СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ И ЕВРОПЫ

© 2021 г. А. П. Расницын^{а, b, *}, Д. С. Аристов^{а, с, **}

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

^бМузей естественной истории, Лондон, Великобритания

^сЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

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

**e-mail: danil_aristov@mail.ru

Поступила в редакцию 16.12.2019 г.

После доработки 25.12.2019 г.

Принята к публикации 25.12.2019 г.

Семейство Tococladidae перенесено в отряд Eoblattida. Семейство включает в себя три пермских рода: Tococladus Carpenter, 1966 из США, Франции и России, Tshekardocladus Rasnitsyn et Aristov, 2015 из России и Elmocladus gen. nov. (типовой вид – Opistocladus strictus Carpenter, 1976 из нижней перми США). Opistocladus kargalensis Rasnitsyn et Aristov, 2013 из средней перми России переописан и перенесен в род Tococladus. Составлена определительная таблица родов Tococladidae.

Ключевые слова: Insecta, Eoblattida, Tococladidae, пермь, США, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X21020124

Семейство Tococladidae было описано из нижней перми Северной Америки в отряде Protorthoptera (Carpenter, 1966). Впоследствии оно рассматривалось в составе отрядов Protorthoptera (Carpenter, 1992) или Нуроперлида (Rasnitsyn, 2002). Тококкладид относили также к надотряду Archaeorthoptera в качестве семейства, не отнесенного к какому-либо отряду (Béthoux, Nel, 2002; Béthoux et al., 2003; Béthoux, 2007), или к отряду Snemidolestodea в Archaeorthoptera (Coty et al., 2014; Prokop et al., 2015). Недостатки концепции таксона “Archaeorthoptera” обсуждались первым автором ранее (Расницын, 2007). В соответствии с этой концепцией Cu в самом основании крыла разделяется на CuA и CuP. Выпуклая передняя ветвь Cu в основании же крыла сливается с M и дистальнее отходит от нее, сливаясь с вогнутой передней ветвью CuP. То есть CuA + M у “археортоптер” соответствует основанию M в общепринятом понимании, свободная часть CuA – M₅, а передняя ветвь CuP (CuP_a) – стволу CuA.

Из такой интерпретации жилкования следует, что не все Tococladidae относятся к надотряду Archaeorthoptera. В пределах рода Tococladus знак обсуждаемой жилки может быть разным. У T. rallus Carpenter, 1966 указанная жилка нейтральная, т.е. соответствует плану жилкования Archaeorthoptera (Béthoux et al., 2003, рис. 2). Однако, у T. garrici Béthoux, Nel, Galtier, Lapeyrie et Gand, 2003 эта жилка выпуклая (Béthoux et al., 2003, рис. 4). Та-

ким образом, утверждение, что “Tococladus has an ‘archaeorthopterid’ structure of the vein Cu, with a concave branch of CuP distally fused with a convex CuA emerging from a common stem M + CuA. Thus, it can be attributed to the Archaeorthoptera” (Béthoux, Nel, 2002, с. 25), оказывается справедливым не для всех представителей рода.

Отнесению Tococladidae к Нуроперлида препятствует, прежде всего, грызущий ротовой аппарат без заостренных мандибул и без следов обособленных палочко- или стилетовидных лациний (табл. III, фиг. 3; см. вклейку). У представителей Нуроперлида ротовые органы были с вышеупомянутыми признаками и предназначались для грызания и высасывания содержимого спорангиев (Rasnitsyn, 2002). По жилкованию передних крыльев наиболее существенным различием является наличие у тококкладид задних ветвей CuA в интеркубитальном поле (у гипоперлид этот признак отсутствует).

Описанные особенности строения тела и жилкования характерны для представителей отряда Eoblattida, в который семейство Tococladidae здесь переносится (подробнее см. ниже).

Кроме типового рода, к семейству Tococladidae были отнесены (Rasnitsyn, 2002) также роды Heteroptilon Carpenter, 1976, Nugonioneura Tilliard, 1937 и Opistocladus Carpenter, 1976 из нижнепермского местонахождения Эльмо в США (лео-

нардский ярус Канзаса: Carpenter, 1976). После ревизии эти роды отнесены к семействам Tulliardembiidae, Nugonioneuridae и Parmapteridae, соответственно (отряд Snemidolestida: Aristov, 2020).

Авторы признательны А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) и С.Ю. Стороженко (ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН) за замечания по рукописи. Работа поддержана Программой 15 Президиума Российской академии наук “Проблемы происхождения жизни и становления биосферы” и грантом РФФИ № 18-04-00322.

О Т Р Я Д ЕОBLATTIDA

СЕМЕЙСТВО ТОСОСЛАДИДЫ CARPENTER, 1966

Tococladidae: Carpenter, 1966, с. 76; 1976, с. 341; Расницын, 1980, с. 43; Carpenter, 1992, с. 126; Новокшонов, 1999, с. 52; Rasnitsyn, 2002, с. 112; Béthoux, Nel, 2002, с. 15; Béthoux et al., 2003, с. 278; Béthoux, 2007, с. 3; Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 686; Coty et al., 2014, с. 464; Aristov, Rasnitsyn, 2015, с. 19.

Типовой род – *Tococladus* Carpenter, 1966.

Диагноз. Средних и мелких размеров насекомые. Голова прогнатная, с грызущим ротовым аппаратом. Пронотум с параноталиями. Ноги средней длины, бегательные. В переднем крыле прерадиальное поле широкое. SC заканчивается развилком на С и R. М с выраженной М₅ или слита с CuA, начинает ветвиться в базальной трети крыла. CuA с более или менее мощными задними ветвями в интеркубитальном поле. CuP в своей середине меняет знак с вогнутого на выпуклый. Анальная область преобразована в клавус. Ноги бегательные (на отпечатке расположены голеними назад).

Состав. Три рода из нижней перми: *Tococladus* Carpenter, 1966 из США, Франции и России, *Tshekardocladus* Rasnitsyn et Aristov, 2015 из России и *Elmocladus* gen. nov. из США.

Сравнение. Среди эоблаттидовых наиболее сходны по строению тела и жилкованию переднего крыла (прежде всего, по строению CuA) с *Megakhosaridae*. Отличаются SC, заканчивающейся развилком, и анальной областью, преобразованной в клавус. У мегакхозарид SC заканчивается на С, клавус не выражен (Aristov, 2015).

Определительная таблица родов семейства Tococladidae

- 1(4) Вершина SC не сближена с основанием RS, RS начинается в базальной трети крыла, S-образно изогнут в основании.
- 2(3) М₅ короткая. CuA образует передний или задний гребень ветвей.....
.....*Tococladus* Carpenter, 1966
- 3(2) М₅ длинная. CuA ветвится беспорядочно.....
.....*Tshekardocladus* Rasnitsyn et Aristov, 2015

- 4(1) Вершина SC сближена с основанием RS, RS начинается у середины крыла, не изогнут S-образно в основании.....
.....*Elmocladus* gen. nov.

Род *Tococladus* Carpenter, 1966

Tococladus: Carpenter, 1966, с. 77; 1976, с. 341; 1992, с. 126; Новокшонов, 1999, с. 52; Rasnitsyn, 2002, с. 112; Béthoux, Nel, 2002, с. 25; Béthoux et al., 2003, с. 279; Béthoux, 2007, с. 3; Coty et al., 2014, с. 464; Aristov, Rasnitsyn, 2015, с. 19.

Типовой вид – *Tococladus rallus* Carpenter, 1966 из Эльмо (США, Канзас; нижняя пермь, кунгурский ярус).

Диагноз. В переднем крыле “С” отсутствует или очень короткая. RS начинается в базальной трети крыла, изогнут в основании S-образно. М не слита с CuA. М₅ короткая, CuA начинает ветвиться за своей базальной третью, образует передний или задний гребень ветвей.

Видовой состав. Помимо типового вида, *T. similis* Novokshonov, 1999 из Чекарды (Россия, Пермский край; нижняя пермь, кунгурский ярус), *T. garrici* Béthoux, Nel, Galtier, Lapeyrie et Gand, 2003 из Лодева (Франция, Эро, бассейн Лодев; средняя пермь, свита Салагоу) и *T. kargalensis* (Rasnitsyn et Aristov, 2013), comb. nov. из Каргалы (Россия, Оренбургская обл.; средняя пермь, уржумский ярус).

Замечания. Из местонахождения Лодев, кроме *T. garrici*, упоминался фрагмент заднего крыла, определенного как cf. *Tococladus* sp. (Prokor et al., 2015). На наш взгляд, нет оснований относить этот фрагмент к *Tococladidae*. Судя по рисунку (Prokor et al., 2015, рис. 5), SC у этого экземпляра заканчивается в базальной четверти крыла, CuA гребенчатая вперед с четырьмя или более ветвями. У *Elmocladus*, единственной тококляди, для которой известно заднее крыло, SC длиннее, а CuA простая (рис. 1, з). К роду *Tococladus* была отнесена также вершина крыла из местонахождения Terril No 7, Avion (Франция, Падде-Кале; верхний карбон, вестфальский ярус В-С: Coty et al., 2014). Для этого крыла характерна короткая SC и передний гребень поперечных жилок на дистальной ветви RS. Эти же признаки известны у некоторых экземпляров пермского *T. garrici* (Béthoux et al., 2003, рис. 5, 7). Этих признаков, на наш взгляд, недостаточно для уверенного отнесения этого фрагмента к *Tococladidae*. Точно так же вершина крыла выглядит, например, у карбоновых родов *Longzhua* (Gu et al., 2011, рис. 5) или *Xixia* (Gu et al., 2014, рис. 2), относящихся к семейству *Spanioderidae* (отряд *Snemidolestida*: Aristov, 2014).

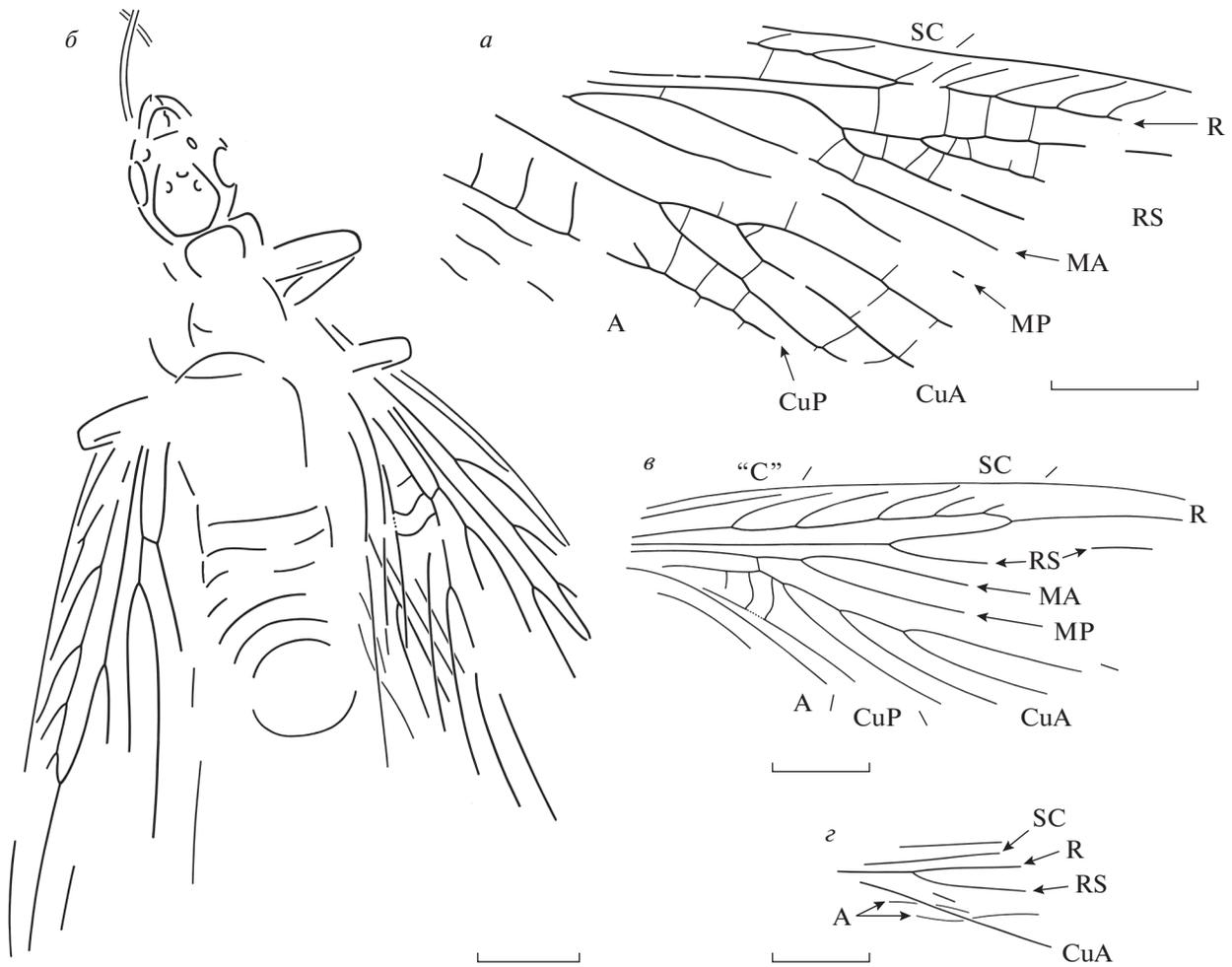


Рис. 1. Представители семейства Tococlididae: *a* – *Tococladus kargalensis* (Rasnitsyn et Aristov, 2013) comb. nov., голотип ПИН, № 199/374, переднее крыло; Россия, Оренбургская обл., местонахождение Каргала; средняя пермь, уржумский ярус; *б–г* – *Elmocladus strictus* (Carpenter, 1976) comb. nov., голотип MCZ, № 5881a, *б* – общий вид, *в* – переднее крыло, *г* – заднее крыло; США, Канзас, местонахождение Эльмо; нижняя пермь, леонардский ярус. Длина масштабной линейки 2 мм.

***Tococladus kargalensis* (Rasnitsyn et Aristov, 2013) comb. nov.**

Табл. III, фиг. 1

Opistocladus kargalensis: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 686, рис. 11, f; 12, g.

Г о л о т и п – ПИН, № 199/374, обратный отпечаток неполного, немного деформированного переднего крыла; Россия, Оренбургская обл., Сакмарский р-н, отвалы Каргалинских медных рудников; средняя пермь, уржумский ярус, аманакская свита.

О п и с а н и е (рис. 1, *a*). Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле в базальной трети крыла уже субкостального. SC с редкими, простыми передними ветвями, заканчивается на R у середины крыла. R с простыми передними ветвями. RS начинается в базальной четверти крыла. Ствол RS в своем основании сближен с R, перед вершиной SC изогнут S-образно, гребенчатый назад, более чем с тремя ветвями. Макси-

мальная ширина интеррадиального поля равна таковой прерадиального. M разделяется на MA и MP перед основанием RS. Основание MA параллельно стволу RS, MA и MP до дистальной трети крыла простые. CuA со слегка S-образно изогнутыми задними ветвями в интеркубитальном поле. CuA начинает ветвиться у своей середины, гребенчатая назад, с тремя ветвями. Основание интеркубитального поля широкое, CuP прямая, с изломами в местах впадения задних ветвей CuA. Поля между анальными жилками узкие. Поперечные жилки простые.

Р а з м е р ы в м м: предполагаемая длина переднего крыла около 20.

С р а в н е н и е. *T. kargalensis* наиболее сходен с *T. garrici* Béthoux, Nel, Galtier, Lapeyrie et Gand, 2003 из средней перми Франции, от которого от-

личается свободным основанием MA, тогда как у *T. garrici* MA слита с RS (Béthoux et al., 2003).

З а м е ч а н и е. Вид был описан в составе рода *Opistocladus* (Rasnitsyn, Aristov, 2013), типовой вид которого, *O. arcuatus* Carpenter, 1976, позже был отнесен к семейству Parmapteridae (Сnemidolestida: Aristov, 2020). Из-за наличия характерного S-образно изогнутого RS и задних ветвей CuA в интеркубитальном поле *O. kargalensis* отнесен нами к роду *Tococladus*.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Tshekardocladus* Aristov et Rasnitsyn, 2015

Tshekardocladus: Aristov, Rasnitsyn, 2015, с. 19.

Типовой вид — *Tshekardocladus sparsus* Aristov et Rasnitsyn, 2015.

Д и а г н о з. RS начинается в базальной трети крыла, S-образно изогнут в основании. М не слита с CuA, M₅ длинная. CuA начинает беспорядочно ветвиться за своей базальной третью.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид из нижней перми Чекарды.

Род *Elmocladus* Rasnitsyn et Aristov, gen. nov.

Типовой вид — *Opistocladus strictus* Carpenter, 1976.

Д и а г н о з. Мелкие насекомые. В основании костального поля переднего крыла проходит длинная “С”, заканчивающаяся в базальной четверти крыла. SC заканчивается перед дистальной третью крыла. Вершина SC сближена с основанием слабоизогнутого S-образно RS; RS начинается у середины крыла, интеррадиальное поле не сужено в основании. М начинает ветвиться в базальной трети крыла, ближе к M₅, чем к основанию RS; MA не сближена с RS. M₅ сливается с CuA до ее разделения на ветви. CuA гребенчатая назад. Задние ветви CuA слабые, S-образно изогнутые. CuP меняет знак с вогнутого на выпуклый перед своей серединой. Клавус заканчивается в базальной трети крыла.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид из нижней перми США.

З а м е ч а н и я. Ложная коста (“С”), выпуклая жилка, проходящая в основании костального поля, является синапоморфией надотряда Orthopteroidea (Горохов, 2004). Однако этот признак встречается и у других отрядов гриллоновых. В одних случаях этот признак характеризует семейства, напр., у Necrophasmatidae (отряд Сnemidolestida: Aristov, 2018). В других может встречаться у отдельных видов, и не быть характерным для других видов и родов семейства. Например, ложная коста характеризует только один вид рода *Chauliodites* Heer, 1864 из семейства Chaulioditidae (Aristov, 2013) или только один из родов семей-

ства Geinitziidae (Aristov, 2020). Оба эти семейства относятся к отряду Reculida (Aristov, 2015). Для эоблаттидовых этот признак ранее известен не был (Aristov, 2015). У *Tococladidae* ложная коста может быть развита в разной степени. У *Elmocladus strictus* это длинная жилка, у *Tococladus similis* Novokshonov, 1999 короткая, заканчивающаяся развилком (Новокшонов, 1999, рис. 1). У остальных тококкладид ложная коста отсутствует.

Elmocladus strictus (Carpenter, 1976) comb. nov.

Табл. III, фиг. 2, 3

Opistocladus strictus: Carpenter, 1976, с. 344, рис. 5, 6; Béthoux et al., 2003, с. 278; Aristov, Rasnitsyn, 2013, с. 687.

Г о л о т и п — MCZ, № 5881a, b, прямой и обратный отпечатки целого насекомого; США, Канзас, округ Дикинсон, р-н Баннер, в 5 км юго-восточнее г. Эльмо, местонахождение Эльмо; нижняя пермь, низы леонардского яруса, серия Самнер, свита Веллингтон, пачка Карлтон.

О п и с а н и е (рис. 1, б–г). Голова крупная. Антенны тонкие, мандибулы мощные, грызущие, с притупленной вершиной, с зубцами по крайней мере в вершинной части. Глаза небольшие, простые глазки умеренно крупные, в широком почти прямоугольном треугольнике. Пронотум округло-трапецевидный, паранотальное кольцо узкое спереди, расширено по бокам (сзади не сохранилось). Мезонотум поперечный, с неясным скутумом, метанотум крупный, продольный. Передние ноги средней величины, средние несколько длиннее передних (задние не сохранились). В переднем крыле SC с длинными, S-образно изогнутыми передними ветвями. MA и MP до дистальной трети крыла простые. CuA с четырьмя ветвями, задняя из которых без изломов в местах впадения поперечных жилок. Интеркубитальное поле расширено в основании. CuP меняет знак с вогнутого на выпуклый. CuP, A₁ и передняя ветвь A₂ плавно изогнуты. Брюшко короткое.

Р а з м е р ы в мм: длина тела 7, переднего крыла около 8.

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 гриллоновые насекомые (Insecta: Gryllones) из местонахождения Бабий Камень (верхняя пермь России). Часть 2. Отряд Reculida и Gryllones ordinis incertis // Палеонтол. журн. 2020. № 2. С. 40–49.
- Горохов А.В.* Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Т. 54. № 1. СПб., 2004. С. 1–54.

- Новокионов В.Г. Новые ископаемые насекомые (Insecta: Huperperlida, Panorpida, ordinis incertis) из местонахождения Чекарда // Палеонтол. журн. 1999. № 1. С. 54–57.
- Расницын А.П. Отряд Huperperlida // Историческое развитие класса насекомых. М., 1980. С. 41–43 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 178).
- Расницын А.П. К дискуссии о жилковании крыльев Archaeorthoptera (Insecta) // Палеонтол. журн. 2007. № 3. С. 105–108.
- Aristov D.S. Classification of the order Cnemidolestida (Insecta; Perlidea) with description of new taxa // Far East. Entomol. 2014. № 277. С. 1–46.
- Aristov D.S. Classification of order Eoblattida (Insecta; Blattidea) with description of new taxa // Far East. Entomol. 2015. № 301. С. 1–56.
- Aristov D.S. Revision of the family Necrophasmatidae (Insecta: Cnemidolestida) // Far East. Entomol. 2018. № 359. С. 7–11.
- Aristov D.S. A revision of the genera Heteroptilon, Nugonioneura, and Opistocladus from Lower Permian of USA (Insecta: Cnemidolestida: Tylliardemiidae, Nugonioneuridae and Parmapteridae) // Far East. Entomol. 2020. № 401. С. 1–9.
- Aristov D.S., Rasnitsyn A.P. New insects from the Kungurian of Tshekarda fossil site in Permian territory of Russia // Russ. Entomol. J. 2015. V. 24. P. 17–35.
- Béthoux O. Ordinal assignment of the genus *Tococladus* Carpenter 1996 (Insecta: Archaeorthoptera) // Alavesia. 2007. № 1. P. 3.
- Béthoux O., Nel A. Venation pattern and revision of Orthoptera sensu nov. and sister groups. Phylogeny of Palaeozoic and Mesozoic Orthoptera sensu nov. // Zootaxa. 2002. V. 96. P. 1–88.
- Béthoux O., Nel A., Galtier J. et al. A new species of *Tococladidae* Carpenter, 1966 from the Permian of France (Insecta: Archaeorthoptera) // Geobios. 2003. V. 36. P. 275–283.
- Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas: Part 11. The orders Protorthoptera and Orthoptera // Psyche. 1966. V. 73. № 1. P. 46–88.
- Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas: Part 12. Protorthoptera (continued), Neuroptera, additional Palaeodictyoptera & families of uncertain position // Psyche. 1976. V. 83. P. 336–376.
- Carpenter F.M. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt R. Arthropoda 4. Vol. 3: Superclass Hexapoda. Lawrence, Boulder, 1992. 655 p.
- Coty D., Háva J., Procop J. et al. New archaeorthopteran insects from the Late Carboniferous of the Nord and Pas-de-Calais basins in northern France (Insecta: Cnemidolestodea, Panorthoptera) // Zootaxa. 2014. V. 3878. № 5. P. 462–470.
- Gu J.-J., Béthoux O., Ren D. Longzhua loculata n. gen. n. sp., one of the most completely documented Pennsylvanian Archaeorthoptera (Insecta; Ningxia, China) // J. Paleontol. 2011. V. 85. № 2. P. 303–314.
- Gu J.-J., Béthoux O., Ren D. A new cnemidolestodean stem-orthopteran insect from the Late Carboniferous of China // Acta Palaeontol. Pol. 2014. V. 59. № 3. P. 689–696.
- Prokop J., Szewo J., Lapeyrie J. et al. New Middle Permian insects from Salagou Formation of the Lodève Basin in southern France (Insecta: Pterygota) // Ann. Soc. Entomol. France. 2015. V. 51. P. 14–51.
- Rasnitsyn A.P. Superorder Hypoperlidea Martynov, 1928. Order Hypoperlida Martynov, 1928 // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P. & Quicke D.L.Q. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 111–115.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S. New fossil insects (Insecta: Caloneurida, Hypoperlida, Palaeomanteida, Jurinida) from the Middle and Upper Permian of European Russia // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 7. P. 678–704.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1. *Tococladus kargalensis* (Rasnitsyn et Aristov, 2013) comb. nov., голотип ПИН, № 199/374, переднее крыло; Россия, Оренбургская обл., местонахождение Каргала; уржумский ярус средней перми.

Фиг. 2, 3. *Elmocladus strictus* (Carpenter, 1976) comb. nov., голотип MCZ, № 5881a, b: 2 – общий вид, 3 – голова и пронотум; США, Канзас, местонахождение Эльмо; леонардский ярус нижней перми.

Review of the Family Tococladidae Carpenter (Insecta: Eoblattida) in Permian of North America and Europe

A. P. Rasnitsyn, D. S. Aristov

Family Tococladidae is transferred to the order Eoblattida. The family consists of 3 Permian genera: *Tococladus* Carpenter, 1966 from USA, France and Russia, *Tshekardocladus* Rasnitsyn et Aristov, 2015 from Russia and *Elmocladus* gen. nov. (type species – *Opistocladus strictus* Carpenter, 1976 from the lower Permian of USA). *Opistocladus kargalensis* Rasnitsyn et Aristov, 2013 from the middle Permian of Russia is redescribed and transferred to the genus *Tococladus*. A key to the genera of Tococladidae is provided.

Keywords: Insecta, Eoblattida, Tococladidae, Permian, USA, Russia

УДК 565.793.3

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО СЕМЕЙСТВУ SIRICIDAE (HYMENOPTERA, SYMPHYTA) В БАЛТИЙСКОМ ЯНТАРЕ

© 2021 г. А. Р. Манукян^а, *, А. В. Смирнова^а, **

^аКалининградский музей янтаря, Калининград, Россия

*e-mail: manukyan@list.ru

**e-mail: smirnit@gmail.com

Поступила в редакцию 24.04.2020 г.

После доработки 14.05.2020 г.

Принята к публикации 14.05.2020 г.

Из эоценового балтийского янтаря описан вид *Xeris dorbniakensis* Manukyan, sp. nov. (Hymenoptera, Siricidae); ранее отсюда семейство Siricidae было известно лишь видом *Eoxeris klebsi* (Brues, 1926). Приведены также сведения о другой находке рогахвоста рода *Xeris* из балтийского янтаря без уточнения видового статуса. Выявлены фаунистические связи между сообществами эоценового балтийского янтаря и современными гималайскими биологическими комплексами. Дан обзор палеонтологической истории семейства Siricidae.

Ключевые слова: Hymenoptera, Siricidae, балтийский янтарь, эоцен, рогахвосты, новый вид, *Xeris*, Гималаи

DOI: 10.31857/S0031031X21020094

Сидячебрюхие перепончатокрылые (Hymenoptera, Symphyta) насекомые в целом, и семейство Siricidae в частности, имеют важное значение для понимания эволюционной истории отряда Hymenoptera (Расницын, 1980; Klopstein et al., 2013 и др.). Среди современных Siricidae Р. Бенсон (Benson, 1943) выделял подсемейства Siricinae (роды *Sirex* L., *Xeris* Costa, *Siricosoma* Forsius, *Urocerus* Geoffroy и *Хоанон* Semenov) и Tremecinae (роды *Teredon* Norton, *Tremex* Jurine, *Eriotremex* Benson и *Afrotremex* Pasteels). Несколько измененную родовую комбинацию приводят Я. Голд и Л. Моунд (Gauld, Mound, 1982) – род *Siricosoma* ими был перенесен в состав Tremecinae и противопоставлялся как сестринский таксон к подсемейству Siricinae (роды *Xeris*, *Sirex*, *Хоанон* и *Urocerus*). В составе Siricinae был описан род *Neoxeris* из горных районов Индии (Saini, Singh, 1987), позже сведенный в синонимы (Schiff et al., 2012) к роду *Xeris*. Для рецентных сирицид в мировой фауне в настоящее время известно 10 родов и около 122 видов (Schiff et al., 2012).

Надсемейство Siricoidea, помимо рецентного Siricidae и условно рецентного Anaxyelidae (в современной фауне только один вид *Syntexis libocedrii* Rohwer, 1915), включает также ископаемое семейство Pseudosiricidae (=Murmiciidae) (Krogmann, Nel, 2012; Wedmann et al., 2014). Сюда же помещалось сем. Daohugoidae, которое позже было перенесено в состав Xyelidae в ранге подсемей-

ства (Wang et al., 2019). Ранее к надсемейству Siricoidea также относили верхнеюрско-нижнемеловое семейство Praesiricidae, которое позже (Taeger et al., 2010; Wang et al., 2016) было перенесено в состав Pamphilioidea.

Монофилетический характер рецентного подсемейства Siricinae был показан по морфологическим данным (Königsmann, 1977; Rasnitsyn, 1988; Schulmeister, 2003) и позже был подтвержден генетико-молекулярными исследованиями (Heraty et al., 2011; Sharkey et al., 2012; Ronquist et al., 2012; Klopstein et al., 2013; Malm, Nyman, 2015). Относительно недавно (Schiff et al., 2012) была проведена ревизия рецентных Siricidae и предложена новая группировка родов в подсемействах Siricinae и Tremecinae, основанная на признаках жилкования переднего крыла: роды *Sirex*, *Sirotremex*, *Urocerus* и *Хоанон* были включены в состав Siricinae, а роды *Afrotremex*, *Eriotremex*, *Siricosoma*, *Teredon*, *Tremex* и *Xeris* – в подсемейство Tremecinae.

Деление на основе жилкования крыла следует считать ненадежным из-за нестабильности признаков – существенные различия проявляются даже в крыльях у одних и тех же особей (Wedmann et al., 2014). Различия в биологии подсемейств также незначительны (Archibald, Rasnitsyn, 2016), поэтому деление сем. Siricidae s. s. на подсемейства следует считать необоснованным.

Современные сирициды – сравнительно крупные перепончатокрылые; тело цилиндрическое,

преимущественно 15–45 мм длиной. Яйцеклад сверловидный, массивный, длиной до 45 мм, используется для просверливания коры и древесины при откладке яиц в ослабленные деревья. Самки характеризуются нитевидными, на вершине слабо уплощенными 14–25-члениковыми усиками. Преимущественно бореально-неморальная группа, связанная с хвойными и лиственными лесами Северного полушария. Небольшое число видов, эндемиков и завезенных, известно в Мексике, Кубе и Доминиканской Республике. Сведения о находках в Центральной Америке, Папуа – Новой Гвинее и в Африке к югу от Сахары базируются или на недостоверных сообщениях, или являются следствием завоза с древесным материалом за пределы естественного ареала (Smith, 1988; Schiff et al., 2012).

Рогохвосты заселяют ослабленные или усыхающие деревья, когда стволы заселяются жуками-усачами (Coleoptera, Cerambycidae) (церамбицидная стадия; Мамаев, 1960). Яйца откладываются на глубину 10–20 мм, при этом самки вместе с каждым яйцом вносят в древесину также споры дереворазрушающих эндосимбионтов – базидиомикотных (Basidiomycota) грибов *Amylostereum ageolatum* Voidin, 1958 и *A. chailletii* (Persoon, 1822), а также секрет, который снижает устойчивость дерева к грибу. Базидиомикотные грибы вырабатывают фермент, который разрушает целлюлозу, трансформируя ее в доступные для питания личинки вещества. В результате совместного действия гриба и секрета гибель дерева ускоряется (Мамаев, Кравченко, 1973; Spradbery, 1973). Рогохвосты более обычны в старых хвойных лесах. В Европе встречаются с июня до ранней осени. Самцы большую часть жизни проводят в кроно деревьях, где и происходит спаривание. Самок часто можно обнаружить близ свежесрубленных деревьев. Живут несколько дней, не питаются, затраты энергии обеспечивают за счет накопленных запасов жира. Личинка в благоприятных условиях (например, в сухой древесине) развитие может продлиться еще на 2–4 года. Ходы проникают в глубину ствола на 10–15 см. Окукливание происходит в колыбельках чуть ниже камбия в 1.2–4.0 см от поверхности ствола.

Представители ископаемых сирицид и родственных групп (надсем. *Siricoidea*) известны с ранней юры, продвинутые *Siricidae* в характерном облике появились не позже конца поздней юры (Расницын, 1980). Судя по строению яйцеклада, уже тогда они были связаны с мертвой древесиной (Расницын, 2002).

Т. Остен (Osten, 2007, с. 351, цит. по: Wedmann et al., 2014) приводит рисунки хорошо сохранившегося экземпляра неопisanного вида (подсем. *Siricinae*) из нижнемелового (апт) местонахождения

Крато (Бразилия). Систематическое положение этого вида как представителя семейства *Pseudosiricidae* было определено С. Арчибальдом и А.П. Расницыным (Archibald, Rasnitsyn, 2016).

Из формации Исянь (Yixian; нижний мел) Китая был описан вид *Sinosirex gigantea* Hong, 1975 (местонахождение Weichang, Хэбэй), из той же формации на северо-востоке (местонахождение Dawangzhangzi, Ляонин) М. Ван с соавт. (Wang et al., 2018) описали вид *Cretosirex xiaoi*. Два экземпляра не названных сирицид, сходных с *Xeris* и *Eoxeris* Мaa, 1949, и новый род и вид сирикоида неясного положения были отмечены из меловых отложений бассейна р. Хетаны (Россия, Западное Приохотье) (Расницын, 1993).

Современные роды сирицид впервые достоверно отмечаются в палеогене: *Urocerus ligniticus* (Piton, 1940) из палеоцена Menat (Франция) и *U. patagonicus* Fidalgo et Smith, 1987 из нижнего эоцена бассейна р. Чубут (юг Аргентины). Вид *U. ligniticus* известен по 4 экз., что необычно для кайнозойских рогохвостов. Вымерший род и вид *Ypresiosirex orthosemos* Archibald et Rasnitsyn, 2016 описан из нижнего эоцена Западной Канады.

Из среднего эоцена Месселя (Германия) С. Ведманн с соавт. (Wedmann et al., 2014) по фрагменту переднего крыла описали *Xoanon? eocenicus* Wedmann et al., 2014, условно отнесенный к восточноазиатско-ориентальному (Сундуков, Лелей, 2012, с. 112) роду *Xoanon*.

Вид *Eoxeris klebsi* (Brues, 1926) был описан из балтийского янтаря по единственному экземпляру самца в составе рода *Urocerus*, позже вид был перенесен в ископаемый род *Eoxeris* Мaa, 1949. В описании Ч. Брюса (Brues, 1926) приводится лишь рисунок переднего крыла; тип, хранившийся в коллекции Кёнигсбергского ун-та, ныне утрачен, поэтому истинный статус вида трудно определим. Новые находки сирицид в балтийском янтаре обсуждаются в настоящей статье.

В окаменевшей древесине хвойного дерева (предположительно *Cupressaceae*) из олигоценых менилитовых слоев (Польша, Восточные Карпаты) обнаружены ихнофоссилии личинок сирицид – ходы и летные отверстия (Rajchel, Uchman, 1998).

Ведманн описала из верхнего олигоцена Эншпель (Enspel, Германия) рогохвоста неясного систематического положения, близкого к родам *Eriotremex* и *Afrotremex*, а также *Tremex* sp. из плиоцена Виллерсхаузена (Германия) (Wedmann, 1998). Из миоцена Франции (Montagne d'Andance, Saint-Bauzile) описан вид *Proximoxeris tripoliensis* Nel, 1991 (= *P. tripoliensis* Riou, 1999, объективный синоним).

Виды *Formicium brodiei* Westwood, 1854 и *Megapterites mirabilis* Cockerell, 1920 были описаны как рогохвосты по крыльям из эоцена Англии

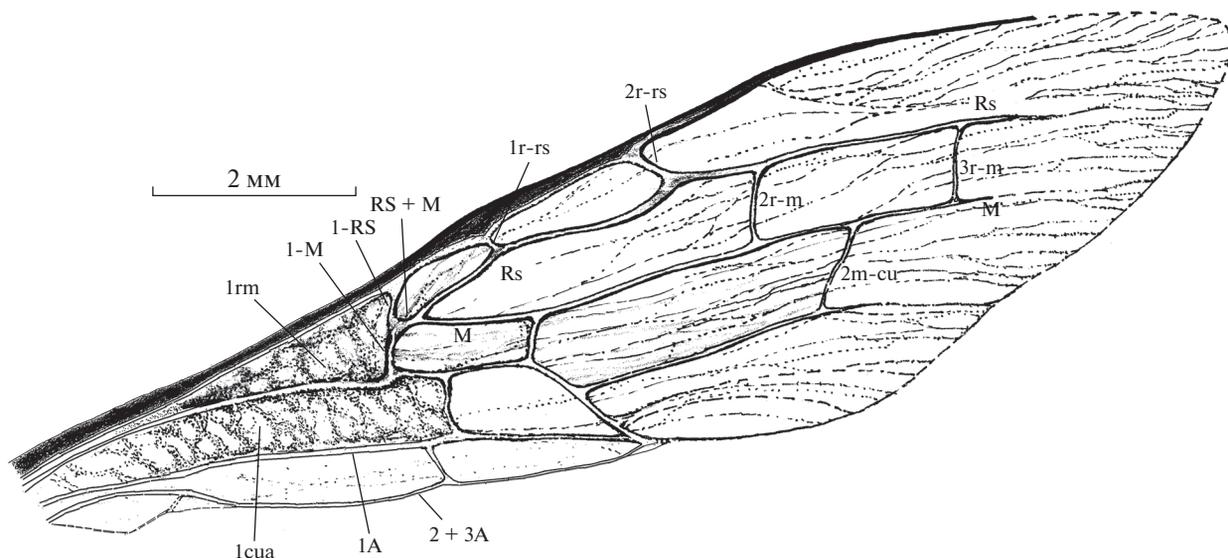


Рис. 1. *Xeris dorbniensis* Manukyan, sp. nov., голотип КМЯ, № 5318, переднее крыло.

(Cockerell, 1920, 1921), но оказались гигантскими муравьями (Lutz, 1986, 1990).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В статье принята терминология по: Тобиас, 1978; Goulet, Huber, 1993; Goulet et al., 2015; жилкование крыльев — по: Расницын, 1969, 1980; Archibald, Rasnitsyn, 2016. Исползованные в работе обозначения жилок показаны на рис. 1, 2. Все размеры даны в мм. Исследованные образцы балтийского янтаря происходят из калининградского (Приморского) месторождения. Материал суб-аэрального происхождения не подвергался предварительной химической и физической обработке¹. Весь исследованный материал хранится в коллекции Калининградского музея янтаря (КМЯ). Возраст балтийского янтаря нами принимается как приабонский (верхний эоцен), который был определен по остаткам фораминифер и палинологическим комплексам во вмещающих отложениях (Александрова, Запорожец, 2008) и подтвержден сравнительно-энтомологическими исследованиями (Perkovsky et al., 2007). Фотографии подготовлены с помощью фотокамеры Canon EOS 6D, соединенной со стереомикроскопами Leica, MC-2ZOOM, для увеличения глубины резкости использовалась программа Helicon Focus 6.7.1.

¹ В практике ювелирной обработки янтарь часто искусственно осветляется: выдерживается в инертной газовой среде продолжительное время при температуре выше 100°C и при давлении от 0.2 до 15 атм. После такой обработки у ископаемых организмов меняются пропорции тела, карбонизируются покровы и т.д. Подобные артефакты могут быть неправильно интерпретированы при оценке признаков.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ НАД СЕМЕЙСТВО SIRICOIDEA BILLBERG, 1820

СЕМЕЙСТВО SIRICIDAE BILLBERG, 1820

Род *Xeris* Costa, 1894

Xeris dorbniensis Manukyan sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1–6

Название вида — от названия пос. Дорбникен, входящего в состав Пальмникенского округа (в настоящее время район пос. Янтарный), где находятся значительные пока не освоенные запасы балтийского янтаря.

Голотип — КМЯ, № 5318, самка; балтийский янтарь, верхний эоцен. Камень размером 45 × 15 × 5 мм. Целое насекомое, отсутствуют (повреждены при механической обработке) вершина бедра правой средней ноги, основание правой средней голени и лапки задних ног. Брюшко полностью, грудь слева частично покрыты белой светонепроницаемой пленкой. Правое заднее крыло плотно прилегает к брюшку, закрывая его сверху. Сининклюзы: Arachnida, Acari; Collembola, Arthropleona; волоски дуба более или менее равномерно распределены по всему объему камня.

Описание (рис. 1). Длина тела около 15.0 мм (табл. IV, фиг. 1). Наличник с глубокой вырезкой посередине, двулопастный. Верхняя губа массивная, отчетливо выступает из-под наличника. Ширина ротовой выемки приблизительно в 3 раза больше диаметра глазка. Мандибулы, судя по строению, не смыкаются, короткие, их длина лишь в 1.3 раза больше ширины в основании; двузубые, нижний зубец длиннее верхнего более чем в 2 раза. Внутренние орбиты глаз широкие, выступают над лицом. Лицо в густой пунктировке,

Таблица IV



Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–6. *Xeris dornbikensis* Manukyan, sp. nov., голотип, КМЯ, № 5318: 1 – расположение в камне; 2 – голова сбоку; 3 – лапка средней ноги; 4 – вершина брюшка, яйцеклад и роговидный отросток; 5 – общий вид слева; 6 – переднее крыло.

пунктирные ямки глубокие, в густом и длинном опушении, волоски направлены вперед.

Минимальное расстояние между глазами (измененное на вершине глаз) в 1.2–1.3 раза больше высоты глаза. Расстояние между внутренними краями

усиковых ямок приблизительно вдвое больше, чем кратчайшее расстояние от наружного края усиковых ямок до глаза. Глаза едва овальной формы, соотношение высота/ширина 5 : 4; выпуклые, значительно выступают над поверхностью головы.

Кратчайшее расстояние от латерального глазка до глаза (OOL) в два раза больше, чем расстояние от среднего до заднего глазка. Расстояние от заднего глазка до глаза чуть больше расстояния между латеральными глазками. Расстояние от заднего глазка до заднего края головы (OCL) более чем в 4 раза больше, чем расстояние от заднего глазка до глаза (OOL). Вдоль заднего края глаз имеется четко разграниченная вдавлением узкая площадка в резкой, глубокой и густой пунктировке (табл. IV, фиг. 2). Темя посередине с бороздой; поверхность, также теменная площадка и лобное поле в густой, грубой сотообразно-ячеистой скульптуре. Виски с едва намеченным вертикальным валиком (гребнем), в редких, но глубоких вдавлениях (pits), поверхность между вдавлениями гладкая, блестящая. Затылочный валик слабый. Щеки с пучком длинных, торчащих волосков; длина щеки (кратчайшее расстояние от нижнего края глаз до основания мандибулы) составляет около половины высоты глаза. Скапус едва изогнутый и слабо утолщенный посередине (табл. IV, фиг. 2). Жгутик усика 17-члениковый, плавно нитевидно утончается в верхней половине, членики цилиндрические.

Пронотум соединен со среднеспинкой неподвижно, верхне-боковые края вытянуты вперед в виде лопастей, передний край между ними выемчатый; воротничок отчетливо утолщенный, по краю окаймлен валиком; заднебоковые углы достигают тегул. Простернум разделен по средней линии отчетливым швом.

Среднеспинка короткая, ее длина около 2.0 мм; цельная (нотаулы отсутствуют), умеренно выпуклая, кзади слабо сужена. Поверхность матовая, в мелкобугристой скульптуре; в густом опушении, волоски тонкие. Мезоплевры слабо выпуклые, в густой пунктировке. Щитик в мелкой пунктировке, в густом, торчащем опушении. Заднещитик узкий, его ширина чуть больше, чем ширина щитика в основании.

Передние крылья (рис. 1) дымчато-затемненные (табл. IV, фиг. 6); длина от вершины до тегул 12.1 мм; стройные — длина в 3.6–3.7 раза больше максимальной ширины. Дистальная половина крыла продольно-гофрированная; в базальной половине ячейки 1csa и 1gm поперечно-гофрированные. Птеростигма слабо склеротизованная. RS+M явственная, 1r-m отсутствует. Жилка 2r-m вертикальная, 2m-cu инклинальная; длина отрезка Rs за поперечной жилкой 3r-m около 0.4 мм. Ячейка 1gm выпуклая, выступает над поверхностью крыла, гофр более тонкий, чем на ячейке 1csa. Жилка 3A отсутствует. Задние крылья прозрачные, длина около 7.5 мм, передний край с 20–21 зацепками, крупные зацепки чередуются с более мелкими; анальная ячейка открытая.

Брюшко полностью покрыто светонепроницаемой белой пленкой, контуры сегментов хорошо просматриваются (табл. IV, фиг. 1, 4, 5). Длина ножен яйцевода 10.6 мм. Роговидный отросток 2.6 мм, копьевидный, плавно сужается к вершине (табл. IV, фиг. 4), без срединного сужения; ширина в основании 1.5, соотношение ширины в основании/длина — 1.7; дорсальная поверхность апикальной трети с небольшим зубцом, вентральная — с двумя рядами резких зубцов.

Бедрa передних и средних ног цилиндрической формы, слабо утолщенные в базальной половине; бедрa задних ног сжаты с боков, короткие, длина — 1.2 мм, максимальная ширина лишь в 2 раза меньше длины. Все голени цилиндрические (не сплюснутые с боков) с одной шпорой, передние и средние голени слабоизогнутые, задняя прямая; вершина голени напротив шпор с глубокой вырезкой. Первые членики лапок передних и средних ног удлинённые, их длина равна длине голени: длина первого членика передней лапки 1.8 мм, средней — 2.0 мм. Четвертый членик лапки короткий (длина чуть больше 0.3 мм), на вершине с вентральной стороны лопастевидно выступающий. Коготки передних и средних ног острые, серповидные, с базальным зубцом (табл. IV, фиг. 3).

Тело черное, ноги за тазиками красные (окраска поврежденных участков ног неизвестна); окраска брюшка неопределима.

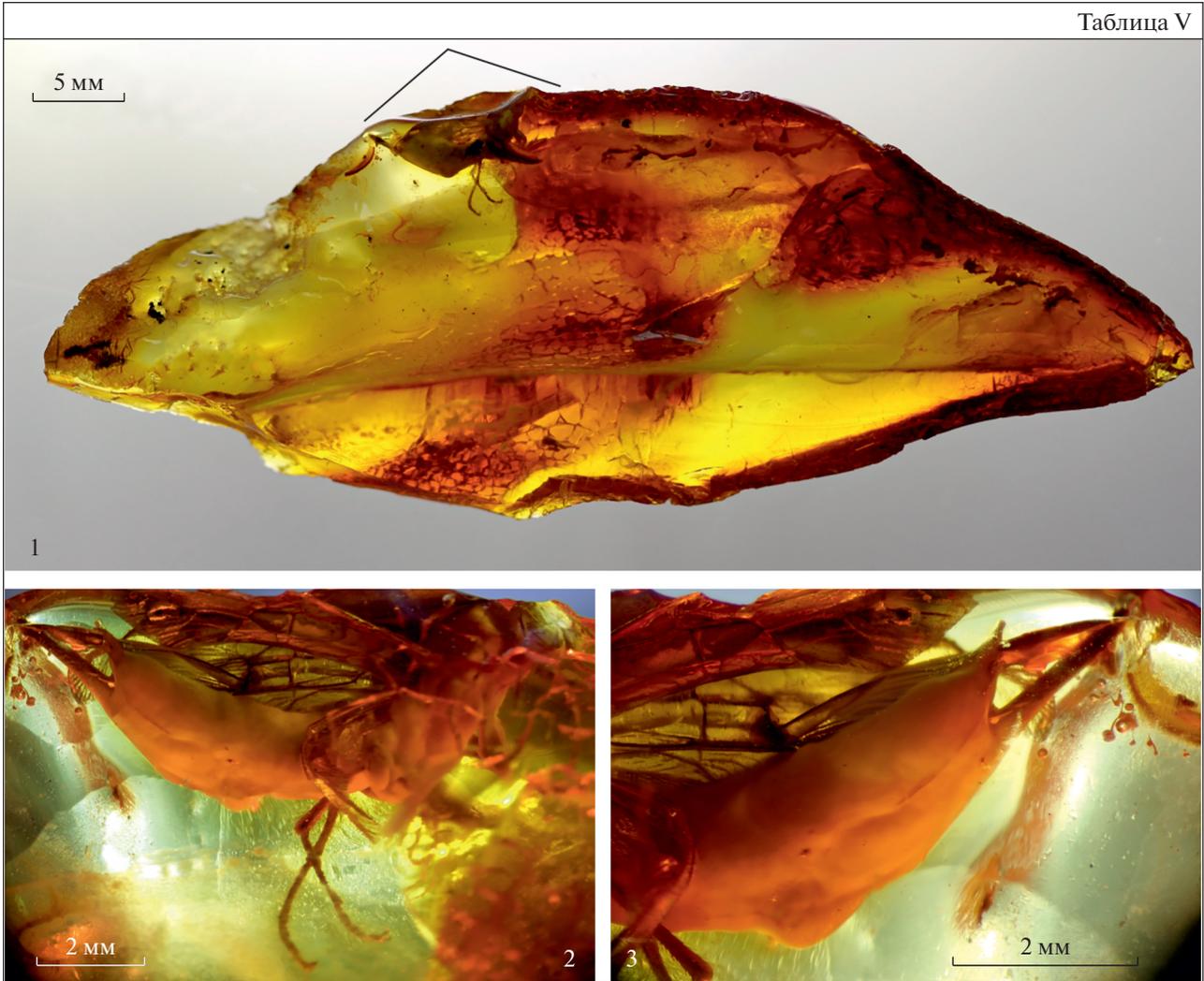
Самец неизвестен.

Сравнение. Вид отнесен к роду *Xeris* в первую очередь по следующим признакам: 1) наличие валика (гребня) на висках; 2) жилка 1r-m в переднем крыле отсутствует; 3) членики жгутика цилиндрические, не уплощенные на дистальной половине; 4) голени средних ног с одной шпорой; 5) задние крылья с открытой анальной ячейкой; 6) глаза овальные (соотношение длина/ширина 5 : 4); 7) видимые части тела черной окраски; 8) соотношение ширина в основании/длина роговидного отростка равно 1.7.

По признакам окраски (черные жгутики и тазики), наличию резкой и глубокой пунктировки по заднему краю глаз сближается с видом *X. himalayensis* Bradley, 1934 (= *X. melanocephalus* Saini et Singh, 1987; = *X. indianus* Vesu et Saini, 1999), отличия показаны ниже:

Тело около 15 мм. Жгутик 17-члениковый. Задний край глаз с четко разграниченной вдавлением площадкой, где пунктировка густая и глубокая. Наличник глубоко вырезан посередине, двулопастный. Мандибулы не смыкаются. Длина переднего крыла в 3.6–3.7 раза больше максимальной ширины. Срединное сужение роговидного отростка отсутствует.....
.....*X. dorbnikensis* sp. nov.

Таблица V



Объяснение к таблице V

Фиг. 1–3. *Xeris* sp., экз. КМЯ, № 5656: 1 – расположение в камне; 2 – общий вид справа; 3 – вершина брюшка и яйцеклад.

– Тело 20.2–20.8 мм. Жгутик 23-члениковый. Задний край глаз с площадкой в густой и глубокой пунктировке, не отграниченной вдавлением. Наличник с неглубокой вырезкой посредине, не двулопастный. Мандибулы смыкаются. Длина переднего крыла в 3.4 раза больше максимальной ширины. Срединное сужение роговидного отростка имеется.
*X. himalayensis*

З а м е ч а н и я. Отличается от описанного из балтийского янтаря *Eoxeris klebsi* наличием только одной шпоры средней и задней голени. Жгутик усика *X. dorbnikensis* sp. nov. отличается меньшим количеством члеников (17), у единственного известного экземпляра самца *E. klebsi* усики 21-члениковые. Возможно, что меньшее количество члеников обусловлено половым диморфиз-

мом, который проявляется также цилиндрической (не сплюснутой) формой голени задних ног. Обнаружены следующие различия в жилковании крыльев: жилка 2r-m вертикальная, у *E. klebsi* инквивальная, посередине изогнутая; жилка 2m-cu инквивальная, у *E. klebsi* вертикальная; отрезок Rs за поперечной жилкой 3r-m у *X. dorbnikensis* почти в два раза длиннее, чем тот же отрезок у *E. klebsi*. Возможно, что эти виды отличаются также строением крыловой пластины: судя по рисунку к описанию вида *E. klebsi*, дистальная половина переднего крыла отчетливо продольно-гофрирована, поверхность ячеек 1rm и 1cuа гладкая, в отличие от *X. dorbnikensis*, у которого последние ячейки поперечно-морщинистые (гофрированные) (рис. 1). Сходное с *X. dorbnikensis* строение ячеек 1rm и 1cuа характерно для ископаемого вида *Ypresiosirex orthosemos*.

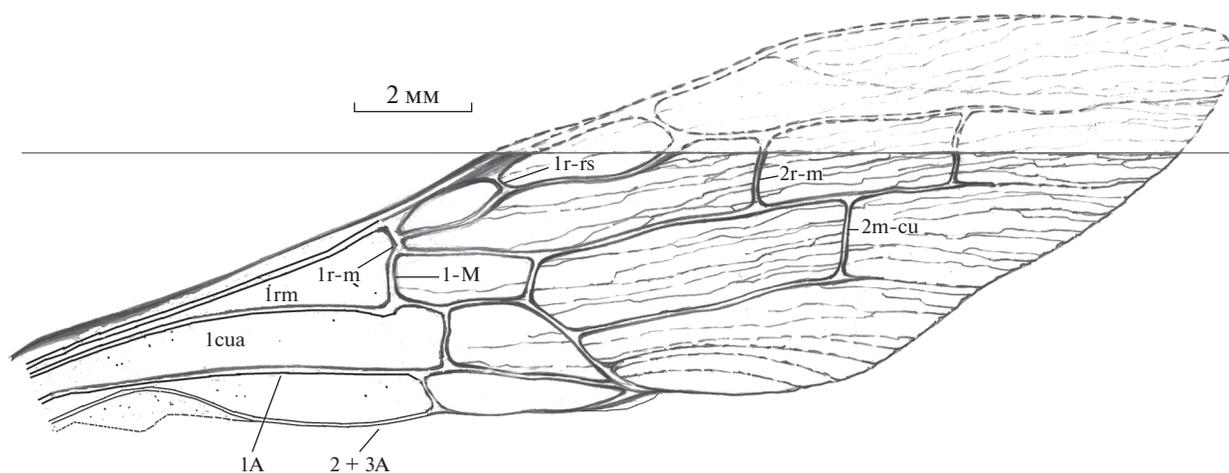


Рис. 2. *Xeris* sp., экз. КМЯ, № 5656, переднее крыло; балтийский янтарь.

Примечательны сравнительно мелкие размеры тела *X. dorbniensis* sp. nov. — около 15 мм, примерно такие же размеры у *Eoxeris klebsi*. Для других ископаемых сирикоид характерны крупные размеры тела: *Sinosirex gigantea* — около 40, *Ypresi-sirex orthosemos* — 59.3 мм. При этом новый вид укладывается в рамки средних размерных вариаций для рецентных представителей рода *Xeris*, которые при крайних выражениях имеют размеры от 9 до 45 мм.

* * *

Xeris sp., экз. КМЯ, № 5656, самка (табл. V, фиг. 1–3), сохранилась в слоистом куске янтаря размерами 72 × 25 × 8 мм; сининклюд: фрагмент древесного детрита. Экземпляр плохой сохранности; просматриваются лишь отдельные детали тела. Верхняя половина передних крыльев была сточена при механической обработке янтаря. Тело покрыто белой пленкой и слоями янтаря. Правое переднее и заднее крылья, передние и средние ноги и бедра задних ног плотно прилегают к брюшку, покрыты белым налетом. Ниже приводится описание лишь тех частей тела, которые доступны исследованию.

Длина тела около 11.5 мм (табл. V, фиг. 1, 2). Жгутик усика 11-члениковый, плавно нитевидно утончается в верхней половине, членики цилиндрические, последний (11-й) членик маленький, конусовидный. Голени передних и задних ног с одной шпорой; голени средних ног не просматриваются.

Передние крылья прозрачные; длина от вершины до тегул около 7.5 мм. Крыловая пластина гофрированная только в дистальной половине, ячейки 1cua и 1rm негофрированные. Жилка 1r-m имеется (рис. 2).

Брюшко полностью покрыто светонепроницаемой белой пленкой, контуры сегментов едва просматриваются (табл. V, фиг. 2). Длина ножен яйцеклада около 7.0 мм; роговидный отросток 1.0 мм, копьевидный, плавно сужается к вершине, без срединного сужения (табл. V, фиг. 3); ширина в основании 0.7 мм, соотношение ширина в основании/длина — 1.4 мм; дорсальная поверхность в единичных щетинках, вентро-латеральная — не менее чем с двумя рядами резких зубцов.

Задние ноги. Бедра сжаты с боков, их длина — 1.2 мм, максимальная ширина лишь в 2 раза меньше длины. Голень прямая, вершина напротив шпоры с глубокой вырезкой. Длина 1-го членика лапки 1.5 мм; 4-й членик лапки короткий, длина чуть более 3 мм, лопастевидно выступающий на вершине с вентральной стороны; коготки острые, загнутые под прямым углом.

На основании одной шпоры на задней голени экземпляр может быть лишь условно отнесен к роду *Xeris*, хотя главный диагностический признак рода — наличие вертикального валика на висках — не просматривается из-за плохой сохранности. По мелким размерам тела и меньшему количеству члеников жгутика усика может быть сближен к *X. dorbniensis*; отличается гладкими (негофрированными) ячейками 1cua и 1rm переднего крыла и наличием жилки 1r-m. От *E. klebsi* отличается наличием только одной шпоры на голених задних ног, мелкими размерами и меньшим количеством члеников жгутика.

ОБСУЖДЕНИЕ

В мировой фауне известно 16 видов рода *Xeris*, все из Голарктики. В Неарктике и Палеарктике обитает равное число видов — по восемь (Goulet et al., 2015). Из них только пять видов выходят за пределы южных границ Голарктики, при этом все

отмечались в хвойно-широколиственном поясе горных районов: *X. himalayensis* встречается вдоль Гималаев от Пакистана до Непала на высоте от 1700 до 3000 м над уровнем моря; *X. malaisei* Маа, 1949, встречается в Приморском крае России, на северо-востоке Китая (Гирина), в Японии (Хоккайдо, Хонсю) и высокогорьях Южной Кореи (Goulet et al., 2015); *X. umbra* Goulet, 2015 и *X. xanthoceros* Goulet, 2015, Китай (Юньнань), встречается на высоте до 4000 м; *X. xylocola* Goulet, 2015, Лаос (Хуапхан), на высоте 1350–1900 м; *X. tropicalis* Goulet, 2012 известен по единичным находкам из Мексики (Чьяпас).

Весьма примечательны результаты молекулярно-генетических исследований (Goulet et al., 2015) – кладограмма, построенная на основе анализа митохондриальной ДНК, показывает изолированное положение вида *X. himalayensis*, при этом все остальные восемь изученных видов рода *Xeris* противопоставляются как сестринская группа к виду *X. himalayensis*.

Биология рода *Xeris* известна по трем видам – *X. caudatus*, *X. malaisei* и *X. spectrum*. Наиболее примечательной особенностью биологии этих видов является отсутствие у имаго самок симбиотических грибов, необходимых для развития личинки (Fukuda, Hiji, 1997; Schiff et al., 2012). Тем не менее, эти грибы всегда присутствуют в ходах личинок *X. malaisei* и *X. caudatus*. Наблюдения также показали, что виды рода *Xeris* всегда откладывают яйца в деревья, уже зараженные другими рогахвостами (в частности, из родов *Sirex* и *Urosegus*), летные отверстия также всегда находятся в непосредственной близости от отверстий других рогахвостов (Fukuda, Hiji, 1997). Предполагается, что самки рода *Xeris* в поиске подходящих для заражения деревьев ориентируются по запаху грибов *Amylostereum* spp.

Все виды рода развиваются исключительно на хвойных деревьях (Cupressaceae и Pinaceae), для вида *X. himalayensis* отмечались гималайские виды *Abies pindrow* (пихта гималайская), *Cedrus deodara* (кедр гималайский), *Picea smithiana* (ель гималайская) и *Pinus roxburghii* (индийская или гималайская сосна).

Новые сведения о фауне сирицид балтийского янтара свидетельствуют о фаунистических связях эоценовой балтийской биоты с гималайской. Совершенно определенные сведения ранее были известны по эоценовым мхам (Frahm, 1999) и архаичным представителям жесткокрылых семейства Nitidulidae (Coleoptera) (Kirejtshuk, 2005; Кирейчук, 2017). К этой же группе следует отнести архаичных термитов рода *Archotermopsis* Desneux, 1904 (Isoptera, Archotermopsidae), которые известны по трем видам; из балтийского янтара описан *A. tornquisti* Rosen, 1913, близкие современные виды распространены в Гималаях [*A. wroughtoni*

(Desneux, 1904)] и во Вьетнаме (*A. kuznetsovi* Beljaeva, 2004) (Engel et al., 2009; Krishna et al., 2013).

Из приведенных данных следует, что гипотеза А.Г. Кирейчука (2017) о том, что в гималайском регионе сохранились не только отдельные таксономические элементы “янтарных” биот, но и целые сообщества в слабо трансформированном виде, получает дополнительный аргумент.

Таким образом, замечания по биологии и тафономии сирицид в балтийском янтаре в обобщенном виде следующие:

1. Малая встречаемость сирицид в балтийском янтаре обусловлена в первую очередь крупными размерами, а также короткой продолжительностью жизни имаго.

2. Поскольку виды рода *Xeris* не обладают собственными эндосимбионтами, для их выживания необходимо было присутствие и других сирицид, что говорит о потенциальном богатстве фауны сем. Siricidae в «янтарном» сообществе.

3. Данные по сирицидам балтийского янтара являются дополнительным свидетельством того, что в гималайском регионе сохранились не только позднепалеогеновые таксономические компоненты, но и, возможно, малоизмененные сообщества этих биот.

* * *

Авторы выражают признательность А.П. Расницыну (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН) за неоценимую помощь в подготовке работы, а также коллекционерам С.И. Шишову (г. Калининград) и В.А. Гусакову (г. Москва) за передачу в фонды Калининградского музея янтара образцов с включениями рогахвостов. Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 19-05-00207).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова Г.Н., Запорожец Н.И. Палинологическая характеристика верхнемеловых и палеогеновых отложений Самбийского полуострова (Калининградская область). Статья 1 // Стратигр. Геол. корреляция. 2008. Т. 16. № 3. С. 75–96.
- Кирейчук А.Г. Гималаи: регион реликтов и центр современных диверсификаций биоты на примере жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) // Российские гималайские исследования: вчера, сегодня, завтра. Сборн. научн. статей / Ред. Боркин Л.Я. СПб.: Изд-во “Европейский дом”, 2017. С. 168–172.
- Мамаев Б.М. Зоологическая оценка стадий естественного разрушения древесины // Изв. АН СССР. 1960. № 4. С. 610–617.
- Мамаев Б.М., Кравченко М.А. Личинки рогахвостов // Насекомые–разрушители древесины в лесных биоценозах Южного Приморья. М.: Наука, 1973. С. 74–85.

- Расницын А.П.* Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М.: Изд-во АН СССР, 1969. 196 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 123).
- Расницын А.П.* Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Изд-во АН СССР, 1980. 192 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 174).
- Расницын А.П.* Отряд перепончатокрылые (Hymenoptera) // Меловые энтомофауны бассейна р. Ульи (Западное Приохотье). Мезозойские насекомые и остракоды Азии. М.: Наука, 1993. С. 50–57.
- Сундуков Ю.Н., Лелей А.С.* Надсем. Siricoidea 10. Сем. Siricidae – рогахосты // Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Т. I. Перепончатокрылые. Владивосток: Дальнаука, 2012. С. 112–113.
- Тобиас В.И.* Отряд Hymenoptera – перепончатокрылые. Введение // Определитель Насекомых Европейской Части СССР. Т. III. Перепончатокрылые. I часть. Л.: Наука, 1978. С. 7–42 (Определители по фауне СССР. Вып. 119).
- Archibald S.B., Rasnitsyn A.P.* New early Eocene Siricomorpha (Hymenoptera: Symphyta: Pamphiliidae, Siricidae, Cephidae) from the Okanagan Highlands, western North America // Can. Entomol. 2016. V. 148. P. 209–228.
- Benson R.B.* Studies in Siricidae, especially of Europe and Southern Asia (Hymenoptera, Symphyta) // Bull. Entomol. Res. 1943. V. 34. P. 27–51.
- Brues C.T.* A species of Urocerus from Baltic Amber // Psyche. 1926. V. 33. P. 168–169.
- Cockerell T.D.A.* Fossil arthropods in the British Museum // Ann. Mag. Natur. Hist. 1920. V. 5. P. 273–279.
- Cockerell T.D.A.* Some British fossil insects // Can. Entomol. 1921. V. 53. P. 22–23.
- Engel M.S., Grimaldi D., Krishna K.* Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance // Amer. Mus. Novit. 2009. № 3650. P. 1–27.
- Frahm P.* Die Laubmoosflora des Baltischen und Bitterfelder Bernsteins // Mitt. Geol.-Paläontol. Staatsinst. 1999. Bd 83. S. 219–238.
- Fukuda H., Hiji N.* Reproductive strategy of a woodwasp with no fungal symbionts, Xeris spectrum (Hymenoptera: Siricidae) // Oecologia. 1997. V. 112. P. 551–556.
- Gauld H., Mound L.A.* Homoplasy and the delineation of holophyletic genera in some insect groups // Syst. Entomol. 1982. V. 7. P. 73–86.
- Goulet H., Boudreault C., Schiff N.M.* Revision of the World species of Xeris Costa (Hymenoptera: Siricidae) // Can. J. Arthropod Identification. 2015. № 28. P. 1–101.
- Goulet H., Huber J.T.* Hymenoptera of the World: an Identification Guide to Families. V. 4. Ottawa: Agriculture Canada, Res. branch, 1993. 668 p.
- Heraty J., Ronquist F., Carpenter J.M. et al.* Evolution of the hymenopteran megaradiation // Mol. Phylog. Evol. 2011. V. 60. P. 73–88.
- Kirejtshuk A.G.* On the similarities between the Nitidulid faunas from Baltic amber and the Himalayas and mountains of South China (Coleoptera, Nitidulidae) // 2nd Intern. Symp. on Biodiversität und Naturschutztagung im Himalaya: Abstracts. Erfurt, 2005.
- Klopfstein S., Vilhelmsen L., Heraty J.M. et al.* The Hymenopteran tree of life: Evidence from protein-coding genes and objectively aligned ribosomal data // PLOS. 2013. V. 8. e69344.
- Königsmann E.* Das phylogenetische system der Hymenoptera. Teil 2 “Symphyta” // Dtsch. Entomol. Z. 1977. H. 24. P. 1–40.
- Krishna K., Grimaldi D., Krishna V. et al.* Treatise on the Isoptera of the world. 2. Basal families // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 2013. V. 377. P. 252–258.
- Krogmann L., Nel A.* On the edge of parasitoidism, a new Lower Cretaceous woodwasp forming the putative sister group of Xiphydriidae+ Euhymenoptera // Syst. Entomol. 2012. V. 37. P. 215–222.
- Lutz H.* Eine neue Unterfamilie der Formicidae (Insecta: Hymenoptera) aus dem mittel-eozänen Ölschiefer der “Grube Messel” bei Darmstadt (Deutschland, S-Hessen) // Senckenb. lethaea. 1986. V. 67. S. 177–218.
- Lutz H.* Systematische und palökologische Untersuchungen an Insekten aus dem Mittel-Eozän der Grube Messel bei Darmstadt // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1990. V. 124. S. 1–165.
- Malm T., Nyman T.* Phylogeny of the symphytan grade of Hymenoptera, new pieces into the old jigsaw(fly) puzzle // Cladistics. 2015. V. 31. P. 1–17.
- Perkovsky E.E., Rasnitsyn A.P., Vlaskin A.P. et al.* A comparative analysis of the Baltic and Rovno amber arthropod faunas: representative samples // Afr. Invertebr. 2007. V. 48. № 1. P. 229–245.
- Rajchel J., Uchman A.* Insect borings in Oligocene wood, Kliwa sandstones, Outer Carpathians, Poland // Ann. Soc. Geol. Pol. 1998. V. 68. P. 219–224.
- Rasnitsyn A.P.* An outline of evolution of the hymenopterous insects (order Vespida) // Oriental Insects. 1988. V. 22. P. 115–145.
- Rasnitsyn A.P.* Superorder Vespidea Laicharting, 1781. Order Hymenoptera Linné, 1758 // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 242–254.
- Ronquist F., Klopfstein S., Vilhelmsen L. et al.* A total evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera // Syst. Biol. 2012. V. 61. P. 973–999.
- Saini M.S., Singh D.* A new genus and a new species of Siricinae (Insecta, Hymenoptera, Siricidae) from India with a revised key to its world genera // Zool. Scripta. 1987. V. 16. № 2. P. 177–180.
- Schiff N.M., Goulet H., Smith D.R. et al.* Siricidae (Hymenoptera: Symphyta: Siricoidea) of the Western Hemisphere // Can. J. Arthropod Identification. 2012. V. 21. 305 p.
- Schulmeister S.* Review of morphological evidence on the phylogeny of basal Hymenoptera (Insecta), with a discussion of the ordering characters // Biol. J. Linn. Soc. 2003. V. 79. P. 209–243.
- Sharkey M.J., Carpenter J.M., Vilhelmsen L. et al.* Phylogenetic relationships among superfamilies of Hymenoptera // Cladistics. 2012. V. 28. P. 80–112.
- Smith D.R.* A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: introduction,

Xyelidae, Pamphiliidae, Cimbicidae, Diprionidae, Xiphodidae, Siricidae, Orussidae, Cephidae // Syst. Entomol. 1988. V. 13. P. 205–261.

Spradbery J.P. A comparative study of the phytotoxic effects of siricid woodwasps on conifers // Ann. Appl. Biol. 1973. V. 75. № 3. P. 309–320.

Taeger A., Blank S.M., Liston A.D. World Catalog of Symphyta (Hymenoptera) // Zootaxa. 2010. V. 2580. 1064 p.

Wang M., Rasnitsyn A.P., Han G. et al. A new genus and species of basal horntail (Hymenoptera, Siricidae) from the Lower Cretaceous of China // Cret. Res. 2018. V. 91. P. 195–201.

Wang M., Rasnitsyn A.P., Shih Ch. et al. New fossils from China elucidating the phylogeny of Praesiricidae (Insecta: Hymenoptera) // Syst. Entomol. 2016. V. 41. P. 41–55.

Wang M., Rasnitsyn A.P., Zhang H. et al. Revising the systematic position of the extinct family Daohugoidae (basal Hymenoptera) // J. Syst. Palaeontol. 2019. V. 17. № 14. P. 1245–1255.

Wedmann S. First records of fossil tremecine hymenopterans // Palaeontology. 1998. V. 41. P. 929–938.

Wedmann S., Pouillon J.-M., Nel A. New Palaeogene horn-tail wasps (Hymenoptera, Siricidae) and a discussion of their fossil record // Zootaxa. 2014. V. 3869. № 1. P. 33–43.

New Data on Family Siricidae (Hymenoptera, Symphyta) in Baltic Amber

A. R. Manukyan, A. V. Smirnova

The species *Xeris dobnikensis* Manukyan sp.n. (Hymenoptera, Siricidae) has been described from Eocene Baltic Amber. Previously, the family Siricidae was known from this place only by one species *Eoxeris klebsi* (Brues, 1926). *Xeris* sp. is described based on an insufficiently preserved specimen from Baltic amber as well. Faunistic connections between the communities of Eocene Baltic amber and modern Himalayan biota have been revealed. The paleontological history of the family Siricidae have been overviewed.

Keywords: Hymenoptera, Siricidae, Baltic amber, Eocene, horntails, new species, *Xeris*, Himalaya

УДК 565.733.3:551.75(571.17)

ПЕРВЫЕ СТРЕКОЗЫ СЕМЕЙСТВА KENNEDYIDAE (ODONATA: PROTOZYGOPTERA) ИЗ ПОГРАНИЧНЫХ ПЕРМО-ТРИАСОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ КУЗНЕЦКОГО БАССЕЙНА РОССИИ

© 2021 г. А. С. Фелькер*

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

**e-mail: lab@palaeoentomolog.ru*

Поступила в редакцию 13.12.2019 г.

После доработки 21.01.2020 г.

Принята к публикации 21.01.2020 г.

Из предположительно нижнетриасовой толщи приграничного пермо-триасового местонахождения Бабий Камень описаны два новых вида стрекоз семейства Kennedyidae – *Kennedya kedrovkensis* sp. nov. и *Progoneura kemerovensis* sp. nov. По основным признакам жилкования крыльев новые виды уверенно отличаются от ранее известных видов *Kennedya* и *Progoneura*.

Ключевые слова: Odonata, ProtozYGoptera, Kennedyidae, нижний триас, Кузбасс, новые виды

DOI: 10.31857/S0031031X21020057

ВВЕДЕНИЕ

Описываемые в настоящей статье новые виды родов *Kennedya* и *Progoneura* – первые представители стрекоз из межтрапповых отложений Кузнецкого бассейна. Актуальность изучения биоты данного интервала связана с нерешенными проблемами геологической датировки этих отложений, а также пока еще недостаточной изученностью приграничных пермо-триасовых и особенно раннетриасовых энтомофаун.

Кроме родов *Kennedya* и *Progoneura*, в состав семейства Kennedyidae входят еще три рода: *Opter*, известный исключительно из нижней перми Северной Америки, *Sushkinia* и *Progophlebia* из средней и верхней перми России, соответственно (Tillyard, 1925; Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1947; Nel et al., 2012; Felker, 2020). При этом *Opter* и *Sushkinia* не раз меняли свое систематическое положение, и их долгое время относили к другим семействам и даже отрядам (Sellards, 1909; Tillyard, 1925; Martynov, 1930, 1932). К сожалению, материал, по которому описаны эти роды, не позволяет с достоверностью отнести их даже к семейству Kennedyidae. Поэтому в настоящей статье мы принимаем их за кеннедиид, хотя, вероятно, правильнее относить их к протозигоптерам неопределенного систематического положения, близким как к Kennedyidae, так и, возможно, к Permigrionidae (Nel et al., 2012).

Представители родов *Kennedya* и *Progoneura* первоначально были известны из пермских отло-

жений США: местонахождения Эльмо и Мидко (формация Веллингтон, кунгурский ярус) (Tillyard, 1925; Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1947; Nel et al., 2012). На территории России единственный вид рода *Progoneura* описан из местонахождения Большой Китяк Кировской области (казанский ярус), а виды рода *Kennedya* – из пермских местонаждений Восточно-Европейской платформы: Чекарда (кунгурский ярус), Тюлькино (уфимский ярус), Сояна (казанский ярус), а также из триаса Киргизии, местонахождение Джайлоучо (ладин–карний) (Притыкина, 1981; Nel et al., 2012; Felker, 2020). Таким образом, род *Progoneura* из триаса до сих пор известен не был, *Kennedya* же имеет распространение от нижней перми до среднего триаса.

К семейству Kennedyidae новый материал мы относим на основании следующих признаков: редуцированное жилкование и небольшое число поперечных жилок, характерное для семейства строение дискоидальной и узелковой областей, укороченная анальная жилка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал представляет собой два изолированных крыла неполной сохранности. У экз. ПИН, № 4887/144 отсутствует дистальная треть крыла, у экз. ПИН, № 4887/145 присутствует только средняя часть крыла на приблизительном промежутке от N до вершины IR₃. Оба остатка найдены в 2013 г.

Д.В. Василенко и А.С. Башкуевым [лаб. артропод Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН] в черных аргиллитах кедровской подсвиты мальцевской свиты триасовой части разреза местонахождения Бабий Камень.

Изображения получены с помощью стереомикроскопа Leica M165C и камеры Leica DFC425. Наилучший результат был получен при смачивании этанолом, что позволило повысить контрастность между отпечатками крыльев и основной породой. При обработке изображений использовались графические редакторы Adobe Photoshop CS6 и CorelDraw Graphics Suite 2019. Уточнение морфологии и корректировка рисунка проводились с использованием стереомикроскопа Olympus SZX10.

Для обоих экземпляров предложены реконструкции отсутствующих фрагментов крыльев, на рисунках выполнены пунктиром. При описании материала использованы следующие обозначения жилок: С – костальная жилка; Sc – субкостальная жилка; Rs – радиальный сектор; R₁, R₂, R₃, R₄₊₅ – ветви радиуса; IR₂, IR₃ – интеркалярные радиальные жилки; MA – передняя медиальная жилка; CuA – передняя кубитальная жилка; CuP – задняя кубитальная жилка; A – анальная жилка; An₁, An₂ – антеннодальные поперечные жилки; Aгс – дужка; q – дискоидальная ячейка; sq – субдискоидальная ячейка; pscv – опорная поперечная жилка CuA; Asn – заметная поперечная жилка, расположенная между R₁ и R₂ на интервале от дужки до узелка; N – узелок; n – нодальная жилка (опорная жилка узелка); sn – субнодальная поперечная жилка; Pn – постнодальные поперечные жилки; Psn – постсубнодальные поперечные жилки; Pt – птеростигма; br – опорная жилка птеростигмы. Типовой материал хранится в ПИН РАН, колл. 4887.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ

Опорный разрез Бабий Камень расположен по правому берегу р. Томи, примерно в 8.5 км северо-восточнее поселка Усть-Нарык в Новокузнецком р-не Кемеровской области. обнажение представляет собой довольно протяженные, более 1 км, и высокие, до 30 м, местами задернованные выходы коренных пород перми и триаса вдоль берега реки. Слои падают на север под углом примерно 30°. Южная (верхняя по течению реки) часть обнажения представлена пермскими угленосными отложениями тайлуганской свиты ерунаковской подсерии кольчугинской серии. Севернее, ниже по течению, данная толща со скрытым несогласием перекрывается вулканогенно-осадочной толщей мальцевской свиты абинской серии (Владимирович, Лебедев, 1967; Радченко, 1973; Бетехтина и др., 1986).

Мальцевская свита богата растительными остатками, ихтиолитами, раковинами неморских двустворок, конхострак, остракод и отпечатками насекомых. По палеонтологическим данным она была разделена на четыре группы слоев, позже переведенных в ранг подсвит: тараканихинскую, барсучью, кедровскую и рябокаменскую (Владимирович и др., 1967; Решения..., 1981). Нижнюю границу мальцевской свиты по палеоботаническим данным проводят в 4 м выше по разрезу от последнего угольного пласта (Радченко, 1973): в 2–3 м выше него найдены типичные для верхней перми виды растений, а уже в 4.4–5 м выше угля обнаружены мезозойские формы (Радченко, 1973; Бетехтина и др., 1986). Литологическими признаками мальцевской свиты являются: полное отсутствие угольных пластов, смена окраски с сероцветной, характерной для тайлуганской свиты, на более темную и зеленоватую, и присутствие скорлуповатой отдельности, свойственной вулканогенно-осадочным породам. По литологии границу свит проводили в 20 м выше последнего угольного пласта (Корсак, 1969), хотя указанные признаки появляются еще до этого уровня (Нейбург, 1936).

Вопрос о положении границы перми и триаса в разрезе Бабьего Камня много лет служит предметом дискуссии. Согласно точке зрения, принятой в региональной стратиграфической схеме (Решения..., 1981), нижняя граница мальцевской свиты соответствует границе перми и триаса. Однако некоторые авторы предполагают, что мальцевская свита частично или полностью относится к перми (Бетехтина и др., 1986; Ponomarenko, Volkov, 2013). Согласно новым радиометрическим, палеомагнитным и палеонтологическим данным, полученным геологами и геофизиками Казанского федерального ун-та (Davudov et al., 2019; Kuzina et al., 2019; Силантьев и др., 2020; В.В. Силантьев, личн. сообщ., 28.01.2020), граница перми и триаса проходит в 40–45 м стратиграфически выше последнего угольного пласта, т.е., внутри барсучьей подсвиты.

Впервые насекомые на Бабьем Камне были найдены в 30-х гг. прошлого века (Нейбург, 1936; Zalessky, 1936; Мартынов, 1936, 1938) – менее 10 экз. на трех уровнях в пределах кедровской и рябокаменской подсвит мальцевской свиты. Специальные палеознтомологические сборы на этом местонахождении были проведены уже в наши дни. Экспедиции лаб. артропод ПИН РАН 2001, 2013 и 2018 гг. собрали более 900 экз. ископаемых насекомых, в том числе и в тараканихинской подсвите, имеющей пермский возраст.

Данные по насекомым не позволяют однозначно датировать комплекс мальцевской свиты. По соотношению палеозойских и постпалеозойских групп он считается переходным, с преобла-

данием групп, встречающихся в мезозое: почти треть из найденных здесь семейств насекомых не известны из более древних, “довятских” отложений, а 80% семейств переходят в мезозой (Rasnitsyn et al., 2013; Д.С. Аристов, личн. сообщ., 04.11.2017). Однако состав комплекса жуков предполагает скорее позднепермский возраст (Ponomarenko, Volkov, 2013). Необходимо также отметить, что мезозойский облик энтомофауны на уровне семейств характерен для всех местонахождений, начиная с вятского яруса (Rasnitsyn et al., 2013).

Автор выражает благодарность Д.В. Василенко и Д.Е. Щербакову за помощь в подготовке рукописи и ценные замечания, а также С.В. Николаевой за редактирование английской версии статьи.

ОТ Р Я Д O D O N A T A
ПОДОТ Р Я Д P R O T O Z Y G O P T E R A
СЕМЕЙСТВО KENNEDYIDAE TILLYARD, 1925
Род Kennedyya Tillyard, 1925
Kennedyya kedrovkensis Felker, sp. nov.

На з в а н и е в и д а — от названия подсветы, в отложениях которой был найден отпечаток.

Г о л о т и п — ПИН, №4887/144, позитивный и негативный отпечатки неполного крыла; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, прав. берег р. Томи в 8.5 км ниже пос. Усть-Нарык, между устьем р. Сосновки и мысом Рябый Камень, местонахождение Бабий Камень; нижний триас, индский ярус, мальцевская свита, кедровская подсвета.

О п и с а н и е (рис. 1). Стебелек средней длины. An_1 две: An_1 расположена в проксимальной трети расстояния между основанием крыла и N , An_2 на уровне базального края Arc . Расстояние между An_1 и An_2 почти вдвое меньше расстояния между An_2 и N . N , по-видимому, расположен значительно проксимальнее середины крыла, образован примерно равным изгибом C и Sc . Перпендикулярная переднему краю крыла n находится прямо под N , слегка наклоненная sn смещена немного дистальнее n . Sc заметно сближена с R на интервале от основания крыла до Asn . Передний край крыла, а также R_1 и дистальная половина Sc заметно утолщены. Немного базальнее N , в поле между Sc и R_1 находится одна наклонная поперечная жилка. C небольшим проксимальным смещением относительно нее в следующем поле между R_1 и R_2 лежит Asn . Расстояние между Asn и N вдвое меньше расстояния между N и основанием R_{4+5} . Постнодальное поле дистальнее N почти вдвое уже постсубнодального. На представленном экземпляре присутствует только одна пара Pn и Psn , причем Pn расположена значительно дистальнее Psn .

R заметно сближена с Sc на интервале от An_2 до Asn и практически полностью примыкает к ней на расстоянии от основания крыла до An_2 . CuA средней длины, сливается с $Cu + A$ в середине стебелька, rcv расположена немного дистальнее этого уровня. Arc неполный, средний, равен длине переднего края q , его базальный край расположен на уровне An_2 ; q открытая, передний и задний ее края немного изогнуты в разных направлениях, проксимальный край отсутствует, дистальный наклонен к основанию крыла. Задний край q вдвое длиннее ее дистального края, sq закрытая, треугольная, вытянутая, ее передний край сильно изогнут. Базальный край sq находится немного дистальнее основания R_2 . Дистальный край sq слегка изогнут и наклонен в сторону основания крыла. CuP имеет характерный сигмоидальный изгиб от места ее разделения с A до уровня Asn . Дистальнее sq кубитальное поле заметно расширено. Между CuP и A расположены две поперечные жилки. A довольно короткая, выходит на край крыла на середине расстояния между Asn и N . Поле между A и задним краем крыла очень узкое. Поле между CuP и задним краем крыла в пять раз шире поля A . Между A и задним краем крыла находятся четыре поперечные жилки. Между вершинами A и CuP не менее 6 ячеек (установить точнее не позволяет сохранность).

Основание R_{4+5} расположено заметно дистальнее N , на середине расстояния между sn и первой Psn . Основание R_{4+5} равноудалено от Asn и основания IR_3 . Основание IR_3 расположено немного дистальнее уровня первой Pn . Между основаниями Rs (R_{4+5} и IR_3) на сохранившемся фрагменте по одной ячейке. Поперечные жилки между R_{4+5} и MA слегка смещены относительно поперечных между MA и CuP .

Р а з м е р ы. Длина сохранившегося остатка (базальная половина крыла) — 12.8 мм (примерная длина реконструированного крыла — 21.0 мм), максимальная ширина сохранившегося фрагмента (на уровне основания IR_3) — 3.0 мм. Расстояние от основания крыла до An_1 — 2.5 мм, между An_1 и An_2 — 1.6 мм. Расстояние от основания крыла до N — 8.1 мм. Расстояние от основания крыла до Arc — 4.1 мм, от Arc до N — 4.0 мм. Длина Arc 0.5 мм, базальный край sq расположен в 4.7 мм от основания крыла, длина sq — 1.3 мм. Длина CuA (от основания крыла до места ее соединения с $Cu + A$) — 1.9 мм. Основание R_{4+5} расположено в 9.7 мм от начала крыла, основание IR_3 — в 12.4 мм. Вершина A находится в 7.5 мм от основания крыла.

С р а в н е н и е. *K. kedrovkensis* отличается от всех видов рода *Kennedyya*, за исключением *K. tyukkinensis* и *K. reducta*, размерами и формой sq , характерным сигмоидальным изгибом CuP на интервале от ее отделения от $Cu+A$ до уровня Asn , и

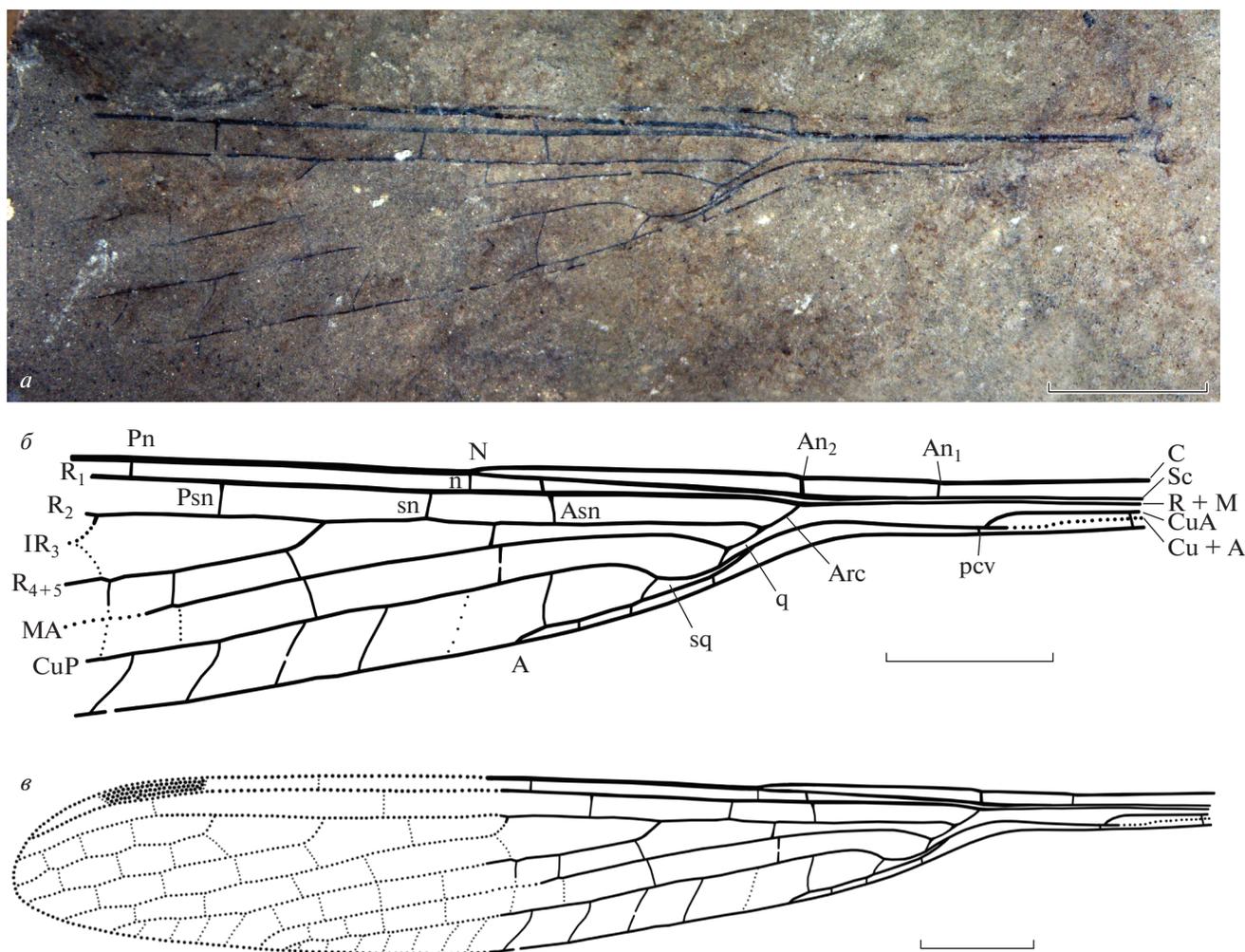


Рис. 1. *Kennedyya kedrovkensis* sp. nov., голотип ПИН, № 4887/144: а – фотография; б – прорисовка остатка; в – реконструированное крыло; Россия, местонахождение Бабий Камень; индский ярус, мальцевская свита. Обозначения названий жилок указаны в работе. Масштабный отрезок соответствует 2 мм.

меньшими размерами крыла. С *K. carpenteri* и *K. ivensis* схож узким полем между А и задним краем крыла и коротким Arc. Кроме того, с *K. carpenteri* сходен заметным сближением Sc и R на интервале от основания крыла до N и шириной поля между CuP и задним краем крыла, а с *K. azari* – длиной А. От *K. mirabilis*, *K. tillyardi*, *K. pritykinae* и *K. ivensis* отличается положением An₂. От *K. ivensis* отличается меньшей длиной стебелька, широким полем между CuP и задним краем крыла, а также меньшим расстоянием между основаниями R₄₊₅ и IR₃. Сравнение с *K. reducta* и *K. tyulkinensis* затруднено из-за неполной сохранности материала: голотип *K. kedrovkensis* представлен проксимальной частью крыла (около двух третей), *K. reducta* и *K. tyulkinensis* – только дистальными фрагментами (от уровня основания IR₃). Однако даже на этих остатках заметны небольшие различия. Так, от *K. reducta* новый вид отличается проксимальным

положением основания IR₃, от *K. tyulkinensis* – смещением Pn и Psn жилок друг относительно друга (на голотипе *K. kedrovkensis* известно расположение только первой пары).

Замечания. Дистальная часть крыла от уровня основания IR₃ не сохранилась. Крыло предположительно переднее.

Материал. Голотип.

Род *Progoneura* Carpenter, 1931

Progoneura kemerovensis Felker, sp. nov.

Название вида – от Кемеровской области, в которой находится местонахождение.

Голотип – ПИН, № 4887/145, негативный отпечаток неполного крыла; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, прав. берег р. Томи в 8.5 км ниже пос. Усть-Нарык, между устьем р. Сосновки и мысом Рябый Камень, местонахождение Бабий

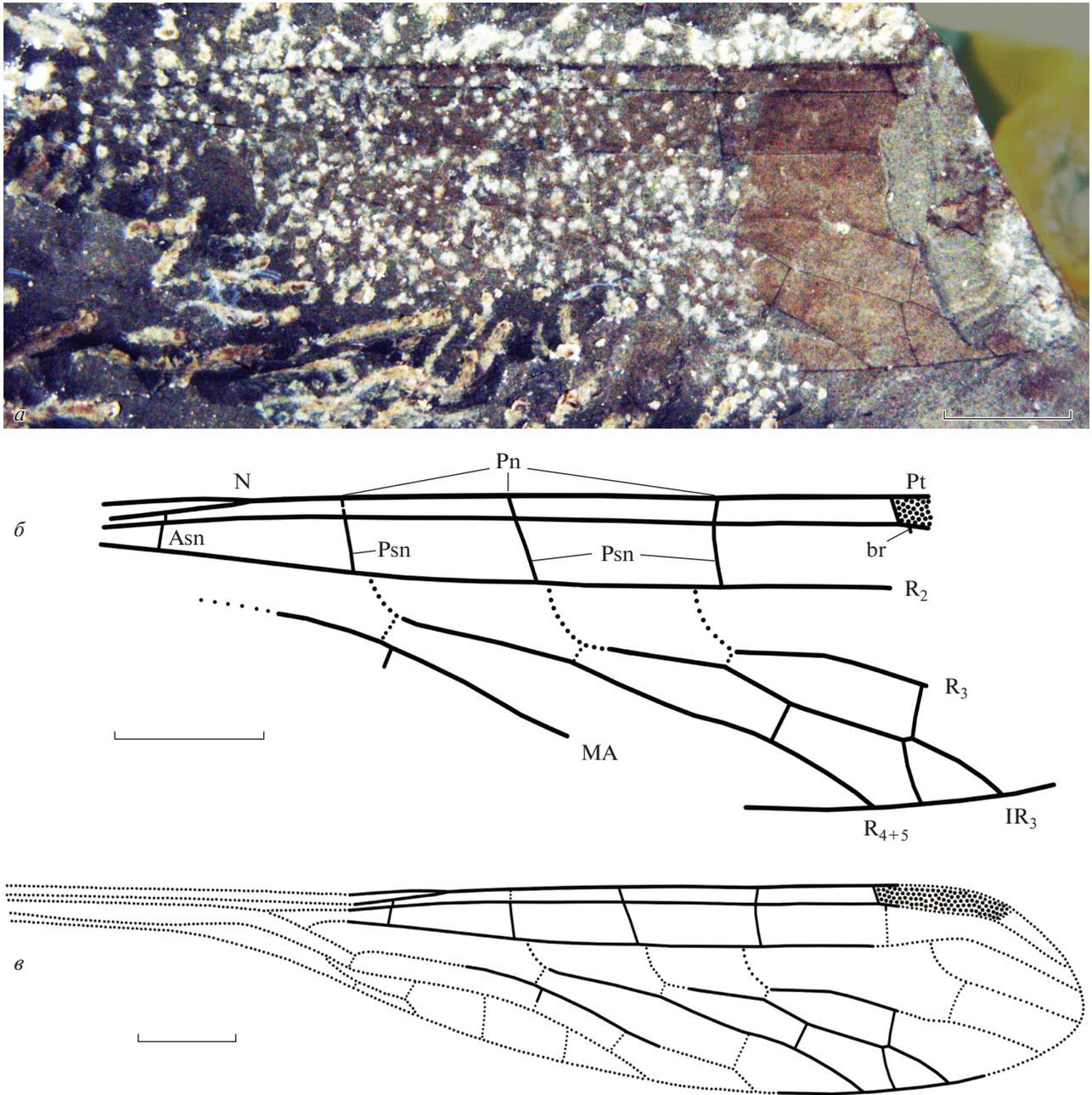


Рис. 2. *Progoneura kemerovensis* sp. nov., голотип ПИН, № 4887/145: *a* – фотография; *б* – прорисовка остатка; *в* – реконструированное крыло; Россия, местонахождение Бабий Камень; индский ярус, мальцевская свита. Обозначения названий жилок указаны в работе. Масштабный отрезок соответствует 2 мм.

Камень; нижний триас, индский ярус, мальцевская свита, кедровская подсвита.

О п и с а н и е (рис. 2). С и Sc практически прямые при образовании N и проксимальнее его уровня. N простой, n и sn отсутствуют. Sc и R₁ сильно сближены проксимальнее уровня N. Немного проксимальнее N в поле между Sc и R₁ находится одна поперечная жилка, с небольшим смещением в следующем поле продолжающаяся Asn. Расстояние между Asn и N равняется рассто-

янию от N до первой пары Pn и Psn. Три слегка наклоненные в разных направлениях Pn продолжают тремя Psn без смещения. Первая пара Pn и Psn расположена на равном расстоянии от Asn и от второй пары Pn и Psn. Третья пара Pn и Psn равноудалена от второй пары и Pt. Постсубнодальное поле между R₁ и R₂ втрое шире постнодального на расстоянии от N до Pt; br, по-видимому, перпендикулярна R₁ и R₂, расположена под проксимальной частью Pt. Основание R₄₊₅, вероятно,

расположено немного дистальнее N, примерно на уровне первой Pn; основание IR₃ находится между второй и третьей Pn, скорее всего, ближе ко второй; основание R₃, вероятно, расположено немного проксимальнее третьей Pn. Основание IR₂, по-видимому, сильно удалено от оснований остальных ветвей радиуса и расположено под Pt или несколько дистальнее ее.

Все сохранившиеся ветви Rs (R₃, IR₃ и R₄₊₅) слегка зигзагообразные, MA немного изогнута. Вершина R₄₊₅ находится немного проксимальнее Pt, вершина IR₃, по-видимому, расположена под Pt. Между вершинами R₄₊₅ и IR₃ две ячейки.

Размеры. Длина сохранившегося остатка (до уровня вершины IR₃) – 12.4 мм (примерная длина реконструированного крыла – 22.2 мм), максимальная ширина (на уровне вершины R₄₊₅) – 4.3 мм.

Сравнение. От всех остальных видов рода *Progoneura* отличается проксимальным положением br и удаленностью основания IR₂ от оснований остальных ветвей Rs. Отличие от *P. minuta* – разная ширина Pn и Psn полей. От всех известных видов, за исключением *P. minuta*, отличается большим размером, несмещенными Pn и Psn жилками (для *P. minuta* их положение неизвестно) и отсутствием n и sn [*P. minuta* считается полиморфным по этому признаку (Nel et al., 2012)].

Замечания. Вследствие неполной сохранности для изучения доступна только средняя часть крыла, начинающаяся немного базальнее N и заканчивающаяся примерно на уровне вершины IR₃. Задний край крыла также неполный, присутствует область от предполагаемой вершины MA до вершины IR₃.

Этот вид, несмотря на появление в триасе, по-видимому, демонстрирует довольно архаичный признак (отсутствие n и sn), ранее зарегистрированный только у двух (из трех) экземпляров *P. minuta* и, возможно, *P. nobilis* (Nel et al., 2012; см. Обсуждение).

Материал. Голотип.

ОБСУЖДЕНИЕ

Стрекозы из местонахождения Бабий Камень представлены только пятью экземплярами протозигоптер: три экз. Permagnionidae и два – Kennedyidae. Ископаемые остатки кеннедиид известны исключительно из местонахождений Северного полушария (США, Россия, Киргизия) и приурочены к возрастному интервалу от ранней перми (кунгур) до среднего–позднего триаса (ладин–карний).

Кеннедииды из Бабьего Камня в целом не похожи на известных представителей из других местонахождений, но по некоторым признакам тя-

готеют к отдельным видам весьма отдаленного возраста. Так, *P. kemerovensis*, по-видимому, демонстрирует довольно необычный признак: редукцию n и sn, ранее зарегистрированную только у двух (из трех) экземпляров *P. minuta* (Nel et al., 2012), известного исключительно из кунгурских отложений формации Веллингтон. Значимость этого признака уже подробно обсуждалась в работе А. Неля и соавт. (Nel et al., 2012) в связи с тем, что присутствие «неполного» узелка весьма архаично и могло бы стать уникальным отличием прогоневр от остальных протозигоптер. До ревизии Неля, на большинстве реконструкций этого рода [*P. minuta* (голотип), *P. nobilis* и *P. venula*] также было продемонстрировано отсутствие n и sn, причем на прорисовке *P. venula* присутствуют поперечные жилки в районе N, однако они были интерпретированы автором (Carpenter, 1947) как первые постнодальная и постсубнодальная. После переизучения материала автору ревизии заметили, что практически на всех экземплярах (за исключением двух *P. minuta*) n и sn присутствуют, однако были неверно проинтерпретированы из-за неполной сохранности (Nel et al., 2012). Вопросы вызывает лишь голотип *P. nobilis*, на фотографии которого увидеть полный N весьма затруднительно. Кроме того, в последние годы было описано еще два новых вида: *P. grimaldii* Nel et al., 2012 и *P. kityakensis* Felker, 2020, на которых n и sn отчетливо видны (Nel et al., 2012; Felker, 2020). Таким образом, *P. kemerovensis* по одному из самых спорных, но определяющих признаков сближается с раннепермским *P. minuta* (считаемся полиморфным) и, возможно, *P. nobilis* из того же возрастного интервала.

Кроме того, некоторые морфологические особенности, а именно: соотношение ширины постнодального и постсубнодального полей, изогнутость CuP, слабая зигзагообразность IR₃, наличие дополнительных ячеек между вершинами IR₃ и R₄₊₅ и схожие размеры позволяют предположить, что новый род более близок к *P. nobilis*, нежели к другим видам рода *Progoneura*. В то же время предполагается присутствие признака (вследствие неполной сохранности остатка судить о нем можно только с определенной долей вероятности), до этого не встреченного у прочих кеннедиид, а именно – наличия поперечной жилки, расположенной практически под самым началом Pt. К сожалению, вершина крыла не сохранилась, поэтому невозможно понять, является ли эта жилка под птеростигмой единственной, вследствие чего она была интерпретирована нами как br. Проксимальное положение br уверенно отличает новый вид от всех представителей рода *Progoneura* и остальных кеннедиид.

В свою очередь, *Kennedyia kedrovkensis* морфологически наиболее близка к ладин–карнийско-

му *K. carpenteri*. Остаток представлен проксимальной частью крыла, но, несмотря на это, на нем присутствуют признаки, дающие возможность судить о строении стебелька: форма дискоидальной области и дужки, строение узелка, форма и длина продольных жилок A и CuP. Все это позволяет нам сравнить новый вид с уже известными представителями рода *Kennedya* из других местонахождений, за исключением *K. reducta* и *K. tyulkinensis*, которые были описаны по дистальным частям крыла. Хотя частичное сравнение с *K. tyulkinensis* все-таки возможно, т.к. на остатке сохранился N и часть нодальной области.

По строению узелковой области *K. kedrovkensis* не отличается от других кеннедий: наличие полного N, присутствие нодальной и субнодальной жилок, перпендикулярных переднему краю крыла и R₁, а также их расположение (sn немного смещена в дистальном направлении относительно n, находящейся непосредственно под N) — эти признаки сходны с таковыми у *K. mirabilis* и *K. tilyardi* из кунгурской формации Веллингтон и *K. pritykinae* из казанского местонахождения Сояна. Намного интереснее особенности строения стебелька и заднего края крыла. Так, в стебельке *K. kedrovkensis* субкоста и радиальный ствол заметно сближаются друг с другом; подобное положение этих жилок известно только у *K. carpenteri* (два из пяти экз. типовой серии) из триаса Джайлоучо, *Progoneura kityakensis* из местонахождения Б. Китяк (казанский ярус), *Scytolestes stigmalis Martynov*, 1937 из северодвинских отложений Каргалы, двух пока неописанных кеннедий из местонахождения Исады (северодвинский ярус) и двух пермагрионид из Каргалы и Сояны (казанский ярус). Этот признак может являться артефактом сохранности на экземплярах из Каргалы, Б. Китяка и, возможно, Джайлоучо, однако остатки стрекоз из других местонахождений (Исады, Сояна и Бабий Камень), по-видимому, не испытывали заметных механических изменений в процессе захоронения. Сближение нескольких ветвей основных продольных жилок в стебельке привело к его заметному сужению, что, по-видимому, положительно сказывалось на маневренности полета.

Другой заметный признак *Kennedya kedrovkensis* — небольшая ширина поля между задним краем крыла и A — вновь сближает новый вид с триасовым *K. carpenteri* (Джайлоучо) и среднепермским *K. ivensis* (Сояна). Кроме того, схожая длина и форма A на описываемом экземпляре и одном из остатков, определенном как *K. ivensis* (неописанный экз. ПИН, отпечаток № 117/128 и противотпечаток № 117/14, представляющий собой отпечаток груди и брюшка плохой сохранности, а также пару крыльев), позволяют предположить, что голотип *K. kedrovkensis* является передним крылом (т.к. на задних крыльях A заметно длин-

нее и зачастую имеет зигзагообразную форму в дистальной части).

Вместе с тем, по строению дискоидальной области и окружающих ее структур новый вид схож только с *K. carpenteri* (Джайлоучо). Так, оба вида отличаются от всех остальных кеннедий меньшей длиной Arc, приблизительно равной длине переднего края q, и характерной, изогнутой формой sq, обусловленной заметным сигмоидальным изгибом CuP, сильнее проявленным у *K. kedrovkensis*.

Таким образом, кеннедииды из местонахождения Бабий Камень имеют заметные отличия от уже известных представителей семейства, чем обусловлено выделение новых таксонов. В то же время, некоторые черты строения *K. kedrovkensis* подобны *K. carpenteri*, что косвенно подтверждает триасовый возраст насекомоносного слоя местонахождения. *P. kemerovensis* — на данный момент единственный известный вид *Progoneura*, обнаруженный в триасовых отложениях Азии, что значительно расширяет географическое и стратиграфическое распространение этого рода, а особенности его морфологии позволяют дополнить сведения о строении узелковой области и полиморфизме по этому признаку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бетехтина О.А., Могучева Н.К., Батяева С.К., Кушнарев М.П.* Граница перми и триаса в стратотипе мальцевской свиты Кузбасса // Биостратиграфия мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1986. С. 31–38.
- Владимирович В.П., Лебедев В.М., Попов Ю.Н. и др.* Стратиграфия триасовых отложений Средней Сибири // Стратиграфия мезозоя и кайнозоя Средней Сибири / Ред. Грейнер Р.Н. Новосибирск: Наука, 1967. С. 3–7.
- Корсак О.Г.* Мальцевская серия // Геология месторождений угля и горючих сланцев СССР. Т. 7 / Ред. Яворский В.И. М.: Недра, 1969. С. 107–121.
- Мартынов А.В.* О некоторых новых материалах членистоногих животных из Кузнецкого бассейна // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1936. № 6. С. 1251–1264.
- Мартынов А.В.* Местонахождения ископаемых насекомых в пределах СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1938. Т. 7. Вып. 3. С. 6–28.
- Нейбург М.Ф.* К стратиграфии угленосных отложений Кузнецкого бассейна // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1936. № 4. С. 469–510.
- Притыкина Л.Н.* Новые триасовые стрекозы Средней Азии // Новые ископаемые насекомые с территории СССР / Ред. Вишнякова В.Н., Длусский Г.М., Притыкина Л.Н. М.: Наука, 1981. С. 5–42.
- Радченко Г.П.* Алтае-Саянская складчатая область // Стратиграфия СССР. Триасовая система / Ред. Наливкин Д.В. М.: Недра, 1973. С. 223–232.
- Решения 3-го Межведомственного регионального совещания по мезозою и кайнозою Средней Сибири (г. Новосибирск, 1978). Новосибирск, 1981. 90 с.

- Силантьев В.В., Уразаева М.Н., Нургалиева Н.Г. Неморские двустворчатые моллюски из терминальной перми и нижнего триаса Кузнецкого бассейна // Палеонстрат-2020. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. Прогр. и тезисы докл. / Ред. Алексеев А.С., Назарова В.М. М.: ПИН РАН, 2020. С. 53–54.
- Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Part 2. The orders Paleodictyoptera, Protodonta and Odonata // Amer. J. Sci. Ser. 5. 1931. V. 21. P. 97–139. <https://doi.org/10.2475/ajs.s5-21.122.97>
- Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Part 6: Delopteridae, Protelytroptera, Plectoptera and a new collection of Protodonata, Odonata, Megasecoptera, Homoptera and Psocoptera // Proc. Amer. Acad. Arts & Sci. 1933. V. 68. № 11. P. 411–505. <https://doi.org/10.2307/20022959>
- Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Part 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plectoptera, and Protoperlaria // Proc. Amer. Acad. Arts & Sci. 1939. V. 73. № 3. P. 29–70. <https://doi.org/10.2307/25130151>
- Carpenter F.M. Lower Permian insects from Oklahoma. Part 1. Introduction and the orders Megasecoptera, Protodonata, and Odonata // Proc. Amer. Acad. Arts & Sci. 1947. V. 76. № 2. P. 25–54. <https://doi.org/10.2307/20023497>
- Davydov V.I., Zharinova V.V., Silantiev V.V. Late Permian and Early Triassic conchostracans from the Babii Kamen section (Kuznetsk coal basin) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2019. Т. 161, кн. 2. С. 339–347. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2019.2.339-347>
- Felker A.S. New damselflies of the family Kennedyidae from Permian deposits of European Russia // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 7. P. 734–742. <https://doi.org/10.1134/S0031030120070047>
- Kuzina D., Kosareva L., Gilmetdinov I. et al. Preliminary magnetic investigation of samples from reference Permian-Triassic sequence, Kemerovo Region, Russia // Recent Advances in Rock Magnetism, Environmental Magnetism and Paleomagnetism. Ser. Springer Geophysics / Eds. Nurgaliev D., Shcherbakov V., Kosterov A., Spassov S. Springer Nature, 2019. P. 225–234. https://doi.org/10.1007/978-3-319-90437-5_17
- Martynov A.V. New Permian insects from Tikhie Gory, Kazan province. 1. Palaeoptera // Тр. Геол. музея АН СССР. 1930. С. 69–86.
- Martynov A.V. New Permian Palaeoptera with the discussion of some problems of their evolution // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1932. Т. 1. С. 1–44.
- Nel A., Bechly G., Prokop J. et al. Systematics and evolution of Paleozoic and Mesozoic damselfly like Odonatoptera of the Protozygopteran grade // J. Paleontol. 2012. V. 86. № 1. P. 81–104. <https://doi.org/10.2307/41409133>
- Ponomarenko A.G., Volkov A.N. Ademosynoides asiaticus Martynov, 1936, the earliest known member of an extant beetle family (Insecta, Coleoptera, Trachypachidae) // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 6. P. 601–606. <https://doi.org/10.1134/S0031030113060063>
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Rasnitsyn D.A. 3.1. Insects of the Permian and Early Triassic (Urzhumian–Olenekian Ages) and the problem of the Permian–Triassic biodiversity crisis // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia / Ed. Aristov D.S. N.Y., 2013. P. 793–823 (Paleontol. J. V. 47. № 7). <https://doi.org/10.1134/S003103011307001>
- Sellards E.H. Types of Permian insects. Part III: Megasecoptera, Orycloblattinidae and Protorthoptera // Amer. J. Sci. 1909. V. 27. № 158. P. 151–173.
- Tillyard R.J. Kansas Permian insects. Part 5. The orders Protodonata and Odonata // Amer. J. Sci. Ser. 5. 1925. V. 10. P. 41–73. <https://doi.org/10.2475/ajs.s5-10.55.41>
- Zalesky Ju.M. Observations sur la nervation des ailes des Odonates et des Ephemeropteres et leur evolution phylogenetique a la lumiere de l'étude de l'insecte permien Pholidoptilon camense // Bull. Soc. Géol. France. Sér. 5. 1936. T. 3. P. 497–520.

The First Damselflies of the Family Kennedyidae (Odonata: Protozygoptera) from the Permian-Triassic Boundary Deposits of the Kuznetsk Basin, Russia

A. S. Felker

Two new fossil damselfly species of the family Kennedyidae: *Kennedyia kedrovkensis* sp. nov. and *Progoneura kemerovensis* sp. nov. are described from presumably lower Triassic beds of the Permian–Triassic boundary sequence of the Babii Kamen' locality. The new species confidently differ from previously known species of *Kennedyia* and *Progoneura* according to the main characters of wing venation.

Keywords: Odonata, Protozygoptera, Kennedyidae, Lower Triassic, Kuznetsk Basin, new species

УДК 595.766.16:[552.579+551.781.4]

НОВЫЙ РОД И ВИД ЖУКОВ ДАЗИТИД (COLEOPTERA, DASYTIDAE) ИЗ БАЛТИЙСКОГО ЯНТАРЯ

© 2021 г. С. Э. Чернышев^{a, b, *}, М. В. Щербаков^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 описан новый род и вид жуков дазитид (Coleoptera, Dasytidae) *Protomauroania chaetophorata* Tshernyshev, gen. et sp. nov. Жук относится к подсемейству Danaceinae, по наличию фестончатого бокового края переднеспинки близок к современному роду *Mauroania* Majer, 1997, но отличается следующими характерными признаками: усики имеют отчетливую шестичлениковую булаву, тело покрыто жесткими прочными полуприжатыми щетинками, базальные членики задних лапок заметно удлинены.

Ключевые слова: Coleoptera, Dasytidae, Danaceinae, Amaurionodini, *Protomauroania*, балтийский янтарь, эоцен, новый род, новый вид

DOI: 10.31857/S0031031X21020033

ВВЕДЕНИЕ

Жесткокрылые мелиридного комплекса надсемейства Cleroidea (комплекс включает в себя семейства Melyridae, Dasytidae и Rhadalidae, обладающие более-менее сходным габитусом, при этом отличным от близких Malachiidae) относительно хорошо представлены в балтийском янтаре (Berendt, 1845; Klebs, 1910; Wickham, 1912, 1914, 1916, 1917; Spahr, 1981; Majer, 1998; Mawdsley, 1999; Kirejtshuk, Nel, 2008; Kubisz, 2011; Tshernyshev, 2012, 2016, 2019; Кирейчук, Пономаренко, 2018; Чернышев, 2020). В работах последнего времени приводится краткий обзор видового состава и описание ряда новых таксонов из янтаря семейств Dasytidae (Tshernyshev, 2019) и Malachiidae (Чернышев, 2020).

Из дазитид в балтийском янтаре чаще всего отмечаются представители Rhadalinae LeConte, 1862 (Majer, 1994; Mayor, 2007), ныне рассматриваемые в качестве самостоятельного семейства (Gimmel et al., 2019). Так, был описан вымерший род *Aploceble* Majer, 1998, отмечены в инклюзах или описаны виды родов *Malthacodes* Waterhouse, 1876, *Pelecophora* Dejean, 1821, *Xamerpus* Fairmaire, 1886, *Aplocnemus* Stephens, 1830 (Majer, 1998; Tshernyshev, 2012, 2016, 2019; Alekseev, 2017). Гораздо меньше отмечено представителей других подсемейств: так, к Listrinae Majer, 1990 отнесен вымерший род *Eudasytites* Wickham, 1912 и здесь же описан вид рецентного рода *Eutrichopleurus*

Blaisdell, 1938 (Wickham, 1912); в подсемействе Dasytinae Laporte de Castelnau, 1840 описан вид рода *Dasytes* Paykull, 1799 (Tshernyshev, 2019). Были отмечены жуки, близкие к *Microjulistus* sp., *Aplocnemus* sp., *Psilothrix* sp. (Klebs, 1910), и три вида, схожих с представителями рода *Dasytes* sp. (Berendt, 1845; Klebs, 1910), однако окончательная идентификация этих видов не проводилась.

Уже после того, как была сдана в печать статья по янтарным Dasytidae (Tshernyshev, 2019), был получен еще один инклюз в позднеэоценовом балтийском янтаре SDEI, № 1586-1, любезно предоставленный К. и Г.В. Хоффейнсами (Christel и Hans Werner Hoffeins), Мюнхеберг, Германия, из их личной коллекции. В образце отчетливо виден маленький овальный жук, густо покрытый рыже-коричневыми длинными прочными полуприлегающими щетинками, с характерным фестончатым боковым краем переднеспинки и булавовидно расширенными к вершине усиками. Жук относится к представителям трибы *Amaurionodini*, это первая находка вида из подсемейства Danaceinae Thomson, 1859 в янтаре. Новая форма получила название *Protomauroania chaetophorata* Tshernyshev, gen. et sp. nov., ее описание приводится ниже.

Голотип *Protomauroania chaetophorata* gen. et sp. nov. хранится в коллекции янтаря Немецкого энтомологического ин-та им. И.К. Зенкенберга,

Мюнхеберг, Германия (Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut) (SDEI).

Пользуясь возможностью, выражаем глубокую признательность К. и Г.В. Хоффейнсам за возможность исследовать инклюзы жуков в янтаре.

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 DASYTIDAE LAPORTE DE CASTELNAU, 1840

Жук в исследованном образце янтаря относится к семейству Dasytidae на основании следующих признаков: формула лапок 5-5-5, склериты брюшка соединены прочно и не имеют мембранных сочленений, выпячивающихся пузырьков на груди нет, передние лапки простые, первый членик усиков не листовидный, переднегрудь без поры спереди бокового края, надкрылья не имеют продольных бороздок и точечных рядов, первый членик лапок не короче второго.

Жук отнесен к подсемейству Danaceinae, поскольку его усики не просто чуть расширены к вершинам, а имеют отчетливую булаву, коготки лишены пластинчатых придатков, тело покрыто жесткими прочными полуприжатыми щетинками.

ПОДСЕМЕЙСТВО DANACEINAE C. G. THOMPSON, 1859

Триба Amaurionodini Majer, 1987

Род *Protomauroania* Tshernyshev, gen. nov.

Название рода от *πρώτος* *греч.* — первичный, и названия наиболее близкого рецентного рода *Mauroania*.

Типовой вид — *Protomauroania chaetophorata* Tshernyshev, sp. nov.

Диагноз. Маленький жук (около 2.7 мм в длину). Тело овальное, слегка удлиненное и слегка расширенное посередине. Усики отчетливо булавовидные, короткие — не заходят на переднеспинку; булава рыхлая, составлена шестью вершинными члениками (рис. 1, *в*; табл. VI, фиг. 2; см. вклейку). Пальпы узкие, вершинный членик конический (рис. 1, *з*). Переднеспинка округло-выпуклая, поперечная, равномерно закруглена по сторонам со скругленными углами, тонко окаймленная, боковые стороны с характерным фестончатым краем (табл. VI, фиг. 2, 3). Надкрылья простые, овальные, слегка округло-вздутые (рис. 1, *а, б*). Поверхность в отчетливой частой грубой пунктировке без микроскульптуры, густо

покрыта жесткими полуприлегающими коричневыми длинными щетинками (табл. VI, фиг. 5). Ноги относительно тела короткие, не утолщенные, простые (рис. 1, *д-ж*; табл. VI, фиг. 4), бедра всех ног уплощены и округло расширены, не искривлены; лапки на передних и средних ногах с длинным коготковым члеником и сильно укороченными срединными, а задние с сильно удлиненными члениками с первого по третий, коротким четвертым и сравнительно длинным коготковым члеником. Крылья хорошо развиты. Окраска жука черно-бурая без металлического блеска (хорошо просматривается в янтаре).

Сравнение. Новый род имеет маленькие размеры (около 2.5 мм) и, в отличие от большинства родов подсемейства, вместо чешуек и волосков покрыт длинными прочными бурыми полуприжатыми щетинками. По наличию фестончатого бокового края переднеспинки новый род напоминает род *Mauroania* Majer, 1997, но особо отличается необычно удлиненными базальными члениками задних лапок и отчетливой булавой усиков, которой нет у известных видов трибы *Amaurionodini*.

С о с т а в. Типовой вид.

Protomauroania chaetophorata Tshernyshev, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1–6

Название вида дано по одному из ярких отличительных признаков — наличию прочных рыжеватых длинных полуприлегающих щетинок на верхней стороне тела (*khaitē греч.* — щетинка, длинный прочный волосок).

Голотип — SDEI, № 1586-1, самец (пол подтверждается выраженной булавой усиков, характерным апикальным стернитом брюшка с продольным узким килем посередине, и пигидием, подогнутым для удержания эдеагуса при копуляции); балтийский янтарь; поздний эоцен. Прямоугольный кусочек янтаря с жуком посередине, покрытый пластиковой капсулой.

Описание (рис. 1). Покровы черные; ноги, дистальная часть усиков, верхняя губа, пальпы и базальные членики усиков желто-бурые; щетинки верха светло-коричневые. Тело овально-удлиненное, не узкое, чуть расширенное и равномерно закругленное сзади (рис. 1, *а, б*). Голова подогнута вниз, небольшая, округлая, не вытянута дистально, не шире переднеспинки на уровне глаз; глаза слабовыпуклые, некрупные, овально-бобовидные, поперечные, голые, лицевая часть ровная, без следов вдавлений. Поверхность головы в отчетливой равномерной пунктировке, равномерно покрыта жесткими коричневыми длинными редкими полуприлегающими щетинками. Усики 11-члениковые, прикреплены у нижнего края глаз сбоку наличника выше его дистальной

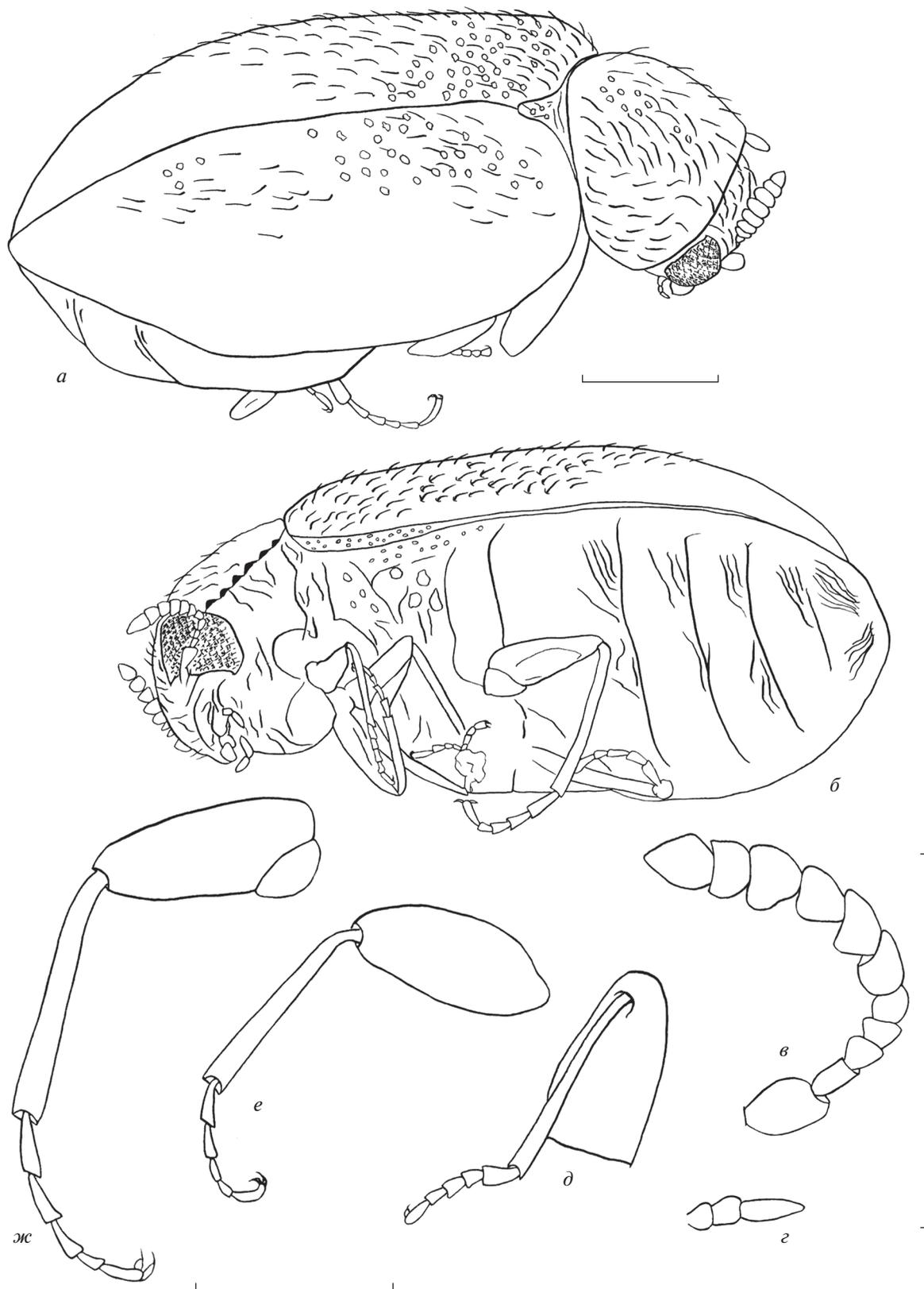


Рис. 1. *Protomauroania chaetophorata* sp. nov., голотип SDEI, № 1586-1: *а* – вид сверху справа, *б* – вид снизу, *в* – левый усик, *г* – левый щупик, *д* – передняя нога, *е* – средняя нога, *ж* – задняя нога. Длина масштабной линейки 0.5 мм.

стороны, отчетливо булавовидные, короткие – не заходят на переднеспинку; булава рыхлая, составлена шестью вершинными члениками (рис. 1, *в*). Первый членик усиков слегка вздутый, овальный; второй в два раза уже и короче, овальный; с третьего по десятый членики широко обратно-треугольные, поперечные; с шестого по одиннадцатый несколько шире базальных. Опушение усиков короткое, прилегающее, плохо заметное. Наличник и верхняя губа поперечные, губа в 1.5 раза длиннее наличника. Пальпы (рис. 1, *г*) недлинные, узкие, базальные членики небольшие, треугольные, апикальный конический, сужен к вершине. Переднеспинка округло-выпуклая, поперечная, равномерно закруглена по сторонам с характерно скругленными углами. Окаймление очень тонкое, заметно в основании и у дистальной стороны, боковые стороны с характерным фестончатым краем (табл. VI, фиг. 3). Поверхность диска в частой заметной пунктировке, без микроскульптуры, покрыта полуприлегающими коричневыми жесткими длинными щетинками. Щиток хорошо заметен (рис 1, *а*), продолговатый, на вершине треугольный с округленными углами, с такой же пунктировкой и щетинками, как и переднеспинка, окаймление слабозаметное, вероятно, очень тонкое, поверхность слабо блестящая. Надкрылья простые, овальные, слегка округло-вздутые, очень слабо расширены в основной четверти, равномерно закруглены у вершин; в основании не шире переднеспинки (рис. 1, *а, б*); вероятно, полностью прикрывают брюшко (у экземпляра в янтаре брюшко сильно вдуто вследствие разложения, происшедшего до затвердения смолы, и выходит из-под надкрылий) (табл. VI, фиг. 1). Плечи небольшие, не выступающие; эпиплевры отчетливые вдоль всей длины надкрылий, у основания заметно расширены и грубо пунктированы. Окаймление шва очень тонкое, незаметное по всей длине. Поверхность в отчетливой частой грубой пунктировке без микроскульптуры, выглядит слабо блестящей; густо покрыта жесткими полуприлегающими коричневыми длинными щетинками (табл. VI, фиг. 5). Ноги относительно тела короткие, не утолщенные, простые (рис. 1, *д–ж*) (табл. VI, фиг. 4), поверхность голеней в коротких бурых торчащих щетинках, членики лапок голые, на бедрах и голених видна тонкая равномерная пунктировка. Бедра всех ног уплощены и округло расширены к середине, не искривлены; голени ровные, несколько расширенные к вершинам, шпоры не заметны, по крайней мере, задние голени с черноватыми короткими щетинками по внешнему краю; лапки на передних и средних ногах с длинным коготковым члеником и сильно укороченными срединными сжатыми с боков; задние, напротив, с сильно удлинненными члениками с первого по третий, коротким четвертым и

сравнительно длинным коготковым члеником; все лапки 5-члениковые, простые, коготки маленькие, короткие, с зубцевидным придатком у основания. Крылья хорошо развиты. Низ тела черный, слабо блестящий, в редкой тонкой пунктировке, мезепимеры в глубоких крупных точках, пигидий куполообразный, подогнут вентрально внутрь, апикальный стернит простой, узкий, слегка вдавлен и несет посередине узкий продольный киль (табл. VI, фиг. 6).

Размеры в мм: длина 2.7, ширина (в области основания надкрылий) – 0.8.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кирейчук А.Г., Пономаренко А.Г.* Систематический список ископаемых жуков подотряда Scarabaeina (3-я часть каталога) // 2018. URL: <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/paleosy2.htm> (дата обращения 23.06.2020).
- Чернышев С.Э.* Новые таксоны жуков малашек (Coleoptera, Malachiidae) из балтийского янтара // Палеонтол. журн. 2020. № 3. С. 67–75.
- Alekseev V.I.* Coleoptera from the middle–upper Eocene European ambers: generic composition, zoogeography and climatic implications // Zootaxa. 2017. № 4290(3). P. 401–443. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4290.3.1>
- 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.
- Gimmel M., Bocakova M., Gunter N., Leschen R.A.B.* Comprehensive phylogeny of the Cleroidea (Coleoptera: Cucujiformia) // Syst. Entomol. 2019. V. 44. P. 527–558. <https://doi.org/10.1111/syen.12338>
- 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) // Pol. 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. Naturk. 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>

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 fossil Coleoptera from the Florissant beds // Bull. Lab. Natur. Hist., St. Univ. Iowa. 1916. V. 7. № 3. P. 3–20.

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 VI

Фиг. 1–6. *Protomauroania chaetophorata* sp. nov., голотип SDEI, № 1586-1: 1 – вид сверху справа, 2 – переднеспинка, сублатерально, 3 – вид снизу, 4 – ноги, 5 – пунктировка надкрылий, 6 – абдомен. Длина масштабной линейки 0.5 мм.

A New Genus and Species of Malachite Beetles (Coleoptera, Dasytidae) in Baltic Amber

S. E. Tshernyshev, M. V. Shcherbakov

A new genus and species of malachite beetles (Coleoptera, Dasytidae), *Protomauroania chaetophorata* Tshernyshev, gen. et sp. nov. are described from Baltic Late Eocene amber. The beetle belongs to subfamily Danaeinae, and similar to the genus *Mauroania* Majer, 1997 due to scalloped lateral side of pronotum, but differs by the characters as follows: antennae with 6-segmented club, surface covered with rufous-brown long semi-erect strong setae, basal tarsomeres in posterior legs strongly elongate.

Keywords: Coleoptera, Dasytidae, Danaeinae, Amaurionodini, *Protomauroania*, Eocene Baltic amber, new genus, new species

УДК 565.768.1

НОВАЯ ТРИБА PALAEOANOPLINI TRIB. NOV. (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) 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 22.04.2020 г.

После доработки 01.05.2020 г.

Принята к публикации 01.05.2020 г.

Из позднеэоценового балтийского янтаря в подсемействе Curculioninae описана новая триба Palaeanoplinae trib. nov., включающая новый род Palaeanoplus gen. nov. с новым видом *P. horridus* sp. nov. Новая триба близка к современной трибе Anopliini и отличается голенью без ункуса, коготками без зубцов, переднегрудью с заглазничными лопастями и телом, покрытым длинными торчащими щетинками.

Ключевые слова: Coleoptera, Curculioninae, поздний эоцен, балтийский янтарь, новые таксоны

DOI: 10.31857/S0031031X21020070

Жуки-долгоносики (Curculionidae) хорошо представлены в балтийском янтаре (Legalov, 2020). Подсемейство Curculioninae – одна из разнообразнейших групп долгоносиков, включающая в себя, по разным данным, от 30 до 34 триб (Alonso-Zarazaga, Lyal, 1999; Caldara et al., 2014). В ископаемом состоянии известны представители триб Acalyptini, Anthonomini, Camarotini, Curculionini, Derelomini, Ellescini, Eugnomini, Mecinini, Rhamphini, Smicronychini и Tychiini (Legalov, 2015, 2020a). Самая ранняя достоверная находка этого подсемейства (триба Curculionini) сделана в среднем палеоцене Франции (Piton, 1940; Legalov et al., 2017, Legalov, 2020b), при этом изолированные надкрылья, возможно относящиеся к этому подсемейству (триба Anthonomini), обнаружены в маастрихте Аргентины (Cockerell, 1925). Наибольшее число ископаемых видов описаны (Scudder, 1890, 1893; Wickham, 1911, 1912, 1913, 1917; Kuska, 1996; Rheinheimer, 2007; Legalov, 2016, 2019; Legalov et al., 2019) из эоценовых отложений, таких как Грин-Ривер, Флориссант, янтарь Уз, балтийский янтарь. Только три вида приведены для олигоцена (Heyden, Heyden, 1866; Oustalet, 1874; Foerster, 1891). Несколько находок сделаны в миоцене Румынии; Marinescu, Proches, 1999), а также доминиканском и мексиканском янтарях (Poinar, Legalov, 2015; Legalov, Poinar, 2016; Легалов, 2019; Легалов, Пойнар, 2020).

В представленной работе описываются новая триба, новый род и новый вид из подсемейства Curculioninae.

Типовой материал хранится в коллекции Ин-та систематики и экологии животных СО РАН (ИСЭЖ) и Музее инклюзий в янтаре Гданьского университета (MAIG).

СЕМЕЙСТВО CURCULIONIDAE LATREILLE, 1802

ПОДСЕМЕЙСТВО CURCULIONINAE LATREILLE, 1802

Триба Palaeanoplinae Legalov, trib. nov.

Типовой род – Palaeanoplus gen. nov.

Диагноз. Тело мелкое, блестящее, сверху покрытое густыми длинными торчащими волосками. Головотрубка довольно длинная. Глаза практически не выступают из контура головы. Усики коленчатые, с 7-члениковым жгутиком и компактной булавой. Переднеспинка густо и крупно пунктированная. Щиток треугольный. Надкрылья выпуклые, со сглаженными плечами. Десятая бороздка сливается с 9-й бороздкой на уровне задних тазиков. Переднегрудь со слабыми заглазничными лопастями. Метэпистерн широкий. Склеролепидии отсутствуют. Первый и 2-й вентриты удлинённые и свободные. Третий и 4-й вентриты короткие и свободные. Пятый вентрит удлинённый. Бедра узкие, без зубцов. Голени без ункуса и мукро. Лапки длинные. Первый и 2-й членики трапециевидные. Третий членик

двухлопастный. Пятый членик удлинённый. Коготки свободные, без зубцов.

С о с т а в. Типовой род.

С р а в н е н и е. Новая триба близка к современной трибе Anoplini и отличается голенью без ункуса, коготками без зубцов, переднегрудью с заглазничными лопастями и телом, покрытым длинными торчащими щетинками. Новый род Palaeoanoplus gen. nov., помимо признаков, отделяющих новую трибу от трибы Anoplini, отличается от ориентального рода Sphinxis Roelofs, 1875 и мадагаскарского рода Paranooplus Hustache, 1920 бедрами без зубцов, а от палеарктического рода Anoplus Germar, 1820 – длинной головотрубкой, стволиком, не заходящим за передний край глаза и не редуцированным 5-м члеником лапок.

З а м е ч а н и я. Подсемейство Curculioninae морфологически очень разнообразно. Большинство его представителей характеризуются голенью без ункуса или с маленьким ункосом, отсутствием склеролепидий между метэпистернами и заднегрудью, 5-м вентритом без анальных хет. Голени без ункуса, отсутствие склеролепидий и 5-й вентрит без анальных хет позволяют поместить Palaeoanoplini trib. nov. в Curculioninae.

Род Palaeoanoplus Legalov, gen. nov.

Н а з в а н и е рода от palaios *греч.* – древний и рода Anoplus; м.р.

Т и п о в о й вид – *P. horridus* sp. nov.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом трибы.

В и д о в о й состав. Типовой вид.

Palaeoanoplus horridus Legalov, sp. nov.

Табл. VII (см. вклейку)

Н а з в а н и е вида horridus *лат.* – щетинистый.

Г о л о т и п – ИСЭЖ, ВА2019/11, самец; Россия, Калининградская обл., окр. п. Янтарный; балтийский янтарь, поздний эоцен.

О п и с а н и е. Тело черное, блестящее. Переднеспинка и надкрылья покрыты густыми длинными торчащими волосками. Ноги в густых полуприлегающих волосках. Головотрубка довольно длинная. Глаза округленные, крупно фасеточные, практически не выступают из контура головы. Лоб немного уже головотрубки у основания, мелко пунктированный. Темя слабовыпуклое, крупно и густо пунктированное. Усики коленчатые. Жгутик 7-члениковый. Первый и 2-й членики жгутика удлинённо-овальные. Длина 1-го членика жгутика в 2.5 раза больше его ширины. Длина 2-го членика жгутика в 2.6 раз больше его ширины и составляет 0.7 длины 1-го членика. Ширина 2-го членика составляет 0.7 ширины 1-го членика. Третий–7-й членики конические.

Длина 3-го членика жгутика в 2.0 раза больше его ширины и составляет 0.8 длины 2-го членика. Ширина 3-го членика жгутика равна ширине 2-го членика. Длина 4-го членика жгутика в 1.3 раза больше его ширины и составляет 0.8 длины 3-го членика. Ширина 4-го членика жгутика в 1.1 раз больше ширины 3-го членика. Длина 5-го членика жгутика в 1.2 раза больше его ширины и равна длине 4-го членика. Ширина 5-го членика жгутика в 1.1 раз больше ширины 4-го членика. Длина 6-го членика жгутика составляет 0.7 его ширины и немного меньше длины 5-го членика. Ширина 6-го членика жгутика в 1.5 раза больше ширины 5-го членика. Длина 7-го членика жгутика составляет 0.8 его ширины и немного больше длины 6-го членика. Ширина 7-го членика равна ширине 6-го членика. Булава компактная со сросшимися члениками. Длина булавы составляет 0.3 длины жгутика. Первый и 2-й членики булавы слабо поперечные. Длина 1-го членика составляет 0.8 его ширины и почти равна длине 7-го членика жгутика. Ширина 1-го членика немного больше ширины 7-го членика жгутика. Длина 2-го членика составляет 0.6 его ширины и 0.8 длины 1-го членика. Ширина 2-го членика равна ширине 1-го членика. 3-й членик булавы каплевидный, равной длины и ширины. Длина 3-го членика в 1.3 раза больше длины 2-го членика булавы. Ширина 3-го членика составляет 0.8 ширины 2-го членика. Переднеспинка колоколовидная, густо и довольно крупно пунктированная. Длина переднеспинки в 1.2 раза больше ширины на вершине, составляет 0.6 ширины на середине и 0.5 ширины на основании. Промежутки между точками немного меньше диаметра точек. Диск переднеспинки слабо уплощенный. Переднеспинка явственно уже надкрылий. Щиток явственный, треугольный. Надкрылья выпуклые, со сглаженными плечами. Длина надкрылий в 3.6 раз больше длины переднеспинки, примерно в 1.4 раза больше ширины на основании, едва больше ширины на середине и в 1.2 раза больше ширины в вершинной четверти. Бороздки надкрылий явственные и довольно глубокие. Десятая бороздка сливается с 9-й бороздкой на уровне задних тазиков. Промежутки широкие, выпуклые. Ширина промежутков в 3.0–3.5 раза шире бороздок. Вершины надкрылий закруглены совместно. Переднегрудь со слабыми заглазничными лопастями, густо пунктированная. Пре- и посткоксовые части переднегруды короткие. Тазиковые впадины переднегруды соединённые, расположены на середине переднегруды. Эпимер среднегруды не увеличенный. Заднегрудь уплощенная, редко и крупно пунктированная. Ее длина почти равна длине заднего тазика. Метэпистерн довольно широкий, пунктированный. Его длина в 8.8 раз больше его ширины. Брюшко выпуклое, редко пунктированное.

Расстояния между точками в несколько раз больше диаметра точек. Первый и 2-й венитры удлиненные и сросшиеся. Длина 1-го венитра в 1.6 раза больше длины заднего тазика. Длина 2-го венитра в 1.3 раза больше длины 1-го венитра. Третий и 4-й венитры короткие и свободные, равной длины. Длина 3-го венитра составляет 0.1 длины 2-го венитра. 5-й венитр без анальных хет. Длина 5-го венитра в 2.8 раза больше длины 4-го венитра. Ноги длинные. Бедра довольно узкие, без зубцов, немного уплощены. Длина передних бедер в 3.3 раза больше ширины на середине. Длина средних бедер в 3.7 раза больше их ширины на середине. Длина задних бедер в 3.6 раза больше их ширины на середине. Голени довольно узкие и длинные, расширенные на вершине, без ункуса и мукро. Длина передних голеней в 5.4 раза больше их ширины на середине. Длина средних голеней в 4.0 раза больше их ширины на середине. Длина задних голеней в 5.4 раза больше их ширины на середине. Лапки длинные. Первый членик удлиненно-трапецевидный. Второй членик трапецевидный. Третий членик двухлопастный. Пятый членик удлиненный. Коготки не сросшиеся на основании. Длина 1-го членика передних лапок в 1.7 раза больше ширины на вершине. Длина 2-го членика передних лапок в 1.3 раза больше его ширины на вершине и составляет 0.8 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 0.6 его ширины на вершине и равна длине 2-го членика. Ширина 3-го членика передних лапок в 2.0 раза больше ширины 2-го членика. Длина 5-го членика передних лапок в 4.0 раза больше его ширины на вершине и в 1.6 раза больше длины 3-го членика. Ширина 5-го членика передних лапок составляет 0.3 ширины 3-го членика. Длина 1-го членика средних лапок в 2.4 раза больше его ширины на вершине. Длина 2-го членика средних лапок примерно равна его ширине на вершине и составляет 0.5 длины 1-го членика. Ширина 2-го членика средних лапок в 1.1 раза больше ширины 1-го членика. Длина 3-го членика средних лапок составляет 0.6 ширины на вершине и почти равна длине 2-го членика. Ширина 3-го членика средних лапок в 1.6 раза больше ширины 2-го членика. Длина 5-го членика средних лапок в 4.0 раза больше его ширины на вершине и в 1.3 раза больше длины 3-го членика. Ширина 5-го членика средних лапок составляет 0.2 ширины 3-го членика.

Размеры в мм: длина тела без головок — 1.6–1.8, длина головок — 0.3.

Материал. Голотип и паратип МАIG6701, Россия, Калининградская обл., окр. п. Янтарный; балтийский янтарь, поздний эоцен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Легалов А.А. Новые виды жуков-долгоносиков (Coleoptera: Curculionidae) из доминиканского янтаря // Палеонтол. журн. 2019. № 5. С. 73–81.

Легалов А.А., Пойнар Г. Новый вид жуков-долгоносиков рода *Anthonomus* Germar (Coleoptera: Curculionidae) из доминиканского янтаря // Палеонтол. журн. 2020. № 4. С. 64–66.

Alonso-Zarazaga M.A., Lyal H.C. A world catalogue of families and genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (excepting Scolytidae and Platypodidae). Barcelona: Entomopraxis, 1999. 315 p.

Caldara R., Franz N.M., Oberprieler R.G. Curculioninae Latreille, 1802 // Handbook of Zoology. Arthropoda: Insecta. Tb. 40: Coleoptera (Beetles). Vol. 3: Morphology and Systematics (Phytophaga). Berlin, 2014. P. 589–628.

Cockerell T.D.A. Tertiary insects from Argentina // Proc. U. S. Nat. Mus. 1925. V. 68. № 1. P. 1–5.

Foerster B. Die Insekten des 'Plattigen Steinmergels' von Brunstatt // Abh. Geol. Spezialkarte Elsass-Loth. 1891. Bd 3. № 5. S. 333–594.

Heyden C., Heyden L. Käfer und Polypen aus der Braunkohle des Siebengebirges // Palaeontogr. 1866. Bd 15. S. 131–156.

Kuska A. New beetle species (Coleoptera, Cantharidae, Curculionidae) from the Baltic amber // Prace Muz. Ziemi. 1996. V. 44. P. 13–23.

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

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

Legalov A.A. A new genus of the tribe Curculionini (Coleoptera: Curculionidae) from Baltic amber // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 10. P. 1036–1039.

Legalov A.A. A review of the Curculionoidea (Coleoptera) from European Eocene ambers // Geosciences. 2020a. V. 10. № 1 (16). P. 1–74.

Legalov A.A. Fossil history of Curculionoidea (Coleoptera) from the Paleogene // Geosciences. 2020b. V. 10. № 9 (358). P. 1–50.

Legalov A.A., Kirejtshuk A.G., Nel A. New weevils (Coleoptera, Curculionoidea) from the earliest Eocene Oise amber // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 7. P. 729–751.

Legalov A.A., Nel A., Kirejtshuk A.G. New and little known weevils (Coleoptera: Curculionoidea) from the Paleocene of Menat (France) // C. R. Palevol. 2017. V. 16. № 3. P. 248–256.

Legalov A.A., Poinar G. A new species of the genus *Anthonomus* Germar, 1817 (Coleoptera: Curculionidae) in Mexican amber // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 9. P. 986–990.

Marinescu F., Proches S. *Serafimea bergeri*, new genus and species of weevils (Coleoptera: Curculionidae) from the Romanian Miocene // Trav. Mus. Nat. Hist. Natur. "Grigore Antipa". 1999. V. 41. P. 465–471.

Oustalet M.E. Recherches sur les insectes fossiles des terrains tertiaires de la France. 2 partie. Insectes fossiles d'Aix en Provence // Ann. Sci. Géol. Paris. 1874. V. 5. № 2. P. 1–347.

Piton L. Paléontologie du Gisement Eocène de Menat (Puy-de-Dôme) // Flore et Faune, Mém. Soc. hist. natur. d'Auvergne, Clermont-Ferrand. 1940. V. 1. P. 1–303.

Poinar G., Legalov A.A. New Curculioninae (Coleoptera: Curculionidae) in Dominican amber // Palaeontol. Electron. 2015. V. 18. Iss. 1. № 13A. P. 1–15.

Rheinheimer J. Neue fossile Rüsselkäfer (Coleoptera: Curculionidae) aus dem Eozän des Baltischen Bernsteins und der Grube Messel bei Darmstadt // Stutt. Beitr. Naturk. 2007. Ser. B. № 365. P. 1–24.

Scudder S.H. The Tertiary Insects of North America // Rep. U.S. Geol. Surv. Territ. 1890. V. 13. P. 1–734.

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

Wickham H.F. Fossil Coleoptera from Florissant, with descriptions of several new species // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1911. V. 30. P. 53–69.

Wickham H.F. On some fossil Rhynchophorus Coleoptera from Florissant Colorado // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1912. V. 31. P. 41–55.

Wickham H.F. Fossil Coleoptera from the Wilson Ranch near Florissant, Colorado // Bull. Lab. Natur. Hist. State Univ. Iowa. 1913. V. 6. № 4. P. 3–29.

Wickham H.F. New species of fossil beetles from Florissant, Colorado // Proc. U.S. Nat. Mus. 1917. V. 52. № 2189. P. 463–472.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–3. *Palaeoanoplus horridus* sp. nov., голотип ИСЭЖ, ВА2019/11 из балтийского янтаря, общий вид: 1 – дорсолатерально, слева, 2 – спереди, 3 – латерально, слева. Длина масштабного отрезка – 0.5 мм.

A New Tribe *Palaeoanoplini* trib. nov. (Coleoptera: Curculionidae) in Baltic Amber

A. A. Legalov

A new tribe, *Palaeoanoplini* trib. nov. with a new genus, *Palaeoanoplus* gen. nov. and a new species, *P. horridus* sp. nov. from the subfamily Curculioninae are described from Eocene Baltic amber. The new tribe differs from the Recent tribe Anoplinae in the tibia without unculus, tarsal claws without tooth, long erect setae, prosternum with postocular lobes and small body sizes.

Keywords: Coleoptera, Curculioninae, Late Eocene, Baltic amber, new taxa

УДК 565.763.51:551.781.42

ПЕРВАЯ НАХОДКА КОЖЕЕДА (COLEOPTERA, DERMESTIDAE) В САХАЛИНСКОМ ЯНТАРЕ

© 2021 г. Е. Э. Перковский^{a, b, *}, И. Гава^{c, **}, А. А. Зайцев^{d, ***}

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

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

^cИсследовательский институт лесного и охотничьего хозяйства, Прага, Чехия

^dМосковский государственный педагогический университет, Москва, Россия

*e-mail: perkovsk@gmail.com

**e-mail: jh.dermestidae@volny.cz

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

Поступила в редакцию 13.05.2020 г.

После доработки 10.08.2020 г.

Принята к публикации 10.08.2020 г.

Из среднеэоценового сахалинского янтаря описывается *Trogoderma ainu* sp. nov. (Dermestidae; Megatominae), первый представитель семейства кожеедов из эоценовых янтарей Азии и второй ископаемый представитель рода. Род *Trogoderma* известен из ископаемых смол только по личинкам. Приведен список кожеедов, известных в ископаемом состоянии.

Ключевые слова: личинка, Megatominae, *Trogoderma*, новый вид, найбутинская свита

DOI: 10.31857/S0031031X21020112

Семейство Dermestidae (Coleoptera, Vostrichoidea) представлено в мировой фауне примерно 1690 валидными видами (Háva, 2015, 2020). Кожееды – группа, главным образом, ксерофильных жуков-некрофагов, которые трофически связаны с сухими и богатыми белками субстратами, такими как высушенная рыба, мясо или кожа (Peacock, 1993; Жантiev, 2009). По результатам филогенетического анализа с привлечением признаков имаго и личинок семейство разделяется на шесть подсемейств: Dermestinae, Thorictinae, Orophilinae, Trinodinae, Attageninae и Megatominae (Lawrence, Slipinski, 2005; Kiselyova, McHugh, 2006). Включения кожеедов встречаются в ископаемых смолах относительно часто (табл. 1; субфоссильные находки и старые определения по утерянному, не описанному и не проиллюстрированному материалу не приводятся). Таксономическое и морфологическое разнообразие меловых кожеедов позволяет предполагать древнее происхождение этого семейства, некоторые группы которого демонстрируют замечательный эволюционный стазис в течение почти ста миллионов лет (Deng et al., 2017; McKenna et al., 2019). Интересно, что все меловые кожееды происходят из царства Isoptera (Gumovsky et al., 2018), а из царства Vaeomorpha, климат на юге которого был сходен с климатом сахалинского янтарного леса, они неизвестны. В настоящей работе описана личинка

кожееда с Сахалина – первый представитель семейства из эоценовых янтарей Азии.

Возраст сахалинского янтаря, история его изучения и характер его биоты подробно обсуждались в ряде недавних работ (Baranov et al., 2015; Radchenko, Perkovsky, 2016; Marusik et al., 2018; Dietrich, Perkovsky, 2019; Davidian et al., 2021; Тихоненко и др., 2021). Еще в конце прошлого столетия Т.М. Кодрул (1999), основываясь на геологических и палеоботанических данных, убедительно обосновала среднеэоценовый возраст найбутинской свиты, в которой сахалинский янтарь найден *in situ*. Ранее указывалось, что в сахалинском янтаре – мелком и, по-видимому, быстро терявшем вязкость – взрослые жуки очень редки, в то время как их личинки встречаются втрое чаще (Казанцев, Перковский, 2019). Действительно, до находки *Trogoderma ainu* sp. nov. уже была изучена преимагинальная стадия сахалинского Rhipiphoridae (Batelka et al., 2020), а по имаго описан единственный жук – кантарина *Snathrion sakhalinense* Kazantsev et Perkovsky, 2019. В то время как в среднем на одну личинку кожееда в ископаемых смолах находят 15–20 имаго (неопубликованные данные второго автора), взрослые кожееды в сахалинском янтаре не найдены. Описаний ископаемых личинок кожеедов немного (Cockerell, 1917; Háva et al., 2006; Kadej, Háva, 2011; Poinar, Poinar, 2016;

Таблица 1. Список ископаемых кожедод (Dermestidae) (по Háva, 2020, с изменениями)

Подсемейство Dermestinae

Триба Dermestini

Род *Dermestes* L., 1758Подрод *Dermestes* L., 1758†*Dermestes progenitor* Zhantiev, 2006

Балтийский янтарь (Россия), приабон

†*Dermestes vetustus* Zhantiev, 2006

Ровенский янтарь (Украина), приабон

incertae sedis

†*Dermestes larvalis* Cockerell, 1917

Бирманский янтарь (Бирма, Качин), ранний сеноман

†*Dermestes rauper* Heer, 1847

Энинген (Германия), серравалий

†*Dermestes tertiaris* Wickham, 1912

Флориссант (США, Колорадо), приабон

Триба Paradermestini

Род *Paradermestes* Deng, Ślipiński, Ren et Pang, 2017†*Paradermestes jurassicus* Deng, Ślipiński, Ren et Pang, 2017

Даохугоу (Китай, Внутренняя Монголия), келловей

Подсемейство Orphilinae

Триба Orphilini

Род *Orphilus* Erichson, 1846†*Orphilus dubius* Wickham, 1912

Флориссант (США, Колорадо), приабон

Подсемейство Trinodinae

Триба Cretonodini

Род *Cretonodes* Kirejtshuk et Azar in Kirejtshuk et al., 2009†*Cretonodes antounazari* Kirejtshuk et Azar in Kirejtshuk et al., 2009

Ливанский янтарь (Ливан), баррем

Триба Trinodini

Род *Evoirinea* Beal, 1961†*Evoirinea amberica* Háva, Prokop et Herrmann, 2008

Балтийский янтарь (Россия), приабон

Род *Oisenodes* Kirejtshuk, Háva et Nel, 2010†*Oisenodes azari* Kirejtshuk, Háva et Nel, 2010

Янтарь Уазы (Франция), ипр

†*Oisenodes clavatus* Kirejtshuk, Háva et Nel, 2010

Янтарь Уазы (Франция), ипр

†*Oisenodes gallicus* Kirejtshuk, Háva et Nel, 2010

Янтарь Уазы (Франция), ипр

†*Oisenodes metasternalis* Kirejtshuk, Háva et Nel, 2010

Янтарь Уазы (Франция), ипр

†*Oisenodes oisensis* Kirejtshuk, Háva et Nel, 2010

Янтарь Уазы (Франция), ипр

†*Oisenodes transversus* Kirejtshuk, Háva et Nel, 2010

Таблица 1. Продолжение

Янтарь Уазы (Франция), ипр
Род <i>Trinodes</i> Dejean, 1821
† <i>Trinodes puetzi</i> Háva et Prokop, 2006
Балтийский янтарь (Россия), приабон
<i>Trinodes</i> sp., личинка (Kadej, Háva, 2011)
Балтийский янтарь (Польша), приабон
Подсемейство Attageninae
Триба Attagenini
Род <i>Attagenus</i> Latreille, 1802
Подрод <i>Aethriostoma</i> Motschulsky, 1858
† <i>Attagenus gedanicissimus</i> Bukejs, Háva et Alekseev, 2020
Балтийский янтарь (Россия), приабон
Ровенский янтарь (Украина), приабон
† <i>Attagenus turonianensis</i> Peris et Háva, 2016
Янтарь Нью-Джерси (США, Нью-Джерси), турон
Подрод <i>Attagenus</i> Latreille, 1802
† <i>Attagenus ambericus</i> Háva et Prokop, 2004
Доминиканский янтарь (Доминиканская республика), нижний–средний миоцен
† <i>Attagenus balticus</i> Háva, Prokop et Herrmann, 2008
Балтийский янтарь (Россия), приабон
Саксонский янтарь (Германия), приабон
† <i>Attagenus burmiticus</i> Cai, Háva et Huang, 2017
Бирманский янтарь (Бирма, Качин), ранний сеноман
† <i>Attagenus secundus</i> Deng, Ślipiński, Ren et Pang, 2017
Бирманский янтарь, ранний сеноман
† <i>Attagenus electron</i> Poinar et Háva, 2015
Доминиканский янтарь (Доминиканская республика), нижний–средний миоцен
† <i>Attagenus gorskii</i> Háva, 2014
Балтийский янтарь (Польша, Россия), приабон
† <i>Attagenus hoffeinsorum</i> Háva, Prokop et Herrmann, 2006
Балтийский янтарь (Польша, Россия), приабон
† <i>Attagenus lundii</i> Háva et Damgaard, 2017
Бирманский янтарь (Бирма, Качин), ранний сеноман
† <i>Attagenus obesus</i> Háva, Prokop et Herrmann, 2008
Балтийский янтарь (Россия), приабон
† <i>Attagenus yantarnyi</i> Háva et Bukejs, 2012
Балтийский янтарь (Россия), приабон
Incertae sedis
† <i>Attagenus aboriginalis</i> Wickham, 1913
Флориссант (США, Колорадо), приабон
† <i>Attagenus extinctus</i> C. Heyden et L. Heyden, 1865
Зальцхаузен (Германия), средний миоцен
† <i>Attagenus soripus</i> Scudder, 1900
Флориссант (США, Колорадо), приабон
Род <i>Cretoattagenus</i> Háva, 2020
† <i>Cretoattagenus coziki</i> Háva, 2020
Бирманский янтарь (Бирма, Качин), ранний сеноман
Род <i>Limniattagenus</i> Poinar et Háva, 2015

Таблица 1. Продолжение

† <i>Limniattagenus electron</i> Poinar et Háva, 2015	Доминиканский янтарь (Доминиканская республика), нижний—средний миоцен
Триба Cretodermestini	
Род <i>Cretodermestes</i> Deng, Ślipiński, Ren et Pang, 2017	
† <i>Cretodermestes palpalis</i> Deng, Ślipiński, Ren et Pang, 2017	Бирманский янтарь (Бирма, Качин), ранний сеноман
Триба Eckfeldattagenini	
Род <i>Eckfeldattagenus</i> Háva et Wappler, 2014	
† <i>Eckfeldattagenus eocenicus</i> Háva et Wappler, 2014	Экфельд (Германия), лютет
Подсемейство Megatomiinae	
Триба Anthrenini	
Род <i>Anthrenus</i> Gistel, 1848	
Подрод <i>Nathrenus</i> Casey, 1900	
† <i>Anthrenus ambericus</i> Háva, Prokop et Herrmann, 2006	Балтийский янтарь (Россия), приабон Саксонский янтарь (Германия), приабон
† <i>Anthrenus electron</i> Háva, Prokop et Kadej, 2006	Балтийский янтарь (Россия)*, приабон
† <i>Anthrenus groehni</i> Háva, Prokop et Herrmann, 2006	Балтийский янтарь (Россия), приабон
† <i>Anthrenus kerneggeri</i> Háva, Prokop et Herrmann, 2008	Балтийский янтарь (Россия), приабон
Триба Megatomini	
Род <i>Сурторхоралум</i> Guérin-Méneville, 1838	
† <i>Сурторхоралум ambericum</i> Háva et Prokop, 2004	Доминиканский янтарь (Доминиканская республика), нижний—средний миоцен
† <i>Сурторхоралум dominicanum</i> Háva et Prokop, 2004	Доминиканский янтарь (Доминиканская республика), нижний—средний миоцен
† <i>Сурторхоралум electron</i> Beal, 1972	Мексиканский янтарь (Мексика), нижний—средний миоцен Доминиканский янтарь (Доминиканская республика), нижний—средний миоцен
† <i>Сурторхоралум jantanicum</i> Háva et Prokop, 2004	Доминиканский янтарь (Доминиканская республика), нижний—средний миоцен
† <i>Сурторхоралум kaliki</i> Poinar et Háva, 2015	Доминиканский янтарь (Доминиканская республика), нижний—средний миоцен
† <i>Сурторхоралум macieji</i> Poinar et Háva, 2015	Доминиканский янтарь (Доминиканская республика), нижний—средний миоцен
<i>Сурторхоралум?</i> sp., личинка (Grimaldi et al., 2018)	Чикалунский янтарь (США, Аляска), поздний палеоцен—ранний эоцен
Род <i>Миосурторхоралум</i> Pierce, 1960	
† <i>Миосурторхоралум kirkbyae</i> Pierce, 1960	Горы Калико (США, Калифорния), средний миоцен
Род <i>Globicornis</i> Latreille in Cuvier, 1829	
Подрод <i>Globicornis</i> Latreille in Cuvier, 1829	
† <i>Globicornis groehni</i> Bukejs et Háva, 2018	

Таблица 1. Окончание

Балтийский янтарь (Россия), приабон
† <i>Globicornis rakovici</i> Háva, 2008
Балтийский янтарь (Россия), приабон
Подрод <i>Nadrotoma</i>
† <i>Globicornis ambericus</i> Háva, Prokop et Herrmann, 2006
Балтийский янтарь (Польша, Россия), приабон
† <i>Globicornis ingelehmannae</i> Háva et Damgaard, 2015
Балтийский янтарь (Россия), приабон
Род <i>Megatoma</i> Herbst, 1791
Подрод <i>Megatoma</i> Herbst, 1791
† <i>Megatoma atypica</i> Deng, Slipinski, Ren et Pang, 2017
Бирманский янтарь (Бирма, Качин), ранний сеноман
† <i>Megatoma electra</i> Zhantiev, 2006
Балтийский янтарь (Россия), приабон
Род <i>Amberoderma</i> Háva et Prokop, 2004
† <i>Amberoderma beali</i> Háva et Prokop, 2004
Доминиканский янтарь (Доминиканская республика), нижний—средний миоцен
Род <i>Saccolleptus</i> Sharp, 1902
Подрод <i>Biccacoleptus</i> Háva, 2004
† <i>Saccolleptus prokopi</i> Poinar et Háva, 2015
Доминиканский янтарь (Доминиканская республика), нижний—средний миоцен
Подрод <i>Saccolleptus</i> Sharp, 1902
† <i>Saccolleptus electron</i> Poinar et Háva, 2015
Доминиканский янтарь (Доминиканская республика), нижний—средний миоцен
Род <i>Phradonoma</i> Jacquelin du Val, 1859
† <i>Phradonoma ambericum</i> Háva, Prokop et Herrmann, 2008
Балтийский янтарь (Россия), приабон
Род <i>Trogoderma</i> Dejean, 1821
† <i>Trogoderma larvalis</i> Háva, Prokop et Herrmann, 2006
Балтийский янтарь (Россия), приабон
† <i>Trogoderma ainu</i> sp. nov.
Сахалинский янтарь (Россия), средний эоцен
<i>Trogoderma?</i> sp., личинки
Peñalver et al., 2017
Бирманский янтарь (Бирма, Качин), ранний сеноман
Schmidt et al., 2018
Новозеландский янтарь (Новая Зеландия, Роксборо), ранний миоцен
<i>Megatominae incertae sedis</i> , личинки
Genus sp. (Poinar, Poinar, 2016)
Бирманский янтарь (Бирма, Качин), ранний сеноман
Genus sp. (Poinar, 2019)
Бирманский янтарь (Бирма, Качин), ранний сеноман

* Образец не относится к гданьской коллекции Гицевича (Kosmowska-Ceranowicz, 2001).

Peñalver et al., 2017; Grimaldi et al., 2018), однако мегатомины из рода *Trogoderma* известны только по личинкам (табл. 1), причем к этому роду принадлежат два из трех формально описанных по личинкам ископаемых вида. Интересно, что только личинкой мегатомины представлены жуки в раннепалеогеновой чикалунской янтарной биоте Аляски (Grimaldi et al., 2018), не слишком отличной по климату от сахалинской.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Фотографирование образца производилось аппаратом Canon EOS 6D, присоединенным к микроскопу Carl Zeiss AXIO Scope.A1. Пакетная обработка фотографий осуществлялась в программе Helicon Focus. Рисунки были подготовлены в программе Corel Draw 12.

Типовой экземпляр описываемого нового таксона, собранный в Стародубском Долинского р-на Сахалинской области, находится в коллекции Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН, Москва (ПИН).

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

СЕМЕЙСТВО *DERMESTIDAE* LATREILLE, 1804

ПОДСЕМЕЙСТВО *MEGATOMINAE* LEACH, 1815

Род *Trogoderma* Dejean, 1821

Trogoderma ainu Perkovsky, Háva et Zaitsev, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1–8 (см. вклейку)

Название вида в честь айнов, коренного народа Сахалина.

Голотип – ПИН, № 3387/1060; Стародубское, сахалинский янтарь; средний эоцен. Сининклюз – ПИН № 3387/1059, самец *Sciaridae*.

Описание. Экзувий, вероятно, личинки первого или второго возраста. Покровы (табл. VIII, фиг. 1, 2) светло-желто-коричневые, покрыты многочисленными щетинками; хетотаксия дорсальной стороны тела представлена удлиненными прямыми или волнообразно изогнутыми щетинками, а также укороченными, расширяющимися к вершине, коричнево-красными щетинками. Хетотаксия вентральной стороны тела представлена короткими светло-желтыми щетинками. Голова гипогнатная, сильно склеротизована, густо покрыта щетинками, которые становятся длиннее и тоньше в ее передней части и по бокам. Теменной шов короткий, лобные швы V-образные. Глазки расположены по боковым краям головной капсулы. Наличник, верхняя губа и эпифаринкс неразличимы. Антенны короткие, 3-члениковые, большей частью мембранозные, с кольцевыми склеротизованными участками на первом и втором членике (табл. VIII, фиг. 5). Хеты первого членика антенны короче, чем 1/2 длины второго членика

(табл. VIII, фиг. 5). Детали строения мандибул неразличимы (табл. VIII, фиг. 3, 4). Нижнегубные щупики покрыты короткими хетами (табл. VIII, фиг. 3, 4). Последний членик максиллярных щупиков удлинен. Прементум с закругленными передними углами, в дистальной части густо покрыт щетинками; одна пара из этих хет превышает длину нижнегубных щупиков. Постментум почти квадратный, немного светлее пигментирован, чем прементум, с многочисленными хетами различной длины. Нижнегубные щупики 2-члениковые.

Переднегрудь длиннее средне- и заднегруды; спереди и по бокам окаймлена длинными хетами. Передний, задний и боковые края на внутренней стороне окаймлены стреловидными хетами, которые короче и темнее остальных щетинок. Средне- и заднегрудь по бокам и в центральной части с пучками щетинок; также имеется поперечный ряд длинных щетинок и медиальная поперечная полоса из коротких чешуевидных хет, прерывающаяся посередине. Грудные дыхальца крупные, кольцеобразные, овальной формы, расположены дорсолатерально. Длина конечностей постепенно увеличивается от первой к последней паре; тазики выгнутые, покрыты короткими хетами; вертлуг, бедро и голенелопка с простыми короткими хетами; вертлуг широкотреугольной формы; бедро шире голени, но примерно одинаковой с ней длины (табл. VIII, фиг. 8). Брюшко с 8 видимыми вентритами. Вентриты VI–VIII (табл. VIII, фиг. 7) по бокам с густыми пучками темных стреловидных и удлиненных торчащих хет. Стреловидные хеты становятся длиннее и многочисленнее на дистальных сегментах (табл. VIII, фиг. 6). Вентриты IX и X сегментов брюшка трудноразличимы.

Размеры (в мм). Длина 1.

Сравнение. Единственная известная ископаемая личинка этого рода, *T. larvalis* Háva, Prokop et Hergmann, 2006, была описана из балтийского янтаря. Личинка *T. larvalis* отличается от нового вида следующим комплексом признаков: более широкие тазики, вертлуг узкотреугольной формы, бедра длиннее голеней, стреловидные хеты более широкие, покровы желтые.

Замечания. Поскольку у нового вида хеты первого членика антенны короче половины длины второго членика, это позволяет сблизить его с личинками современных видов *T. simplex* Jayne, 1882, *T. ballfinchae* Veal, 1954 и *T. primum* (Jayne, 1882). В то же время, новый вид отличается от них светло-желто-коричневыми покровами, строением члеников антенн, хетотаксией I вентрита брюшка и строением стреловидных хет. Все три современных вида известны с юго-запада Неарктики, причем *T. ballfinchae* и *T. primum* ограничены в своем распространении Аризоной, Нью-Мексико, Нижней Калифорнией, крайним югом

Техаса и западом Оклахомы, а *T. simplex* вредит семенам и запасам растительного происхождения и распространился от штатов к западу от Скалистых гор, где он несомненно является нативным, до восточных штатов и Британской Колумбии. *T. ballfinchae* обнаруживает сходство с личинками австралийских видов (Beal, 1960); можно предположить, что виды с короткими хетами первого членика усиков еще в эоцене были распространены значительно шире современных носителей этого признака. Новый вид — первый известный вид с короткими хетами первого членика антенны из Восточного полушария.

М а т е р и а л. Голотип.

* * *

Мы считаем своим приятным долгом выразить благодарность А.П. Расницыну и И.Д. Сукачевой (ПИН) за возможность обработки сахалинского материала. Также благодарим А.П. Расницына за обсуждение статьи, В.В. Мартынова (Славянск, Украина) за обнаружение данного включения при разборке янтаря, А.П. Власкина (Ин-т зоологии НАНУ, Киев) и Е.А. Сидорчук (ПИН) за шлифовку образца, Е.В. Мартынову (Ин-т зоологии НАНУ, Киев) за техническую помощь, рецензентов за полезные замечания, повысившие качество статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жантиев Р.Д.* Экология и классификация жуков-кожеедов (Coleoptera: Dermestidae) фауны Палеарктики // Зоол. журн. 2009. Т. 88. С. 176–182.
- 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).
- Тихоненко Ю.Я., Гаевая В.П., Сухомлин М.Н. и др.* Первая находка спор ржавчинного гриба (Pucciniales) из среднеэоценового сахалинского янтаря // Палеонтол. журн. 2021. № 1. С. 109–113.
- 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.
- Batelka J., Perkovsky E.E., Prokop J.* Diversity of Eocene Ripiphoridae with descriptions of the first species of Pelecotominae and larva of Ripidiinae (Coleoptera) // Zool. J. Linn. Soc. 2020. V. 288. № 2. P. 412–433. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlz062>
- Beal R.S.* Descriptions, biology and notes on the identification of some Trogoderma larvae (Coleoptera: Dermestidae) // Techn. Bull., U. S. Dept of Agriculture. 1960. № 1228. 26 p.
- Cockerell T.D.A.* Arthropods in Burmese Amber // Psyche. 1917. V. 24. № 2. P. 40–45.
- Davidian E.M., Kaliuzhna M.O., Perkovsky E.E.* First aphidiine species from Sakhalinian amber // Acta Palaeontol. Pol., 2021, in press.
- Deng C., Ślipiński A., Ren D., Pang H.* The oldest Dermestid beetle from the Middle Jurassic of China (Coleoptera: Dermestidae) // Ann. Zoologici. 2017. V. 67. № 1. P. 109–112.
- 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>
- Grimaldi D.A., Sunderlin D., Aaroe G.A. et al.* Biological inclusions in amber from the Paleogene Chickaloon Formation of Alaska // Amer. Mus. Novit. 2018. № 3908. P. 1–37.
- Gumovsky A., Perkovsky E., Rasnitsyn A.* Laurasian ancestors and “Gondwanan” descendants of Rotoitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea): What a review of Late Cretaceous Baeomorpha revealed // Cret. Res. 2018. V. 84. P. 286–322.
- Háva J.* World Catalogue of Insects. Vol. 13. Dermestidae (Coleoptera). Leiden, Boston: Brill, 2015. xxvi + 419 p.
- Háva J.* Dermestidae world (Coleoptera). 2020. World Wide Web electronic publication (open in 2004): <http://www.dermestidae.wz.cz> (version 2018, update January 2020).
- Háva J., Prokop J., Herrmann A.* New fossil dermestid beetles (Coleoptera: Dermestidae) from the Baltic amber // Acta Soc. Zool. Bohem. 2006. V. 69. P. 281–287.
- Kadej M., Háva J.* First record of a fossil Trinodes larva from Baltic amber (Coleoptera: Dermestidae: Trinodinae) // Genus. 2011. V. 22. № 1. P. 17–22.
- Kirejtshuk A.G., Azar D., Tafforeau P. et al.* New beetles of Polyphaga (Coleoptera, Polyphaga) from Lower Cretaceous Lebanese amber // Denisia. 2009. V. 6. P. 119–130.
- Kiselyova T., McHugh J.* A phylogenetic study of Dermestidae (Coleoptera) based on larval morphology // Syst. Entomol. 2006. V. 31. P. 469–507.
- Kosmowska-Ceranowicz B.* (ed.) The amber treasure trove. Part I // The Tadeusz Giecwicz's collection at the Museum of the Earth, Polish Academy of Sciences, Warsaw. Warsaw, 2001. P. 1–97.
- Lawrence J.F., Ślipiński A.* Three new genera of Indo-Australian Dermestidae (Coleoptera) and their phylogenetic significance // Invertebr. Systematics. 2005. V. 19. P. 231–261.
- 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.
- McKenna D.D., Shin S., Ahrens D. et al.* The evolution and genomic basis of beetle diversity // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 2019. V. 116. № 49. P. 24729–24737.
- Peacock E. R.* Adults and larvae of hide, larder and carpet beetles and their relatives (Coleoptera: Dermestidae) and of derodontid beetles (Coleoptera: Derodontidae). Handbooks for the identification of British Insects. V. 5. Pt 3. L., 1993. 144 p.
- Peñalver E., Arillo A., Delclòs X. et al.* Ticks parasitised feathered dinosaurs as revealed by Cretaceous amber assemblages // Nature Communications. 2017. V. 8. 1924. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01550-z>

Poinar, Jr. G. Associations between fossil beetles and other organisms // *Geoscience*. 2019. V. 9. Iss. 4. 184.
<https://doi.org/10.3390/geosciences9040184>

Poinar Jr.G., Poinar R. Ancient hastisetae of Cretaceous carrion beetles (Coleoptera: Dermestidae) in Myanmar amber // *Arthropod Struct. and Developm.* 2016. V. 45. P. 642–645.

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.

Schmidt A.R., Kaulfuss U., Bannister J.M. et al. Amber inclusions from New Zealand // *Gondv. Res.* 2018. V. 56. P. 135–146.

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–8. *Trogoderma ainu* sp. nov., голотип ПИН, № 3387/1060; Стародубское, сахалинский янтарь; средний эоцен: 1, 2 – общий вид; 3, 4 – голова; 5 – антенна, хета на 1-м членике указана стрелкой; 6 – брюшные стреловидные щетинки; 7 – брюшные вентриты; 8 – передняя нога.

First Finding of Skin Beetle (Coleoptera, Dermestidae) from Sakhalinian Amber

E. E. Perkovsky, J. Háva, A. A. Zaitsev

From middle Eocene Sakhalinian amber described *Trogoderma ainu* sp. nov. (Dermestidae; Megatominae). It is the first skin beetle from Eocene of Asia and the second amber *Trogoderma* species. Genus *Trogoderma* is known in fossil resins only in preimaginal state. Fossil dermestid records are listed.

Keywords: larva, Megatominae, *Trogoderma*, new species, Naibuchi Formation

УДК 567.332:551.781.43(470.54+571.11)

STRIATOLAMIA TCHELKARNURENSIS GLICKMAN (ELASMOBRANCHII: LAMNIFORMES), САМЫЙ МОЛОДОЙ ВАЛИДНЫЙ ВИД РОДА STRIATOLAMIA

© 2021 г. Т. П. Малышкина*

Институт геологии и геохимии им. А.Н. Заварицкого УрО РАН, Екатеринбург, Россия

*e-mail: prionace@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.11.2019 г.

После доработки 18.02.2020 г.

Принята к публикации 14.05.2020 г.

Изучение в коллекции Государственного Дарвиновского музея голотипа считавшегося невалидным вида *Striatolamia tchelnurensis* Glickman, 1964 (Lamniformes: Carchariidae), описанного из чеганской свиты Южного Тургай и содержащего более 30 изолированных зубов от одной особи, делает необходимым признать вид валидным. Морфологические характеристики зубов *S. tchelnurensis* как терминального таксона рода, вымершего в позднем эоцене, соответствуют эволюционным тенденциям рода – увеличению размеров зубов и усилению их режущей функции за счет изменения формы коронки и корня. В статье приводится переописание вида в соответствии с требованиями “Международного кодекса зоологической номенклатуры”.

Ключевые слова: *Striatolamia tchelnurensis*, зубы акул, Carchariidae, чеганская свита, эоцен, Тургайский прогиб, эволюция зубной системы, систематика

DOI: 10.31857/S0031031X21020082

ВВЕДЕНИЕ

Зубы акул рода *Striatolamia* часто встречаются в отложениях мелководных и прибрежных фаций палеоцена и эоцена по всему миру; они отмечены в Северной Африке, Северной Америке, Западной Европе, Украине, Причерноморье, Поволжье, Зауралье, Казахстане, Средней Азии, Китае, Антарктиде (Case et al., 1996; Малышкина, 2004; Kriwet, 2005; Удовиченко, 2009; Cappetta, 2012; Малышкина и др., 2013; Malyshkina, Ward, 2016; Trif et al., 2019 и др.). Наиболее многочисленны остатки стриатоламий в комплексах нижнего и низов среднего эоцена; в верхах среднего эоцена встречаемость *Striatolamia* падает; в низах верхнего эоцена род отмечается крайне редко, после чего он окончательно исчезает из палеонтологической летописи. Значительная эволюционная изменчивость и широкое географическое распространение рода делают его удобным объектом для решения задач биостратиграфии, но систематика его разработана недостаточно и требует ревизии.

Род *Striatolamia* был основан Л.С. Гликманом (1964, с. 102) на типовом виде *Otodus macrotus* Agassiz, 1843. В составе рода описано до девяти номинальных таксонов: палеоцен – *S. cederstroemi* Siverson, 1995, *S. whitei* (Arambourg, 1952), *S. striata* (Winkler, 1874); эоцен – *S. rossica* (Jaekel, 1895), *S. elegans* (Agassiz, 1843), *S. macrota* (Agassiz,

1843), *S. sibirica* Zhelezko in Zhelezko et Kozlov, 1999, *S. tchelnurensis* Glickman, 1964. По устойчивой научной практике в настоящее время все эоценовые находки относят к виду *S. macrota* (Cappetta, 2012).

Наряду с выделением диагноза рода, Гликман (1964, с. 124) описал новый вид, *S. tchelnurensis*, из “позднего эоцена” Тургайского прогиба, по найденным геологами Л.В. Мироновой и В.А. Броневым на плато Челкар-Нура (Шалкар-Нура) в отложениях чеганской свиты остаткам акулы. Голотип, хранящийся в Государственном Дарвиновском музее (ГДМ), содержит разрозненные позвонки, фрагменты кальцинированного хряща и более 30 отдельных зубов от одной особи. Формального описания вида Гликманом сделано не было, сопроводительные иллюстрации были выполнены на недостаточном уровне, вследствие чего вид в мировой научной практике был практически забыт, и лишь дважды упомянут в синонимике *S. macrota* (Железко, Козлов, 1999; Cappetta, 2006). Недавнее переизучение голотипа *S. tchelnurensis* выявило его четкие отличия от других видов в общем эволюционном тренде рода. Цель данной работы – переописание вида *S. tchelnurensis* Glickman, 1964 в соответствии с требованиями “Международного кодекса зоологической номенклатуры” (2004).

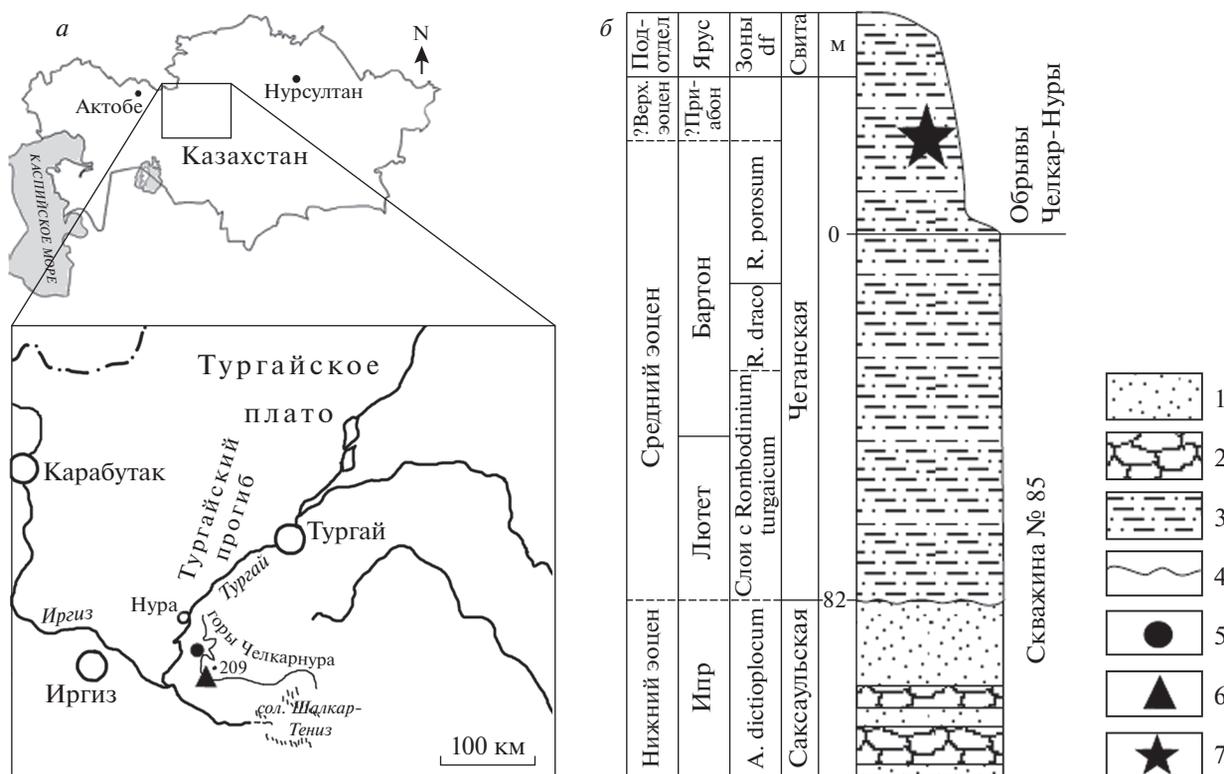


Рис. 1. а – Географическое положение находки *Striatolamia tchelkarnurensis* Glickman, б – сводный разрез эоценовых отложений в районе находки (составлен по данным: Беньямовский и др., 1993; Васильева, 2014а, б; Геологии СССР..., 1971; Гликман, 1964). Обозначения: 1 – пески и алевриты, 2 – песчаники, 3 – глина алевритистая, 4 – перерыв, несогласное залегание пород, 5 – расположение скважины № 85, 6 – расположение типового местонахождения Челкар-Нура, 7 – предполагаемое место находки голотипа *S. tchelkarnurensis*; df – зоны по динофлагеллятам.

ГЕОГРАФИЯ, ГЕОЛОГИЯ И ВОЗРАСТ НАХОДКИ

Типовое местонахождение, Челкар-Нура, расположено в центральной части Тургайского прогиба, в южных отрогах Тургайского плато, называемых “горы Челкарнура” (или Шалкарнура на некоторых географических картах, что является вариациями в произношении местного географического названия), в Актюбинской области Казахстана. Горы Челкарнура протяженностью около 150 км вытянуты полукругом с севера на юго-восток. Максимальные высоты, достигающие 190–230 м, находятся в южной части. Южные склоны Челкарнуры круто спускаются к бессточному солончаку Шаркалтенез с абсолютной высотой 50 м. Приблизительные координаты находки 48°23' с.ш., 63°05' в.д. (рис. 1, а).

Палеоген в центральной и южной части Тургайского прогиба представлен морскими отложениями; таупская, тасаранская, саксаульская и чеганская свиты последовательно накапливались в течение эоценового периода (Геология СССР..., 1971; Беньямовский и др., 1993). Отложения чеганской свиты, формировавшейся в нормальных морских условиях в течение лютетского, бартон-

ского и приабонского веков, представлены глинами некарбонатными, голубовато-серыми, пепельно-серыми, зеленовато-серыми, алевритистыми, переходящими в алевриты глинистые, особенно в верхней части (Беньямовский и др., 1993). Недавние исследования палеогеновых отложений по скважине № 85, пробуренной в 80-х гг. XX в. в 55 км к северо-востоку от устья р. Иргиз у подножия обрывов гор Челкарнура, выявили в верхней части разреза скважины, в чеганской свите, диноцист двух смежных зон, зоны *Rombodinium draco* и зоны *R. porosum*, что соответствует нанопланктонной зоне NP17 (бартон) (Васильева, 2014а, б; рис. 1, б). Выше по разрезу глины чеганской свиты, вскрытые скважиной № 85, выходят на дневную поверхность и слагают чинки Челкарнуры (Геология СССР..., 1971). Гликман (1964, с. 124) указывает, что все зубы *Striatolamia tchelkarnurensis* “... происходят из чеганских отложений Челкар-Нуры”, то есть из обрывов, что находится гипсометрически и стратиграфически выше верхнего уровня скважины и указывает на возраст находки не древнее зоны NP17 (верхняя часть бартона или приабон). Сам Гликман (1964) считал, что возраст находки соответствует верх-

нему тонгру, или “зоне турителл” по Н.В. Овечкину (1962), т.е., приабуну.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ

Образцы были собраны сотрудниками Тургайской геологической партии Л.В. Мироновой и В.А. Броневым в 50-х гг. XX века в обрывах гор Челкарнура, в южной части Тургайского прогиба (Гликман, 1964), и хранятся в ГДМ с коллекционными номерами КП ОФ 8057/92–8057/211. Все образцы принадлежат одной особи – это более 30 разрозненных зубов, отдельные позвонки и фрагменты кальцифицированного хряща (табл. 1, рис. 2, а, б). Зубы были сфотографированы без напыления фотокамерой Canon EOS с макрообъективом Canon Macro Lens EF-S 60 mm 1:2.8 USM.

Определение позиции зубов в челюсти проводилось с использованием реконструкции зубных рядов *Striatolamia macrota*, выполненной С. Каннингемом (Cunningham, 2000).

Межвидовой сравнительный анализ зубов акул рода *Striatolamia* проводился путем визуального сравнения, а также методом наложения контуров зубов одинакового местоположения в челюсти, приведенных к одной высоте.

При описании зубов использовалась стандартная терминология (Applegate, 1965; Cappetta, 2012). Традиционная система группы (Cappetta, 2012) пересматривается, что обсуждается ниже.

Благодарю А.И. Ключину и Е.М. Байкину (Москва) за возможность изучения коллекции ГДМ; Т.В. Шевченко и В.Л. Стефанского (Киев) за консультации по современной стратиграфии Украины; А.В. Лаврова (Москва) за предоставленные фотоаппаратуры; Ф.А. Триколиди (С.-Петербург), М.П. Покровского, В.В. Черных (Екатеринбург) и Д. Ворда (Лондон) за помощь в работе над статьей, А.Ф. Банникова (Москва) и Е.В. Попова (Саратов) за ценные замечания в ходе рецензирования, позволившие улучшить рукопись.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

О Т Р Я Д LAMNIFORMES

СЕМЕЙСТВО CARCHARIIDAE JORDAN ET GILBERT, 1883

Род *Striatolamia* Glickman, 1964

Типовой вид – *Otodus macrotus* Agassiz, 1843, средний эоцен Франции.

З а м е ч а н и я. Зубы, принадлежащие палеоценовым представителям рода, описаны М. Леричем (Leriche, 1902). Гликман классифицировал род *Striatolamia* в составе семейства *Odontaspidae* Müller et Henle, 1839, что долгое время было неоспоримым (Cappetta, 1987). Задолго до этого Э. Уайт (White, 1931), изучавший детали строения зубных систем ряда акул отряда *Lamniformes*,

Таблица 1. Список зубов *Striatolamia tchelnurensis* в коллекции КП ОФ 8057, ГДМ (голотип)

Номер в коллекции	Положение в челюсти	Примечание
Верхняя челюсть		
8057/108	1-й передний	поврежден
8057/97 8057/100	2-й передний	поврежден
8057/95	3-й передний	
8057/94 8057/109 8057/119 8057/125	боковой	поврежден поврежден
8057/99 8057/111 8057/116 8057/119 8057/124 8057/127 8057/128	боковой дистальной серии	поврежден коронка коронка поврежден поврежден поврежден поврежден
8057/122 8057/?	боковой самых дистальных серий	поврежден поврежден
Нижняя челюсть		
8057/93 8057/101 8057/102	1-й передний	поврежден поврежден
8057/92	2-й передний	поврежден
8057/107 8057/135	3-й передний	коронка поврежден
8057/105 8057/106 8057/114 8057/115 8057/136	передний неопределимой позиции	коронка коронка коронка коронка поврежден
8057/96	боковой	
8057/104 8057/110	боковой неопределимой позиции	поврежден коронка

причислил *S. striata* к роду *Synodontaspis* (Carcharias), принадлежащему семейству *Odontaspidae*. Реконструкция зубных рядов *S. macrota* на основании сравнения их с озублением современного вида *Carcharias taurus* показывает очевидное морфологическое и функциональное сходство зубных систем родов *Striatolamia* и *Carcharias* (Cunningham, 2000).

М. Сиверсон (Siverson, 1995) предположил происхождение рода *Striatolamia* в позднем мелу от общего предка с родом *Anomotodon* (семейство *Mitsukurinidae*). А. Каппетта и Д. Нольф (Cappetta,

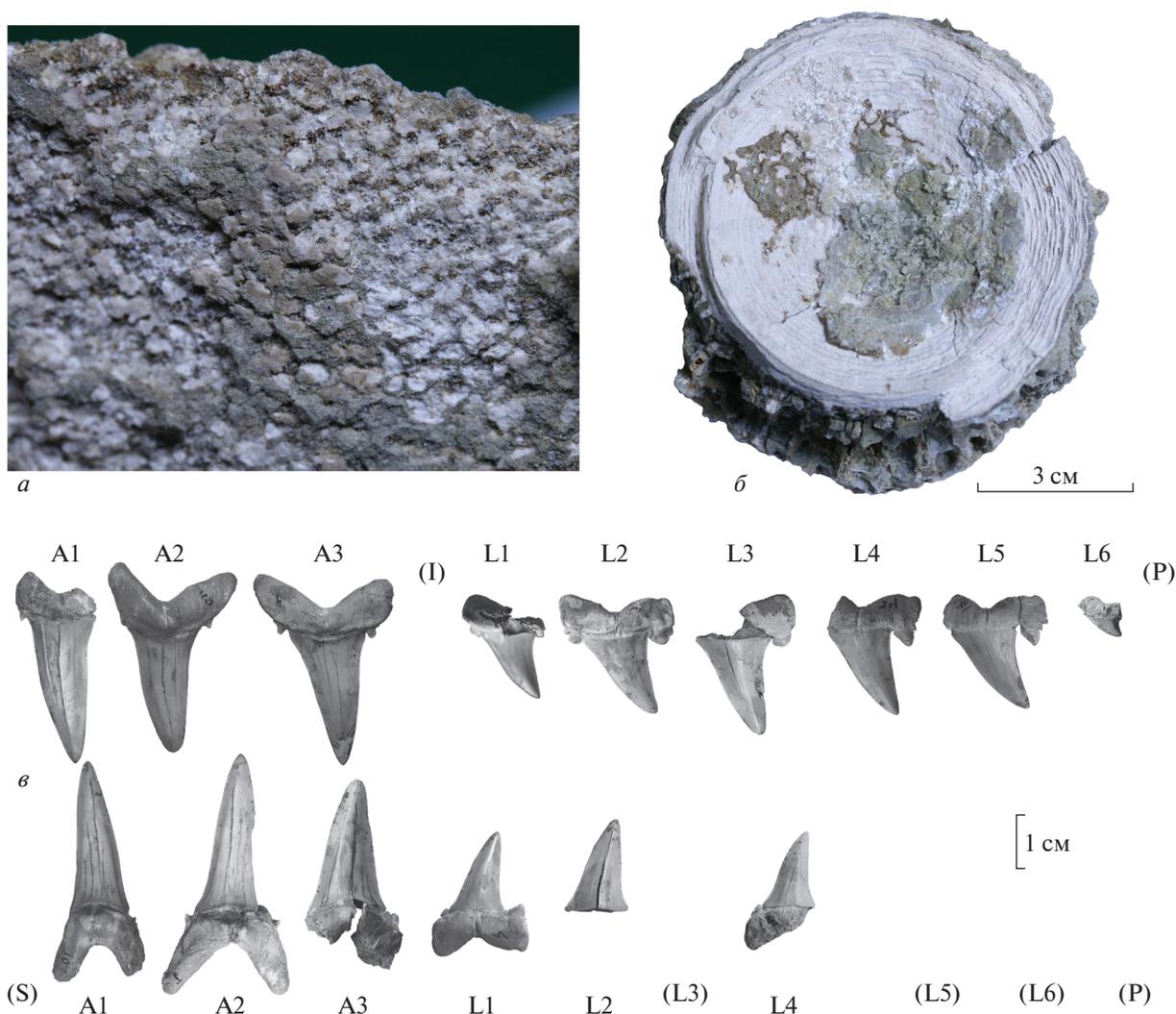


Рис. 2. *Striatolamia tchelkarnurensis* Glickman из колл. ГДМ КП ОФ 8057: *a* – фрагмент хряща; *b* – позвонок; *c* – реконструкция зубных рядов верхней и нижней челюстей на основе имеющихся зубов: S – симфизный зуб, A1–A3 – зубы передних серий, L1–L6 – зубы боковых серий, P – зубы задних серий. Отсутствующие позиции взяты в скобки.

Nolf, 2005) поддержали принадлежность *Striatolamia* к семейству Mitsukurinidae, и в настоящее время эта точка зрения получила довольно широкое распространение (Cappetta, 2012). Однако мы не придерживаемся данного взгляда, что основано в том числе и на генетических данных. Молекулярно-генетические исследования (Naylor et al., 1997, 2012; Martin et al., 2002; Human et al., 2006; Vélez-Zuazo, Agnarsson, 2011) свидетельствуют о том, что современные виды рода *Odontaspis* [*O. ferox* (Risso, 1810) и *O. poronhai* (Maul, 1955)] имеют отдаленное родство с современным представителем рода *Carcharias* (*C. taurus* Rafinesque, 1810), а значит, семейство *Odontaspidae* полифилетично. Ряд исследователей (Adolfssen, Ward, 2013; Stone, Shimada, 2019) предлагают разделить семейство *Odontaspidae*, восстановив семейство *Carchariidae* Jordan et Gilbert, 1883; в дан-

ной работе мы, вслед за Я. Адолфссеном и Д. Вордом (Adolfssen, Ward, 2013) помещаем род *Striatolamia* в семейство *Carchariidae*, отделяя его от *Odontaspidae* sensu stricto.

***Striatolamia tchelkarnurensis* Glickman, 1964**

Табл. IX, X (см. вклейку)

Striatolamia tchelkarnurensis: Гликман, 1964, с. 124, табл. XI, фиг. 1–8, 14; табл. XII, фиг. 1, 2.

Г о л о т и п – ГДМ колл. № КП ОФ 8057, разрозненные челюстные зубы от одной особи; Казахстан, Актюбинская обл., горы Челкарнура; эоцен, поздний бартон или приабон, верхняя часть чеганской свиты (табл. IX, X).

О п и с а н и е (рис. 2). Гликман (1964, с. 124) писал: “Зубы характеризуются предельной для *Striatolamia* величиной, максимально расширенными

коронками, внутренняя сторона которых несет уже лишь рудиментарную ребристость, столь характерную для зубов представителей этого рода”.

На основании изучения зубов голотипа описание Гликмана может быть расширено. Ламнообразные акулы с крупными зубами (передние зубы до 7 см в высоту). Коронки зубов робустные. Режущий край прямой, не заходит на лабиальную сторону коронки и достигает ее основания. Коронки передних зубов верхней челюсти в профиль не имеют S-образного изгиба, коронки передних зубов нижней челюсти имеют очень слабый S-образный изгиб. Зубы боковых серий имеют мезио-дистально широкие, лабио-лингвально уплощенные коронки и тесно примыкающие к ним крупные добавочные вершины, часто треугольной формы и с дополнительными зубчиками в основании, как у наружного края, так и между главной и добавочной вершинами. Корень у боковых зубов верхней челюсти расширен мезио-дистально.

Описание отдельных зубов. Верхнечелюстные зубы передних серий (табл. IX, фиг. 1–4) крупные, в высоту до 7 см. Коронки мощные. Режущие края всегда достигают основания коронки и не заходят на лабиальную поверхность коронки. Центральный бугорок развит в средней степени, питающая борозда неглубокая, начинается на верхушке бугорка с центрального питающего отверстия. Лабиальная поверхность коронки слегка выпуклая (табл. IX, фиг. 1а, 3а), при взгляде в профиль прямая (табл. IX, фиг. 1б, 2б, 3б, 4б). Лингвальная поверхность выпуклая. Энамеллоид гладкий на лабиальной стороне и слегка орнаментирован легкой вертикальной штриховкой в нижней половине на лингвальной стороне.

Первый верхний зуб передней серии 8057/108 (табл. IX, фиг. 1) имеет крепкую, почти вертикальную коронку и корень с короткими, узко поставленными ветвями (дистальная ветвь сломана). Режущие края хорошо развиты, у нижнего края коронки тонкие, достигают основания коронки. Мезиальная добавочная вершина маленькая, треугольная, не соединена с главной вершиной. Дистальная сломана.

Второй верхний зуб передней серии 8057/97 и 8057/100 (табл. IX, фиг. 2, 4) имеет наклоненную дистально в верхней половине коронку, которая более плоская и сильнее расширена в нижней части, чем у первого переднего зуба. Ветви корня широко расставлены, дистальная длиннее и направлена более горизонтально; проксимальная короче и почти вертикальная, так что мезиальные края коронки и корня образуют почти прямую линию. Режущие края хорошо развиты по всей длине и достигают нижнего края коронки. Добавочные вершины треугольные и расположены у нижнего края коронки у 8057/100; у 8057/97 сломаны.

Третий верхний зуб передней серии 8057/95 (табл. IX, фиг. 3) имеет наклоненную дистально коронку с вертикально направленной верхней частью, и широко расставленные ветви корня, среди которых мезиальная значительно уже и длиннее. Коронка довольно плоская; лабиальная поверхность коронки слегка выпуклая, прямая в профиль, лингвальная поверхность выпуклая, режущие края достигают основания коронки. Добавочные вершины небольшие, с закругленными верхушками, расположены близко к главной вершине, но отделены от нее промежутком. Энамеллоид на лингвальной стороне коронки имеет легкую вертикальную штриховку.

Зубы нижней челюсти передних серий (табл. IX, фиг. 5–9) имеют легкий лабио-лингвальный S-образный изгиб. Энамеллоид на лингвальной стороне коронки в нижней трети покрыт очень легкой вертикальной штриховкой. Центральный бугорок развит в средней степени; питающая борозда неглубокая, начинается на верхушке бугорка, в верхней ее части расположено центральное питающее отверстие.

Первый нижний зуб передней серии 8057/93, 8057/101 и 8057/102 (табл. IX, фиг. 5, 7, 9) имеет наибольший S-образный изгиб коронки и выступающий центральный бугорок при взгляде сбоку. Режущие края немного не достигают нижнего края коронки. Ветви корня короткие, с закругленными концами, расставлены не широко.

Второй нижний зуб передней серии 8057/92 (табл. IX, фиг. 6) имеет прямую коронку, немного наклоненную к углу челюсти, слегка расширяющуюся у основания при лабиальном взгляде. В профиль S-образный изгиб очень слабо выражен. Лабиальная поверхность коронки немного выпуклая, лингвальная выпуклая. Лингвальная орнаментация энамелоида присутствует в нижней трети коронки, слабо выражена. Режущие края достигают основания коронки, не выходят на лабиальную поверхность. Добавочные вершины маленькие, треугольные, отделены от главной вершины. Центральный бугорок выражен в средней степени. Ветви корня длинные, закругленные на концах, широко расставлены.

Третий нижний зуб передней серии 8057/135 (табл. IX, фиг. 8) очень своеобразный, по характеристикам отдельных признаков представляет переходную форму между передними и боковыми зубами: довольно широкая коронка и короткие ветви корня сближают данный зуб с боковыми зубами, но значительная лабио-лингвальная толщина коронки, а также небольшой размер и форма добавочной вершины говорят о том, что зуб занимал переднюю позицию. Коронка мощная, S-образный изгиб и центральный бугорок наименее выражен среди всех передних зубов. Лабиальная поверхность коронки слегка выпуклая, линг-

вальная выпукла в меньшей степени, чем у зубов, расположенных проксимальнее в зубном ряду. Режущий край достигает основания коронки. Дистальная ветвь корня широкая и короткая, мезиальная сломана. Дистальная добавочная вершина маленькая, с закругленной верхушкой, лабио-лингвально уплощенная, имеет выраженный режущий край; примыкает к главной вершине, спускаясь по корню ниже ее основания; мезиальная добавочная вершина сломана.

Зубы боковых серий (табл. X) заметно отличаются от передних широкими коронками и короткими ветвями корня.

Зубы боковых серий верхней челюсти (табл. X, фиг. 3–6, 8). Коронка имеет главную и добавочные вершины. Главная вершина наклонена и слегка изогнута в сторону угла пасти, лабио-лингвально уплощена, степень выпуклости лингвальной и лабиальной сторон может быть почти равной у некоторых зубов. Режущие края почти прямые, благодаря чему форма главной вершины практически треугольная. Орнаментация эмали на лингвальной поверхности коронки присутствует в виде слабой вертикальной штриховки в нижней половине высоты. Лабиальная поверхность гладкая, либо несет несколько неглубоких вертикальных борозд в нижней трети высоты (табл. X, фиг. 3, 5). Добавочные вершины близко посажены к главной вершине, по одной с каждой стороны от нее. Мезиальная добавочная вершина может быть мельче дистальной (табл. X, фиг. 6). Добавочные вершины имеют различную форму. Часто они треугольные (табл. X, фиг. 3, 5), округлые (табл. X, фиг. 4, 6), а также могут раздваиваться (табл. X, фиг. 8). У основания добавочных вершин могут присутствовать небольшие зубцы, расположенные как между главной и добавочной вершиной, так и дистально (табл. X, фиг. 3, 5, 6). Корень боковых зубов верхней челюсти невысокий, расширен мезио-дистально, выступает за наружные края добавочных вершин; лабио-лингвально уплощен. Ветви корня округлые, короткие, арка невысокая и широкая, по контуру промежуточная между U- и V-образной. Гребни корня и центральный бугорок слабо выражены, питающая борозда неглубокая и неширокая, центральное отверстие небольшое. Каннингем (Cunningham, 2000) указывает, что у *S. macrota* зубы верхних боковых серий имеют более длинную мезиальную ветвь корня (на материале из лондонской глины ипрского возраста). Данный признак не может быть в полной мере прослежен у *S. tchelkarnurensis*, так как сохранность некоторых зубов неполная; у зуба 8057/94 (табл. X, фиг. 6) ветви разной формы, но одной длины.

Боковые зубы нижней челюсти (табл. X, фиг. 1, 2, 7) отличаются от верхнечелюстных меньшим размером, меньшим дистальным наклоном главной вершины, меньшей шириной коронки и корня, более выпуклым центральным бугорком и гребнями корня. Режущие края коронки сильнее изогнуты, вследствие чего очертания коронки более изящные, чем у боковых зубов верхней челюсти. S-образный изгиб почти отсутствует. Добавочные вершины также имеют изменчивую форму, от треугольной, как у зуба одной из первых боковых серий (табл. X, фиг. 7), до раздвоенной у боковых зубов более дистальных серий (табл. X, фиг. 1, 2). Небольшие зубцы в основании добавочных вершин также могут присутствовать (табл. X, фиг. 7). Корень в меньшей степени расширен мезио-дистально, по сравнению с боковыми зубами верхней челюсти, лабио-лингвально уплощен; ветви корня округлые.

С р а в н е н и е. Зубы *S. tchelkarnurensis* можно дифференцировать от других позднепалеоценовых и эоценовых видов *Striatolamia* по ряду признаков (для сравнения везде взяты зубы одинакового местоположения в челюсти, принадлежавшие взрослым особям). От всех видов своего рода *S. tchelkarnurensis* отличается третьим передним зубом нижней челюсти (8057/135, табл. IX, фиг. 8), отчасти напоминающим боковой зуб сравнительно широкой и толстой коронкой и широкими и короткими ветвями корня. У остальных видов данный зуб имеет все признаки зубов передних позиций.

От *S. macrota*, циркумглобально распространенного в ранне- и среднеэоценовых отложениях, *S. tchelkarnurensis* отличается следующими признаками. Передние зубы *S. tchelkarnurensis* более мощные, прямые, S-образный изгиб проявлен в меньшей степени; режущие края более прямые, поскольку коронка не имеет сужения в средней части; режущий край на передних зубах *S. tchelkarnurensis* всегда достигает основания коронки (табл. IX), исключая 1-й нижний передний зуб (табл. IX, фиг. 5, 7, 9), тогда как у зубов *S. macrota* всех передних серий режущий край заметно не достигает основания коронки (Железко, Козлов, 1999; Trif et al., 2019): ср. 2-й передний зуб верхней челюсти (Trif et al., 2019, рис. 5.5-7') с аналогичным, изображенным на табл. IX, фиг. 2 и 4 настоящей статьи. Орнаментация лингвальной поверхности коронки более тонкая и легкая. Боковые зубы *S. tchelkarnurensis* отличаются от зубов *S. macrota* наличием более крупных и острых добавочных вершин. Они часто имеют форму почти равносторонних треугольников, тогда как у зубов *S. macrota* добавочные вершины, даже если имеют треугольную форму (в основном у молодых особей), то заметно ниже по высоте. В основном

добавочные вершины боковых зубов *S. macrota* имеют закругленную вершину. Дополнительные зубцы у основания добавочных вершин встречаются очень редко у зубов *S. macrota*, и они не так хорошо развиты, как у зубов *S. tchelkarnurensis*. Дигнатическая гетеродонтия у *S. tchelkarnurensis* менее выражена, чем у *S. macrota*. Для зубов во всех положениях отношение высоты коронки к ее ширине у *S. macrota* больше, чем у *S. tchelkarnurensis*. Корень у верхних боковых зубов *S. tchelkarnurensis* мезио-дистально значительно шире, чем у *S. macrota*.

Зубы *S. striata* из палеоценовых отложений Евразии и Америки намного мельче зубов *S. tchelkarnurensis*, более тонкие и имеют более резкую лингвальную орнаментацию энамелоида. У боковых зубов *S. striata* дигнатическая гетеродонтия выражена сильнее, чем у *S. tchelkarnurensis*. Коронки боковых зубов *S. striata* расширяются от вершины к основанию неравномерно, имея узкую верхнюю часть и расширенную нижнюю, тогда как у *S. tchelkarnurensis* коронки равномерно расширены. Добавочные вершины на боковых зубах *S. striata* расположены очень близко к главной вершине, у *S. macrota* они разделены промежуток, а у *S. tchelkarnurensis* вновь сближены.

Зубы взрослых особей *S. sibirica* из среднего эоцена Зауралья в отличие от таковых *S. tchelkarnurensis* более грацильные и характеризуются сильнее изогнутыми режущими краями, по сравнению с прямыми режущими краями *S. tchelkarnurensis*. Коронки боковых зубов у *S. sibirica* более тонкие при взгляде с лабиальной стороны, отношение высоты коронки к ее ширине у основания больше, добавочные вершины посажены тесно к главной вершине. Некоторое сходство этих видов в зубных характеристиках заключается в том, что боковые зубы *S. sibirica* имеют довольно высокий процент добавочных вершин в форме равностороннего треугольника. Но корень у верхних боковых зубов *S. tchelkarnurensis* мезио-дистально значительно шире, чем у *S. sibirica*.

Зубы “*S. elegans*” из раннего эоцена Европы и Средней Азии меньше по размеру, чем у *S. tchelkarnurensis*, значительно тоньше и грациознее, с меньшими, более низкими добавочными вершинами и более выраженной орнаментацией энамелоида на лингвальной стороне коронки. Режущий край на передних зубах “*S. elegans*” заканчивается значительно выше основания коронки, тогда как у *S. tchelkarnurensis* он достигает корня.

Зубы *S. macrota* var. *rossica* из бартонских отложений Украины, обладая широкими и крепкими коронками, на первый взгляд, наиболее схожи с *S. tchelkarnurensis*. Главное их различие состоит в том, что у верхних боковых зубов *S. tchelkarnuren-*

sis корни под добавочными вершинами сильнее расширены мезио-дистально. Наряду с меньшей шириной корня, у верхних боковых зубов *S. macrota* var. *rossica* относительно меньший размер добавочных вершин. Таксон *S. macrota* var. *rossica* обсуждается ниже.

Материал. Более 30 отдельных зубов, позвонки и фрагменты хряща от одной особи (табл. 1; рис. 2, а, б) из местонахождения Челкар-Нура.

ОБСУЖДЕНИЕ

Род *Striatolamia* включает в себя несколько видов средне- и крупноразмерных акул, обитавших в зоне шельфа, начиная со второй половины палеоцена, и ставших доминантами в прибрежных сообществах хрящевых рыб в раннем и среднем эоцене. Чаще всего в литературе упоминается вид *S. macrota*. Вероятно, это связано со значительной продолжительностью людетского века, около 8 млн лет (Ogg et al., 2016), а также потому, что к данному таксону относят довольно разнородные морфотипы, часть из которых может принадлежать другим видам. Верхняя граница существования рода дискуссионна, по разным мнениям, род исчез в бартоне (Cappetta, 1987) или в приабоне (Железко, Козлов, 1999; Удовиченко, 2008; Cappetta, 2012). Сообщения о находках зубов *Striatolamia* в олигоцене (Йекель, 1895), вероятно, связаны с устаревшими стратиграфическими данными.

Как было показано выше, вмещающие *S. tchelkarnurensis* отложения Челкарнуры не могут быть датированы древнее зоны NP17 по наннопланктону, что соответствует верхней части бартона или приабону. Наиболее близкой к *S. tchelkarnurensis* формой, как по признакам зубной системы, так и по времени существования, можно считать *S. macrota* var. *rossica*, поэтому следует остановиться на ней подробнее. Данную форму, отличающуюся от вида *S. macrota* более крепкими коронками и более крупными добавочными вершинами, описал О. Йекель как *Odontaspis macrota* var. *rossica*, из “нижнеолигоценых” глауконитовых песков окрестностей Днепропетровска (Йекель, 1895, табл. I, фиг. 8–17). Гликман (1964) возвел эту форму в ранг вида *Striatolamia rossica* (Jaekel), с тремя подвидами в стратиграфическом интервале бартон–приабон: *S. g. prima* (тип происходит из аманкизилитской свиты Мангышлака), *S. g. usakensis* (тип из “рыбной свиты”, или средней части шорымской свиты Мангышлака, ранний или средний бартон) и *S. g. rossica* из адаевской свиты Мангышлака, приабон. В.И. Железко (Железко, Козлов, 1999) перевел подвиды Гликмана в разряд “стадий”, согласно своей оригинальной биостратиграфической концепции. В качестве эталона для *S. macrota* стадия *rossica* им

был выбран зуб, изображенный Йекелем (1895, табл. I, фиг. 17), из слоя глауконитовых песков, вскрытых в ложе р. Днепр у г. Днепропетровск (ранее Екатеринослав) при строительстве железнодорожного моста в 1892 г. Отложения были вскрыты единожды и очень локально, в месте погружения кессона № 10; больше подобные отложения нигде не встречались. В данном слое В.А. Домгером была собрана и Н.А. Соколовым изучена коллекция из 21 вида моллюсков (Соколов, 1894); тогда же было найдено несколько зубов акул, причисленных Йекелем (1895) к трем таксонам: *Odontaspis macrota* var. *rossica* Jkl., *Carcharodon sokolowi* Jkl., *Hypotodus trigonalis* Jkl. (роды *Striatolamia*, *Otodus*, *Jaekelotodus* соответственно, согласно современной систематике). Железко полагал (Железко, Козлов, 1999), что данный слой глауконитовых песков относится к позднеэоценовым мандриковским слоям, но ни Домгер, ни Соколов не отождествляли глауконитовые пески и мандриковские слои (Соколов, 1894). Соколов (1894), описывавший малакофауну, коррелировал глауконитовые пески с латдорфскими песками Германии (поздний эоцен). Недавнее переизучение коллекции Домгера (Удовиченко, 2009; Стефанский и др., 2011) свидетельствует о более древнем, чем у мандриковских слоев, возрасте песков кессона № 10. Согласно этим исследованиям, возраст комплексов из мандриковских слоев соответствует зонам NP19—основание NP20 ОСШ по наннопланктону (приабон), а из глауконитовых песков — NP17—NP18 (поздний бартон—ранний приабон). Возраст бартон—ранний приабон подтверждается и присутствием в сборах Домгера зубов акулы *Otodus sokolowi* (Jaekel, 1895). Также высказывалось мнение о более молодом возрасте песков относительно мандриковских слоев (Березовский, 2013).

Важно заметить, что зубы, изображенные Йекелем (1895, табл. II) как ?*O. macrota* var. *rossica*, происходят из окрестностей г. Градижска. Н.И. Удовиченко (2004, 2006) установил, что эти зубы были перемыты в четвертичные отложения из киевской свиты, датируемой Т.С. Рябоконт (2002) на основании анализа комплексов фораминифер лютетом или ранним бартоном. Данные зубы не несут характерных для *O. macrota* var. *rossica* черт.

Типовая серия *O. macrota* var. *rossica* была помещена в ЦНИГР музей (ВСЕГЕИ, С. Петербург) и была утеряна. Из всех описанных Йекелем (1895) экземпляров на сегодняшний день в коллекции сохранилось лишь два зуба ?*O. macrota* var. *rossica* (Йекель, 1895, табл. II, фиг. 8 и 10) из окрестностей Градижска, являющихся, как было показано выше, перемытыми в четвертичные отложения из киевской свиты и справедливо отне-

сенных самим Йекелем к *O. macrota* var. *rossica* под знаком вопроса. Поэтому, принимая во внимание факт недоступности типового нахождения (пески из кессона № 10) для переизучения, вид *S. rossica* должен быть признан *nomen dubium*.

S. sibirica Zhelezko (Железко, Козлов, 1999) был описан из чеганской свиты в Северном Тургае (местонахождение Качар, голотип и паратипы) и из тавдинской свиты Южного Зауралья (местонахождение Курган, паратип). Вмещающие отложения были датированы приабоном, что делало *S. sibirica* самым молодым видом рода (Объяснительная записка..., 1997; Железко, Козлов, 1999). Однако последующие исследования по диноцистам показали, что чеганская свита в разрезе Качар имеет более древний возраст, очевидно, лютет (Васильева, 2014а, б, 2015). Зубы с аналогичными *S. sibirica* признаками были описаны А. Роговичем (1860, табл. V, фиг. 1—23) из голубых мергелей в окрестностях Киева, которые ныне относятся к киевской свите и датируются лютетом—ранним бартоном (Рябоконт, 2002). Вопрос о валидности вида *S. sibirica* требует дополнительных исследований.

Реконструкция зубной системы. Восстановление зубных рядов верхней и нижней челюстей *S. tchelkarnurensis* проводилось с использованием реконструкции зубной системы *S. macrota*, выполненной Каннингемом (Cunningham, 2000) на основании сравнения зубов *S. macrota* с современным представителем семейства, *Carcharias taurus*. С. Апплегейт (Applegate, 1965), изучив 12 челюстей *C. taurus*, указывает на внутривидовое различие в количестве зубов боковых и задних местоположений и приводит следующую зубную формулу с количественными вариациями:

A3 I1 L6-8 P6-19

S1 A3 L5-6 P4-14

В коллекции ГДМ КП ОФ 8057 отсутствуют зубы симфизной, интермедиальной и всех задних позиций (см. табл. 1). Многие зубы представлены только коронками, что не позволило точно определить их положение в челюсти и восстановить зубные ряды максимально полно. Получившаяся реконструкция представлена на рис. 2, в.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

S. tchelkarnurensis является самым молодым видом рода. Эволюционные тенденции линии *Striatolamia*, начиная с эоцена, шли по пути усиления режущей функции зубов, что проявлялось в постепенном лабио-лингвальном уплощении зубов боковых серий, расширении коронок вместе с увеличением ширины и высоты добавочных

вершин у зубов боковых серий, в сближении до-
бавочных вершин с главной и формировании в
результате почти непрерывного общего режущего
края. Возможно, что обособление *S. tchelkarnu-*
gensis было связано с изолированностью бассейна
Тургайского пролива в позднем эоцене.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беньямовский В.Н., Васильева О.Н., Левина А.П., Про-
нин В.Г.* Палеоген Южного Зауралья. Статья I. Палеоген
в южной части Тургайского прогиба // Изв. ВУЗов.
Геол. и разведка. 1993. № 6. С. 22–37.
- Березовский А.А.* Возраст глауконитовых песков Дне-
пропетровска // Збірн. наук. праць Инст. геол. наук
НАН України. 2013. Т. 6. Вип. 1. С. 128–130.
- Васильева О.Н.* Эоценовые последовательности дино-
цист в Южном Тургае // Ежегодник-2013. Екатеринбу-
рг: УрО РАН, 2014а. С. 15–26 (Тр. ИГГ УрО РАН.
Т. 161).
- Васильева О.Н.* Зональная последовательность дино-
цист эоцена южной части Тургайского прогиба (Чел-
карская впадина, Казахстан) // Литосфера. 2014б. № 6.
С. 132–140.
- Васильева О.Н.* О возрасте тавдинской свиты в Тургай-
ском прогибе // Ежегодник-2014. Екатеринбург: УрО
РАН, 2015. С. 8–20 (Тр. ИГГ УрО РАН. Т. 162).
- Гликман Л.С.* Акулы палеогена и их стратиграфическое
значение. М.–Л., 1964. 229 с.
- Железко В.И.* О развитии зубного аппарата пелагиче-
ских акул рода *Hispidaspis Sokolov*, 1978 (по материа-
лам из отложений среднего и верхнего мела Средней
Азии и Казахстана) // Материалы по стратиграфии и
палеонтологии Урала. № 4. Екатеринбург: УрО РАН,
2000. С. 128–135.
- Железко В.И., Козлов В.А.* Эласмобранхии и биострати-
графия палеогена Зауралья и Средней Азии // Матери-
алы по стратиграфии и палеонтологии Урала. № 3.
Екатеринбург: УрО РАН, 1999. С. 1–324.
- Йекель О.* Нижнетретичные селяхии Южной России //
Тр. Геол. ком-та. 1895. Т. 9. № 4. С. 1–25.
- Малышкина Т.П., Гонсалес-Барба Р., Банников А.Ф.* На-
ходки зубов эласмобранхий в баргоне Северного Кав-
каза (Россия) и Крыма (Украина) // Палеонтол. журн.
2013. № 1. С. 76–80.
- Международный кодекс зоологической номенклату-
ры. Изд. четвертое. М.: Тов-во научн. изданий КМК,
2004. 224 с.
- Овечкин Н.В.* Биостратиграфия палеогеновых отложе-
ний Тургайского прогиба и Северного Приаралья //
Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1962. Т. 77. 170 с.
- Рогович А.* Об ископаемых рыбах губерний Киевского
учебного округа. Палеонтология, часть систематиче-
ская. Киев, 1860. 87 с.
- Рябокоть Т.С.* Биостратиграфия опорного разреза киев-
ской свиты (средний эоцен) Днепровско-Донецкой
впадины по данным изучения фораминифер // Геол.-
минерал. вісн. 2002. № 2(8). С. 39–50.
- Соколов Н.А.* Фауна нижнеолигоценовых отложений
окрестностей Екатеринослава. I. Фауна глауконито-
вых песков Екатеринославского железнодорожного
моста // Тр. Геол. ком-та. 1894. Т. 9. № 3. С. 1–136.
- Стефанский В.Л., Удовиченко Н.И., Стефанский М.В.,
Братишко А.В.* О литологическом составе и стратигра-
фическом объеме мандриковских слоев г. Днепропет-
ровска // Проблеми стратиграфії і кореляції фанерозой-
ських відкладів України. Матер. XXXIII сес. Пале-
онтол. тов-ва НАН України. Київ: ІГН НАНУ, 2011.
С. 74–75.
- Стратиграфические схемы Урала (мезозой, кайнозой).
Матер. IV Уральского межведомственного стратигра-
фического совещания (Свердловск, 20 апреля 1990 г.).
Екатеринбург: Межведомственный стратигр. комитет
России; АООТ “Уральская геологосъемочная экспе-
диция”, 1997.
- Удовиченко Н.И.* О переотложенных зубах акул из рай-
она Градижска Полтавской области // Проблеми стра-
тиграфії фанерозою України. Київ, 2004. С. 141–143.
- Удовиченко Н.И.* Зубы акул из отложений киевского
региона района Градижска // Проблеми палеонто-
логії та біостратиграфії протерозою і фанерозою
України: Зб. наук. пр. ІГН НАН України. Київ, 2006.
С. 201–208.
- Удовиченко М.И.* Эласмобранхії мандриківських верств
Дніпропетровська. 1. Squatiniformes, Heterodontiformes,
Orectolobiformes, Lamniformes // Палеонтол. зб. № 41.
Львів: ЛНУ, 2009. С. 27–36.
- Adolfsson J.S., Ward D.J.* Neoselachians from the Danian
(Early Paleocene) of Denmark // Acta Palaeontol. Pol.
2013. V. 60. № 2. P. 313–338.
- Agassiz L.J.R.* Recherches sur les Poissons Fossiles. T. 3.
Neuchâtel, 1833–1844. 390 p.
- Applegate S.P.* Tooth terminology and variation in sharks
with special reference to the sand shark, *Carcharias taurus*
Rafinesque// Contrib. in Sci. Los Angeles Cty Museum.
1965. № 86. 18 p.
- Arambourg C.* Les Vertebres Fossiles des Gisements de
Phosphates (Maroc–Algerie–Tunisie) // Notes Mém.
Serv. Mines Carte Géol. Maroc. 1952. V. 92. 372 p.
- Baut J.-P., Genault B.* Contribution a l'étude des Elasmobran-
ches du Thanetien (Paléocène) du Bassin de Paris. 1.
Découverte d'une faune d'Elasmobranches dans la partie
supérieure des Sables de Bracheux (Thanetien, Paléocène)
des regions de Compiègne (Oise) et de Montdidier (Som-
me) // Belg. Geol. Surv. Prof. Pap. 1995. № 278. P. 185–
260.
- Casier E.* La Faune Ichthyologique de l'Ypresien de la Bel-
gique // Mém. Mus. Roy. Hist. Natur. Belg. 1946. № 104.
267 p.
- Cappetta H.* Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic
Elasmobranchii. Stuttgart, 1987. 193 p. (Handbook of Pale-
oichthyology. V. 3B).
- Cappetta H.* Elasmobranchii Post-Triadici (Index spe-
cierum et generum). Leiden: Backhuys Publ., 2006. 142 p.

- Cappetta H.* Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. München, 2012. 512 p. (Handbook of Paleichthyology. V. 3E. Chondrichthyes / Ed. Schultze H.P.).
- Cappetta H., Nolf D.* Révision de quelques Odontaspidae (Neoselachii: Lamniformes) du Paléocène et de l'Éocène du Bassin de la Mer du Nord // Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg. Sci. Terre. 2005. V. 75. P. 237–266.
- Case G.R., Udovichenko N.I., Nessov L.A. et al.* A Middle Eocene selachian fauna from the White Mountain Formation of the Kizylkum Desert, Uzbekistan, C.I.S. // Palaeontogr. Abt. A. 1996. Bd 242. Lfg. 4–6. P. 99–126.
- Cunningham S.B.* A comparison of isolated teeth of early Eocene *Striatolamia macrota* (Chondrichthyes, Lamniformes), with those of a Recent sand shark, *Carcharias taurus* // Tertiary Res. 2000. V. 20. № 1–4. P. 17–31.
- Human B.A., Owen E.P., Compagno L.J.V., Harley E.H.* Testing morphologically based phylogenetic theories within the cartilaginous fishes with molecular data, with special reference to the catshark family (Chondrichthyes; Scyliorhinidae) and the interrelationships within them // Mol. Phylog. Evol. 2006. V. 39. P. 384–391.
- Kriwet J.* Additions to the Eocene selachian fauna of Antarctica with comments on Antarctic selachian diversity // J. Vertebr. Paleontol. 2005. V. 25. № 1. P. 1–7.
- Leriche M.* Les poissons paléocènes de la Belgique // Mém. Mus. Roy. Hist. Natur. Belg. 1902. V. 22. P. 1–48.
- Malyshkina T.P., Ward D.J.* The Turanian Basin in the Eocene: the new data on the fossil sharks and rays from the Kyzylkum desert (Uzbekistan) // Proc. Zool. Inst. RAS. 2016. V. 320. № 1. P. 50–65.
- Martin A.P., Pardini A.T., Noble L.R., Jones C.S.* Conservation of a dinucleotide simple sequence repeat locus in sharks // Mol. Phylog. Evol. 2002. V. 23. P. 205–213.
- Müller J., Henle J.* Systematische Beschreibung der plagiosomen. Berlin: Veit & Co., 1838–1841. P. 1–38 (1838), p. 39–102 (1840), p. 103–200 (1841).
- Naylor G.J.P., Caira J.N., Ensen K.J. et al.* A DNA sequence-based approach to the identification of shark and ray species and its implications for global elasmobranch diversity and parasitology // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 2012. V. 367. P. 1–262.
- Naylor G.J.P., Martin A.P., Mattison E., Brown W.M.* The inter-relationships of lamniform sharks: Testing phylogenetic hypotheses with sequencedata // Molecular Systematics of Fishes / Eds. Kocher T.D., Stepien C. N.Y.: Acad. Press, 1997. P. 199–218.
- Ogg J.C., Ogg G., Gradstein F.* The Concise Geologic Time Scale. Amsterdam: Elsevier, 2016. 240 p.
- Reinecke T., Englehard P.* The selachian fauna from the Geschiebe of the Lower Selandian Basal Conglomerate in the Danish Subbasin // Erratica. Wankendorf. 1997. V. 2. P. 3–45.
- Siverson M.* Revision of the Danian cow sharks, sand tiger sharks, and goblin sharks (Hexanchidae, Odontaspidae, and Mitsukurinidae) from Southern Sweden // J. Vertebr. Paleontol. 1995. V. 15. № 1. P. 1–12.
- Trif N., Codrea V., Arghius A.* A fish fauna from the lowermost Bartonian of the Transylvanian Basin, Romania // Palaeontol. Electron. 2019. 22.3.56. P. 1–29. <https://doi.org/10.26879/909>
- Vélez-Zuazo X., Agnarsson I.* Shark tales: A molecular species-level phylogeny of sharks (Selachimorpha, Chondrichthyes) // Mol. Phylog. Evol. 2011. V. 58. P. 207–217.
- Ward D.J.* The distribution of cartilaginous fish, turtles, birds and mammals in the British Palaeogene // Tertiary Res. 1980. V. 3. № 1. P. 1–21.
- Ward D.J., Wiest R.* A checklist of Palaeocene and Eocene sharks and rays (Chondrichthyes) from the Pamunkey Group, Maryland and Virginia, USA // Tertiary Res. 1990. V. 12. № 2. P. 81–88.
- Welton B.J., Zinsmeister W.J.* Eocene neoselachians from the La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula // Contrib. in Sci. Los Angeles Cty Mus. 1980. № 329. P. 1–10.
- White E.I.* From the Thanet Sands to the Basement Bed of the London Clay // The Vertebrate Faunas of the English Eocene. V. 1. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1931. P. 1–123.
- Winkler T.C.* Memoire sur des dents de poissons du terrain bruxellien // Arch. Mus. Teyler. Haarlem. 1874. V. 3. P. 295–304.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–9. *Striatolamia tchelkarnurensis* Glickman, зубы передних серий, голотип колл. ГДМ КП ОФ 8057: 1–4 – зубы верхней челюсти (а – лабиальный вид, б – вид сбоку, в – лингвальный вид): 1 – 8057/108, 1-й передний зуб; 2 – 8057/97, 2-й передний зуб; 3 – 8057/95, 3-й передний зуб; 4 – 8057/100, 2-й передний зуб; 5–9 – зубы нижней челюсти (а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – вид сбоку): 5 – 8057/101, 1-й передний зуб; 6 – 8057/92, 2-й передний зуб; 7 – 8057/93, 1-й передний зуб; 8 – 8057/135, 3-й передний зуб; 9 – 8057/102, 1-й передний зуб.

Масштабная линия универсальна для всех фигур.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1–8. *Striatolamia tchelkarnurensis* Glickman, зубы боковых серий, голотип колл. ГДМ КП ОФ 8057 (а – лабиальный вид, б – вид сбоку, в – лингвальный вид, г – увеличенные фрагменты зубов): 1 – 8057/104, зуб нижней челюсти дистальной серии; 2 – 8057/124, зуб нижней челюсти дистальной серии; 3 – 8057/125, зуб верхней челюсти; 4 – 8057/119, зуб верхней челюсти; 5 – 8057/109, зуб верхней челюсти; 6 – 8057/94, зуб верхней челюсти; 7 – 8057/96, зуб нижней челюсти; 8 – 8057/122, задний зуб верхней челюсти.

Масштабная линия универсальна для фиг. а и в; фиг. б и г изображены без масштаба.

***Striatolamia tchelnurensis* Glickman (Elasmobranchii: Lamniformes),
the Youngest Valid *Striatolamia* Species**

T. P. Malyskina

Studying the holotype of the considered non-valid species *Striatolamia tchelnurensis* Glickman, 1964 (Lamniformes: Odontaspidae), described from the Chegan Formation of the South Turgay (West Kazakhstan) and containing more than 30 isolated teeth from one individual, makes it necessary to recognize the species as valid. *S. tchelnurensis*, a terminal taxon of a genus that died out in the late Eocene. Morphologic characters of the *S. tchelnurensis* correspond to the evolutionary trend of the genus—an increase in the size of teeth and an increase in their cutting function due to a change in the shape of the crown and root. The article provides a redescription of the species in accordance with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature (2004).

Keywords: *Striatolamia tchelnurensis*, shark teeth, Carchariidae, Chegan formation, Eocene, Turan basin, dental evolution, systematic

УДК 564.53:551.762

МОРФОЛОГИЯ ЧЕШУЙНОГО ПОКРОВА И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ISADIA AREFIEVI A. MINICH (ACTINOPTERYGII, EURYNOTOIDIFORMES)

© 2021 г. А. С. Бакаев^{a, *}, В. В. Буланов^{a, b, **}

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

^bКазанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия

*e-mail: alexandr.bakaev.1992@mail.ru

**e-mail: bulanov@paleo.ru

Поступила в редакцию 11.05.2020 г.

После доработки 29.06.2020 г.

Принята к публикации 29.06.2020 г.

В верхнепермских отложениях Восточной Европы обнаружен новый морфотип чешуй лучеперых рыб отряда Eurynotoidiformes (Actinopterygii), относящийся к ранее описанному на основе изолированных зубов виду *Isadia arefievi* A. Minich, 2015. Чешуи, определяемые как *I. arefievi*, обнаружены в пяти местонахождениях (включая типовое), приуроченных к верхневятскому интервалу, в том числе к терминальнопермским отложениям жуковского горизонта (зона *Archosaurus gossicus*), охарактеризованных вязниковским фаунистическим комплексом тетрапод. Строение чешуйного покрова *I. arefievi* морфологически близко к таковому *I. opokiensis* A. Minich et Andrushkevich, 2017, что подтверждает предположение о принадлежности указанных видов одной филогенетической линии (*I. opokiensis*–*I. arefievi*). Новые находки *I. arefievi* свидетельствуют о широком распространении в водных сообществах вятского времени растительноядных рыб с соскребающим типом питания.

Ключевые слова: Actinopterygii, Eurynotoidiformes, *Isadia arefievi*, чешуя, верхняя пермь, Восточно-Европейская платформа, стратиграфия

DOI: 10.31857/S0031031X21020021

ВВЕДЕНИЕ

Eurynotoidiformes Minich et A. Minich, 1990 — эндемичный для Восточной Европы отряд лучеперых рыб, динамично эволюционировавший в пределах данного региона на протяжении средней—поздней перми, и исчезновение которого связано с кризисным пермо-триасовым событием. Интерес к данной группе продиктован трофической специализацией ее уржумско-вятских представителей, которые являются древнейшими известными облигатно-растительноядными рыбами, предположительно, уже к концу перми освоившими основные типы питания растительной биомассой, встречаемые у современных костистых рыб (Esin, 1997; Буланов, Миних, 2017; Бакаев, 2019; Pindakiewicz et al., 2020). Широкое распространение эвринотоидиформ в пределах Восточно-Европейской платформы (Миних, Миних, 1990; Есин, Машин, 1996), а также видоспецифичное строение их зубов и чешуй, легко идентифицируемых в комплексах изолированных ихтиолитов, определяют большой потенциал группы для ее использования в целях региональной стратиграфии.

Верхи северодвинского и вятский ярусы Восточной Европы сравнительно хорошо охарактеризованы ихтиофауной (Миних, Миних, 2009), в том числе остатками четырех видов эвринотоидиформ, относимых к роду *Isadia*: *I. suchonensis* A. Minich, 1986, *I. aristoviensis* A. Minich, 1990, *I. opokiensis* A. Minich et Andruskevich, 2017 и *I. arefievi* A. Minich, 2015. Для *I. suchonensis* и *I. aristoviensis* известно как строение зубов, так и чешуй (Миних, Миних, 2009). *Isadia opokiensis* описана по изолированным чешуям из местонахождения Мутовино (Миних, Андрушкевич, 2017), однако недавно из изохронного и географически близкого местонахождения Марьюшкина Слуда-С были описаны также и зубы, относимые к данному виду (Бакаев, 2020).

Вид *I. arefievi* описан только по изолированным зубам характерной формы (Миних и др., 2015), сочетающим мощный контрфорс с сильно расширенной коронкой, снабженной несколькими (до семи) высокими, широкими, полностью образованными акродином зубцами, некоторые из которых приобрели секировидную форму.

Данные о строении чешуйного покрова вида до настоящего времени не публиковались.

В предлагаемой работе описывается комплекс чешуй, по нашему мнению, относящийся к *I. arefievi* и происходящий из пяти верхневятских местонахождений центра и северо-востока Восточно-Европейской платформы (рис. 1; табл. 1): Элеонора (типовое), Раша, Жуков Овраг-1-А, Сартаково и Лагерный Овраг-1. В трех первых местонахождениях чешуи нового морфотипа обнаружены вместе с зубами *I. arefievi*, имеющими хорошо узнаваемую форму (рис. 2). Эта совместная встречаемость, очевидное отличие от чешуй других описанных видов *Isadia*, а также наибольшее сходство с таковыми *I. orokiensis*, имеющей наиболее близкий (предположительно исходный для *I. arefievi*) тип строения зубов (Бакаев, 2020), убеждают в принадлежности описываемых ниже остатков к *I. arefievi*.

В местонахождениях Сартаково и Лагерный Овраг-1 зубы *I. arefievi* пока не обнаружены, что, по нашему мнению, обусловлено либо ограниченной выборкой (Сартаково), либо фациальными особенностями захоронения (плохой сохранностью зубов в грубозернистых породах), а также относительно крупным размером просмотренных фракций, в которых мелкие ихтиолиты обычно не представлены (Лагерный Овраг-1).

Рассматривая вопрос о распространении вида, следует отметить, что ранее присутствие *I. arefievi* было установлено по находкам отдельных зубов в терминально-пермском местонахождении Соковка (Pindakiewicz et al., 2020); кроме того, при первоописании вида к нему был отнесен также изолированный зуб из местонахождения Лагерный Овраг-3, хотя и отмечалось его не вполне стандартное строение (Миних и др., 2015). Зубы, найденные нами в том же местонахождении (рис. 2, и, к), в целом укладываются в диапазон морфологической изменчивости выборки зубов из Элеоноры, что подтверждает присутствие *I. arefievi* в средней части пермских отложений,

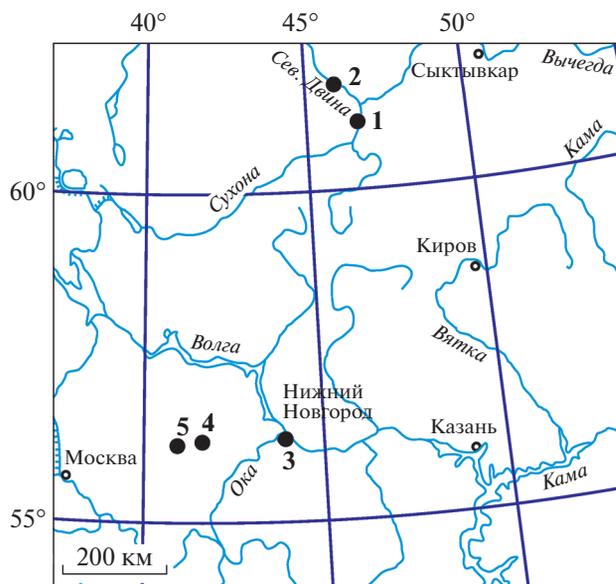


Рис. 1. Расположение местонахождений с остатками *Isadia arefievi* A. Minich, 2015: 1 – Элеонора; 2 – Раша; 3 – Лагерный Овраг-1, Лагерный Овраг-3 и Сартаково; 4 – Жуков Овраг-1-А; 5 – Соковка.

представленных в разрезе Лагерный Овраг–Окский Съезд.

В большинстве местонахождений остатки *I. arefievi* происходят из грубозернистых отложений руслового аллювия (пески, гравелиты и песчаники), что в целом определяет лишь удовлетворительную сохранность чешуй, многие из которых достаточно сильно окатаны и сохранили ганоиновые структуры не на всем свободном поле. Местонахождения Элеонора и Раша приурочены к старично-русловым фациям (обогащенные органикой глины и алевролиты), большинство встреченных в них чешуй также сильно истерты при переносе или, не исключено, локальном переотложении.

Несмотря на это, новый материал в совокупности позволяет впервые и достаточно полно оха-

Таблица 1. Список местонахождений с остатками *Isadia arefievi* A. Minich (данные по местонахождению Соковка из: Pindakiewicz et al., 2020).

Местонахождение	Регион	Стратиграфическое положение	Чешуи	Зубы
Элеонора	Вологодская обл.	нефедовский горизонт	+	+
Раша	Архангельская обл.	нефедовский горизонт	+	+
Лагерный Овраг-3	Нижегородская обл.	нефедовский горизонт	–	+
Сартаково	Нижегородская обл.	нефедовский горизонт	+	–
Жуков Овраг-1-А	Владимирская обл.	жуковский горизонт	+	+
Лагерный Овраг-1	Нижегородская обл.	жуковский горизонт	+	–
Соковка	Владимирская обл.	жуковский горизонт	–	+

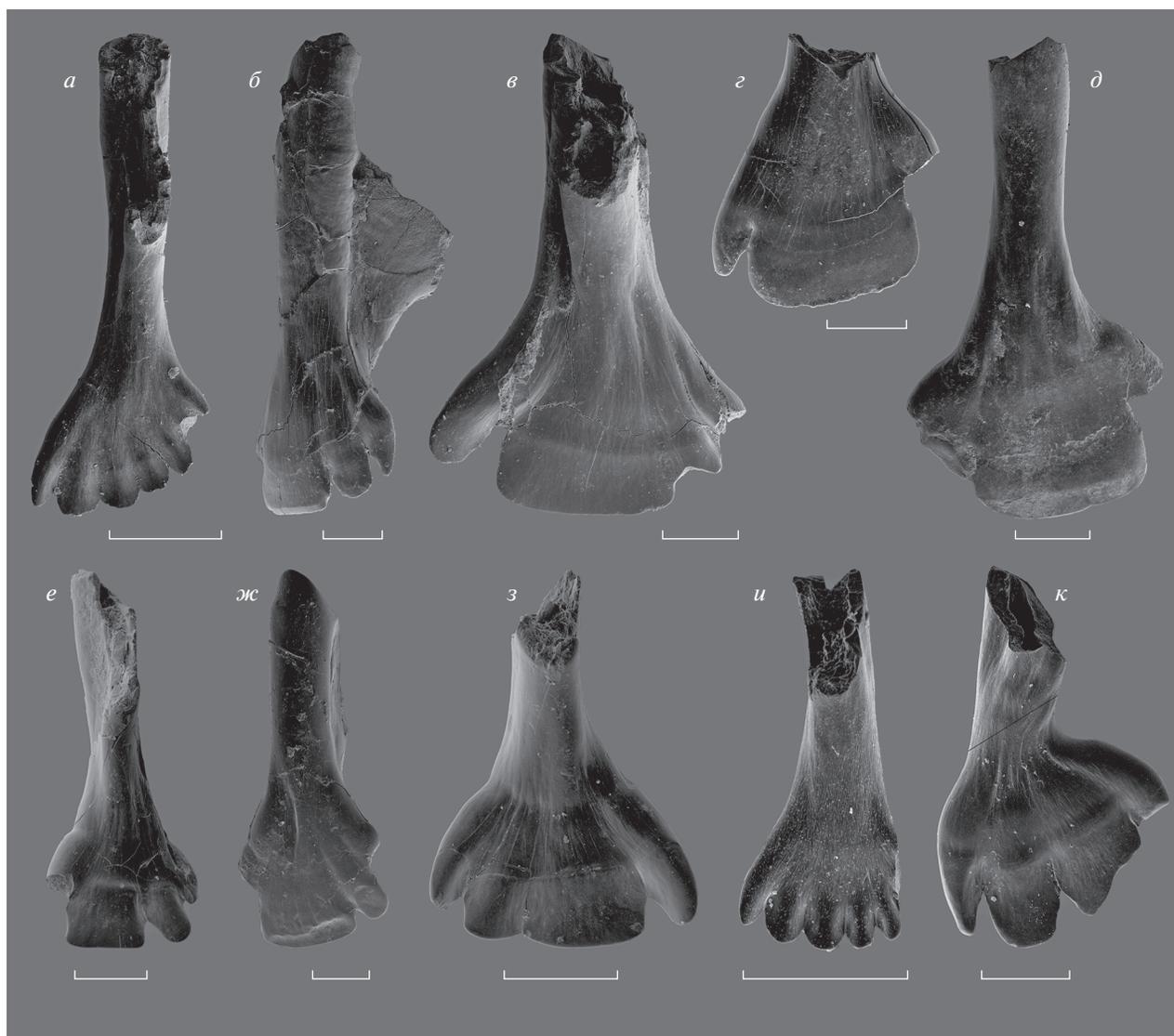


Рис. 2. Зубы *Isadia arefiewi* A. Minich, 2015 из различных местонахождений: *a* – экз. ПИН, № 5652/400, лингвально; *б* – экз. ПИН, № 5157/401, латерально; *в* – экз. ПИН, № 5652/402, лингвально; *г* – экз. ПИН, № 5652/403, лабиально (Вологодская обл., Великоустюгский р-н, типовое местонахождение Элеонора; верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, саларевская свита, комарицкая пачка); *д* – экз. ПИН, № 5652/300, лабиально (Владимирская обл., Гороховецкий р-н, мест. Жуков Овраг 1-А; верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, обнорская свита, гороховецкая пачка); *е* – экз. ПИН, № 5652/808, лингвально; *ж* – экз. ПИН, № 5157/809, лабиально; *з* – экз. ПИН, № 5652/810, лингвально (Архангельская обл., Карпогорский р-н, мест. Раша; верхневятский подъярус, саларевская свита); *и* – экз. ПИН, № 5652/604, лингвально; *к* – экз. ПИН, № 5652/606, лингвально (Нижний Новгород, мест. Лагерный Овраг-3; верхневятский подъярус, нефедовский горизонт). Длина масштабной линейки 300 мкм.

рактизовать чешуйный покров различных участков тела *I. arefiewi*, что расширяет морфологическую характеристику вида и в дальнейшем позволит уверенно идентифицировать его по изолированным чешуям в других аллохтонных ориктоценозах. Полученные данные указывают на значительно более широкое распространение *I. arefiewi* в вятское время на территории Восточно-Европейской платформы, а с учетом трофических адаптаций вида (Бакаев, 2020) – на распространенность растительноядных рыб с соскребающим

типом питания в водных сообществах соответствующего временного интервала, а точнее – во второй половине поздневятского времени.

Действительно, для большинства перечисленных местонахождений ранее убедительно продемонстрирован поздневятский возраст: они хорошо позиционируются в разрезах центра и северо-востока Европейской России, в которых вскрыт комплекс пограничных отложений перми и триаса. Местонахождения Соковка, Жуков Овраг-1-А (Владимирская обл.) и Лагерный Овраг-1 (Ниж-

ний Новгород) приурочены к жуковскому горизонту (тетраподная комплексная зона *Archosaurus rossicus*) и охарактеризованы фауной тетрапод вязниковского фаунистического комплекса; помимо этого, их терминально-пермское положение убедительно продемонстрировано на основе других стратиграфически значимых групп (остракоды, конхостраки), литостратиграфических и палеомагнитных данных (Голубев, 2004; Сенников, Голубев, 2010; Голубев и др., 2012; Scholze et al., 2015, 2019; Балабанов и др., 2016; Наумчева, Голубев, 2019).

Недавно открытое местонахождение Элеонора (Вологодская обл.) расположено в верхней части разреза саларевской свиты (комарицкая пачка), вскрытой в бассейне р. М. Северная Двина, и в данном районе является наиболее молодым уровнем, охарактеризованным фауной пермских позвоночных (Арефьев и др., 2014; Миних и др., 2015; Миних, Миних, 2018). По количеству остатков тетрапод ориктоценоз местонахождения сравнительно беден, но содержит определяемые микроостатки, на основе которых по отдельным зубам был описан наиболее специализированный вид рода *Isadia* – *I. arefievi* (Миних и др., 2015). Отсутствие среди тетрапод типичных видов-маркеров вязниковской фауны – *Archosaurus rossicus* (Proterosuchidae), *Uralerpeton tverdochlebovae* и *Bystrowiana permira* (Chroniosuchia), а также находка остатков крупноразмерных *Pareiasauria*, в целом не типичных для терминальной перми региона, но составлявших основу доминантного сообщества соколковского комплекса (Ивахненко, 1990, 2001; Ивахненко и др., 1997), позволило с оговорками отнести тетраподную ассоциацию из Элеоноры к соколковской фауне (зона *Chroniosuchus paradoxus*), отметив, таким образом, верхний репер стратиграфического распространения последней в данном разрезе (Миних и др., 2015).

В пользу этого мнения говорит значительная (ок. 25 м) толща перекрывающих Элеонору красноцветных отложений саларевской свиты, по биостратиграфическим и литологическим данным имеющей пермский возраст и бронируемой в разрезе Балебиха триасовыми конгломератами (Arefiev et al., 2015).

На более древний возраст Элеоноры по сравнению с известными местонахождениями жуковского горизонта указывают и новые данные по остракодам. Верхневятские отложения Московской синеклизы по остракодам подразделены на три толщи, последовательно сменяющие друг друга снизу вверх по разрезу: слои с *Suchonella turica* (слои с комплексом остракод I), слои с *Suchonella clivosa* (слои с комплексом остракод II) и слои с *Suchonella rykovi* (слои с комплексом остракод III) (Наумчева, Голубев, 2019; Голубев и др., 2020). Местонахождение Элеонора приуро-

чено к слоям с *Suchonella clivosa*, в то время как жуковскому горизонту соответствуют слои с *S. rykovi*. Согласно указанным работам, к слоям с *S. clivosa*, охватывающим верхнюю часть нефедовского горизонта (Голубев и др., 2020), относятся и местонахождение Лагерный Овраг-3 (обн. 1135, слои 23–29: Наумчева и др., 2017; Наумчева, Голубев, 2019). Однако это местонахождение приурочено к магнитозоне прямой полярности n_1R_3P (Балабанов и др., 2016) и является более древним, чем местонахождение Элеонора, которое расположено в магнитозоне обратной полярности r_2R_3P (Arefiev et al., 2015).

Местонахождение Раша не имеет точного позиционирования в разрезе саларевской свиты, однако содержит очень близкий к Элеоноре комплекс рыб (*Isadia arefievi*, *I. aristoviensis*, *I. cf. suchonensis*, *Toyemia blumentalis*, *Geryonichthys* sp., *Elonichthyidae* gen. indet., *Palaeonisci* indet.) и тетрапод (*Lepospondyli* ord. indet., *Microphon* cf. *terminalis*, *Kotlassia prima*, *Karpinskiosaurus secundus*, *Pareiasauria* gen. indet. и *Chroniosuchus* sp.). Более раннее определение в местонахождении на основе фрагментарного материала одной из форм вязниковского комплекса – *Uralerpeton tverdochlebovae* (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000) – является ошибочным (В.К. Голубев, перс. сообщ.) и корректируется в настоящей работе. Имеющиеся фаунистические данные с учетом территориальной близости местонахождений, сходного типа вмещающих отложений и одинакового характера сохранности материала позволяют условно считать их одновозрастными до появления противоречащих данных.

Местонахождение Сартаково (Нижегородская обл.) открыто в 2003 г. (Манаева, Шумов, 2005). В 2004 г. здесь в глинисто-песчаных отложениях аллювиального генезиса, вскрывающихся в стенке оползня в средней части склона правого берега р. Ока, собраны многочисленные остатки остракод, двустворчатых моллюсков, а также остатки рыб и тетрапод. Собранный материал был передан И.С. Шумовым в Палеонтологический ин-т РАН (ПИН). Кроме *I. arefievi*, ихтиокомплекс местонахождения включает следующие виды (определения А.С. Бакаева): *Toyemia blumentalis*, *Isadia aristoviensis*, *I. suchonensis*, *Mutovinia stella*, *Geryonichthys longus*, *Varialepis vitalii*, *Strelinia* sp., *Elonichthyidae* gen. indet. Данный состав ихтиофауны соответствует вятскому возрасту, однако присутствие *I. arefievi* позволяет конкретизировать возраст местонахождения и отнести его к верхне-нефедовско–жуковскому интервалу, что подтверждается находками остракод вохминского горизонта нижнего триаса, которые были сделаны М.П. Арефьевым примерно в 21–22 м выше костеносных отложений (Сенников, Голубев, 2011).

Таким образом, по совокупности имеющихся данных диапазон стратиграфического распространения *I. arefievi* ограничен верхней частью верхневятского подъяруса (верхняя часть нефедовского и жуковский горизонты); исчезновение вида связано с экосистемными перестройками на рубеже перми и триаса.

МОРФОЛОГИЯ ЧЕШУЙНОГО ПОКРОВА *ISADIA AREFIEVI* A. MINICH

При описании чешуй *Isadia arefievi* была применена методика, предложенная Д.Н. Есиным (1990), успешно использованная при изучении чешуйного покрова ряда ископаемых, в том числе базальных, лучеперых (Burrow, 1994; Trinajstić, 1999a, b; Choo, 2011; Chen et al., 2012; Qu et al., 2013; Choo et al., 2017; Cui et al., 2019; Bakaeв, Kogan, 2020). Чешуйный покров большинства эвринотоидформ хорошо охарактеризован, благодаря цельноскелетному материалу или значительным выборкам изолированных чешуй (Есин, 1995; Есин, Машин, 1996; Миних, Миних, 2009). Ниже дается общая характеристика строения чешуи эвринотоидформ (применительно к боковым чешуям передней половины тела), отличающая их от других палеозойских лучеперых рыб.

Передний край прямой, нижний выпуклый, верхний симметрично вогнутый. Передневерхний угол высокий, заостренный. Передненижний угол сильно скошен, четко отделен от переднего края ступенькой, образующей заостренный выступ. Задненижний угол также скошен, отделен от заднего края ступенькой и несет зазубренность. Задневерхний угол округлый. Сочленовный шип и ямка хорошо развиты, медиальный гребень выражен слабо. Сочленовный шип был почти равен или равен по высоте передневерхнему углу. Киль всегда смещен вперед относительно шипа и ямки. Между килем и задним краем чешуи располагаются поры.

Языковидные выступы округлые или прямые. Ганоиновые гребни берут начало как от переднего, так и от верхнего края свободного поля. Верхние гребни (и борозды) направлены вентро-каудально; угол наклона постепенно выполаживается к нижнему краю чешуи, где они повторяют его контур. Свободное поле всегда несет вертикальные ряды зубцов (хорошо выраженных у самых передних чешуй и постепенно выполаживающихся при смещении назад).

Чешуи *Isadia arefievi* (табл. XI, XII, см. вклейку) толстые, свободное поле рельефное, сильно возвышается над погруженным, вдоль переднего и верхнего краев разделенное узкими, глубокими и сравнительно короткими бороздами на высокие гребни с каплевидно-округленными передними окончаниями. Вдоль переднего края, в бороздах

между гребнями и зубцами, располагаются многочисленные поры, также изредка встречающиеся на гладком ганоиновом поле. Начиная с задней части участка "В" и далее в каудальном направлении, в центральной части чешуй появляется ровный, не рассеченный гребнями участок, гладкая поверхность которого может нести единичные ямки. В задней части ганоиновый слой распадается на множество отдельных зубцов, которые повреждены на всех чешуях выборки, но, судя по форме их оснований, имели стержневидную форму и довольно сильно выступали за пределы основания чешуи. На чешуях всех участков тела, за исключением, вероятно, наиболее задних чешуй участка "D", располагавшихся в основании лопасти хвостового плавника, зубцы структурированы в каскадные образования.

Помимо очевидной топологической изменчивости чешуй, в изученной выборке проявляется онтогенетическая изменчивость. Так, более крупные чешуи отличаются от менее крупных чешуй из того же участка относительно менее широкими, но более многочисленными гребнями скульптуры и большим количеством зубцов на заднем краю чешуи. Подобные различия укладываются в рамки онтогенетической изменчивости чешуйного покрова базальных актиноптеригий (Esin, 1995). В некоторых случаях чешуи с одного участка тела сходного размера могут существенно различаться (напр., табл. XI, фиг. 1, 2) по таким признакам, как число гребней скульптуры, число зубцов в задней части свободного поля. Подобные чешуи происходят из разных местонахождений, имеющих различный возраст, и различия могут показаться систематически значимыми и отражать филогенетическую историю таксона. Однако мы считаем, что подобные отличия объяснимы в рамках внутривидовой изменчивости. Так, хорошо известно, что многие современные лучеперые рыбы имеют выраженный, зависящий от среды обитания полиморфизм (Шаповалов, 2010; Senay et al., 2015; Nakayama et al., 2016), проявляющийся как в варьирующих размерах, так и в форме тела рыб, обитающих в различных условиях. Подобный полиморфизм чаще всего несет адаптивную функцию, и связан со скоростью течения, доступностью ресурсов, размерами водоема и так далее. Особенно хорошо изучено формирование быстро растущих пелагических, и медленно растущих литоральных форм (Senay et al., 2015). При одинаковом размере чешуя более молодых, но быстрее растущих рыб будет иметь меньшее число гребней и зубцов, чем чешуя более старых, но тугорослых рыб.

Ниже приводится составленное на изолированном материале описание чешуй различных участков тела *I. arefievi*. Топологическая изменчивость чешуйного покрова реконструирована на основе родственных таксонов, известных по це-

лым скелетам (*Kichkassia furkae*, *Lapkosubia uranensis*, *L. barbalepis*, *Isadia suchonensis*, *I. aris-toviensis*).

Участок “А” (табл. XII, фиг. 1, 2, 4). Чешуи этого участка в типовом местонахождении пока не обнаружены; в описании использованы образцы из других местонахождений. Высота чешуи примерно на 1/3 больше длины; длина погруженного поля почти равна длине свободного. У вентрально расположенных чешуй участка высота равна длине. Передний край прямой. Нижний сильно-выпуклый, верхний сильновогнутый. Передневерхний угол высокий, округлый. Передненижний угол сильно скошен (занимает не менее половины высоты чешуи), почти прямой, переход в передний край в виде плавного закругления, граница находится немногим выше середины высоты свободного поля. Материал не позволяет реконструировать форму контура заднего края, а также форму задненижнего и задневерхнего углов у чешуй данного участка. Сочленовный шип и ямка высокие, расположены в середине длины чешуи. Сочленовный шип был почти равен или равен по высоте передневерхнему углу. Киль выпуклый, сильно смещен вперед из центрального положения. Между килем и задним краем чешуи располагаются поры.

Передний край свободного поля прямой. Ганоиновые гребни рельефно-выпуклые, имеют равномерно округленные каплевидные передние окончания и сужаются каудально. Ширина гребней вариабельна: самые широкие располагаются в передневерхнем углу поля. Борозды, разделяющие гребни, короткие, не более 1/3 длины свободного поля; каудально они слегка расширяются вследствие менее плотного смыкания гребней в центральной части чешуи, но не прорезают свободное поле насквозь, оканчиваясь вблизи оснований задних зубцов переднего ряда. Верхние гребни (и борозды) направлены вентро-каудально; угол наклона постепенно выполаживается к нижнему краю чешуи, где их ориентация почти горизонтальная. Каудальные зубцы организованы в несколько (не менее трех) каскадно расположенных рядов, основания которых находятся на разных уровнях и не сливаются с основаниями зубцов в соседних рядах. Основания зубцов переднего ряда выстроены вдоль вертикальной линии, проходящей по центру свободного поля и параллельной его переднему краю.

Участок “В” (табл. XI, фиг. 1–3; табл. XII, фиг. 3, 5). У передних чешуй участка высота на 20% больше длины; вблизи участка “С” длина чешуй равна высоте. Передний край прямой, реже — слабовыпуклый; задний — слабовыпуклый. Изгиб верхнего и нижнего краев варьирует: у передних чешуй участка они аналогичны таковым чешуй участка “А”; у чешуй, расположенных каудаль-

нее, изгиб выполаживается. Передневерхний угол высокий, конец заострен. Передненижний угол скошен, прямой или немного закруглен, контакт с передним краем находится на уровне середины свободного поля или ниже, обычно округлен. Задненижний край полого приподнят дорсо-каудально, часто вогнут. Киль резко очерченный, узкий, высокий. Сочленовный шип смещен из центрального положения к переднему краю чешуи, обычно ниже передневерхнего угла, рельефный у передних чешуй участка и плоский у задних; соответствующим образом меняется форма ямки.

Погруженное поле занимает менее половины длины чешуи (у задних чешуй участка — 1/3 их длины). Передний край свободного поля почти прямой. Форма передних ганоиновых гребней варьирует в зависимости от размера чешуй (особей). У менее крупных экземпляров (табл. XII, фиг. 3) они менее многочисленны, почти плоские, более широкие, их форма и длина менее униморфны, контур передних окончаний неровный. У чешуй крупных особей гребни более многочисленные (до 10), резко выпуклые, относительно узкие, пальцевидные, четко отделенные бороздами, и имеют правильно-округленный передний край (табл. XI, фиг. 2). Гребни длиннее, чем на чешуях участка “А”, и занимают от 1/3 до 2/5 длины свободного поля. Наклон борозд и гребней в верхней части чешуи слабый, в средней и нижней частях — субгоризонтальный. Средняя треть свободного поля гладкая, не рассечена гребнями, содержит редкие ямки. Задние зубцы слабо наклонены вентрокаудально и, как видно на некоторых чешуях (табл. XI, фиг. 1), были длинными и имели стержневидную форму. На передних чешуях участка они образуют не менее трех каскадно расположенных рядов, на более задних чешуях — не менее двух.

Участок “С” (табл. XI, фиг. 4–7; табл. XII, фиг. 6–8). Пропорции чешуй меняются в зависимости от положения в пределах участка: в его начале длина чешуй равна высоте, ближе к участку “D” она в 1.5 раза больше высоты. Начиная с переднего края, высота чешуи равномерно увеличивается до линии оснований каудальных зубцов. Передневерхний угол невысокий, обычно заостренный. Задненижний угол полого скошен, передненижний и задневерхний слабо изогнуты. Сочленовный шип и ямка маленькие или не выражены. Шип (при наличии) ниже передневерхнего угла. Киль выпуклый, у чешуй из задней части участка в виде вздутого бугра. Погруженное поле составляет около 1/3 длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Ганоиновые гребни рельефно выпуклые, ориентированы диагонально (в целом выстроены параллельно линии, идущей от передневерхнего угла к середине скошенного задненижнего фланга). Передние края гребней

правильно округлые. Обычно гребни лежат плотно друг к другу, отделяясь узкими бороздами. На некоторых чешуях наблюдается слияние передних окончаний гребней и замыкание борозд в изолированные от внешнего края лакуны (табл. XI, фиг. 4); реже передний край свободного поля рассечен сильнее (табл. XII, фиг. 7). Длина борозд обычно составляет 1/3 длины свободного поля; заднюю четверть поля занимают зубцы, образующие от двух до четырех каскадных рядов.

Участок “D” (табл. XI, фиг. 8, 9; табл. XII, фиг. 9–11). Чешуи ромбической или прямоугольной формы. Длина превышает высоту в полтора–два раза. Погруженное поле составляет не более 1/5 длины чешуи. Передний и верхний края свободного поля очень ровные. Гребни резко выпуклые, сужаются каудально и разделены узкими, но глубокими щелями; по длине они занимают около трети свободного поля. Центральная часть свободного поля гладкая. У самых каудальных чешуй участка гребни почти полностью сливаются, и свободное поле представляет собой ровную поверхность (табл. XI, фиг. 9). Каудальные зубцы организованы в два ряда у всех чешуй участка, включая таковые в основании хвостового плавника; зона развития зубцов узкая. Шип и ямка не выражены, киль в виде валика.

Участок “F” (табл. XI, фиг. 11; табл. XII, фиг. 13, 14). Умеренно и сильно вытянутые чешуи (длина в 2–3 раза превышает высоту). Передне-верхний угол очень низкий, в зависимости от положения чешуи на теле – короткий или вытянутый, заостренный или округленный. Остальные углы сглажены. Сочлененный шип и ямка выражены слабо или отсутствуют. Погруженное поле хорошо развито у всех чешуй участка, обычно округленное на переднем конце (за исключением самых узких чешуй). Свободное поле занимает около половины длины чешуи. Скульптура из многочисленных, коротких и мощных гребней, сильно приподнятых над остальными структурами свободного поля. Сглаженный участок в центральной части поля имеется. Каудальные зубцы расположены в два ряда, некоторые несут следы прижизненного стирания о грунт. Киль в виде вздутного бугра. Ямка широкая, но пологая (табл. XI, фиг. 14), расположена снизу и сзади от бугра.

Участок “G” (табл. XI, фиг. 10). Мелкие чешуи субквадратной формы с округленными углами. Передний край чешуи округлый, верхний – слегка выпуклый, нижний – слабо вогнутый. Задний край чешуи заужен. Погруженное поле очень широкое вдоль переднего края чешуи и едва развито вдоль верхнего. Шип и ямка отсутствуют. Свободное поле высоко приподнято над основанием чешуи; его поверхность гладкая, гребни на переднем краю отсутствуют или едва намечаются. Каудальные зубцы длинные, стержневидные, не-

многочисленные (пять–шесть), направлены назад и образуют только один ряд.

Чешуи у основания грудного плавника (табл. XII, фиг. 12). Небольшие чешуи округло-угловатой формы с хорошо развитым серповидно-изогнутым (симметричным или почти симметричным относительно длинной оси) погруженным полем. Свободное поле высокое, с округлым передним краем, рассеченным протяженными бороздами на немногочисленные рельефные гребни, которые по направлению назад не сливаются и переходят в каудальные зубцы.

Коньковые чешуи. Единственная обнаруженная коньковая чешуя (экз. ПИН, № 5677/2; табл. XII, фиг. 15), судя по ширине, наиболее вероятно, располагалась впереди от спинного плавника. Она максимально расширена в конце первой трети, имеет хорошо развитое, округло-вогнутое по переднему краю погруженное поле. Передний край свободного поля также вогнут. Передняя треть свободного поля рассечена изогнутыми бороздами на большое количество (13) гребней различной длины, ширина которых меняется по простиранию; гребни сравнительно невысокие. Центральная часть свободного поля гладкая. Заднебоковые края чешуи повреждены, но, вероятно, несли зазубренность того же типа, что и чешуи боковых сторон тела.

Ультраскульптура. Свободное поле чешуй морфотипа *I. arefievi* покрыто мелкими (менее 10 мкм в диаметре) бугорками (рис. 3). Бугорки на плоской поверхности в центральной части свободного поля имеют округлую форму (рис. 3, в), а расстояние между вершинами соседних бугорков составляет примерно 10 мкм. Однако на переднем крае гребней свободного поля бугорки имеют вытянутую форму (рис. 3, б), и тем длиннее, чем на менее ровной поверхности они расположены. Так, наиболее удлиненные бугорки расположены у самого переднего края ганоинового поля, а наиболее округлые – ближе к его центральной части. Это же наблюдается на чешуях других участков тела.

Тип ультраскульптуры ганоина *I. arefievi* (терминология по: Märss, 2006) характерен для базальных лучеперых рыб (Reissner, 1859; Ermin et al., 1971; Schultze, 1966, 1968, 1977, 2016, 2018; Bakaev, Kogan, 2020), у которых бугорки соответствуют центрам клеток внутреннего слоя эпидермиса, и расстояние между которыми также составляет 10 мкм (т.е., соответствует размеру клеток; Märss, 2006). Различия в форме бугорков ультраскульптуры у *I. arefievi* отражают своеобразный процесс роста ганоина, отличный от роста настоящей эмали лопастеперых рыб (Sire et al., 1987; Schultze, 2016). Вероятно, эпидермальные клетки были более растянуты на неровных частях скульптуры (на гребнях, около поровых

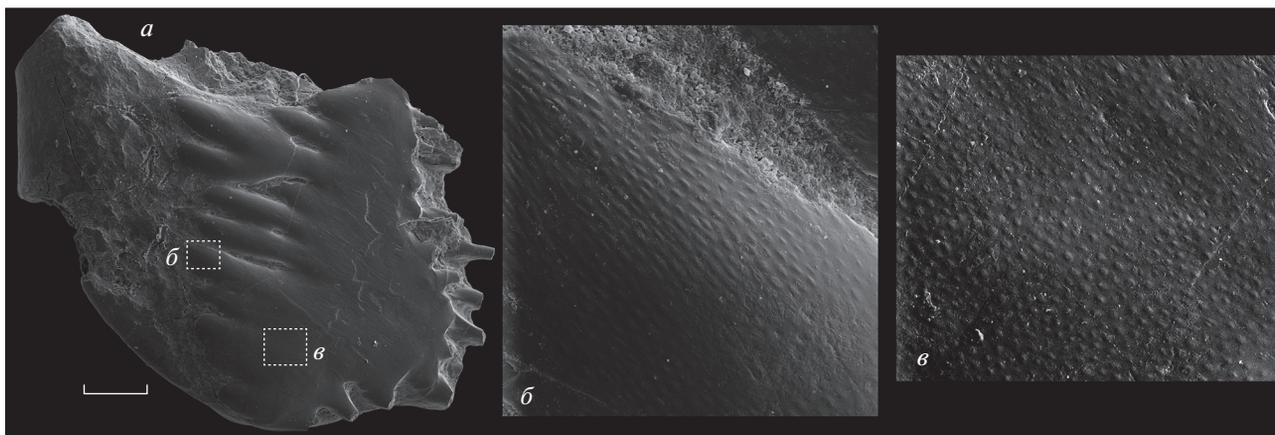


Рис. 3. Ультраскульптура ганоина чешуй тела *Isadia arefievi* A. Minich, 2015 на примере экз. ПИН, № 5652/404, чешуя участка “В”: а, б – участки ганоина под большим увеличением. Длина масштабной линейки 0.3 мм

отверстий и т.д.) и менее растянуты на ровных участках центральной части чешуи. Таким образом, форма бугорков отражает только форму эпидермальных клеток и их расположение, что позволяет сомневаться в значимости этого признака для систематики отряда.

Сравнение. Имеющаяся выборка изолированных чешуй из различных местонахождений в совокупности позволяет указать диагностические признаки *Isadia arefievi* в строении чешуйного покрова. От всех видов рода *Isadia* этот вид отличается: 1 – каскадным расположением зубцов на заднем краю чешуи на большинстве участков боковой стороны тела, до участка “D” включительно, а также (за исключением *I. orokiensis*): 2 – большей массивностью чешуй вследствие утолщения изопединовой и ганоиновой пластин, 3 – большей рельефностью кила, ямки и зубца, 4 – отсутствием килевидных образований вдоль осевой зоны ганоиновых гребней, и 5 – наличием гладкого поля в средней части чешуи на участках тела позади участка “A”. Дополнительно от *I. orokiensis* отличается: 1 – каплевидной (менее клиновидной), более выпуклой и резко очерченной формой передних окончаний ганоиновых гребней, 2 – меньшей длиной гребней, 3 – меньшим числом изолированных внутри ганоинового поля (не связанных с внешним краем) ямок и борозд, вследствие менее полного слияния в онтогенезе первичных гребней, и 4 – характером зазубренности заднего и нижнего краев чешуй, а именно – большим числом и меньшей упорядоченностью зубцов; дополнительно от *I. aristovienensis* отличается: 1 – меньшей длиной гребней, 2 – стержневидной формой и большим количеством зубцов задне-нижнего обрамления чешуи, а от *I. suchonensis*: 1 – более выраженным разделением на гребни переднего края свободного поля,

2 – более суженными у основания каудальными зубцами.

По строению чешуй *I. arefievi* наиболее близок к *I. orokiensis* массивностью чешуй, рельефностью структур свободного поля и внутренней поверхности чешуи, формой ганоиновых гребней и зубцов, обрамляющих задний и нижний края чешуй. Полученные данные подтверждают точку зрения о филогенетической преемственности указанных видов, основанную на морфологическом сходстве челюстных зубов (Бакаев, 2020).

* * *

Авторы благодарны М.А. Наумчевой, И.С. Шумову и У.И. Карасевой за сбор и подготовку (отмывку, просеивание и отбор из образцов породы) ценного сравнительного материала, В.К. Голубеву за стратиграфическую информацию. Данное исследование осуществлено при поддержке грантов РФФИ №№ 17-04-01937, 19-34-90040 и 21-54-10003.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арефьев М.П., Голубев В.К., Кухтинов Д.А. и др.* Новое местонахождение остатков позднепермских животных и растений на Малой Северной Двине: вязниковский уровень? // Палеострат-2014. Тез. докл. годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтологии МОИП и московского отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2014. С. 8–9.
- Бакаев А.С.* Новый морфотип зубов пермских рыб отряда *Eurynotoidiformes* // Палеострат-2019. Тез. докл. годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтологии МОИП и московского отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2019. С. 11–12.
- Бакаев А.С.* Новый морфотип зубов рыб отряда *Eurynotoidiformes* (*Actinopterygii*) из верхнепермских отло-

- жений Европейской России // Палеонтол. журн. 2020. № 2. С. 78–86.
- Балабанов Ю.П., Фетисова А.М., Голубев В.К., Сенников А.Г.* Палеомагнитная и палеонтологическая характеристика пограничных отложений перми и триаса юга Московской синеклизы // Общая стратиграфическая шкала и методические проблемы разработки региональных стратиграфических шкал России. Матер. Межвед. рабоч. совещ. (С.-Петербург, 17–20 окт. 2016 г.). СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2016. С. 18–20.
- Буланов В.В., Миних А.В.* Конвергентный морфогенез зубной системы тетрапод и лучеперых рыб средней–поздней перми Восточной Европы // Тез конф. “Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия”. М.: ПИН РАН, 2017. С. 9–11.
- Голубев В.К.* Пермские и триасовые хронизузии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам. М.: Наука, 2000. 174 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 276).
- Голубев В.К.* Граница перми и триаса на Восточно-Европейской платформе // Докл. Всеросс. совещ. “Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы”. Казань: КГУ, 2004. С. 19–21.
- Голубев В.К., Миних А.В., Балабанов Ю.П. и др.* Опорный разрез перми и триаса в Жуковом овраге у г. Гороховец, Владимирская область // Бюлл. региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. 2012. Вып. 5. С. 49–82.
- Голубев В.К., Наумчева М.А., Фетисова А.М.* Нижняя граница жуковского горизонта (верхняя пермь, Восточно-Европейская платформа) // Палеострат-2020. Тез. докл. годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтологии МОИП и московского отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2020. С. 14–15.
- Есин Д.Н.* Чешуйный покров *Amblypteria costata* (Eichwald) и таксономия палеонисцид по изолированным чешуям // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 89–96.
- Есин Д.Н.* Поднепермские палеонисциды Европейской части России. Дисс. ... канд. геол.-мин. наук. М., 1995. 350 с.
- Есин Д.Н., Машин В.Л.* Ихтиолиты // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья / Ред. Есаулова Н.К., Лозовский В.Р. Казань: “Экоцентр”, 1996. С. 270–293.
- Ивахненко М.Ф.* Фаунистические комплексы тетрапод поздней перми Восточной Европы // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1990. Т. 65. Вып. 6. С. 55–60.
- Ивахненко М.Ф.* Тетраподы Восточно-Европейского плаката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь: “Книга”, 2001. 200 с.
- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др.* Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).
- Манаева Н.П., Шумов И.С.* Новое Сартаковское местонахождение ископаемой позднепермской фауны // IV Междунар. конф. “Геология в школе и ВУЗе. Геология и цивилизация”. Тез. докл. (С.-Петербург, 25 июня–5 июля 2005 г.) / Ред. Нестеров Е.М. СПб.: “Эпиграф”, 2005. С. 239–241.
- Миних А.В., Андрушкевич С.О.* Новый вид лучеперой рыбы из верхней перми Московской синеклизы // Изв. Сарат. ун-та. 2017. Т. 17. Сер. “Науки о Земле”. Вып. 2. С. 100–105.
- Миних А.В., Арефьев М.П., Голубев В.К.* Новый вид рыбы рода *Isadia* (Actinopterygii, Eurynotoidiformes) из нового местонахождения на р. Малая Северная Двина (терминальная пермь, Вологодская область) // Палеонтол. журн. 2015. № 6. С. 54–63.
- Миних А.В., Миних М.Г.* Ревизия некоторых палеонисков и новые рыбы из верхней перми Восточно-Европейской платформы и возможности использования их в стратиграфии // Вопросы геологии Южного Урала и Нижнего Поволжья. Сб. научн. трудов / Ред. Алешечкин О.И. Саратов: Изд-во Саратовск. ун-та, 1990. С. 84–104.
- Миних А.В., Миних М.Г.* Ихтиофауна перми Европейской России. Саратов: Изд. центр “Наука”, 2009. 244 с.
- Миних А.В., Миних М.Г.* Ихтиофауна в опорных разрезах средней и верхней перми Восточной Европы. Комплексы и зональная шкала. Ст. 1. Бассейн Северной Двины // Изв. Сарат. ун-та. 2018. Т. 18. Сер. “Науки о Земле”. Вып. 3. С. 184–193.
- Наумчева М.А., Голубев В.К.* Комплексы остракод пограничных отложений перми и триаса Московской синеклизы // Региональн. геол. и металлогения. 2019. № 80. С. 21–29.
- Наумчева М.А., Голубев В.К., Балабанов Ю.П., Сенников А.Г.* Остракоды из пограничных отложений перми и триаса разреза Окский Съезд, Нижний Новгород // Палеострат-2017. Тез. докл. годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтологии МОИП и московского отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2017. С. 78.
- Сенников А.Г., Голубев В.К.* Пограничные отложения перми и триаса района гг. Вязники и Гороховец (Владимирская область) // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии: Матер. V междунар. конф., посв. 150-летию со дня рожд. В.П. Амалицкого (1860–1917). М.: ПИН РАН, 2010. С. 102–107.
- Сенников А.Г., Голубев В.К.* Открытие триаса в Нижнем Новгороде // Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы. Сб. матер. Междунар. науч. конф. посвященной 170-летию со дня открытия пермской системы (5–9 сент. 2011 г.). Пермь: ПГУ, 2011. С. 307–312.
- Шановалов М.Е.* Внутривидовая структура верхогляда *Chanodichthys erythropterus* озера Ханка // Изв. ТИПРО. 2010. Т. 162. С. 36–60.
- Arefiev M.P., Golubev V.K., Balabanov Yu.P. et al.* Type and reference sections of the Permian–Triassic continental sequences of the East European Platform: main isotope, magnetic, and biotic events. Sukhona and Severnaya Dvina Rivers field trip (XVIII Intern. Congr. on the Carbonif. and Permian). Moscow: PIN RAS, 2015. 104 p.
- Bakaev A.S.* New data on teeth of fish of the order Eurynotoidiformes (Pisces, Actinopterygii) from the Upper Permian of European Russia // Kazan Golovkinsky Stratigr. Meeting 2019: Late Paleozoic sedimentary Earth systems: stratigraphy, geochronology, petroleum resources. Abstr. vol. Kazan, 2019. P. 51–52.

- Bakaev A.S., Kogan I.* A new species of Burguklia (Pisces, Actinopterygii) from the Middle Permian of the Volga Region (European Russia) // *Paläontol. Z.* 2020. V. 94. № 1. P. 93–106.
<https://doi.org/10.1007/s12542-019-00487-6>
- Burrow C.J.* Form and function in scales of *Ligulalepis toombsi* Schultze, a palaeoniscoid from the Early Devonian of Australia // *Rec. S. Austr. Mus.* 1994. V. 27. P. 175–185.
- Chen D., Janvier P., Ahlberg P.E., Blom H.* Scale morphology and squamation of the Late Silurian osteichthyan *Andreolepis* from Gotland, Sweden // *Histor. Biol.* 2012. V. 24. № 4. P. 411–423.
- Choo B.* Revision of the actinopterygian genus *Mimipiscis* (=Mimia) from the Upper Devonian Gogo Formation of Western Australia and the interrelationships of the early Actinopterygii // *Earth and Environ. Sci. Trans. R. Soc. Edinb.* 2011. V. 11. P. 1–28.
- Choo B., Zhu M., Qu Q. et al.* A new osteichthyan from the Late Silurian of Yunnan, China // *PloS One.* 2017 V. 12. № 3. e0170929,
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170929>
- Cui X., Qiao T., Zhu M.* Scale morphology and squamation pattern of *Guiyu oneiros* provide new insights into early osteichthyan body plan // *Sci. Reports.* 2019. V. 9. № 1.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-40845-7>
- Ermin R., Rau R., Reibedanz H.* Der submikroskopische Aufbau der Ganoïdschuppen von *Polypterus* im Vergleich zu den Zahngeweben der Säugetiere // *Biomineralsation.* 1971. V. 3. P. 12–21.
- Esin D.N.* Ontogenetic development of the squamation in some Palaeoniscoid fishes // *Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. Ser. 4. Sec. C.* 1995. V. 17. P. 227–234.
- Esin D.N.* Peculiarities of trophic orientation changes in palaeoniscoid assemblages from the Upper Permian of the European part of Russia // *Modern Geol.* 1997. V. 21. P. 185–195.
- Märss T.* Exoskeletal ultrastructure of early vertebrates // *J. Vertebr. Paleontol.* 2006. V. 26. № 2. P. 235–252.
- Nakayama S., Rapp T., Arlinghaus R.* Fast-slow life history is correlated with individual differences in movements and prey selection in an aquatic predator in the wild // *J. Animal Ecol.* 2016. V. 86. № 2. P. 192–201.
- Pindakiewicz M., Tałanda M., Sulej T. et al.* New finds of teeth of the herbivorous actinopterygians from the latest Permian of East European Platform and feeding convergence among extinct and extant ray-finned fish // *Acta Palaeontol. Pol.* 2020. V. 65. № 1. P. 71–79.
- Qu Q., Zhu M., Wang W.* Scales and dermal skeletal histology of an early bony fish *Psarolepis romeri* and their bearing on the evolution of rhombic scales and hard tissues // *PLoS One.* 2013. V. 8. № 4. e61485.
- Reissner E.* Über die Schuppen von *Polypterus* und *Lepidosteus* // *Arch. für Anat., Physiol. und Wiss. Medicin.* 1859. P. 254–268.
- Scholze F., Golubev V.K., Niedzwiedzki G. et al.* Early Triassic conchostracans (Crustacea: Branchiopoda) from the terrestrial Permian-Triassic boundary sections in the Moscow syncline // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2015. V. 429. P. 22–40.
- Scholze F., Golubev V.K., Niedzwiedzki G. et al.* Late Permian conchostracans (Crustacea, Branchiopoda) from continental deposits in the Moscow Syncline, Russia // *J. Paleontol.* 2019. V. 93. № 1. P. 72–97.
- Schultze H.-P.* Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Uebergang von Ganoïdzu Rundschuppen) // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 1966. V. 126. № 3. P. 232–314.
- Schultze H.-P.* Palaeoniscoidea-Schuppen aus dem Unterdevon Australiens und Kanadas und aus dem Mitteldevon Spitzbergens // *Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. Geol.* 1968. V. 16. P. 342–368.
- Schultze H.-P.* Ausgangsform und Entwicklung der rhombischen Schuppen der Osteichthyes (Pisces) // *Paläontol. Z.* 1977. V. 51. P. 152–168.
- Schultze H.-P.* Scales, enamel, cosmine, ganoine, and early osteichthyans // *C. R. Palevol.* 2016. V. 15. № 1–2. P. 83–102.
- Schultze H.-P.* Hard tissues in fish evolution: history and current issues // *Cybium.* 2018. V. 42. № 1. P. 29–39.
- Senay C., Boisclair D., Peres-Neto P.R.* Habitat-based polymorphism is common in stream fishes // *J. Animal Ecol.* 2015. V. 84. P. 219–227.
- Sire J.-Y., Géraudie J., Meunier F.J., Zylberberg L.* On the origin of ganoine: histological and ultrastructural data on the experimental regeneration of the scales of *Calamoichthys calabaricus* (Osteichthyes, Brachiopterygii, Polypteridae) // *Amer. J. Anat.* 1987. V. 180. № 4. P. 391–402.
- Trinajstić K.* Scale morphology of the Late Devonian palaeoniscoid *Moythomasia durgaringa* Gardiner & Bartram, 1977 // *Alcheringa.* 1999a. V. 23. P. 9–19.
- Trinajstić K.* Scales of palaeoniscoid fishes (Osteichthyes: Actinopterygii) from the Late Devonian of Western Australia // *Rec. Western Austral. Mus.* 1999b. V. 57. P. 93–106.

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–11. *Isadia arefievi* A. Minich, 2015, изолированные чешуи различных участков тела из типового местонахождения Элеонора (Россия, Вологодская обл., Великоустюгский р-н; верхневятский подъярус, саларевская свита); вид с внешней стороны, кроме фиг. 3 (внутренняя сторона): 1–3 – чешуи участка “В”, вблизи участка “С” (экз. ПИН, №№ 5676/1–3, соответственно); 4–7 – чешуи участка “С” (экз. ПИН, №№ 5676/4, 5676/5, 5652/405 и 5676/6 соответственно); 8, 9 – чешуи участка “D” (экз. ПИН, №№ 5676/7 и 8 соответственно); 10 – чешуя участка “G” (экз. ПИН, № 5652/406); 11 – чешуя участка “F” (экз. ПИН, № 5676/9). Длина масштабной линейки 0.5 мм.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–15. *Isadia arefievi* A. Minich, 2015, элементы чешуйного покрова из верхневятских местонахождений, вид снаружи кроме фиг. 14 (вид изнутри): 1, 2, 4 – чешуи участка “A”: 1 – экз. ПИН, № 5677/1; 2 – экз. ПИН, № 5652/815 (верхняя пермь, верхневятский подъярус, саларевская свита; Архангельская обл., Карпогорский р-н, мест. Раша); 4 – экз. ПИН, № 5652/304 (верхневятский подъярус, жуковский горизонт, обнорская свита, гороховецкая пачка; Влади-

мирская обл., Гороховецкий р-н, мест. Жуков Овраг-1-А); 3 – чешуя участка “В”, вблизи к участку “С”, экз. ПИН, № 5677/2 (мест. Раша); 5 – чешуи участка “В”, вблизи участка “С”, экз. ПИН, № 5652/305 (мест. Жуков Овраг-1-А); 6–8 – чешуи участка “С”, вблизи участка “В”: 6 – экз. ПИН, № 5652/611 (верхневятский подъярус, нефедовский или жуковский горизонт; Нижний Новгород, мест. Сартаково); 7 – экз. ПИН, № 5652/614 (верхневятский подъярус, жуковский горизонт, мест. Лагерный Овраг-1); 8 – экз. ПИН, № 5652/812 (мест. Раша); 9–11 – чешуи участка “D”: 9, 10 – экз. ПИН, №№ 5652/817 и 816 соответственно (мест. Раша); 11 – экз. ПИН, № 5652/616 (мест. Лагерный Овраг-1); 12 – чешуя из основания грудного плавника, экз. ПИН, № 5652/610 (мест. Сартаково); 13, 14 – чешуи участка “F”: 13 – экз. ПИН, № 5652/818 (мест. Раша); 14 – экз. ПИН, № 5652/302 (мест. Жуков Овраг-1-А); 15 – коньковая чешуя, экз. ПИН, № 5677/3 (мест. Раша).

Длина масштабной линейки 0.5 мм.

Squamation Morphology and Stratigraphic Distribution of *Isadia arefievi* A. Minich (Actinopterygii, Eurynotoidiformes)

A. S. Bakaev, V. V. Bulanov

A new morphotype of scales of the ray-finned fish order Eurynotoidiformes (Actinopterygii) is reported from the Upper Permian of Eastern Europe and assigned to species *Isadia arefievi* A. Minich, 2015 which was initially described based on isolated teeth. Scales of the new morphotype are found in five localities of the Late Vyatkian Stage, including uppermost Permian strata of the Zhukovian Regional Stage, characterized by the Vyazniki Tetrapod Assemblage (*Archosaurus rossicus* Tetrapod Zone). The scales of *I. arefievi* are closely similar to those of *I. opokiensis* A. Minich et Andrushkevich, 2017; which, together with data on the dental system, gives strength to the earlier hypothesis that both species belong within one phylogenetic lineage (*I. opokiensis*–*I. arefievi*). The new finds of *I. arefievi* point to a wide distribution of grazing herbivorous fishes in Vyatkian aquatic vertebrate communities.

Keywords: Actinopterygii, Eurynotoidiformes, *Isadia arefievi*, scales, Upper Permian, East-European Platform, stratigraphy

УДК 569.325:551.782.11

ОБЗОР ПИЩУХ РОДА ALLOPTOX (LAGOMORPHA, OCHOTONIDAE) ДОЛИНЫ ОЗЕР, ЦЕНТРАЛЬНАЯ МОНГОЛИЯ, С ОПИСАНИЕМ НОВОГО ВИДА

© 2021 г. М. А. Ербаева^{а, *}, Б. Баярмаа^б

^аГеологический институт Сибирского отделения РАН, Улан-Удэ, Россия

^бИнститут палеонтологии Монгольской академии наук, Улан-Батор, Монголия

*e-mail: erbajeva@ginst.ru

Поступила в редакцию 03.07.2020 г.

После доработки 25.08.2020 г.

Принята к публикации 27.08.2020 г.

Приводится обзор миоценовых пищух из рода *Alloptox* и описание *A. gobiensis* (Young) и *A. gudrunae* sp. nov. из местонахождений Долины Озер, Центральная Монголия. Новый вид относится к раннему миоцену, отличается от всех известных таксонов рода примитивным строением р3 и более мелкими размерами. Новая находка позволяет дополнить видовой состав рода *Alloptox* и проследить изменения в эволюционном ряду этой группы.

Ключевые слова: Lagomorpha, Ochotonidae, Alloptox, миоцен, Монголия, Центральная Азия

DOI: 10.31857/S0031031X21020045

ВВЕДЕНИЕ

Для миоценовой фауны млекопитающих Центральной Азии характерно значительное число таксонов зайцеобразных, представленных родами *Sinolagomys*, *Amphilagus*, *Bellatona*, *Bellatonoides*, *Alloptox*, *Ochotonoma*, *Ochotonoides* и *Ochotona*. Наибольшее разнообразие таксонов выявлено в составе рода *Alloptox*, ареал которого простирался в Евразии от Китая и Японии на востоке до Турции, Венгрии и Греции на западе. Представители этого рода многочисленны в местонахождениях Китая, Монголии, Казахстана и Турции, известны также в Японии, Греции, Венгрии, единичные остатки отмечены в Ливии (Boule et al., 1928; Young, 1932; Dawson, 1961; Ünay, Sen, 1976; Li, 1978; Qiu, Wang, 1981; Ербаева, 1981, 1988, 1994; Sen, 1990; Wu et al., 1991; Wu, 1995; Koliadimou, 1996; Qiu, 1996; Liu, Zheng, 1997; Sen et al., 1998; Ербаева, Тютюкова, 1998–1999; S. Wu, 2003; Wessels et al., 2003; Koufos, 2006; Erbajeva, 2007; Angelone, Hir, 2012; Tomida, 2012).

Впервые миоценовая пищуха *Ochotona gobiensis* Young, 1932 была описана из верхнетретичных отложений котловины Тунггур, Внутренняя Монголия (Китай) без указания местонахождения (Young, 1932). Позднее М. Кредой (Kretzoi, 1941) дал для *Ochotona gobiensis* новое родовое название *Metochotona* без описания признаков рода, что считается *nomen nudum*. На основе исследования новых материалов, собранных Цен-

тральноазиатской экспедицией Американского музея естественной истории на местонахождении Тайрум Нор провинции Тунггур, Внутренняя Монголия, М. Доусон ввела для *Ochotona gobiensis* новое родовое название *Alloptox* (Dawson, 1961) и определила новые сборы пищух из Тунггура как “*Alloptox near Alloptox gobiensis*”. Эта форма отличалась от номинативного вида несколько большими размерами. А.А. Гуреев (1964) отнес *Ochotona gobiensis* к роду *Paludotona* на основе сходства структуры жевательной поверхности зубов этого вида и *P. etruria* Dawson, 1959, известного из миоценовых отложений Италии. Ископаемые остатки, найденные в местонахождении Чандир 2 в Турции, были отнесены к виду *Alloptox cf. gobiensis* (Becker-Platen et al., 1975). Дальнейшие детальные исследования этой формы позволили выделить новый вид *A. anatoliensis* Ünay et Sen, 1976 (Ünay, Sen, 1976). Позднее более богатый материал был обнаружен в местонахождении Пазалар (средний миоцен Турции; Sen, 1990) и в Греции (Koliadimou, 1996; Vasileiadou, Koufos, 2005). В среднем миоцене *Alloptox* достиг ареала рода, где он был представлен видом *A. katinka* (Angelone, Hir, 2012). По размеру этот венгерский вид близок к *A. anatoliensis* из Турции, однако отличается строением зубов. *Alloptox* sp., близкий к турецкому виду, отмечен в Ливии (Wessels et al., 2003).

Наибольшее разнообразие представителей рода *Alloptox* установлено в Китае. В раннем миоцене существовали виды *A. sichongensis* Wu, 1995, известный из двух местонахождений округа Сыхун (Sihong) провинции Цзянсу, и *A. xichuanensis* Liu et Zheng, 1997 из провинции Хэнань. Более разнообразны и многочисленны таксоны пищуховых среднего миоцена. Различаются они не только морфологически, но и размерами. Самый крупный вид *A. gobiensis* известен из многочисленных местонахождений Китая (Young, 1932; Dawson, 1961; Wu et al., 1991; Qiu, 1996; Wu, 2003), средних размеров *A. chinghaiensis* Qiu, Li et Wang (Qiu et al., 1981) — из местонахождения Гицзя (Gijia) и мелкий вид *A. minor* Li, 1978 (Li, 1978) из Леншуйго (Lengshuigou).

Ископаемые остатки пищух рода *Alloptox* известны далеко за пределами Китая. Наиболее обильным и широко распространенным видом был *A. gobiensis*, ареал которого охватывал обширную территорию Китая, Монголии и Казахстана (Wu et al., 1991; Ербаева, 1981, 1988, 1994; Ербаева, Тютюкова, 1998–1999). Другие виды, вероятно, были эндемиками Китая; они имели лишь локальное распространение в регионе. В составе фауны поздних этапов раннего миоцена Японии обнаружена своеобразная форма (Tomida, 2012), которая отнесена к особому подроду и виду *Alloptox (Mizuhoptox) japonicus* Tomida, 2012.

Богатый материал по миоценовым пищухам, собранный в последние десятилетия в местонахождениях Долины Озер в Центральной Монголии, описан в настоящей статье. Фауна включает в себя два вида рода *Alloptox* — *A. gobiensis* и новый вид *A. gudrunae* sp. nov.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованный материал собран участниками Австрийско-Монгольской экспедиции в рамках проектов Австрийского Научного Фонда P-10505-GEO, P-15724-N06 и P-23061-N19 (рук. Г. Дакснер-Хёк) методом промывки осадков, включавших костные остатки; отдельные экземпляры также получены из поверхностных сборов. Происходят они из отложений нижнего миоцена (зоны D, D1/1, D1/2) Долины Озер, вскрывающихся в разрезах Улан Тологой (УТО-А/5), Ло (Лох-А/4), Унхэльцэг (УНХ-А/4) и Олон Овооны Хурэм в Центральной Монголии (ODO-B/1) (Höck et al., 1999; Daxner-Höck, Badamgarav, 2007).

Изученный материал хранится в Венском музее естественной истории (Вена, Австрия), представлен он фрагментами верхне- и нижнечелюстных костей и изолированными зубами. Типовые экземпляры и оригинальные материалы всех видов *Alloptox* из местонахождений Китая изучены М.А. Ербаевой в коллекционном фонде Ин-та

палеонтологии и палеоантропологии Академии наук Китая. Остатки *A. gobiensis* из ряда местонахождений Зайсанской впадины и Монголии (Улан Тологой) изучены в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН. Материалы по разнообразным с полевыми номерами из некоторых местонахождений Зайсанской впадины, собранные участниками Казахстано-Американской экспедиции, изучены М.А. Ербаевой в Национальном ин-те естественной истории, США.

Промеры зубов проводились по общепринятым стандартным методикам, даны в мм и приводятся в таблицах. Терминология зубов дана по Ш. Сен (Sen, 1990) и К. Ангелонэ (Angelone, Hir, 2012).

Авторы выражают искреннюю благодарность Г. Дакснер-Хёк и У. Гёлих (Венский музей естественной истории) за обсуждение материалов из Долины Озер и ценные консультации. М.Е. Ербаева выражает благодарность палеонтологам Ин-та палеонтологии и палеоантропологии Академии наук Китая Ли Ч.†, Ву В., Чу Ж., Ценг Ш., Жанг Ж. и Ли Ч., а также Р. Эмри, США, за предоставленную возможность работать с коллекционными материалами. Авторы благодарны рецензентам за ценные замечания и А.О. Аверьянову за сведения о лектотипе *Alloptox gobiensis*.

Использованные сокращения: ПИН — Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия; IVPP — Ин-т палеонтологии и палеоантропологии Академии наук Китая, Пекин, Китай; NHMW — Венский музей естественной истории, Вена, Австрия; ИЗК — Ин-т зоологии АН Казахстана, Алма-Ата; P — M — премоляры и моляры верхних зубов; p — m — премоляры и моляры нижних зубов; P1 — первый верхний резец; n — число изученных образцов; m — среднее значение промеров; min, max — минимальное и максимальное значения промеров; sd — стандартное отклонение; L, W — длина и ширина зубов; L tr — длина тригонида; W tr — ширина тригонида; L tal — длина талонида; W tal — ширина талонида; ant — антеролоф; hyp — гипострия.

К Л А С С MAMMALIA

О Т Р Я Д LAGOMORPHA

СЕМЕЙСТВО OCHOTONIDAE THOMAS, 1897

ПОДСЕМЕЙСТВО OCHOTONINAE THOMAS, 1897

Род *Alloptox* Dawson, 1961

Alloptox gobiensis (Young, 1932)

Ochotona gobiensis: Young, 1932, с. 255, рис. 1 а–с.

Metochotona nov. gen. *gobiensis*: Kretzoi, 1941, с. 111, рис. 2 А.

Alloptox near *Alloptox gobiensis*: Dawson, 1961, с. 6, рис. 1, 2.

Paludotona gobiensis: Гуреев, 1964, с. 221, рис. 102.

Alloptox gobiensis: Ербаева, 1981, с. 86, рис. 1, 2; 1988, с. 59, рис. 13, 8; Erbajeva, Daxner-Höck, 2014, с. 240, рис. 18₁₋₄.

Лектотип (обозначен в работе: Li, 1978, с. 143) – IVPP RV 32130.1-3, две зубные кости с р3-м3 и верхнечелюстная кость с P3-M1 от одного экземпляра; Китай, Внутренняя Монголия, котловина Тунггур; средний миоцен (MN 7–8), Тунггурий.

Описание (рис. 1). На P2 две входящие складки, P3 трапециевидной формы с выпуклым передним краем. Задний край M2 выпрямленный. На р3 одна задне-внутренняя складка, на наружной стороне зуба складки варьировать от одной до трех. Вышеуказанные признаки составляют диагноз вида.

Размеры варьируют от средних до крупных (табл. 1, 2). Верхние зубы изогнуты кнаружи. На P2 складки заполнены обильным цементом (рис. 1, и–л). P3 крупный (рис. 1, м–с), гипострия мелкая с небольшим количеством цемента, парафлекса глубокая, заполнена цементом, антеролоф длинный, достигает 2/3 ширины зуба. Эмаль развита на переднем и внутреннем краях зуба. На P4, M1 и M2 гипострия глубокая (рис. 1, т, у), эмаль на всех зубах хорошо развита на передней стороне конидов.

Нижнечелюстная кость типичного для пищух строения. Диастемный отдел короткий. Угол симфиза широкий. Резец проходит до тригонид м2, образуя на внутренней и наружной сторонах челюсти заметную выпуклость.

Зуб р3 треугольной формы; тригонид, состоящий из антероконид и протоконид, длинный, узкий, внутренний край его выпрямленный, в связи с чем антероконид имеет ромбовидную форму с заостренной вершиной (рис. 1, а–з). На наружной стороне тригонид имеют две складки, глубина которых варьирует; передняя складка мелкая без цемента, задняя с цементом. Талонид отделен от тригонид глубокими складками, заполненными обильным цементом. Внутренний край талонид длиннее наружного, выпрямленный, однако у отдельных особей имеется мелкая складка; наружный край закругленный. На р4 талонид несколько шире тригонид (рис. 1, ф), на m1-m2 ширина тригонид и талонид равны по величине, соединены они цементом. На задней стенке тригонид этих зубов, как и у всех древних пищух, имеется клиновидный выступ. Зуб m3 состоит из одного сегмента овальной формы.

Сравнение. Пищуха из Долины Озер сходна по размеру и структуре зубов с *A. gobiensis* (Young, 1932) и “*Alloptox* near *A. gobiensis* Dawson, 1961” из местонахождений провинции Тунггур Внутренней Монголии и других регионов Китая, а также местонахождений Казахстана. От *A. japonicus* отличается несколько меньшими размерами и строением третьего премоляра (р3); у монгольской формы антероконид зуба имеет ромбовидную форму, у японской – овальную с

Таблица 1. Промеры верхних зубов *Alloptox gobiensis* (Young), в мм

Промеры	n	m	min	max	sd
P2 L	3	1.117	1	1.2	0.104
P2 W	3	1.817	1.6	2	0.202
P3 L	21	1.876	1.5	2.05	0.138
P3 W	20	3.163	2.5	3.65	0.290
P3 ant	20	2.008	1.7	2.7	0.232
P4 L	6	1.942	1.85	2.1	0.092
P4 W	6	3.475	3	3.75	0.252
P4 hyp	6	2.35	1.9	2.6	0.272
M1 L	6	1.8	1.35	2	0.249
M1 W	6	3.075	2.6	3.5	0.405
M1 hyp	6	2.233	1.8	2.6	0.339
M2 L	5	1.61	1.5	1.85	0.143
M2 W	5	2.4	2.25	2.6	0.146
M2 hyp	5	1.77	1.25	2.15	0.355

Таблица 2. Промеры нижних зубов *Alloptox gobiensis* (Young), в мм

Промеры	n	m	min	max	sd
p3 L	16	1.844	1.5	2.15	0.186
p3 W	16	1.897	1.6	2.25	0.183
p4 L	13	1.892	1.65	2	0.112
p4 L tr	13	1.073	0.85	1.2	0.093
p4 W tr	13	1.9	1.75	2.2	0.124
p4 L tal	13	0.823	0.7	0.9	0.067
p4 W tal	13	2.008	1.7	2.25	0.159
m1 L	3	2.067	2	2.2	0.115
m1 L tr	3	1.1	1	1.25	0.132
m1 W tr	3	2.05	1.9	2.15	0.132
m1 L tal	3	0.9	0.8	1	0.1
m1 W tal	3	2.083	1.8	2.3	0.257
m2 L	2	2.15	2.1	2.2	0.071
m2 L tr	2	1.175	1.15	1.2	0.035
m2 W tr	2	2.075	2	2.15	0.106
m2 L tal	2	0.9	0.85	0.95	0.071
m2 W tal	2	2.125	2.05	2.2	0.106

гладкими краями. Пищуха из Долины Озер по размерам близка к *A. anatoliensis* и *A. katinkaе*, но отличается строением тригонид р3. У последних антероконид прямоугольных очертаний с закругленными углами, у монгольской формы – ромбовидный. Кроме того, на внешнем крае р3 пищухи из Долины Озер три входящие складки, в то время как у *A. anatoliensis* и *A. katinkaе*, как и у *A. chinghajensis* – только две. От мелких видов из

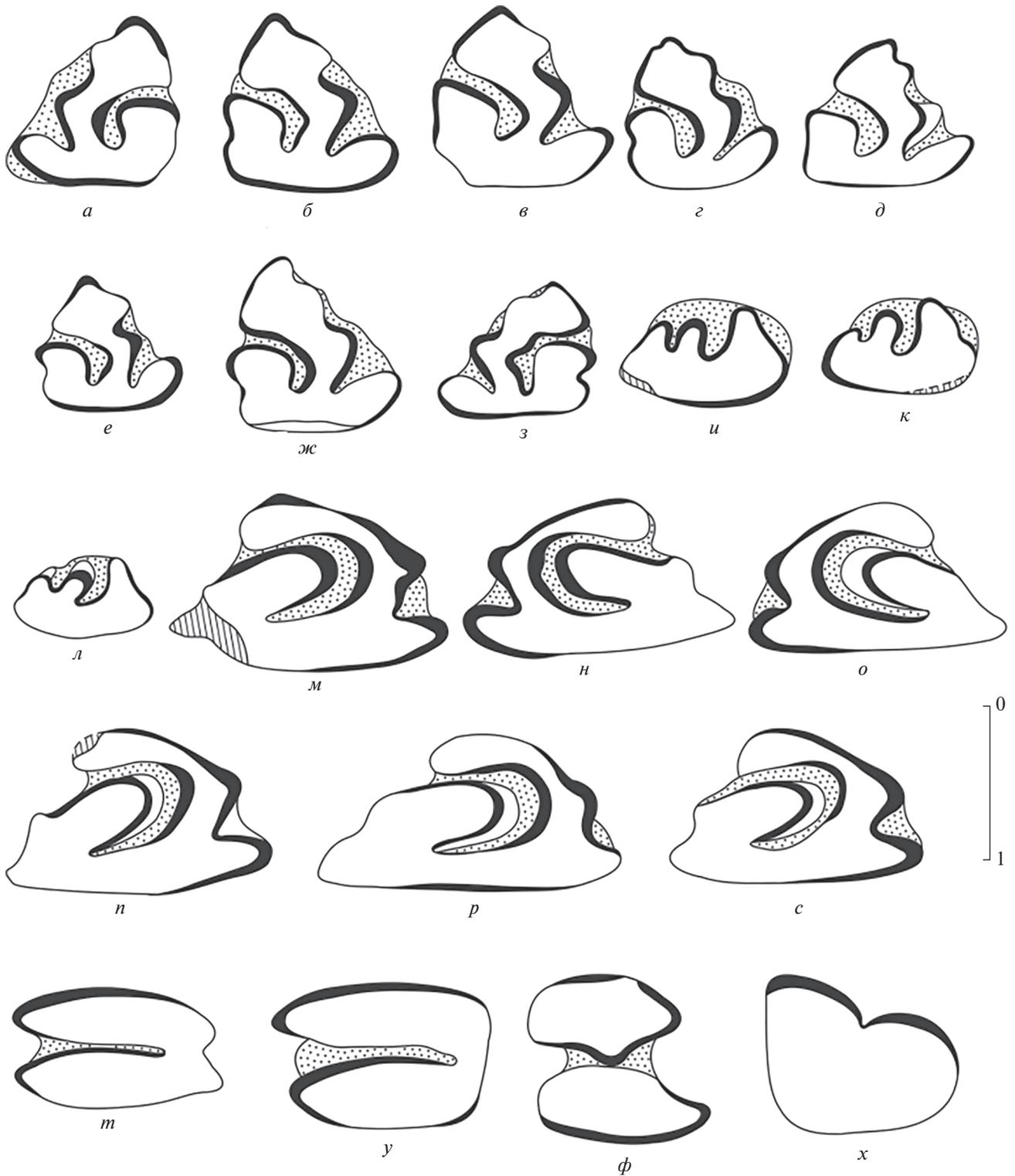


Рис. 1. *Alloptox gobiensis* (Young, 1932), зубы, вид со стороны жевательной поверхности: *а, з* – левый р3 (экз. NHMW, №№ 2011/0182/0005, 0008); *б–ж* – правый р3 (экз. NHMW, №№ 2011/0182/0003, 0004, 0053, 0006, 0007, 0036); *и–л* – правый P2 (экз. NHMW, №№ 2011/0182/0001, 0002, 0054); *м, н–с* – правый P3 (экз. NHMW, №№ 2011/0182/0038, 0010, 0009, 0055); *н, о* – левый P3 (экз. NHMW, №№ 2011/0182/0012, 0011); *т* – левый M2 (экз. NHMW, № 2011/0182/0040); *у* – левый M1 (экз. NHMW, № 2011/0182/0039); *ф* – правый р4 (экз. NHMW, № 2011/0182/0032); *х* – левый П1 (экз. NHMW, № 2011/0182/0041); Монголия, местонахождение Улан Тологой (УТО-А/5, УТО-А/6); нижний миоцен.

Китая и нового вида из Монголии отличается более крупными размерами и обилием цемента, покрывающего зуб по периметру.

Распространение. Центральная Монголия, Долина Озер, свита Лу, нижний миоцен, зона D 1/2 (Улан Тологой, УТО-А/5; Ло, ЛОН-А/2, -А/4, -А/5); зона D 1/1 (Олон Овооны Хурэм, ОДО-А/2) (Дахнер-Нёкк et al., 2017); Китай, провинция Тунггур; Казахстан, Зайсанская впадина.

Материал. Долина Озер, местонахождение Улан Тологой (УТО-А/5, УТО-А/6): три P2 (экз. NHMW, №№ 2011/0182/0001, 0002, 0054); шесть P3 (экз. NHMW, № 2011/0182/0009-0012, 0038, 0055); один M1 (экз. NHMW, № 2011/0182/0039); один M2 (экз. NHMW, № 2011/0182/0040); один первый верхний резец (экз. NHMW, № 2011/0182/0041); десять р3 (экз. NHMW, №№ 2011/0182/0001-0008, 0036, 0053); один р4 (экз. NHMW, 2011/0182/0032); изолированные зубы (экз. NHMW, № 2011/0182/0013-0035, 0042–0052, 0056–0134); местонахождение Ло (ЛОН-А/4): зубы (экз. NHMW, № 2011/0183/0001–0004); местонахождение Олон Овооны Хурэм (ОДО-А/2): два р3 (экз. NHMW, №№ 2011/0184/0001, 0002); один P3 (экз. NHMW, № 2011/0184/0003); изолированные зубы (экз. NHMW, № 2011/0182/0004–0012).

Alloptox gudrunae Erbajeva, sp. nov.

Alloptox cf. gobiensis: Моськина, Ербаева, 1979, с. 121–122, рис. 1.

Alloptox cf. minor: Ербаева, Тюткова, 1998–1999, с. 136; Erbajeva, Дахнер-Нёкк, 2014, с. 242, рис. 19.

Alloptox minor: Erbajeva, 2007, с. 168.

Название вида в честь Гудрун Дакснер-Хёк, руководителя Австрийско-Монгольских палеонтологических проектов, внесшей огромный вклад в сбор и изучение фауны млекопитающих Монголии.

Голотип – NHMW, № 2011/0186/0001; правый р3 (рис 2, б); Центральная Монголия, Долина Озер, местонахождение Унхэльцэг (UNCH-А/4); нижний миоцен, зона D, свита Лу.

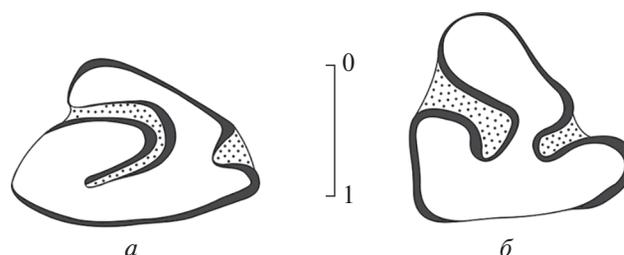


Рис. 2. Alloptox gudrunae sp. nov., нижний миоцен Монголии, зубы, вид со стороны жевательной поверхности: *a* – экз. NHMW, № 2010/0185/0001, правый P3; местонахождение Олон Овооны Хурэм (ОДО-В/1); *б* – голотип NHMW, № 2011/0186/0001, правый р3; местонахождение Унхэльцэг (UNCH-А/4).

Описание (рис. 2). Пищуха мелких размеров; р3 треугольной формы (рис. 2, б), тригонид узкий и короткий, отделен от талонида глубокими входящими складками, заполненными цементом. Талонид широкий, с выпрямленным внутренним и закругленным внешним краем. Передний и внутренний края тригонид овально-округлые, наружный – со слабо выраженной выемкой, практически выпрямленный. Парафлексид глубже гипофлексида, он направлен к задне-наружному краю зуба, но резко поворачивает в сторону основания зуба. Эмаль хорошо развита по всему периметру зуба, однако, тонкая на переднем и заднем краях.

Зуб P3 треугольных очертаний (рис. 2, а), передний край выпуклый, гладкий. Протокон и метакон имеют заостренные края, гипострия с небольшим количеством цемента. Наружный край зуба закругленный, основание слабовыпуклое. Эмаль развита по всему периметру зуба, тонкая на заднем крае. Антеролоф длинный, до 3/4 ширины зуба. Парафлексус начинается и заканчивается на уровне 1/4 ширины зуба, заполнен цементом.

Размеры. См. табл. 3.

Сравнение. Alloptox gudrunae sp. nov. отличается от крупных представителей рода – *A. gobiensis*, “*A. near A. gobiensis*”, *A. anatoliensis*, *A. japonicus*, *A. katinkae* и *A. chinghaiensis* более

Таблица 3. Промеры зубов Alloptox gudrunae Erbajeva sp. nov.

	№ образцов	р3 длина	р3 ширина	P3 длина	P3 ширина
1	NHMW 2011/0186/0001 (голотип)	1.4	1.7		
2	NHMW 2011/0185/0001			1.3	1.9
3	ИЗК 35 (К-39) 939	1.47	1.68		
4	ГИН 2019/0003/0001	1.75	2.0		

мелкими размерами и примитивным строением зубов, особенно р3. От таксонов мелких размеров — *A. minor*, *A. xichuanensis*, *A. sihongensis*, р3 которых варьирует в пределах 1.2–1.4 мм, отличается отсутствием каких-либо входящих складок на тригониде р3 (Liu, Zheng, 1997, табл. 1, фиг. 2). По морфологическим признакам зубов описываемая форма, несомненно, принадлежит к роду *Alloptox*, но отличается от всех видов примитивным строением р3, что позволяет считать ее наиболее ранней, архаичной формой в эволюционном ряду группы *Alloptox*.

З а м е ч а н и я. К виду *A. gudrunae* sp. nov. мы относим пищуху из позднемиоценового местонахождения Маковка, юго-западная Калба, Казахстан (экз. ГИН СО РАН, № 2019/0003/0001) (Моськина, Ербаева, 1979), а также мелкую форму из местонахождения точка “Ы” (К-39) в Зайсанской впадине (Казахстан), которая ранее была определена как *Alloptox* cf. *minor* (Ербаева, Тютюкова, 1998–1999). Эти формы имеют р3 со сходной архаичной структурой, как и голотип. Однако пищуха из Маковки несколько крупнее монгольской. Можно предположить, что этот вид, при сохранении примитивной структуры зуба, продолжал существовать до позднего миоцена.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний миоцен Центральной Монголии (Долина Озер): местонахождения Унхэльцэг (зона D) и Олон Овооны Хурэм (зона D1/1; Daxner-Höck et al., 2017); Казахстан, юго-западная Калба, павлодарская свита (поздний миоцен); Зайсанская впадина, точка “Ы”, сарыбулакская свита (средний миоцен).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из местонахождения Олон Овооны Хурэм (ODO-B/1) один РЗ NHMW 2011/0185/0001; местонахождение Маковка (Казахстан): один р3 (экз. ГИН СО РАН, 2019/0003/0001); местонахождение точка “Ы”: один р3 (колл. Ин-та зоологии АН Казахстана, № 35 (К-39) 939).

ОБСУЖДЕНИЕ

Начало неогена охарактеризовалось в Евразии усилением похолодания и аридизации климата, что привело к формированию и расширению открытых степных и пустынных ландшафтов. На равнинных пространствах от Южной Украины до Северного Казахстана и в аридных областях Азии широкое распространение получили лесостепи и саванностепи (Синицын, 1965). Это вызвало значительные изменения в биоте Центральной Азии (Harzhauser et al., 2017). В Монголии на смену олигоценовым таксонам зайцеобразных *Desmatolagus*, *Bohlinotona* и архаичным *Sinolagomys* пришли новые роды *Bellatona* и *Alloptox*, полностью утратившие корни щечных зубов. Отсутствие орографических барьеров способствовало

миграции и обширному расселению млекопитающих в Евразии, в частности, оленей (Вислобокова, 1990) и зайцеобразных. В Европе в раннем миоцене появились европейские эндемики, представленные родами *Lagopsis* и *Albertona*. В Азии в это время продолжали существовать прогрессивные виды рода *Sinolagomys* и получили расцвет роды *Bellatona* и *Alloptox*. Благоприятные ландшафтно-климатические условия привели к широкой адаптивной радиации пишуховых в Азии. В раннем миоцене существовало четыре вида рода *Alloptox*, и по два вида в составе родов *Bellatona* и *Sinolagomys*. В среднем миоцене представители рода *Alloptox* значительно расширили свой ареал, они проникли в Турцию, Венгрию и Грецию. Общее направление в эволюции пишуховых шло по пути полной утраты корней, развития гипсодонтии и увеличения площади трущей поверхности зубов, что было обусловлено, вероятно, переходом к питанию жесткой растительной пищей, настриганию растений и перетиранию их зубами. Усложнение структуры жевательной поверхности прослеживается в морфологии зубов как рода *Alloptox*, так и *Bellatona*. Так, на верхних зубах представителей этих родов глубина гипострии постепенно увеличивается, проходя почти до наружного края зубов; у олигоценовых форм *Sinolagomys* она достигала только середины ширины зуба. Все зубы постепенно приобретают острые режущие края. Произошли изменения и в строении нижних зубов: они укорачиваются в переднезаднем направлении, становятся более широкими; гладкие закругленные передние края р3 постепенно становятся заостренными. Постепенно увеличивается длина тригониды. На его наружном крае появляются дополнительные эмалевые складки с цементом и без него, что характерно для прогрессивных морфотаксонов *Alloptox gobiensis* Монголии и Китая. В составе рода *Alloptox* наиболее архаичной формой является *A. gudrunae* sp. nov. с примитивной структурой р3 и мелкими размерами. В дальнейшем происходит постепенное увеличение размеров и усложнение структуры зубов, что можно проследить в линии *A. gudrunae* sp. nov.—*A. chingahiensis*—*A. gobiensis*. Находка в Казахстане свидетельствует о том, что род *Alloptox* дожил до конца миоцена.

* * *

Исследования выполнены в рамках государственного задания ГИН СО РАН по проекту IX.127.1.5. “Динамика биогеоценозов...”, № Гос. рег. АААА-А16-116121550056-9 и частично — проекта РФФИ, № 20-05-00163.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вислобокова И.А. Ископаемые олени Евразии. М.: Наука, 1990. 208 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 240).
- Гуреев А.А. Млекопитающие, зайцеобразные. М.—Л.: Наука, 1964. 276 с. (Фауна СССР. Т. 3. Вып. 10).
- Ербаева М.А. Миоценовые пищухи Монголии // Ископаемые позвоночные Монголии. М.: Наука, 1981. С. 89–98 (Тр. ССМПЭ. Вып. 15).
- Ербаева М.А. Пищухи кайнозоя (таксономия, систематика и филогения). М.: Наука, 1988. 224 с.
- Ербаева М.А. Стратиграфическое распространение зайцеобразных (Lagomorpha, Mammalia) в третичных отложениях Зайсанской впадины (Восточный Казахстан) // Палеотериология / Ред. Соколов В.Е. М.: Наука, 1994. С. 65–78.
- Ербаева М.А., Тюткова Л.А. Пищуховые (Lagomorpha) из местонахождений Зайсанской впадины (Восточный Казахстан) // Селевения. Алматы, 1998–1999. С. 134–139.
- Москина О.Д., Ербаева М.А. Первая находка остатков Аллортох (Lagomorpha – зайцеобразные) в СССР // Геол. и геофиз. 1979. № 6. С. 119–121.
- Синицын В.М. Древние климаты Евразии. Ч. 1. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. 167 с.
- Angelone C., Hir J. *Alloptox katinkae* sp. nov. (Lagomorpha: Ochotonidae), westernmost Eurasian record of the genus from the early Middle Miocene vertebrate fauna of Litke 2 // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2012. Bd 264. P. 1–10.
- Becker-Platen J.D., Sickenberg O., Tobien H. Die Gliederung der känozoischen Sedimente der Türkei nach Vertebraten-Faunengruppen // Geol. Jb. B. 1975. H. 15. S. 19–45.
- Boule M., Breuil H., Licent E., Teilhard P. Le paleolitique de la Chine // Arch. Inst. Paléontol. Hum. 1928. V. 4. P. 1–138.
- Dawson M.R. On two ochotonids (Mammalia, Lagomorpha) from the later Tertiary of Inner Mongolia // Amer. Mus. Novit. 1961. № 2061. P. 1–15.
- Daxner-Höck G., Badamgarav D. Geological and stratigraphic setting // Oligocene–Miocene vertebrates from Valley of Lakes (Central Mongolia): Morphology, phylogenetic and stratigraphic implications / Ed. G. Daxner-Höck. Wien: Naturhist. Mus., 2007. P. 1–24 (Ann. Naturhist. Mus. Wien. Bd 108A).
- Daxner-Höck G., Badamgarav D., Barsbold R. et al. Oligocene stratigraphy across the Eocene and Miocene boundaries in the Valley of Lakes (Mongolia) // Palaeodiv. Palaeoenvir. 2017. V. 97. P. 111–218.
- Erbajeva M.A. Lagomorpha (Mammalia): preliminary results // Oligocene–Miocene vertebrates from Valley of Lakes (Central Mongolia): morphology, phylogenetic and stratigraphic implications / Ed. G. Daxner-Höck. Wien: Naturhist. Mus., 2007. P. 165–171 (Ann. Naturhist. Mus. Wien. Bd 108A).
- Erbajeva M.A., Daxner-Höck G. The most prominent Lagomorpha from the Oligocene and Early Miocene of Mongolia // Ann. Naturhist. Mus. Wien. Ser. A. 2014. Bd 116. P. 215–245.
- Harzhauser M., Daxner-Höck G., Erbajeva M. et al. Oligocene and early Miocene mammal biostratigraphy of the Valley of Lakes in Mongolia // Palaeodiv. Palaeoenvir. 2017. V. 97. P. 219–231.
- Höck V., Daxner-Höck G., Schmid H.P. et al. Oligocene–Miocene sediments, fossils and basalts from the Valley of Lakes (Central Mongolia) – An integrated study // Mitt. Oesterr. Geol. Ges. 1999. V. 90. P. 83–125.
- Koliadimou K.K. Paleontological and biostratigraphical study of the Neogene/Quaternary micromammals of Mygdonia basin (Macedonia, Greece). Unpubl. PhD Thes. Thessaloniki: Thessaloniki Univ., 1996. 465 p.
- Koufos G.D. The Neogene mammal localities of Greece: faunas, chronology and biostratigraphy // Hellen. J. Geosci. 2006. V. 41. P. 183–214.
- Kretzoi M. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Gombaszög // Ann. Mus. Nat. Hung. Miner. Geol. Palaeontol. 1941. V. 34. S. 105–138.
- Li C. Two new lagomorphs from the Miocene of Lantian, Shensi // Prof. Pap. Stratigr. Palaeontol. 1978. № 7. P. 143–146.
- Liu L., Zheng Sh. Note on the Late Cenozoic lagomorphs of Danjiang reservoir area in Hubei and Henan // Vertebr. Palasiat. 1997. V. 35. P. 130–144.
- Qiu Z. Middle Miocene Micromammalian Fauna from Tunggur, Nei Mongol. Beijing, 1996. 214 p.
- Qiu Z., Li C., Wang S. Miocene mammalian fossils from Xining Basin, Qinghai // Vertebr. Palasiat. 1981. V. 19. P. 156–173.
- Sen S. Middle Miocene lagomorphs from Pasalar, Turkey // J. Human Evol. 1990. V. 19. P. 455–461.
- Sen S., Seyitoglu G., Karadenizli L. et al. Mammalian biochronology of Neogene deposits and its correlation with the lithostratigraphy in the Chankiri-Corum Basin, central Anatolia, Turkey // Ecl. Geol. Helv. 1998. V. 91. P. 307–320.
- Tomida Y. New species of *Alloptox* (Lagomorpha, Ochotonidae), first record of the genus in Japan, and subgeneric distinction // Paleontol. Res. 2012. V. 16. P. 19–25.
- Ünay E., Sen S. Une nouvelle espèce d'*Alloptox* (Lagomorpha, Mammalia) dans le Tortonien d'Anatolie // Bull. Miner. Res. Explor. Inst. Turkey. 1976. V. 85. P. 145–149.
- Vasilieiadou K., Koufos G.D. The micromammals from the Early/Middle Miocene locality of Antonios, Chalkidiki, Greece // Ann. Paléontol. 2005. V. 91. P. 197–225.
- Wessels W., Feifar O., Peláez-Campomanes P. et al. Miocene small mammals from Jebel Zelten, Libya // Coll. Paleontol. 2003. V. 1. P. 699–715.
- Wu Sh. The cranial morphology and phylogenetic relationship of *Alloptox gobiensis* (Lagomorpha, Ochotonidae) // Vertebr. Palasiat. 2003. V. 41. P. 115–130.
- Wu W. The Aragonian vertebrate fauna of Xiacaowan, Jiangsu – 9. Ochotonidae (Lagomorpha, Mammalia) // Vertebr. Palasiat. 1995. V. 33. P. 47–60.
- Wu W., Ye J., Zhu B. On *Alloptox* (Lagomorpha, Ochotonidae) from the Middle Miocene of Tongxin, Ningxia Hui Autonomous Region, China // Vertebr. Palasiat. 1991. V. 29. P. 204–229.
- Young C.C. On a new ochotonid from north Suiyuan // Bull. Geol. Soc. China. 1932. V. 11. P. 255–258.

A Review of the Genus *Alloptox* (Lagomorpha, Ochotonidae) from Valley of Lakes, Central Mongolia, with Description of a New Species

M. A. Erbajeva, B. Bayarmaa

The paper deals with the review and descriptions of the Miocene ochotonids *Alloptox gobiensis* (Young) and *A. gudrunae* sp. nov. from the localities of the Valley of Lakes in the Central Asia. The new species is of the early Miocene age, it differs from all known taxa of the genus *Alloptox* by its primitive structure of p3 and by the smaller size. This new form complements the composition of the genus *Alloptox* and allows tracing the evolutionary development of these taxa.

Keywords: Lagomorpha, Ochotonidae, *Alloptox*, Miocene, Mongolia, Central Asia

УДК 561.5.016

PSEUDOSCHIZAEA SP. ИЗ РАННЕЙ ЮРЫ ИТАЛИИ: СТРОЕНИЕ И СРАВНЕНИЕ

© 2021 г. М. В. Теклева^а, * , С. В. Полева^б, О. А. Гаврилова^с, Г. Роги^д, М. Нери^е

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

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

^сБотанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

^дИнститут наук о Земле, Падуа, Италия

^еМузей естественной истории Виньола, Виньола, Италия

*e-mail: tekleva@mail.ru

Поступила в редакцию 27.12.2019 г.

После доработки 31.03.2020 г.

Принята к публикации 22.05.2020 г.

Исследована дисперсная палиноморфа *Pseudoschizaea* sp. неизвестного родства из юрских отложений Италии с помощью светового, конфокального, флуоресцентного, сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов. Проведено сравнение со спорами мхов и грибов, цистами водорослей и яйцами червей. Сходный характер скульптуры поверхности оболочки спор и цист наблюдается у некоторых водорослей и грибов, сходный размерный ранг также обнаружен в этих группах. Поперечная исчерченность однослойной оболочки, наблюдаемая у *Pseudoschizaea*, пока не обнаружена у исследованных с помощью трансмиссионного электронного микроскопа спор грибов и цист водорослей, хотя в отдельных слоях оболочек некоторых представителей водорослей наблюдаются каналы. Обсуждается возможное родство и экология продуцентов данной палиноморфы.

Ключевые слова: Jurassic, *Pseudoschizaea*, ультраструктура оболочки, цисты водорослей, споры грибов

DOI: 10.31857/S0031031X2102015X

ВВЕДЕНИЕ

Сфероидальные и эллипсоидальные уплощенные палиноморфы с характерным концентрическим ребристым рисунком поверхности и размером около 35–40 мкм представлены в отложениях разной природы, разных географических областей и разного возраста (начиная с палеозоя практически до настоящего времени) и объединяются под родовым названием *Pseudoschizaea* Thiergart et Frantz ex R. Potonie emend. или под группой родов *Pseudoschizaea*, *Circulisporites* de Jersey, *Concentricystes* Rossignol и *Chomotriletes* Naumova. Несмотря на это, данные палиноморфы до настоящего времени были в основном изучены только на световом уровне (СМ), реже с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), и предположения об их родственных связях довольно умозрительны. Это значительно обедняет интерпретацию отложений, где встречаются эти остатки (учитывая их широкое распространение), и понимание экологии и эволюции организмов, которые могли продуцировать подобный тип палиноморф. Возможные интерпретации данной палиноморфы разными авторами включают споры высших растений, цисты водорослей, споры

грибов, яйца ряда групп беспозвоночных (см., напр., обзор в: Scott, 1992). Для аккуратной интерпретации этих палиноморф необходимо их детальное изучение в световых и электронных микроскопах с получением максимального объема информации, что явилось целью настоящей работы.

Исследование поддержано грантом РФФИ № 17-04-01094 для М.Т. и С.П., исследования в Центре коллективного пользования научным оборудованием “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” БИН РАН проводились в рамках госзадания № ААА-А18-118031690084-9. Авторы благодарны В.Ф. Тарасевич (БИН РАН) и Н.Е. Завьяловой (ПИН РАН) за ценные замечания, М. Брейгиной и Н. Максимова (каф. физиологии растений МГУ) за помощь в работе на флуоресцентном микроскопе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученный образец происходит из отложений свиты Ротцо (*Rotzo Formation*) недалеко от с. Беллори, пров. Верона, северо-восток Италии (рис. 1). Эта свита относится к группе Калкари Гриджи

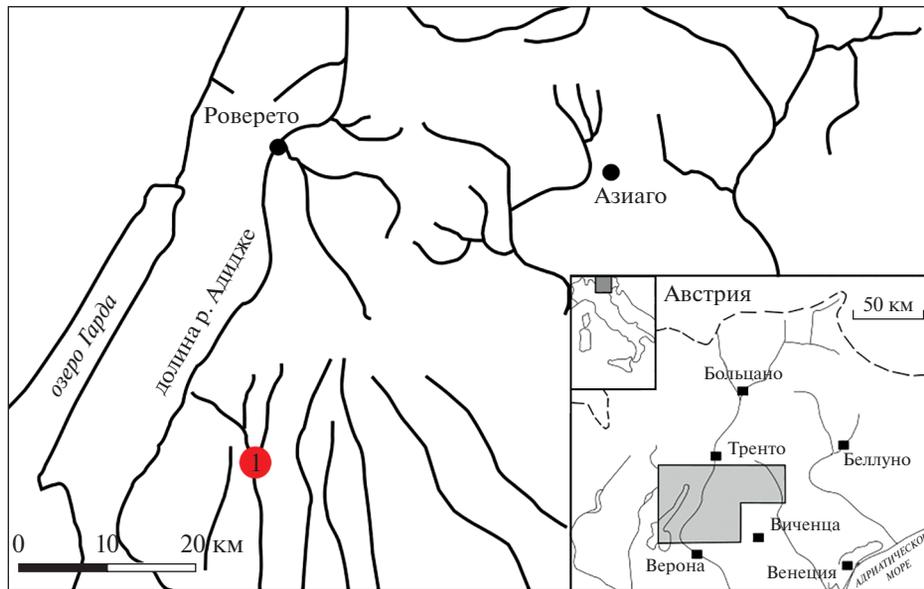


Рис. 1. Карта с расположением местонахождения Беллори (1).

(Calcari Grigi), из нее описаны ископаемые остатки моллюсков, фораминифер, растений из янтаря и отпечатки следов динозавров (Wesley, 1956, 1958; Bosellini et al., 1971; Clari, 1975; Avanzini et al., 2006; Neri et al., 2017). Возраст двух слоев с углистой глиной, содержащих *Pseudoschizaea*, соответствует плинсбаху (см. подробнее в: Neri et al., 2017, 2018; рис. 2). Состав и процентное содержание палинологического комплекса приведены в работе М. Нери с соавт. (Neri et al., 2017). Для палиноморфологического анализа образцы были подготовлены по стандартной методике, отмачиваются и обработаны с помощью HCl, HF и HNO₃. Полученный после промывки и просеивания осадок был заключен в глицерин для дальнейших исследований. Палинологический анализ данного образца выявил содержание гладких и орнаментированных спор, принадлежащих папоротникообразным, и пыльцевых зерен *Circumpolles*.

Образец просматривался под световым микроскопом Olympus CX41, обнаруженные палиноморфы *Pseudoschizaea* переносились поодиночке на новое предметное стекло в каплю глицерина. Дальнейшая обработка для СМ, СЭМ и трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) проведена согласно методике, описанной в монографии Н.Е. Завьяловой с соавт. (Zavialova et al., 2018). Столик для СЭМ с перенесенными на него пыльцевыми зёрнами напылялся золотом и изучался с помощью СЭМ TESCAN VEGA-II XMU (ускоряющее напряжение 30 кВ). Ультратонкие срезы были сделаны с помощью ультратома Leica UC6. Часть срезов были дополнительно контрастированы цитратом свинца и уранил ацетатом и

изучены с помощью ТЭМ Jeol 100 В и Jeol 1011 (ускоряющее напряжение 80 кВ). Другая часть срезов была изучена без дополнительного контрастирования на тех же микроскопах. Пыльцевые зёрна были также изучены с помощью конфокального (КЛСМ) микроскопа LSM 780 [методика описана в работе О.А. Гавриловой с соавт. (Gavrilova et al., 2018)]. Всего было исследовано в СМ, СЭМ и ТЭМ 15 палиноморф.

Споры и цисты водорослей из юрских отложений России и девонских отложений Польши были использованы в сравнительных целях при изучении автофлуоресценции клеточных стенок с помощью флуоресцентного микроскопа (ФМ). Для изучения автофлуоресценции использовали исследовательский микроскоп Axioplan 2 imaging MOT, цифровую камеру AxioCam HRC и пакет программ AxioVision 4.7 (Zeiss, Германия). Флуоресценцию возбуждали ртутной лампой. Для анализа флуоресценции использовали разные блоки фильтров. Для автофлуоресценции возбуждение — в диапазоне 540–552 нм, регистрация — при длинах волн > 590 нм, применяемых при регистрации автофлуоресценции спорополлениновых оболочек современных и ископаемых пыльцы и спор (Matveyeva et al., 2012). Измерения исследованных палиноморф сделаны в СМ, СЭМ и ТЭМ. В статье использована терминология М. Хессе с соавт. (Hesse et al., 2009). В работе применялось оборудование Центра коллективного пользования ПИН РАН (СМ и СЭМ), биологического фак-та МГУ им. М.В. Ломоносова (ТЭМ, ФМ) и Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова (КЛСМ) в Центре коллективного пользования научным

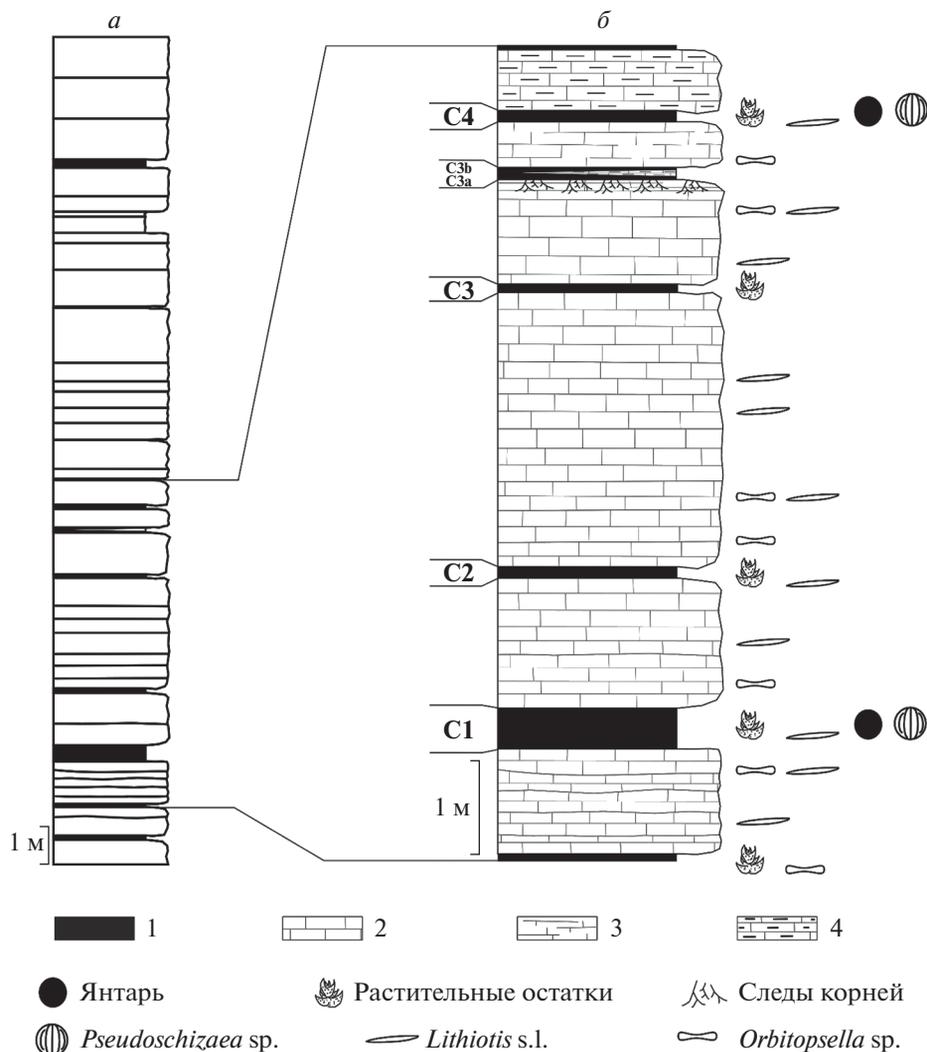


Рис. 2. Схема изученной части разреза: *a* – схема разреза; *б* – часть разреза, содержащая слои с янтарем. Обозначения: 1) глина, богатая органическим веществом и углем, 2) известняк массивный, от серого до желтого цвета, 3) тонкозернистый известняк, 4) мергелевый известняк. C1–C4 – отобранные образцы, C1 – изученный образец.

оборудованием “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” БИН РАН.

Изученный образец №C1, хранится в Ин-те наук о Земле, Падуя, Италия.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

СМ. Палиноморфа эллипсоидальная (рис. 3, *a*, *б*, *г*) или сфероидальная (рис. 3, *в*, *д*, *е*), 37.3 (30.7–44.8) × 47.0 (42.3–50.8) мкм, уплощенная. Поверхность представлена характерным концентрическим ребристым рисунком, “завернутым” вокруг располагающегося в центральной области эллиптического (редко округлого) участка. На поверхности встречаются редкие, иногда довольно крупные, нерегулярно расположенные перфорации (рис. 4, *a–e*). Никаких следов апертуры или

сходной структуры не выявлено. Оболочка относительно толстая, однослойная.

СЭМ. Размеры палиноморфы в СЭМ: 35.9 (30.4–41.4) × 47.2 (42.8–52.2) мкм. Скульптура поверхности ребристая, с редкими, иногда довольно крупными, нерегулярно расположенными перфорациями (рис. 4, *a–e*), ширина ребер варьирует от 0.14 до 0.21 мкм (рис. 4, *ж–и*).

ТЭМ. Оболочка неравномерной толщины по периметру (рис. 5, *a–г*), в среднем 1.35 (0.2–4.1) мкм. Ультраструктура оболочки состоит из одного гомогенного слоя неравномерной толщины с “зубцами” как с наружной, так и с внутренней сторон. Большая толщина обычно наблюдается в латеральных областях палиноморфы (рис. 5, *д–ж*). Наружные “зубцы” соответствуют ребристому рисунку поверхности, внутренние “зубцы” являются продолжением (противоположным концом) на-

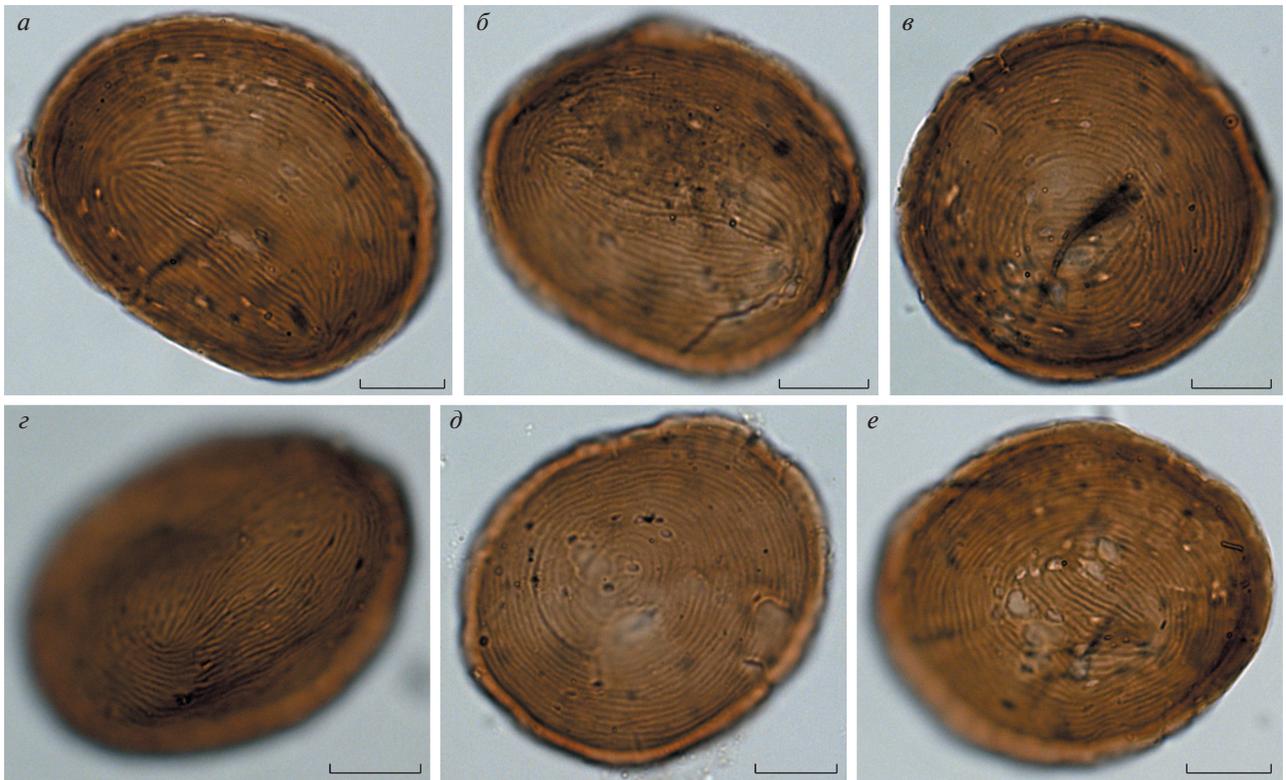


Рис. 3. *Pseudoschizaea* sp., обр. № С1, СМ: а, б, з – эллипсоидальная форма; в, д, е – сфероидальная форма. Длина масштабной линейки 10 мкм.

ружных “зубцов”. Местами также наблюдается исчерченность сквозь толщу оболочки (рис. 5, д–ж). Ширина “зубцов” 0.3 (0.2–0.4) мкм; в основном, они различимы в местах сгиба в латеральных областях, остальные участки оболочки выглядят однородными. Ковнутри от оболочки местами наблюдаются обрывки бесструктурного слоя – возможно, это несохранившийся внутренний слой оболочки, либо артефакт (рис. 5, д, ж).

КЛСМ. Палиноморфы эллипсоидальные или сфероидальные, уплощенные, поверхность ребристая, ребра тонкие. В СМ и СЭМ у некоторых палиноморф в оболочке просматривались округлые микроотверстия (в числе одного–двух на палиноморфу); возникло предположение, что эти отверстия являются своего рода апертурами. Однако при КЛСМ исследовании серийных оптических срезов (рис. 6, а–д) было выявлено, что это трещины, идущие в разных направлениях и видимые на сгибе фоссилизированной оболочки (рис. 6, о, и). Трещины часто обнаруживаются в оболочке палиноморф (рис. 6, з, и, м). Палиноморфы сплющены неравномерно, внутри часто образуются полости (рис. 6, к, л). Реконструированные из срезов изображения палиноморф демонстрируют ребристую поверхность; ребра тонкие, длинные, в основном однонаправленные, довольно плотно расположенные. КЛСМ выяв-

ляет все признаки поверхности (рис. 6, е, ж), доступные для исследования с помощью СЭМ. КЛСМ привлекали также для помощи в решении еще одного вопроса, а именно – реконструкции внутренней поверхности оболочки (рис. 6, з). На внутренней поверхности реконструированной палиноморфы иногда заметны “зубцы” (рис. 6, з), также иногда обнаруживается “поперечная полосатость” (рис. 6, м–о) оболочки, что может свидетельствовать о том, что оболочка сформирована из ряда узких, близко прилегающих друг к другу “полосок”. Однако, в других случаях оболочка однородная, вероятно, в тех случаях, когда срез проходит вдоль “полосок”.

ФМ. При исследовании автофлуоресценции *Pseudoschizaea* светилась слабо при всех светофильтрах (рис. 7, а, з). Сходную интенсивность ответа демонстрировали исследованные для сравнения ископаемые споры и пыльцевые зерна (рис. 7, б, д), а также водоросли [*Endoscrinium* (Klement) T.F. Vozzhennikova, *Fromea* Cookson et Eisenack, *Pareodinia* Deflandre, *Tubotuberella* Vozzhennikova] (рис. 7, в, е). Заметно отличались по интенсивности автофлуоресценции на разных светофильтрах палиноморфы и фрагменты кутикулы. Кутикулы ярко светились, особенно на длинах волн больше 590 нм в обоих исследованных образцах (рис. 7, д, е).

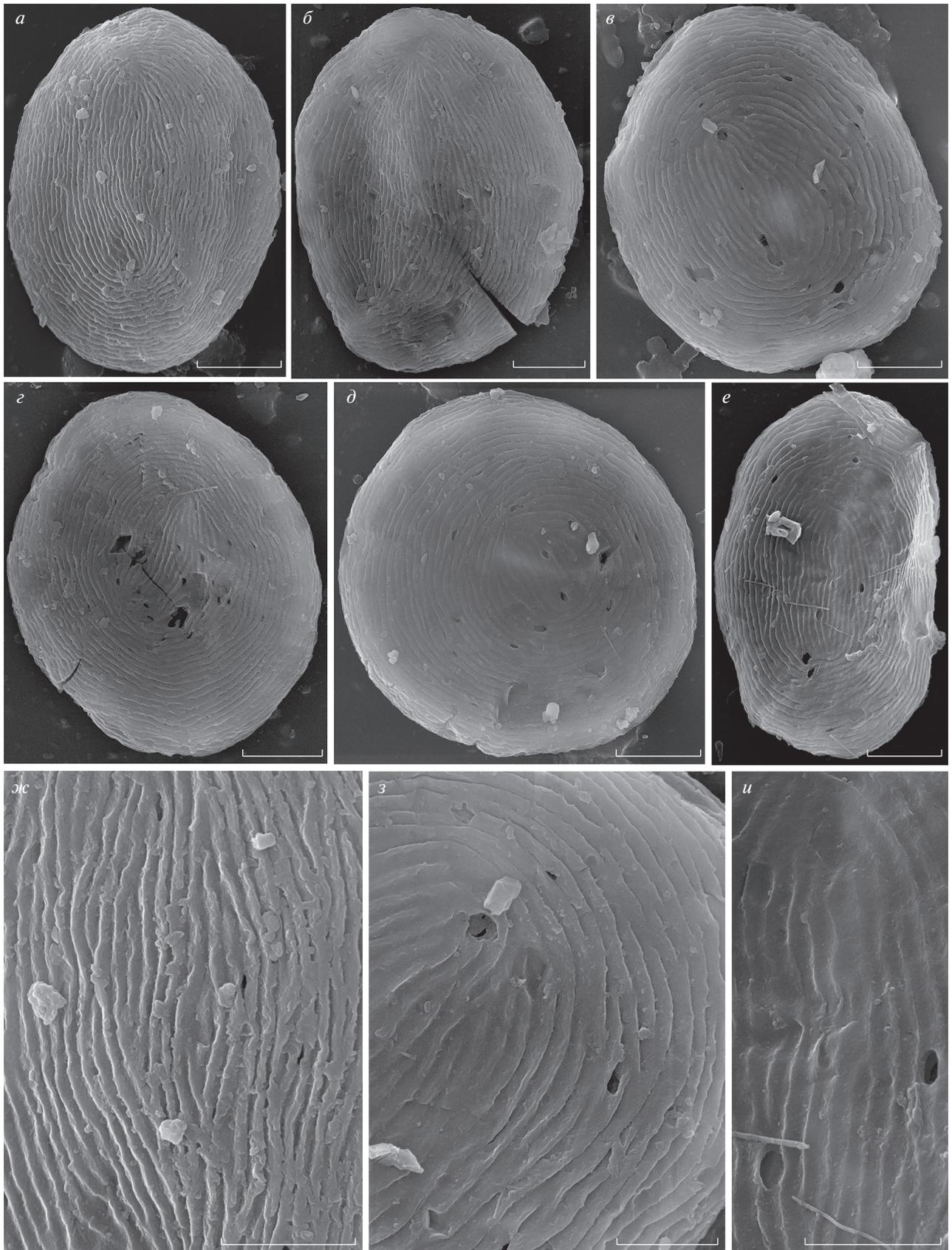


Рис. 4. *Pseudoschizaea* sp., обр. № С1, СЭМ: а–е – общий вид палиноморфы; ж–и – участки поверхности при большем увеличении, видны ребра и перфорации. Длина масштабной линейки: а–е – 10 мкм; ж–и – 5 мкм.

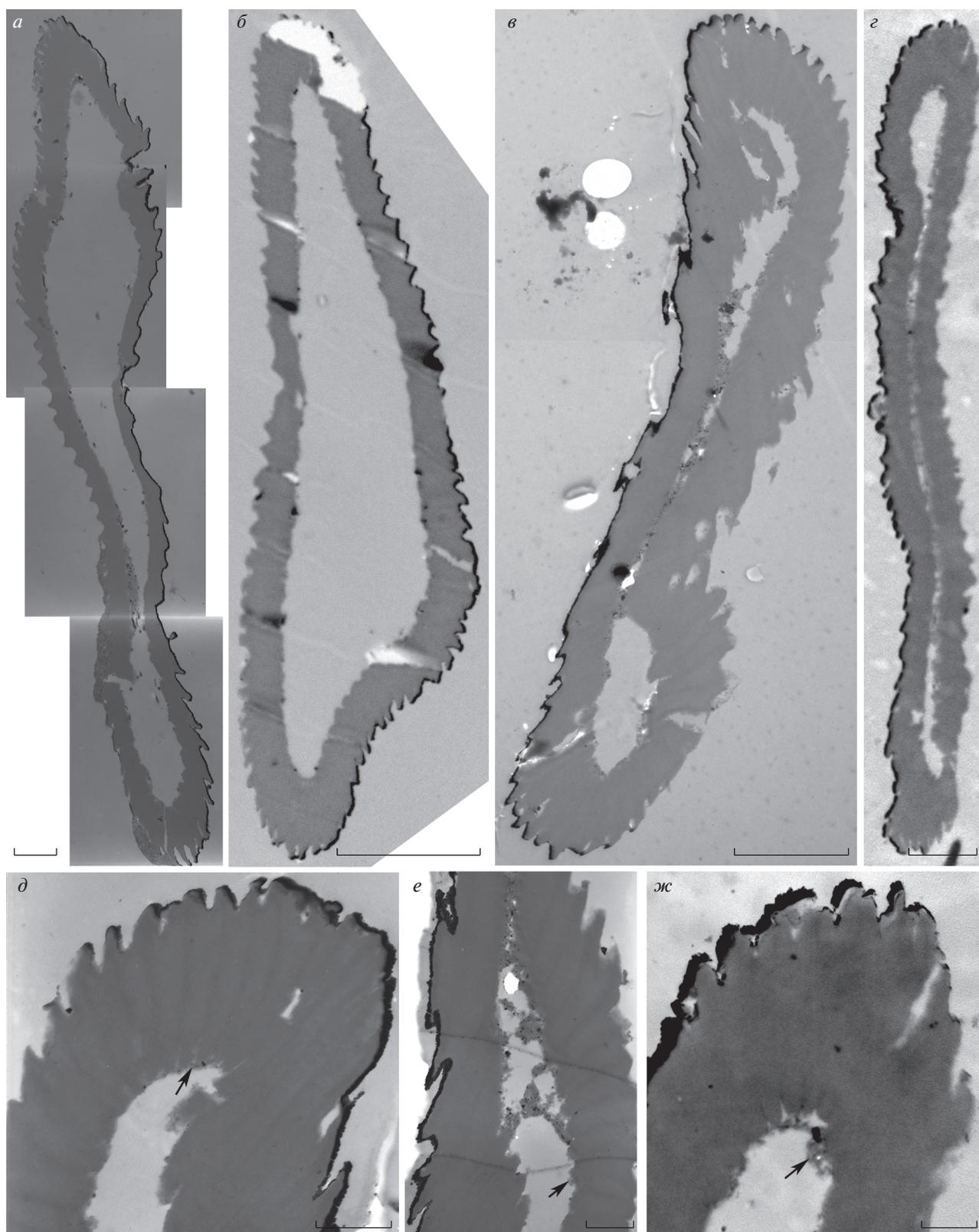


Рис. 5. *Pseudoschizaea* sp., обр. № С1, ТЭМ: а–г – срезы через палиноморфу, общий вид; д–ж – участки оболочки, видна поперечная исчерченность и плохо сохранившийся внутренний слой (стрелка). Длина масштабной линейки: а, д, е – 1.25 мкм; б, в – 5 мкм; г – 2.5 мкм; ж – 0.5 мкм.

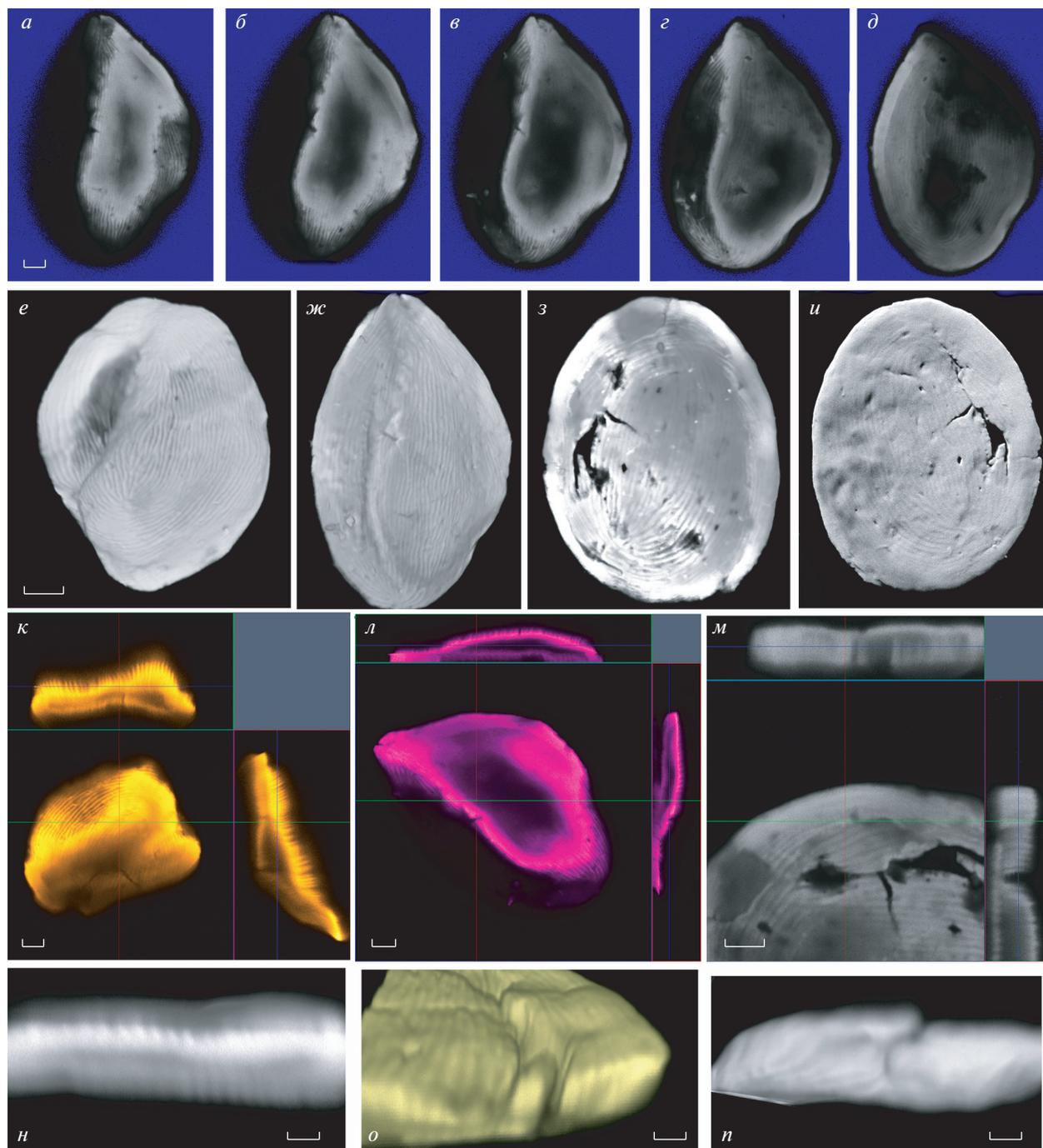


Рис. 6. *Pseudoschizaea* sp., обр. № С1, КЛСМ: *a–d* – серия оптических срезов через одну палиноморфу; *e, ж, и* – общий вид реконструированных палиноморф; *з* – внутренняя поверхность палиноморфы “и”; *к–м* – “ortho”-режим (проекция трехмерных объектов на двумерную поверхность): срезы через три палиноморфы *e, ж, и* соответственно, показывающие оптический срез и две его проекции; *н* – виртуальный срез через реконструированную палиноморфу перпендикулярно длинной оси морфы и ребрам на ее поверхности, *о, п* – реконструированные части палиноморф, показывающие трещины оболочки. Длина масштабной линейки: *a–d, к–м* – 5 мкм; *e–и* – 10 мкм; *н–п* – 2 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Отмеченное ранее и отраженное в названии *Pseudoschizaea* сходство со спорами схизейных папоротников не отражает их родственные отно-

шения. Сходство это выражается в характере поверхности палиноморф, однако, у *Pseudoschizaea* отсутствует щель разверзания (и вообще какая-либо апертура) и значительно отличается ультраструктура оболочки. У схизейных никогда не наблюдается исчерченности и внутренних “зуб-

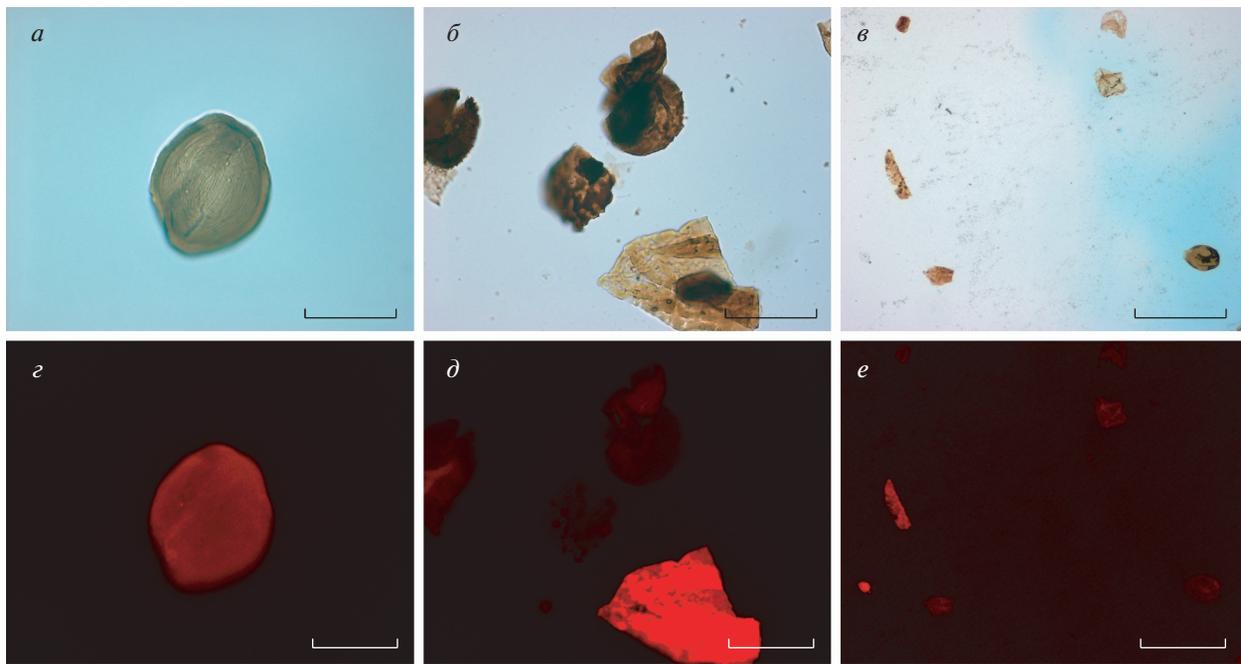


Рис. 7. *a–в* – СМ, *г–е* – ФМ: *a* – *Pseudoschizaea* sp., обр. № С1; *б* – дисперсные споры и остатки кутикулы из девонских отложений Польши; *в* – остатки кутикулы и водоросли (*Tubotuberella* и *Fromea*) из юрских отложений России; *г* – *Pseudoschizaea* sp., обр. № С1; *д* – дисперсные споры и остатки кутикулы из девонских отложений Польши; *е* – остатки кутикулы и водоросли (*Tubotuberella* и *Fromea*) из юрских отложений России. Длина масштабной линейки: *a, б, г, д* – 30 мкм; *в, е* – 100 мкм.

цов”, характерных для *Pseudoschizaea* (Tryon, Luggardon, 1991; Skog, 1993; Parkinson, 1994, 1995; Ramos Giacosa et al., 2015; Ramos Giacosa, Barakat, 2018). То же можно сказать и про большинство остальных споровых и всех семенных растений: комплекс признаков строения спородермы (отсутствие апертур, выраженной морфологически или ультраструктурно; характерная исчерченность оболочки; ребристость, выраженная как в наружной, так и во внутренней части оболочки) однозначно отвергает принадлежность данного материала к какому-либо остаткам споровых или семенных растений. Поверхность *Pseudoschizaea* мы, вслед за многими исследователями (напр., Christopher, 1976; Scott, 1992), описываем как ребристую; часть других авторов (напр., Milanesi et al., 2006) иногда называют ее струйчатой. Ребристая (plicate) поверхность часто захватывает несколько слоев эктэкины или даже все слои эктэкины, в то время как струйчатая (striate) захватывает лишь покров или его часть. В нашем случае из этих двух терминов “ребристая поверхность” больше подходит для описания *Pseudoschizaea*. Однако, учитывая внутренние “зубцы” оболочки *Pseudoschizaea*, очевидно, что здесь нужен другой, не палинологический термин – например, ленточная, шнуровидная поверхность. В нашем случае “зубцы” проявляются как на наружной, так и на внутренней поверхностях оболочки *Pseudoschizaea*. Можно предположить, что

развитие подобного типа оболочки с перпендикулярными поверхности слоями должно происходить несколько иначе, чем у споровых и семенных растений, у которых слои оболочки формируются параллельно поверхности. Однако на данный момент это невозможно доказать, и необходимы дополнительные данные для интерпретации такого типа оболочки.

Наиболее перспективные кандидаты для сравнения, которые рассматривались и предыдущими исследователями *Pseudoschizaea* – споры мхов, цисты водорослей, споры грибов и яйца беспозвоночных.

Сравнение изученной палиноморфы с мохообразными. Мохообразные (Bryophytes) включают в себя три основные группы: антоцеротовые, печеночники и настоящие мхи. Антоцеротовые – небольшая группа растений, продуцирующих споры средних размеров (10–80 мкм), в основном, одиночные [тетрады известны для единственного представителя рода *Leiosporoceros* Hässel, L. *dussii* (Stephani) Hässel de Menéndez], трилетные (монолетные известны для L. *dussii*). Скульптура может быть шипиковатая, папиллярная, шероховатая, бугорчатая, сетчатая, редко стриятная [у *Hattogoceros striatisporus* (J. Haseg.) J. Haseg.] или гладкая (у L. *dussii*). Экзоспорий обычно толстый, хотя есть представители с довольно тонким экзоспорием (0.4–1.0 мкм), гранулярный. Из пред-

ставителей данной группы с *Pseudoschizaea* сравним только *Hattorioceros striatisporus* (J. Haseg.) J. Haseg. по признакам скульптуры оболочки, но споры данного вида значительно (почти в 3 раза) мельче, и ультраструктура их оболочки пока не изучена (Zhang et al., 2011).

Печеночники – очень разнообразная группа, продуцирует споры одиночные или в тетрадах, крупные, иногда мелкие (от 17 до 130 мкм), но всегда в коробочке имеются и споры, и элатеры (кроме сферокарповых). Тетрадный рубец обычно хорошо виден. Скульптура может быть очень разная, шиповатая и гранулярная, выросты часто очень причудливые, могут соединяться гребнями или формировать сеть. Спородерма толстая (если измерять с шипами), состоит из многих слоев, причем с самого начала формируется как ламеллятная, и эта ламеллярность всегда сохраняется в зрелых оболочках. Споры всех представителей этой группы резко отличаются от изученной палиноморфы *Pseudoschizaea*.

Настоящие мхи – самая обширная группа среди мохообразных. Споры мхов разнообразные, обычно одиночные, иногда в тетрадах, размеры от очень мелких до очень крупных (6–310 мкм), иногда с тетрадным рубцом. Поверхность спор представлена различными типами: от гладкой или гранулярной до бугорчатой и шипиковатой, или даже сетчато-столбиковой. Ультраструктура оболочек спор может быть сложной, многослойной, с участием ламеллярных, гомогенных и гранулярных слоев. Наиболее сложной ультраструктурой оболочек спор характеризуются базальные группы мхов (сфагновые, андреевые). Обычно спородерма довольно тонкая, представлена гранулами наружного периспория и гомогенным экзоспорием. Часто выражено утолщение эндоспориума на месте скрытой лезуры, которая не видна ни в СМ, ни в СЭМ. У перины часто встречается волнистая внутренняя поверхность, но перина всегда рыхлая, более или менее гранулярная, обычно не составляет сплошного слоя, выглядит как наваленные гранулы. Перина хорошо развита только у настоящих мхов. Больше всего внутренняя поверхность на срезах у *Pseudoschizaea* сходна с тем, что наблюдается у *Andreaea Hedw.* (Brown et al., 2015). Подобно *Pseudoschizaea*, у мхов иногда наблюдается поперечная исчерченность [напр., *Oedipodium griffithianum* (Dicks.) Schwägr.; Polevova, 2015] в наружном экзоспориуме, выглядящая как зазоры от слившихся гранул. Внутренний экзоспориум более толстый и гомогенный. В отличие от оболочек спор мхов, у *Pseudoschizaea* весь слой пронизан узкими полостями, которые производят впечатление слипшихся пластин, формирующих рельеф наружной и внутренней поверхностей.

Сравнение изученной палиноморфы с водорослями. Сведений об ультраструктуре спор грибов и цист водорослей значительно меньше. У водорослей рассматриваются в основном цисты и споры (имеющие разные названия у разных групп), гиригониты (ископаемая известковая оболочка харовых водорослей), редко клеточные стенки (в случае некоторых представителей зеленых водорослей). Большинство исследователей относят *Pseudoschizaea* к водорослям, вслед за М. Россиньол (Rossignol, 1962) и Ф. Тьегар и У. Франц (Thiergart, Frantz, 1962). Главным образом, рассматриваются *Zygnemataceae* (напр., Zippe, 1998; Scafati et al., 2009 и др.), в частности, *Debarya Wittrock*. Однако характер скульптуры и форма зигоспор *Debarya* резко отличаются от таковых у *Pseudoschizaea*, а внутреннее строение оболочки пока изучено не было (Van Geel, Van der Hammen, 1978; Head, 1992; Kołackzek et al., 2012). Также сходные по отдельным признакам общей морфологии клеточной оболочки и цист виды встречаются у представителей *Chrysophyceae* и *Chlorellaceae*. Ребристая поверхность спор встречается также среди представителей *Oedogoniaceae* и *Characeae* (Van Geel, Van der Hammen, 1978; Zippe, 1998; Tiss et al., 2019). Размеры цист и толщина оболочки также сравнимы с таковыми у *Pseudoschizaea*. Однако характер ребристости совершенно иной, чем у изученной палиноморфы, ультраструктура оболочки у изученных представителей также значительно отличается (Van Geel, Van der Hammen, 1978; Zippe, 1998; Domozych et al., 2010; Tiss et al., 2019). Скульптура поверхности цист, наиболее сходная с таковой у *Pseudoschizaea*, наблюдается у эвгленовых (напр., Hindak et al., 2000; Leander, Farmer, 2000). Размеры цист и толщина оболочки эвгленовых также сравнимы с таковыми у *Pseudoschizaea*. У эвгленовых, подобно *Pseudoschizaea*, наблюдаются перфорации на поверхности оболочки (*pellicle pores*, напр., Leander, Farmer, 2000), однако, у изученного вида эти перфорации не располагаются так же равномерно, как у эвгленовых, и их меньше. Ископаемая палиноморфа *Moyeria Thusu* со сходной скульптурой поверхности также сближается с эвгленовыми (Gray, Boucot, 1989). П. Строе с соавт. (Strother et al., 2019) изучили ультраструктуру оболочки двух образцов *Moyeria*: *Moyeria* sp. и *M. uticana Thusu*, из верхнего силура Шотландии, и подтвердили отнесение подобных палиноморф к эвгленовым. Ультраструктура оболочки *Moyeria*, проиллюстрированная ими, однослойная, как и у *Pseudoschizaea*, однако, в ней отсутствует характерная поперечная исчерченность и “зубцы”, присущие изученной нами палиноморфе. Однако, учитывая разнообразие эвгленовых, показанное на современном материале, не исключается возможность того, что *Pseudoschizaea* могла также принадлежать к данной группе. Поперечная

исчерченность оболочки, характерная для *Pseudoschizaea*, обнаружена у некоторых слоев оболочки ископаемого таксона *Tasmanites Newton* (Arouri et al., 2000; Vigran et al., 2008; Тельнова, 2012), предположительно принадлежавшего водорослям, однако, морфология *Tasmanites* разительно отличается от таковой *Pseudoschizaea*.

Сравнение изученной палиноморфы со спорами грибов. Споры грибов в подавляющем большинстве характеризуются значительно меньшими размерами, однако, у многих представителей обнаружена весьма сходная скульптура оболочки, особенно у аскоспор видов *Neurospora Shear et V.O. Dodge* (Ascomycota) (напр., Вурне, 1975). Также ребристая поверхность отмечена еще для ряда таксонов, напр., *Ascobolus Pers.*, *Caruospora Leger* (Ascomycota) [см. небольшой обзор по спорам грибов с ребристой поверхностью у Дж. Грэй и А. Боукот (Gray, Boucot, 1989) и обзор ископаемых находок Ascomycota у Т. Тэйлора с соавт. (Taylor et al., 2015)]. Единственные приближающиеся по размерам к *Pseudoschizaea* споры грибов — урединиоспоры — характеризуются шпиковатой скульптурой (напр., Baka et al., 2004). Ультраструктура оболочки простая, обычно гомогенная, в общем, можно сказать, сходная с таковой у *Pseudoschizaea* у ряда представителей, однако нигде не наблюдается подобной поперечной исчерченности и внутренней волнистой поверхности.

Сравнение изученной палиноморфы с яйцами беспозвоночных. Среди беспозвоночных наиболее перспективными для сравнения с исследованной палиноморфой являются яйца представителей *Collembola*, *Nematoda*, *Trematoda* и *Rotifera*. Ультраструктура оболочки яиц известных представителей делает сравнение с *Rotifera* и *Collembola* мало результативным, ввиду существенного различия их строения; размеры яиц представителей этих групп также часто крупнее, и их скульптура демонстрирует иное строение (напр., Gilbert, Wurdack, 1978; Wurdack et al., 1978). Ультраструктура яиц у ряда таксонов червей (особенно, *Trematoda*), хотя в основном, гомогенная, но сходной толщины, и размеры яиц также сопоставимы с размерами *Pseudoschizaea* (напр., Bird, McClure, 1976; Swiderski et al., 2010, 2014; Conn et al., 2018). Плохо сохранившиеся остатки какого-то слоя конутри от оболочки *Pseudoschizaea* также сходны с гранулярным слоем наружной оболочки у представителей червей. Однако поверхность, наблюдаемая обычно у покоящихся яиц червей, в отличие от *Pseudoschizaea*, гладкая.

* * *

Автофлуоресценция также не смогла помочь в уточнения интерпретации *Pseudoschizaea*. Все палиноморфы одинаково слабо светятся, в отличие

от ископаемых кутикул, что не противоречит сопоставлениям как со спорами высших растений, так и с водорослями. Возможно ожидать, что ископаемые оболочки яиц беспозвоночных будут отличаться от палиноморф не меньше кутикул.

Таким образом, выявлены сходные отдельные признаки скульптуры нашей палиноморфы у одного представителя мхов и целого ряда грибов; сходные черты общей морфологии с цистами ряда водорослей. Среди водорослей и мхов есть сходные черты ультраструктуры оболочки цист и спор. На настоящий момент наименее противоречиво выглядит гипотеза принадлежности *Pseudoschizaea* к водорослям, однако, основанная не на сравнении с ранее предложенными *Zygnemataceae*, а с эвгленовыми.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Тельнова О.П. Морфология и ультраструктура девонских прازیнофитов (*Chlorophyta*) // Палеонтол. журн. 2012. № 5. P. 99–105.
- Arouri K.R., Greenwood P.F., Walter M.R. Biological affinities of Neoproterozoic acritarchs from Australia: microscopic and chemical characterization // *Organic Geochem.* 2000. V. 31. P. 75–89.
- Avanzini M., Pibelli D., Mietto P. et al. Lower Jurassic (Hettangian–Sinemurian) dinosaur track megasites, southern Alps, Northern Italy // *The Triassic – Jurassic Terrestrial Transition* / Eds. Harris J.D., Lucas S.G., Spielmann J.A. Albuquerque: New Mexico Museum of Natur. Hist. and Sci. Bull., 2006. P. 207–216.
- Baka Z.A.M., Alwadie H.M., Mostafa Y.S. Comparative morphology of uredinia and urediniospores of six Puccinia species parasitic on Poaceae in Saudi Arabia // *Arch. Phytopathol. Plant Protect.* 2004. V. 37. № 2. P. 89–101.
- Bird A.F., McClure M.A. The tylenchid (*Nematoda*) egg shell: structure, composition and permeability // *Parasitology.* 1976. V. 72. P. 19–28.
- Bosellini A., Broglio Loriga C. I “Calcarei Grigi” di Rotzo (Giurassico Inferiore, Altopiano di Asiago) e loro inquadramento nella paleogeografia e nella evoluzione tettonico-sedimentaria delle Prealpi venete // *Ann. Univ. Ferrara (Sez. Sci. Geol. e Paleontol.)*. 1971. V. 5. P. 1–61.
- Brown R.C., Lemmon B.E., Shimamura M. et al. Spores of relictual bryophytes: Diverse adaptations to life on land // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2015. V. 216. P. 1–17.
- Byrne B.J. Freeze-etch and thin section studies of *Neurospora crassa* ascospores // *Protoplasma.* 1975. V. 84. P. 357–377.
- Christopher R.A. Morphology and taxonomic status of *Pseudoschizaea Thiegart and Frantz ex R. Potonié emend.* // *Micropaleontology.* 1976. V. 22. № 2. P. 143–150.
- Clari P. Caratteristiche sedimentologiche e paleontologiche di alcune sezioni dei Calcarei Grigi del Veneto // *Mem. Ist. Geol. e Miner. Univ. Padova.* 1975. V. 31. P. 1–63.
- Conn D.B., Swiderski Z., Miquel J. Ultrastructure of digenean trematode eggs (*Platyhelminthes: Neophora*): a review

- emphasizing new comparative data on four European Microphalloidea // *Acta Parasitol.* 2018. V. 63. № 1. P. 1–14.
- Domozych D.S., Sørensen I., Pettolino F.A. et al.* The cell wall polymers of the charophycean green alga *Chara corallina*: immunobinding and biochemical screening // *Int. J. Plant Sci.* 2010. V. 171. № 4. P. 345–361.
- Gavrilova O., Zavalova N., Tekleva M., Karasev E.* Potential of CLSM in studying some modern and fossil palynological objects // *J. Microsc.* 2018. V. 269. № 3. P. 291–309.
- Gilbert J.J., Wurdack E.S.* Species-specific morphology of resting eggs in the Rotifer *Asplanchna* // *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 1978. V. 97. № 3. P. 330–339.
- Gray J., Boucot A.J.* Is *Moyeria* a euglenoid? // *Lethaia.* 1989. V. 22. P. 447–456.
- Head M.J.* Zygosporangia of the Zygnemataceae (Division Chlorophyta) and other freshwater algal spores from the Uppermost Pliocene St. Erth Beds of Cornwall, Southwestern England // *Micropaleontology.* 1992. V. 38. № 3. P. 237–260.
- Hesse M., Halbritter H., Weber M. et al.* Pollen terminology—an illustrated handbook. N. Y.: Springer, 2009. 266 p.
- Hindak A., Wolowki K., Hindakova A.* Cysts and their formation in some neustonic *Euglena* species // *Ann. Limnol.* 2000. V. 36. № 2. P. 83–93.
- Kořacký P., Karpínská-Kořacká M., Worobiec E., Heise W.* *Debaria glyptosperma* (De Bary) Wittrock 1872 (Zygnemataceae, Chlorophyta) as a possible airborne alga—a contribution to its palaeoecological interpretation // *Acta Palaeobot.* 2012. V. 52. № 1. P. 139–146.
- Leander B.S., Farmer M.A.* Comparative morphology of the euglenid pellicle. I. Patterns of strips and pores // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2000. V. 47. № 5. P. 469–479.
- Matveyeva N.P., Polevova S.V., Smirnova A.V., Yermakov I.P.* Sporopollenin accumulation in *Nicotiana tabacum* L. microspore wall during its development // *Cell Tiss. Biol.* 2012. V. 6. P. 293–301.
- Milanesi C., Vignani G., Ciampolini F. et al.* Ultrastructure and DNA sequence analysis of single Concentricystis cells from Alta Val Tiberina Holocene sediment // *J. Archaeol. Sci.* 2006. V. 33. P. 1081–1087.
- Neri M., Kustatscher E., Roghi G.* Megaspores from the Lower Jurassic (Pliensbachian) Rotzo Formation (Monti Lessini, northern Italy) and their palaeoenvironmental implications // *Palaeobiodiv. Palaeoenv.* 2018. V. 98. P. 97–110.
- Neri M., Roghi G., Ragazzi E., Papazzoni C.A.* Lower Jurassic amber from the Rotzo Formation (Monti Lessini, northern Italy) // *Geobios.* 2017. V. 50. P. 49–63.
- Parkinson B.M.* Morphological and ultrastructural variations in *Schizaea pectinata* (Schizaeaceae: Pteridophyta) // *Bothalia.* 1994. V. 24. № 2. P. 203–210.
- Parkinson B.M.* Spore wall development in *Schizaea pectinata* (Schizaeaceae: Pteridophyta) // *Grana.* 1995. V. 34. P. 217–228.
- Polevova S.V.* Sporoderm ultrastructure of *Oedipodium griffithianum* (Oedipodiopsida, Bryophyta) // *Arctoa.* 2015. V. 23. P. 389–400.
- Ramos Giacosa J.P., Barakat M.C.* Spore morphology and wall ultrastructure of *Actinostachys pennula* (Sw.) Hook. and *A. subtrijuga* (Mart.) C. Presl. (Schizaeaceae) // *Palynology.* 2018. V. 42. P. 483–491.
- Ramos Giacosa J.P., Morbelli M.A., Giudice G.E.* Morphology and ultrastructure of *Schizaea fistulosa* (Schizaeaceae) spores from Chile // *Bol. Soc. Argent. Bot.* 2015. V. 50. № 1. P. 17–22.
- Rosignol M.* Analyse pollinique de sédiments marins Quaternaires en Israël. 2. Sédiments Pleistocènes // *Pollen et Spores.* 1962. V. 4. P. 121–148.
- Scafati L., Melendi D.L., Volkheimer W.* A Danian subtropical lacustrine palynobiota from South America (Bororo Formation, San Jorge Basin, Patagonia–Argentina) // *Geol. Acta.* 2009. V. 7. № 1–2. P. 35–61.
- Scott L.* Environmental implications and origin of microscopic Pseudoschizaea Thiergart and Frantz ex R. Potonie emend. in sediments // *J. Biogeogr.* 1992. V. 19. № 4. P. 349–354.
- Skog J.E.* The relationship of the fossil fern *Schizaeaopsis* Berry to modern genera in the Schizaeaceae // *Amer. Fern J.* 1993. V. 83. № 1. P. 20–29.
- Strother P.K., Taylor W.A., van de Schootbrugge B. et al.* Pellicle ultrastructure demonstrates that *Moyeria* is a fossil euglenid // *Palynology.* 2019. published online <https://doi.org/10.1080/01916122.2019.1625457>
- Swiderski Z., Bakhom A.J.S., Młocicki D., Miquel J.* Ultrastructural studies on egg envelopes surrounding the miracidia of *Mediogonimus jourdanei* Mas-Coma et Rocamora, 1978 (Digenea, Microphalloidea, Prosthogonimidae) // *Acta Parasitol.* 2010. V. 55. № 3. P. 245–253.
- Swiderski Z., Poddubnaya L.G., Zhokhov A.E. et al.* Ultrastructural evidence for completion of the entire miracidial maturation in intrauterine eggs of the digenean *Brandesia turgida* (Brandes, 1888) (Plagiorchiida: Pleurogenidae) // *Parasitol. Res.* 2014. V. 113. P. 1103–1111.
- Taylor T.N., Krings M., Taylor E.L.* Fossil fungi. Amsterdam: Acad. Press, 2015. 382 p.
- Thiergart F., Frantz U.* Some spores and pollen grains from a Tertiary brown coal deposit in Kashmir // *Palaeobotanist.* 1962. V. 10. P. 84–86.
- Tiss L., Trabelsi K., Kamoun F. et al.* Middle Jurassic charophytes from southern Tunisia: implications on evolution and paleobiogeography // *Rev. Paleobot. Palynol.* 2019. V. 263. P. 65–84.
- Tryon A.F., Lugardon B.* Spores of the Pteridophyta: Surface, Wall Structure, and Diversity Based on Electron Microscope Studies. N. Y.: Springer, 1991. 648 p.
- Van Geel B., Van der Hammen T.* Zygnemataceae in Quaternary Colombian sediments // *Rev. Paleobot. Palynol.* 1978. V. 25. P. 377–392.
- Vigran J.O., Mork A., Forsberg A.W. et al.* Tasmanites algae—contributors to the Middle Triassic hydrocarbon source rocks of Svalbard and the Barents Shelf // *Polar Res.* 2008. V. 27. P. 360–371.
- Wesley A.* Contribution to the knowledge of the flora of the Grey Limestone of Veneto. Part I // *Mem. Ist. Geol. e Mineral. Univ. Padova.* 1956. V. 19. P. 1–69.
- Wesley A.* Contribution to the knowledge of the flora of the Grey Limestone of Veneto. Part II // *Mem. Ist. Geol. e Mineral. Univ. Padova.* 1958. V. 21. P. 1–57.

Wurdack E.S., Gilbert J.J., Jagels R. Fine structure of the resting eggs of the Rotifers *Brachionus calyciflorus* and *Asplanchna sieboldii* // *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 1978. V. 97. № 1. P. 49–72.

Zavialova N.E., Tekleva M.V., Polevova S.V., Bogdanov A.G. Electron microscopy for morphology of pollen and spores. Moscow: RIPOL Classic Press, 2018. 334 p.

Zhang L., Zhou L., Li J. The genus *Hattorioceros* (Notothyladaceae) new to China // *The Bryologist*. 2011. V. 114. № 1. P. 190–193.

Zippe P.A. Freshwater algae from the Mattagami Formation (Albian), Ontario: paleoecology, botanical affinities, and systematic taxonomy // *Micropaleontol.* 1998. V. 44. Suppl. 1. P. 1–78.

***Pseudoschizaea* sp. from the Early Jurassic of Italy: Fine Structure and Comparison**

M. V. Tekleva, S. V. Polevova, O. A. Gavrilova, G. Roghi, M. Neri

Dispersed palynomorph *Pseudoschizaea* sp. of unknown affinity from the Jurassic of Italy has been studied by means of transmitted light, confocal, fluorescent, scanning and transmission electron microscopy. A comparison with spores of mosses and fungi, algal cysts and worm resting eggs has been conducted. Similar sculpture pattern and size range are observed in some algae and fungi. A cross striation of the wall, discovered for this taxon, is so far unknown for studied with a transmission electron microscope algae and fungi. Possible relationships and ecology of the producers of such type of palynomorphs are discussed.

Keywords: Jurassic, *Pseudoschizaea*, wall ultrastructure, algal cysts, fungal spores