

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Номер 6, 2020

---

---

Новые раннепермские виды радиолярий Южного Урала и Западных Мугоджар <i>М. С. Афанасьева</i>	3
Пермские аммоноидеи семейства Medicottiidae в Верхоянье <i>Р. В. Кутыгин</i>	13
Динамика развития ринхонеллид (Brachiopoda) в девоне и раннем карбоне Закавказья <i>А. В. Пахневич</i>	26
Новые данные по двум родам ордовикских остракод семейства Egorovellidae Schallreuter <i>Л. М. Мельникова</i>	37
Редкие длинноусые двукрылые (Insecta: Diptera) из местонахождения Хасурты, Забайкалье <i>Е. Д. Лукашевич</i>	43
Первая находка сетчатокрылых насекомых (Neuroptera: Mesochrysopidae) в нижнем мелу Южной Кореи <i>А. В. Храмов, Г. С. Нам</i>	55
Новые находки ископаемого рода муравьев Prionomutrix Mayr (Hymenoptera, Formicidae, Muticini) в позднеэоценовых янтарях Европы <i>А. Г. Радченко, Е. Э. Перковский</i>	60
Новая находка агиртид (Coleoptera, Agyrtidae) из нижнемелового местонахождения Хасурты <i>О. Д. Стрельникова, Е. В. Ян, Д. В. Василенко</i>	68
Гистология Dvinosaurus campbelli (Temnospondyli, Dvinosauria) из позднепермского местонахождения Гороховец, Владимирская область <i>А. В. Уляхин, П. П. Скучас, П. Г. Сабуров</i>	74
Редкие и эндемичные элементы в триасовых тетраподных сообществах Общего Сырта (Восточная Европа) <i>И. В. Новиков, А. Г. Сенников, А. В. Иванов</i>	83
Ископаемая овсянка Emberiza shaamarica (Aves, Emberizidae) из верхнего плиоцена Центральной Азии <i>Е. С. Паластрова, Н. В. Зеленков</i>	96
Новый подвид европейского водяного буйвола (Artiodactyla, Bovidae) из верхнего плейстоцена Русской равнины <i>И. А. Вислобокова, К. К. Тарасенко, А. В. Лопатин</i>	105
Новые данные о строении стерильных и фертильных структур, спор <i>in situ</i> Svalbardia osmanica Petrosjan et Radczenko (археоптерисовые) из живета Кузбасса, Россия <i>А. Л. Юрина, О. А. Орлова, М. Г. Раскатова</i>	112

---

---

# Contents

---

---

No. 6, 2020

---

---

New Early Permian Species of Radiolaria of the South Urals and Western Mugodzhary <i>M. S. Afanasieva</i>	3
Permian Ammonoids of the Family Medicottiidae in the Verkhoyansk Region <i>R. V. Kutygin</i>	13
Dynamic of the Development of the Rhynchonellids (Brachiopoda) in the Devonian and Early Carboniferous of the Transcaucasia <i>A. V. Pakhnevich</i>	26
New Records of Ordovician Ostracods from Two Genera of the Family Egorovellidae Schallreuter <i>L. M. Melnikova</i>	37
Rare Nematoceran Dipterans (Insecta: Diptera) from Khasurty Locality, Transbaikalia <i>E. D. Lukashevich</i>	43
First Record of Lacewing Insects (Neuroptera: Mesochrysopidae) from the Lower Cretaceous of South Korea <i>A. V. Khramov, G. S. Nam</i>	55
New Records of the Fossil Ant Genus <i>Prionomyrmex</i> Mayr (Hymenoptera, Formicidae, Myrmeciinae) from Late Eocene European Ambers <i>A. G. Radchenko, E. E. Perkovsky</i>	60
New Finding of Agyrtid Beetle (Coleoptera, Agyrtidae) from the Lower Cretaceous Locality Khasurty <i>O. D. Strelnikova, E. V. Yan, D. V. Vasilenko</i>	68
Histology of <i>Dvinosaurus campbelli</i> (Temnospondyli, Dvinosauria) from the Late Permian Locality Gorokhovets, Vladimir Region <i>A. V. Uliakhin, P. P. Skutschas, P. G. Saburov</i>	74
Rare and Endemic Elements in Triassic Tetrapod Assemblages of Obshchii Syrt Highland (Eastern Europe) <i>I. V. Novikov, A. G. Sennikov, A. V. Ivanov</i>	83
The Fossil Bunting <i>Emberiza shaamarica</i> (Aves, Emberizidae) from the Upper Pliocene of Central Asia <i>E. S. Palastrova, N. V. Zelenkov</i>	96
The New Subspecies of European Water Buffalo (Artiodactyla, Bovidae) from the Upper Pleistocene of the Russian Plain <i>I. A. Vislobokova, K. K. Tarasenko, A. V. Lopatin</i>	105
New Data on the Sterile and Fertile Structures, in Situ Spores of <i>Svalbardia osmanica</i> Petrosjan et Radzenko (Archaeopteridales) from the Givetian of Kuzbass, Russia <i>A. L. Jurina, O. A. Orlova, M. G. Raskatova</i>	112

---

---

УДК 563.14:551.736.1(234.853/854)

## НОВЫЕ РАННЕПЕРМСКИЕ ВИДЫ РАДИОЛЯРИЙ ЮЖНОГО УРАЛА И ЗАПАДНЫХ МУГОДЖАР

© 2020 г. М. С. Афанасьева\*

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

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

Поступила в редакцию 04.06.2019 г.

После доработки 12.02.2020 г.

Принята к публикации 12.02.2020 г.

Описано пять новых видов раннепермских радиолярий Южного Урала и Западных Мугоджар: *Spongentactinia crassitunicata* sp. nov., *S. ordinaria* sp. nov., *S. tenuireticulata* sp. nov., *Polyentactinia sakmarica* sp. nov. и *Microporosa interisol* sp. nov.

**Ключевые слова:** Radiolaria, новые виды, ранняя пермь, Южный Урал, Западные Мугоджары

**DOI:** 10.31857/S0031031X20060021

Морские нижнепермские отложения протягиваются субмеридиональной полосой вдоль западного склона Урала до Западных Мугоджар. В редких непрерывных разрезах и в более частых фрагментарных выходах нижнепермских пород Среднего и Южного Урала и Западных Мугоджар (Nazarov, Ormiston, 1985, 1993; Назаров, 1988; Назаров, Ормистон, 1990; Amon et al., 1990; Амон, 1999; Амон, Чувашов, 2004), а также из подсольных отложений Прикаспийской впадины (Afanasyeva, Zamilatskaya, 1993; Афанасьева, 2000) выделены и описаны ассельские, сакмарские и артинские комплексы радиолярий. Опубликованы очень краткие сведения о распространении раннепермских радиолярий на архипелаге Новая Земля (Афанасьева, 2000).

Первая биостратиграфическая шкала нижней перми по радиоляриям была разработана Б.Б. Назаровым и А. Ормистоном (Назаров, 1988; Nazarov, Ormiston, 1993) и включала 10 биостратонов. В настоящее время для нижней перми Среднего и Южного Урала, Западных Мугоджар и Прикаспийской впадины предложена биостратиграфическая шкала, включающая 17 экозон радиолярий, которые скоррелированы с зонами по фораминиферам и конодонтам (Afanasyeva, 2018).

Результаты нового морфологического и таксономического изучения радиолярий ранней перми из опорных разрезов Кондуровский и Актасты (рис. 1) показали доминирование видов из класса *Spumellaria* и подчиненное значение *Sphaerellaria* (Афанасьева и др., 2014, 2015).

В предлагаемой работе приводится описание новых видов раннепермских радиолярий Южного Урала и Западных Мугоджар: четыре вида из доминирующего класса *Spumellaria*: *Spongentac-*

*tinia crassitunicata* sp. nov., *S. ordinaria* sp. nov., *S. tenuireticulata* sp. nov. и *Polyentactinia sakmarica* sp. nov.; и один вид из класса *Sphaerellaria* – *Microporosa interisol* sp. nov.

### КОНДУРОВСКИЙ РАЗРЕЗ

Кондуровский разрез расположен на правобережье р. Сакмары в крутом южном обрыве горы Нос близ с. Кондуровка и вскрывает пограничные отложения курмаинской свиты ассельского яруса и карамурунской свиты ассельско–сакмарского возраста.

Первые исследования выделенных из породы скелетов сакмарских радиолярий были проведены Х. Коцуром и Х. Мостлером (Kozur, Mostler, 1981, 1989). Они описали богатый и разнообразный комплекс радиолярий, объединяющий 55 видов из 30 родов радиолярий при доминировании *Spumellaria* – 47.3%, и подавленным значении *Sphaerellaria* – 20.0%. Всесторонний анализ этой ассоциации радиолярий позволил установить экозону *Polyentactinia cisuralica* – *Pluristratoentactinia tetrasphaera*, которая отвечает конодонтовой зоне *Sweetognathus binodosus* (Афанасьева, Амон, 2016).

К сожалению, Назаров и Ормистон обратили мало внимания на разрез Кондуровский. В одной из статей приведено лишь обобщенное описание разреза под названием “Верхняя Черная Речка”, по имени хутора в окрестностях ж/д станции Кондуровка<sup>1</sup> (Nazarov, Ormiston, 1985). Всего в разрезе Верхняя Черная Речка (=Кондуровский)

<sup>1</sup> “...stratotype section on the right bank of the Sakmar River at Verkhnyaya Chernaya Rechka (=Kondurovka Station)” (Nazarov, Ormiston, 1985, с. 3).

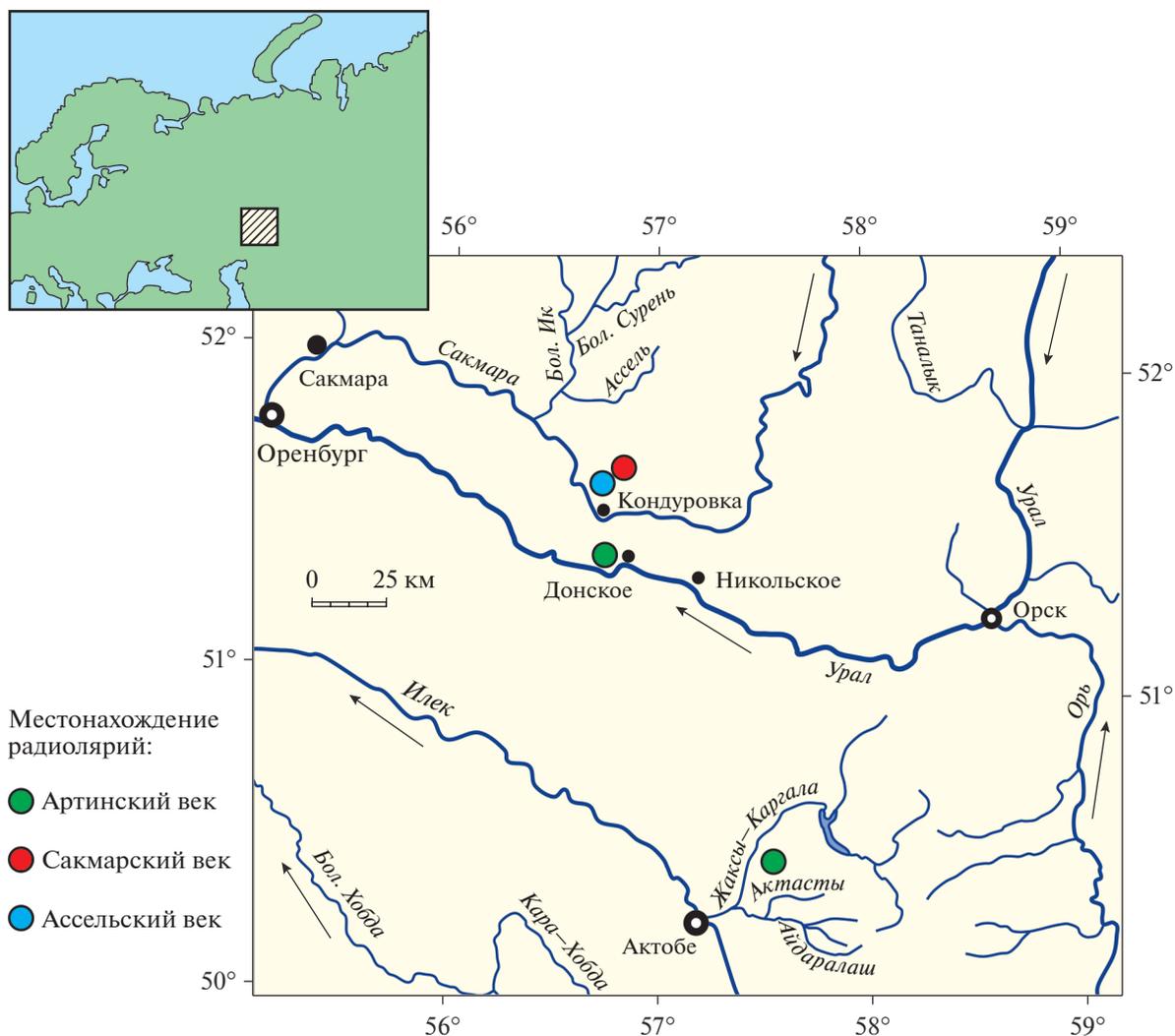


Рис. 1. Распространение новых видов радиолярий ранней перми на Южном Урале и в Западных Мугоджарах.

они установили только один ассельский вид *Latentifistula* sp. (Исакова, Назаров, 1986) и четыре вида сакмарских радиолярий: *Copieillintra diploacantha* Nazarov et Ormiston, 1985, *Entactinia rucnoclada* Nazarov et Ormiston, 1985, *Copicyntra fragilispinosa* Kozur et Mostler, 1989, *Helioentactinia ikka* Nazarov et Ormiston, 1990 (Nazarov, Ormiston, 1985, 1993; Назаров, 1988; Назаров, Ормистон, 1990).

Детальное изучение ассельско-сакмарских радиолярий из Кондуровского опорного разреза позволило установить две экозоны (Афанасьева и др., 2014): (1) *Tetragregnon sphaericus* – *Latentifistula heteroextrema* для отложений ассельского яруса в объеме конодонтовых зон *Sweetognathus postfusius* – *Streptognathodus barskovi*; и (2) *Arcoclathrata alekseevi* – *Apophysiacus sakmaraensis* для отложений сакмарского яруса в объеме конодонтовой зоны *Sweetognathus merrilli*.

Ассоциация радиолярий ассельского возраста насчитывает 41 вид из 18 родов при доминирова-

нии *Spumellaria* – 51.2%, и угнетенном состоянии *Sphaerellaria* – 24.4%.

Сакмарский комплекс радиолярий представлен 58 видами из 27 родов при преобладании *Spumellaria* – 41.4% и подчинении *Sphaerellaria* – 32.8%.

### РАЗРЕЗ АКТАСТЫ

Разрез Актасты расположен в Западных Мугоджарах к северо-востоку от г. Актобе в долине р. Актасты, правого притока р. Жаман-Каргала. Назаров с коллегами описал из разреза Актасты только пять видов радиолярий: *Campanulithus falcatus* Nazarov et Rudenko, 1981, *Copicyntra cuspidata* Nazarov et Ormiston, 1985, *C. phymatodonta* Nazarov et Ormiston, 1985, *Polyentactinia lauitia* Nazarov et Ormiston, 1985 и *Ruzhencevispongus aktastiensis* Nazarov et Ormiston, 1993 (Назаров, Руденко, 1981; Назаров, Ормистон, 1985, 1993; Назаров, 1988).

Всестороннее палеонтологическое исследование радиолярий из разреза Актасты было выпол-

нено на основе собственных данных и с использованием материалов Назарова, что позволило установить экзону радиолярий *Entactinia pinrasensis* – *Microgorosa gozhnovi* (Афанасьева и др., 2015). Биостратиграфическая позиция экзоны соответствует конодонтовой зоне *Sweetognathus whitei*, отвечающей артинскому ярусу нижней перми.

Комплекс объединяет 25 видов из 10 родов радиолярий при ярком доминировании *Spumellaria* – 56% и второй роли у *Sphaerellaria* – 40.0%.

\*\*\*

Коллекция радиолярий нижней перми № 5481 хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН). Систематика радиолярий приведена по работам автора (Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). Измерения элементов скелетов радиолярий и морфометрический анализ абсолютных и относительных значений параметров раковин радиолярий палеозоя проводился по стандартной методике (Афанасьева, 2000; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006).

Автор приносит свою искреннюю благодарность В.С. Вишневецкой за ценные советы и замечания. Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН “Эволюция органического мира и планетарных процессов”.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ  
ТИП RADIOLARIA  
НАДКЛАСС POLYCYSTINA  
КЛАСС SPUMELLARIA  
ОТ Р Я Д CANCELLIATA

СЕМЕЙСТВО POLYENTACTINIIDAE NAZAROV, 1975

ПОДСЕМЕЙСТВО POLYENTACTINIINAE NAZAROV, 1975

Род *Polyentactinia* Foreman, 1963

*Polyentactinia sakmarica* Afanasieva, sp. nov.

Название вида – от сакмарского яруса.

Голотип – ПИН, № 5481/252-16697; Южный Урал, р. Сакмара, разрез Кондуровский, слой 17; нижняя пермь, сакмарский ярус, конодонтовая зона *Sweetognathus merrilli*.

Описание (рис. 2). Раковина сферическая, очень большая ( $D = 228–261$  мкм), с одной псевдопористой оболочкой и удлиненно-коническими основными иглами (рис. 1). Внешняя оболочка очень тонкостенная ( $tw = 1–2$  мкм,  $D/tw = 124–228$ ), псевдопористая. Она образована разрастанием уплощенных прутьев, формирующих маленькие ( $D/dp = 26.1–35.6$ ) полигональные поровые отверстия разного размера (от 7 до 10 мкм). Межпоровые перегородки, т.е., толщина уплощенных прутьев решетки, относительно широкие ( $dp/wp = 1.4–2.3$ ). Внешняя оболочка скелета раз-

вивается непосредственно на каркасе из переплетения достаточно толстых прутьев (3–4 мкм), образующих очень крупные ячейки со средней длиной стороны 56–73 мкм (рис. 2, а, б). Внутренняя спикула разрушена, но наличие основных игл позволяет предполагать ее первоначальное присутствие. Основные иглы удлиненно-конические, слегка изогнутые, короткие ( $L/D = 0.3–0.5$ ) и относительно толстые ( $L/wL = 5.7–8.2$ ).

Размеры в мкм и отношения<sup>2</sup> (рис. 3):

Экз. №	D	dp	wp	tw	L	wL
5481/252-16697 (голотип)	249	7	3	2	68	12
5481/252-16657	231	8	4	1.5	114	15
5481/252-16721	228	8	4	1	106	16
5481/252-16818	261	10	7	1.5	107	13

Экз. №	D/tw	D/dp	dp/wp	L/D	L/wL
5481/252-16697 (голотип)	124	35.6	2.3	0.3	5.7
5481/252-16657	154	28.9	2.0	0.5	7.6
5481/252-16721	228	28.5	2.0	0.5	6.6
5481/252-16818	174	26.1	1.4	0.4	8.2

Сравнение. От наиболее близкого вида *P. applanata* Nazarov et Ormiston, 1989, который имеет столь же малые поровые отверстия (8–12 мкм), и от всех иных представителей рода *Polyentactinia* новый вид отличается развитием очень купно-ячеистого внутреннего опорного каркаса, на котором формируется внешняя тонкостенная оболочка скелета.

Материал. 4 экз. из типового местонахождения.

ОТ Р Я Д SPONGIATA

СЕМЕЙСТВО SPONGENTACTINIIDAE NAZAROV, 1975

ПОДСЕМЕЙСТВО SPONGENTACTINIINAE NAZAROV, 1975

Род *Spongentactinia* Nazarov, 1975

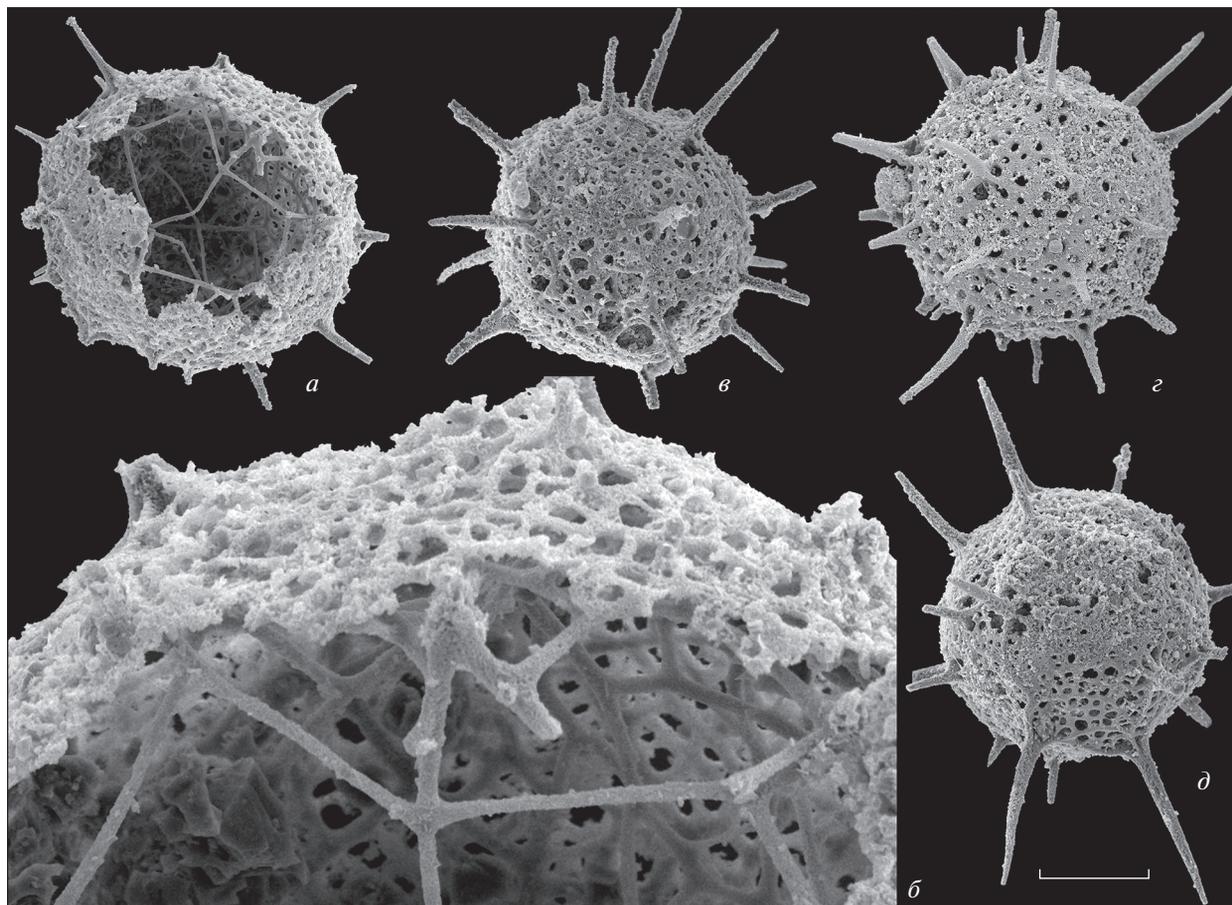
*Spongentactinia crassitunicata* Afanasieva, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1–5

Название вида от *crassitunicatus* Lat. – толстостенный.

Голотип – ПИН, № 5481/322-16253; Россия, Южный Урал, р. Сакмара, разрез Кондуровский, слой 18; нижняя пермь, сакмарский ярус, конодонтовая зона *Sweetognathus merrilli*.

<sup>2</sup> Статистический анализ абсолютных и относительных значений параметров раковин радиолярий палеозоя показал устойчивую закономерность изменения размеров скелета, его частей и их соотношений. Наличие таких устойчивых зависимостей позволяет формализовать процесс классификации данных и оперировать при описании видов понятиями “очень большой”, “большой”, “маленький” и “очень маленький”, которым отвечают определенные ранжированные количественные величины (Афанасьева, 2000; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006).



**Рис. 2.** *Polyentactinia sakmarica* sp. nov.: *а, б* – голотип ПИН, № 5481/252-16697: *а* – штрих = 83 мкм, *б* – фрагмент, штрих = 21 мкм; *в* – экз. ПИН, № 5481/252-16657, штрих = 94 мкм; *г* – экз. ПИН, № 5481/252-16818, штрих = 103 мкм; *д* – экз. ПИН, № 5481/252-16721, штрих = 91 мкм; Россия, Южный Урал, р. Сакмара, разрез Кондуровский, слой 17; нижняя пермь, сакмарский ярус.

**Описание.** Раковина сферическая, очень большая ( $D = 180\text{--}238$  мкм), состоящая из двух оболочек с шестью основными трехгранными иглами и многочисленными шипиками. Внешняя оболочка толстая ( $D/tw = 19.4\text{--}28.4$ ) и состоит из переплетения уплощенных прутьев, образующих маленькие ( $D/dp = 23.8\text{--}33.2$ ) полигональные поровые отверстия разного размера (от 6 до 10 мкм). Поровые каналы очень узкие ( $dp/tw = 0.7\text{--}1.0$ ), а межпоровые перегородки, т.е., толщина уплощенных прутьев решетки, относительно широкие ( $dp/wp = 2.0\text{--}4.0$ ). На дне поровых каналов находятся собственно поровые отверстия диаметром 3–6 мкм. Внутренняя сфера пористая, очень маленькая ( $D/D_s = 5.6\text{--}6.4$ ), относительно толстостенная ( $D_s/ts = 31.0$ ) и составляет 15.6–17.8% от диаметра внешней сферы. Поровые отверстия большие ( $D_s/ds = 15.5\text{--}16.0$ ). Внутри внутренней сферы наблюдаются остатки спикюлы (табл. I, фиг. 2), продолжением лучей которой являются шесть относительно коротких ( $L/D = 0.3\text{--}0.4$ ) и толстых ( $L/wL = 3.0\text{--}3.3$ ) основных стержневидных игл. На поверхности прутьев внешней сферы развиты многочисленные длинные конические шипики ( $D/ht = 23.8\text{--}36.0$ ).

**Размеры в мкм и отношения (рис. 3):**

Экз. №	D	dp	wp	tw	L	wL	ht	Ds	ds	ts
5481/322-16253 (голотип)	218	8	2	9	78	24	6	–	–	–
5481/322-16319	199	7	2	7	–	17	6	–	–	–
5481/322-16573	199	6	3	9	–	–	6	31	2	1
5481/322-16514	238	10	3	10	73	24	10	–	–	–
5481/322-16575	180	6	2	9	–	–	5	32	2	–
Экз. №	D/tw	D/dp	D/ht	dp/tw	dp/wp	L/D	L/wL	D/Ds	Ds/ds	Ds/ts
5481/322-16253 (голотип)	24.2	27.3	36.0	0.9	4.0	0.4	3.3	–	–	–
5481/322-16319	28.4	28.4	33.2	1.0	3.5	–	–	–	–	–
5481/322-16573	22.1	33.2	33.2	0.7	2.0	–	–	6.4	15.5	31.0
5481/322-16514	23.8	23.8	23.8	1.0	3.3	0.3	3.0	–	–	–
5481/322-16575	19.4	30.0	36.0	0.7	3.5	–	–	5.6	16.0	–

С р а в н е н и е. *S. crassitunicata* sp. nov. отличается от *S. fungosa* Nazarov, 1975 формированием толстой стенки внешней сферы переплетением уплощенных широких прутьев, развитием основных игл и наличием очень маленькой пористой внутренней сферы.

М а т е р и а л. 8 экз.: 6 экз. из типового местонахождения и 2 экз. из ассельских отложений разреза Кондуровский на р. Сакмара, Южный Урал, Россия.

*Spongactinia ordinaria* Afanasieva, sp. nov.

Табл. I, фиг. 6–8

*Spongactinia?* sp.: Назаров, 1988, табл. 30, фиг. 8.

Н а з в а н и е в и д а от *ordinarius* лат. – обыкновенный, ничем не примечательный.

Г о л о т и п – ПИН, № 5481/262-16470; Россия, Южный Урал, р. Сакмара, разрез Кондуровский, слой 14; нижняя пермь, ассельский ярус, зоны конодонтов *Sweetognathus postfusius* – *Streptognathodus barskovi*.

О п и с а н и е. Раковина сферическая, очень большая ( $D = 274–297$  мкм), состоящая из двух сближенных оболочек. Внешняя оболочка очень тонкая ( $tw = 2$  мкм;  $D/tw = 137.0–148.5$ ) и состоит из переплетения тонких прутьев, образующих очень маленькие ( $D/dp = 91.3–99.0$ ) полигональные поры. Поровые каналы и образующие их прутья решетки относительно широкие ( $dp/tw = 1.5$ ;  $dp/wp = 1.5$ ). Внутренняя сфера пористая, относительно толстостенная ( $ts = 3–4$  мкм). Поровые отверстия большие ( $ds/ts = 1.3–1.7$ ), межпоровой перегородки широкие ( $ds/ws = 2.0–3.0$ ). Внутренняя спикулка не обнаружена. Основные иглы не развиты. На поверхности прутьев внешней сферы развиты многочисленные очень короткие округлые шипики-бугорки ( $D/ht = 91.3–99.0$ ).

Р а з м е р ы в м к м и о т н о ш е н и я (рис. 3):

Экз. №	D	dp	wp	tw	ht	ds	ws	ts
5481/262-16470 (голотип)	274	3	2	2	2	4	2	3
5481/262-17242	275	3	2	2	2	6	2	4
5481/262-17280	297	3	2	2	2	5	2	3

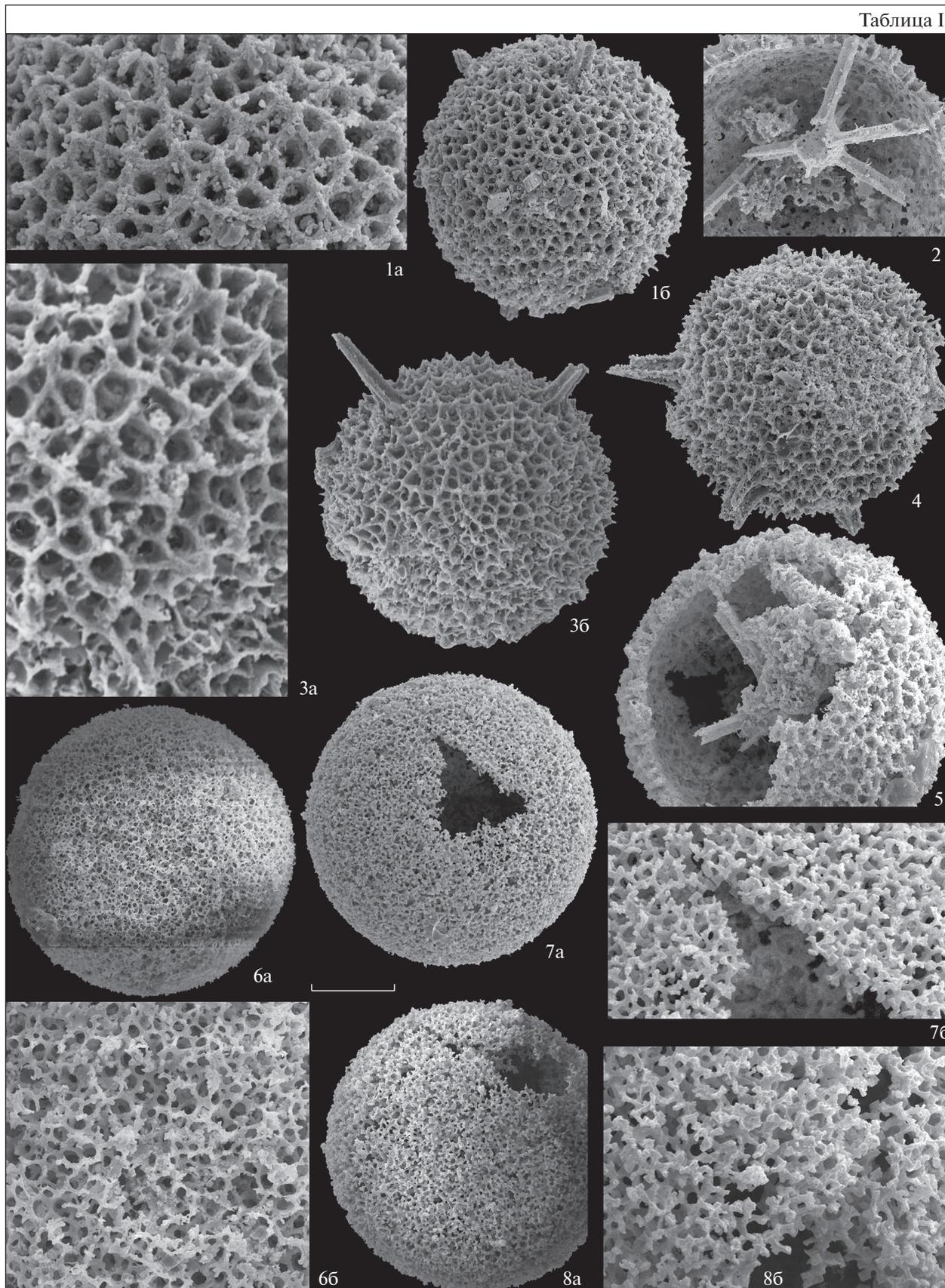
Экз. №	D/tw	D/dp	D/ht	dp/tw	dp/wp	ds/ws	ds/ts
5481/262-16470 (голотип)	137.0	91.3	91.3	1.5	1.5	2.0	1.3
5481/262-17242	137.5	91.7	91.7	1.5	1.5	3.0	1.5
5481/262-17280	148.5	99.0	99.0	1.5	1.5	2.5	1.7

С р а в н е н и е. *S. ordinaria* sp. nov. отличается от *S. fungosa* Nazarov, 1975 несколькими большими размерами скелета, формированием очень тонкой губчатой внешней сферы и относительно тол-

Размеры в мкм	Абсолютные										Относительные									
	D	Ds	dp(ds)	wp(ws)	tw	ts	L	wL	l	wl	ht(hs)	D/Ds	D/tw (Ds/ts)	D/dp (Ds/ds)	D/ht (D/hs)	L/D	L/wL	l/wl	dp/tw (ds/ts)	dp/wp (ds/ws)
Очень большие, очень длинные и т.д.	360.0–180.1	155.0–60.1	35.0–25.1	10.0–4.1	9.0–7.1	5.0–3.1	750.0–250.1	60.0–50.1	135.0–90.1	>9.6	20.0–15.1	1.5–2.5	2.0–10.0	4.0–10.0	3.0–20.0	10.0–2.1	0.5–3.0	3.0–4.5	9.5–4.5	0.1–1.5
Большие, длинные и т.д.	180.0–130.1	60.0–46.1	25.0–15.1	4.0–3.1	7.0–4.1	3.0–2.1	250.0–153.1	50.0–25.1	90.0–70.1	9.5–7.6	15.0–10.1	2.6–3.5	10.1–36.0	18.5–36.0	20.1–36.0	2.0–1.0	3.1–6.0	4.6–8.0	4.4–1.1	1.6–4.0
Маленькие, короткие и т.д.	130.0–88.1	46.0–40.1	15.0–6.1	3.0–2.1	4.0–2.1	2.0–1.0	153.0–52.1	25.0–15.1	70.0–29.1	7.5–4.6	10.0–5.1	3.6–4.0	30.1–100.0	18.6–63.0	36.1–60.0	0.9–0.4	6.1–13.0	8.1–11.0	1.0–0.9	4.1–6.0
Очень маленькие, очень короткие и т.д.	88.0–20.0	40.0–35.0	6.0–1.0	2.0–1.0	2.0–1.0	–	52.0–15.0	15.0–4.5	29.0–20.0	4.5–3.0	5.0–1.0	4.1–6.5	100.1–200.0	63.1–105.0	60.1–100.0	0.3–0.1	13.1–25.0	11.1–24.0	0.8–0.1	6.1–9.5

Рис. 3. Основные абсолютные и относительные морфометрические параметры скелетов сферических радиолярий палеозоя (Афанасьева, 2000; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006): D – диаметр внешней сферы или диска, Ds – диаметр внутренней сферы, dp – диаметр пор внешней оболочки, ds – диаметр пор внутренней сферы, wp – ширина межпоровой перегородки внешней оболочки, ws – ширина межпоровой перегородки пор внутренней сферы, tw – толщина стенки внешней оболочки, ts – толщина стенки внутренней сферы, L – длина основных игл, wL – ширина основания основных игл, l – длина второстепенных игл, wl – ширина основания второстепенных игл, ht – высота шипиков и бугорков на внешней сфере, hs – высота шипиков на внутренней сфере.

Таблица I



стостенной пористой внутренней сферой, а также отсутствием второстепенных игл, соединяющих внешнюю и внутреннюю оболочки скелета.

**З а м е ч а н и я.** В состав нового вида включен экземпляр из артинских отложений около с. Донское, изображенный ранее Назаровым (1988, табл. 30, фиг. 8), но не описанный и поименованный как *Spongactinia?* sp. Такое решение обусловлено морфологической идентичностью таксонов.

**М а т е р и а л.** 11 экз.: 2 экз. из типового местонахождения; 5 экз. из сакмарских отложений разреза Кондуровский на р. Сакмара и 1 экз. из артинских отложений на р. Урал около с. Донское, Южный Урал, Россия; 3 экз. из артинских отложений разреза Актасты на р. Актасты, Западные Мугоджары, Казахстан.

*Spongactinia tenuireticulata Afanasieva, sp. nov.*

Табл. II, фиг. 1–3

*Spongactinia* sp.: Назаров, 1984, табл. 62, фиг. 3.

**Н а з в а н и е** вида от *tenuis* *лат.* — тонкий, и *reticulatus* *лат.* — сетчатый.

**Г о л о т и п** — ПИН, № 5481/263-16538; Россия, Южный Урал, р. Сакмара, разрез Кондуровский, слой 14; нижняя пермь, ассельский ярус, зоны конодонтов *Sweetognathus postfusus* — *Streptognathodus barskovi*.

**О п и с а н и е.** Раковина сферическая, очень большая ( $D = 208–218$  мкм), состоящая из двух оболочек с шестью основными иглами. Внешняя губчатая оболочка состоит из переплетения тончайших прутьев ( $tw = 2$  мкм;  $D/tw = 104–109$ ), образующих маленькие и очень маленькие ( $D/dp = 52.5–69.3$ ) полигональные поровые отверстия разного размера (от 1 до 3 мкм). Внутренняя сфера пористая, большая ( $D/Ds = 1.4–1.6$ ), относительно толстостенная ( $Ds/ts = 17.2–22.2$ ) и составляет 63.9–73.8% от диаметра внешней сферы. Поры внутренней сферы округлые, одного размера, большие ( $Ds/ds = 12.1–14.1$ ), межпоровые перегородки широкие ( $ds/ws = 1.8–2.2$ ). Внутренняя спикула не обнаружена. Однако наличие основных игл позволяет сделать вывод о том, что, вероятно, внутренний каркас представлен шестилуче-

вой спикулой. Основные иглы короткие ( $L/D = 0.4–4.5$ ), массивные ( $L/wL = 3.0–4.9$ ), трехгранные, с  $\blacktriangleleft$ -образным сечением основания иглы. На поверхности внутренней сферы развиты многочисленные очень длинные шипики ( $D/hs = 11.1–13.6$ ), соединяющие внутреннюю и внешнюю оболочки скелета. На поверхности внешней сферы развиты малочисленные очень короткие (1–2 мкм) шипики, являющиеся продолжением внутренних шипиков. У некоторых особей на внешней поверхности скелета развиваются короткие второстепенные иглы высотой 15–23 мкм (табл. II, фиг. 2).

**Р а з м е р ы** в мкм и отношения (рис. 3):

Экз. №	D	dp	tw	Ds	ds	ts	ws	hs	L	wL
5481/263-16538 (голотип)	210	4	2	155	11	9	6	19	79	26
5481/263-16373	218	4	2	—	—	—	—	16	108	23
5481/263-16557	208	3	2	133	11	6	5	18	182	37

Экз. №	D/tw	D/dp	L/D	L/wL	D/hs	D/Ds	Ds/ds	ds/ws	Ds/ts
5481/263-16538 (голотип)	105	52.5	0.4	3.0	11.1	1.4	14.1	1.8	17.2
5481/263-16373	109	54.5	0.5	4.7	13.6	—	—	—	—
5481/263-16557	104	69.3	0.4	4.9	11.6	1.6	12.1	2.2	22.2

**С р а в н е н и е.** *S. tenuireticulata* sp. nov. отличается от *S. diplostraca* (Foreman, 1963): (1) развитием тончайшей сетчатой скелетной ткани внешней оболочки (2 мкм), тогда как у *S. diplostraca* толщина внешней губчатой оболочки составляет 5–20 мкм; (2) большими размерами внутренней пористой толстостенной сферы, достигающими 63.9–73.8% от диаметра внешней сферы, тогда как диаметр внутренней сферы *S. diplostraca* составляет только 28–40%.

**З а м е ч а н и я.** В состав нового вида включен экземпляр из артинских отложений около с. Донское, изображенный ранее Назаровым (1984, табл. 62, фиг. 3), но не описанный и поименованный как *Spongactinia* sp. Такое решение обу-

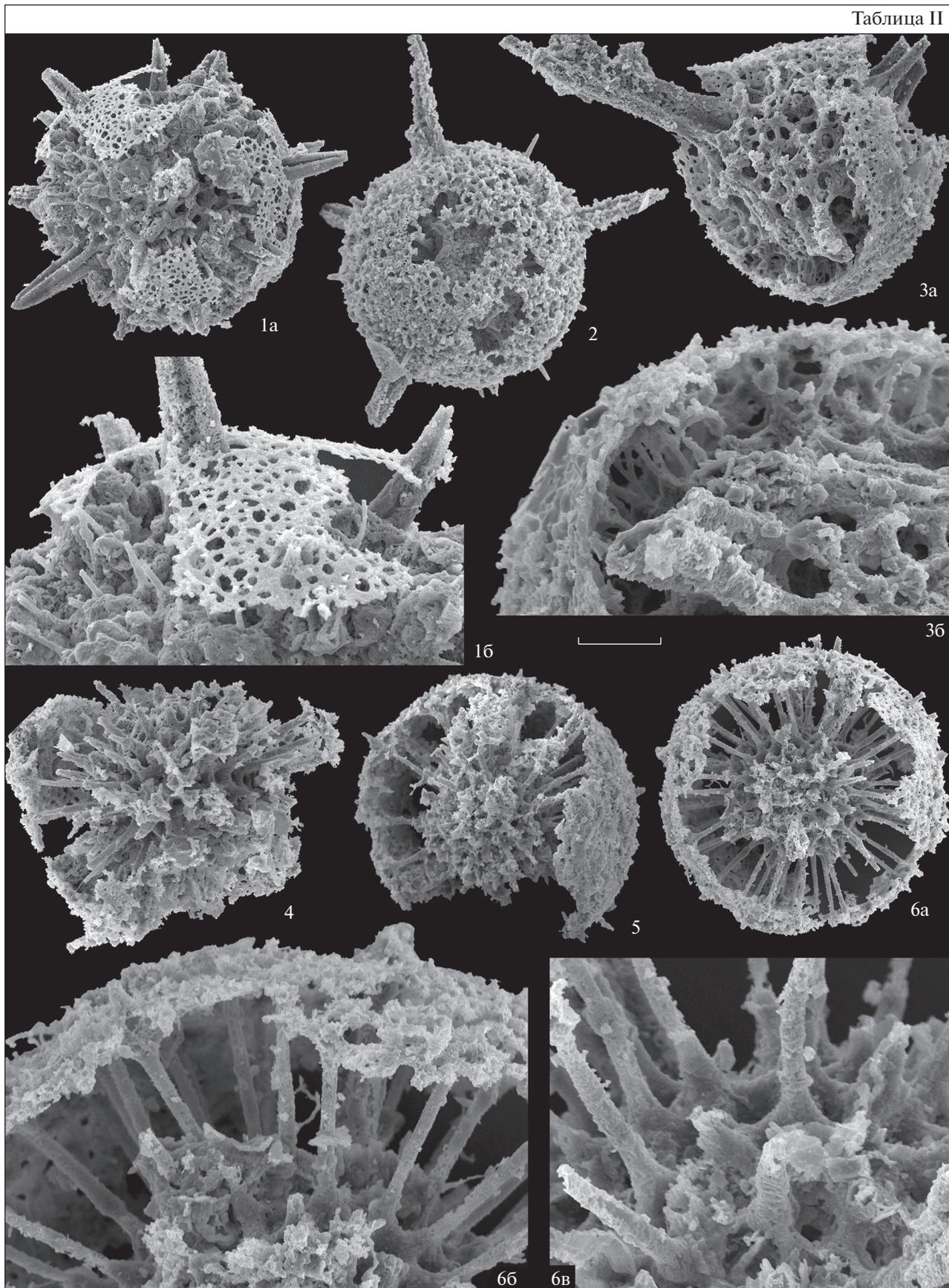
Объяснение к таблице I

Фиг. 1–5. *Spongactinia crassitunicata* sp. nov.: 1 — экз. ПИН, № 5481/322-16319: 1а — фрагмент (штрих = 26 мкм), 1б — (штрих = 64 мкм); 2 — экз. ПИН, № 5481/322-16573, фрагмент (штрих = 52 мкм); 3 — голотип ПИН № 5481/322-16253: 3а — фрагмент (штрих = 24 мкм), 3б — (штрих = 63 мкм); 4 — экз. ПИН, № 5481/322-16514 (штрих = 80 мкм); 5 — экз. ПИН, № 5481/322-16575 (штрих = 44 мкм).

Фиг. 6–8. *Spongactinia ordinaria* sp. nov.: 6 — голотип ПИН, № 5481/262-16470: 6а — (штрих = 79 мкм), 6б — фрагмент (штрих = 27 мкм); 7 — экз. ПИН, № 5481/262-17280: 7а — (штрих = 87 мкм), 7б — фрагмент (штрих = 29 мкм); 8 — экз. ПИН, № 5481/262-17242: 8а — (штрих = 79 мкм), 8б — фрагмент (штрих = 27 мкм).

Нижняя пермь, ассельский (фиг. 4, 6), сакмарский (фиг. 1–3, 5) и артинский (фиг. 7, 8) ярусы; Россия, Южный Урал, р. Сакмара, разрез Кондуровский: слой 18 (фиг. 1–3, 5), слой 14 (фиг. 4, 6); Казахстан, Западные Мугоджары, р. Актасты: обр. 5020-III-3 (фиг. 7), обр. 5020-III-2 (фиг. 8).

Таблица II



Объяснение к таблице II

Фиг. 1–3. *Spongactinia tenuireticulata* sp. nov.: 1 – голотип ПИН, № 5481/263-16538: 1a – (штрих = 66 мкм), 1б – фрагмент (штрих = 27 мкм); 2 – экз. ПИН, № 5481/263-16373 (штрих = 73 мкм); 3 – экз. ПИН, № 5481/263-16557: 3a – (штрих = 62 мкм), 3б – фрагмент (штрих = 24 мкм).

Фиг. 4–6. *Microporosa interisol* sp. nov.: 4 – экз. ПИН, № 5481/334-16344 (штрих = 50 мкм); 5 – экз. ПИН, № 5481/334-16472 (штрих = 68 мкм); 6 – голотип ПИН, № 5481/334-16416: 6a – (штрих = 65 мкм), 6б – фрагмент (штрих = 22 мкм), 6в – фрагмент (штрих = 14 мкм).

Нижняя пермь, ассельский (фиг. 1, 2, 5, 6), сакмарский (фиг. 3) и артинский (фиг. 4) ярусы; Россия, Южный Урал, р. Сакмара, разрез Кондуровский: слой 12 (фиг. 2), слой 14 (фиг. 1, 5, 6), слой 18 (фиг. 3); Казахстан, Западные Мугоджары, р. Актасты: обр. 5020-III-3 (фиг. 4).

словлено морфологической идентичностью таксонов.

Материал. 4 экз. из Южного Урала: 2 экз. из типового местонахождения; 1 экз. из сакмарских отложений разреза Кондуровский на р. Сакмара; 1 экз. из артинских отложений на р. Урал около с. Донское.

К Л А С С SPHAERELLARIA

О Т Р Я Д ENTACTINIATA

СЕМЕЙСТВО ENTACTINIIDAE RIEDEL, 1967

ПОДСЕМЕЙСТВО BIENTACTINOSPHERINAE AFANASIEVA, 1999

Род *Microporosa* Afanasieva et Amon, 2016

*Microporosa interisol* Afanasieva, sp. nov.

Табл. II, фиг. 4–6

Название вида от *interior* лат. – внутренний и *sol* лат. – солнце.

Голотип – ПИН, № 5481/334-16416; Россия, Южный Урал, р. Сакмара, разрез Кондуровский, слой 14; нижняя пермь, ассельский ярус, зоны конодонтов *Sweetognathus postfusius* – *Streptognathodus barskovi*.

Описание. Раковина сферическая, очень большая ( $D = 204–236$  мкм), состоящая из двух пористых оболочек и многочисленных второстепенных игл в межсферном пространстве. Внутренняя спикула не обнаружена, однако наличие основных игл в межсферном пространстве позволяет сделать вывод, что внутренний каркас представлен шестилучевой спикулой. Внешняя тонкостенная оболочка ( $D/tw = 102–118$ ) образована мелкопористой скелетной тканью, пронизанной многочисленными мельчайшими округло-полигональными порами ( $dp = 3$  мкм,  $D/dp = 68.0–78.7$ ). Межпоровые перегородки округлые и очень широкие ( $wp = 4$  мкм,  $dp/wp = 0.8$ ). Внутренняя сфера относительно толстостенная ( $Ds/ts = 11.0–15.4$ ) и составляет 43–49% от диаметра внешней сферы. Сфера пронизана широкими округлыми порами ( $Ds/ds = 12.6–17.7$ ). Межпоровые перегородки округлые и широкие ( $ds/ws = 1.5–2.0$ ). Дно пор внутренней оболочки в отдельных случаях может быть затянато дополнительной тонкой скелетной тканью (табл. II, фиг. 6в). От межпоровых узлов внутренней сферы отходят

многочисленные тонкие и гладкие межсферные стержневидные иглы ( $l = 46–53$  мкм,  $l/wl = 7.7–10.6$ ), соединяющие внешнюю и внутреннюю оболочки скелета. Основные иглы массивные, трехгранные, с  $\clubsuit$ -образным сечением основания иглы. Иглы относительно короткие, составляющие только около 30% от диаметра скелета, но они полностью расположены в межсферном пространстве, а на поверхности скелета отмечены лишь кончики игл размером до 10 мкм.

Размеры в мкм и отношения (рис. 3):

Экз. №	D	dp	wp	tw	Ds	ds	ts	ws	l	wl	L	wL
5481/334-16416 (голотип)	220	3	4	2	108	8	7	4	50	5	64	16
5481/334-16472	236	3	4	2	106	6	7	4	53	5	–	24
5481/334-16344	204	3	4	2	88	7	8	4	46	6	–	16

Экз. №	D/tw	D/dp	dp/wp	L/D	L/wL	l/wl	Ds/ds	ds/ws	Ds/ts
5481/334-16416 (голотип)	110	73.3	0.8	0.3	4.0	10.0	13.5	2.0	15.4
5481/334-16472	118	78.7	0.8	–	–	10.6	17.7	1.5	15.1
5481/334-17488	102	68.0	0.8	–	–	7.7	12.6	1.8	11.0

Сравнение. От типового вида *M. rozhnovi* Afanasieva et Amon, 2016 новый вид отличается: (1) большими размерами внутренней сферы, достигающей 43–49% от диаметра внешнего скелета, тогда как внутренняя сфера *M. rozhnovi* составляет только 26–28%; (2) более массивными второстепенными иглами в межсферном пространстве ( $wl = 5–6$  мкм;  $l/wl = 7.7–10.6$ ), в то время как у *M. rozhnovi* иглы очень тонкие ( $wl = 1.5–2$  мкм;  $l/wl = 30–47$ ); (3) формированием основных игл только в межсферном пространстве.

Материал. 3 экз. из типового местонахождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амон Э.О. Зональная радиоляриевая шкала карбона и нижней перми Урала и Предуралья // Матер. по стра-

- тиграфии и палеонтологии Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. Вып. 2. С. 85–124.
- Амон Э.О., Чувашов Б.И. Радиоларии в стратиграфии сакмарского яруса (нижняя пермь) Южного Урала // Литосфера. 2004. № 1. С. 41–64.
- Афанасьева М.С. Атлас радиоларий палеозоя Русской платформы. М.: Научн. мир, 2000. 480 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О. Радиоларии. М.: ПИН РАН, 2006. 320 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О. Новые роды и виды радиоларий из нижнепермских отложений Южного Урала и Северных Мугоджар // Палеонтол. журн. 2016. № 3. С. 3–13.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О., Черных В.В. Радиоларии пограничных отложений ассельского и сакмарского ярусов (нижняя пермь) разреза Кондуровский (западный склон Южного Урала) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2014. Т. 89. Вып. 4. С. 64–82.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О., Черных В.В. Артинские (нижняя пермь) радиоларии из опорного разреза Актасты, Северные Мугоджары // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2015. Т. 90. Вып. 5. С. 9–27.
- Исакова Т.Н., Назаров Б.Б. Стратиграфия и микрофауна позднего карбона–ранней перми Южного Урала. М.: Наука, 1986. 184 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 402).
- Назаров Б.Б. Радиоларии палеозоя. Дисс. ... докт. геол.-мин. наук. М.: ГИН АН СССР, 1984. 642 с.
- Назаров Б.Б. Радиоларии палеозоя. Л.: Недра, 1988. 231 с. (Практическое руководство по микрофауне СССР. Справочник для палеонтологов и геологов. Т. 2).
- Назаров Б.Б., Ормистон А.Р. Новые виды радиоларий из перми юга Урала и Невады // Палеонтол. журн. 1989. № 2. С. 13–21.
- Назаров Б.Б., Ормистон А.Р. Биостратиграфический потенциал радиоларий палеозоя // Радиоларии в биостратиграфии. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 3–25.
- Назаров Б.Б., Руденко В.С. Некоторые билатерально-симметричные радиоларии позднего палеозоя Южного Урала // Вопр. микропалеонтол. 1981. Вып. 24. С. 129–139.
- Afanasiyeva M.S. Early Permian radiolarian eco-zones in the Great Urals, northern Mygodzhary and Peri-Caspian Basin // Proc. of Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting, 2017: "Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources" (Kazan, Russian Federation, 19–23 September 2017) / Ed. Nurgaliev D. Infomatica Srl – Filodiritto Editore, 2018. P. 11–18.
- Afanasiyeva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S. Radiolarians in the geological record // Paleontol. J. 2005. V. 39. Suppl. 3. P. 135–392.
- Afanasiyeva M.S., Zamilatskaya T.K. The paleobiogeography of the North–East Pricaspian in Artinskian time based on Radiolaria and Foraminifera // Micropaleontol. 1993. Spec. Publ. № 6: Radiolaria of Giant and Subgiant Fields in Asia. P. 61–66.
- Amon E.O., Braun A., Chuvashov B.I. Lower Permian (Artinskian) Radiolaria from the Sim type section, southern Urals // Geol. et Palaeontol. 1990. № 24. S. 115–137.
- Kozur H., Mostler H. Beitrage zur Erforschung der mesozoischen Radiolarien. Teil IV: Thalassosphaeracea Haeckel 1862, Hexastylacea Haekel 1862, emended Petrushevskaja 1979, Sponguracea Haeckel 1862, und weitere triassisch Lithocycliacea, Trematodiscea, Actinommacea und Nassellaria // Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck. 1981. Sonderband 1. S. 1–208.
- Kozur H., Mostler H. Radiolarien und Schwammskleren aus dem Unterperm des Vorurals // Geol.-Paläontol. Mitt. Innsbruck. 1989. Sonderband 2. S. 147–275.
- Nazarov B.B., Ormiston A.R. Radiolarian from Late Paleozoic of the Southern Urals, USSR, and West Texas, USA // Micropaleontol. 1985. V. 30. № 1. P. 1–54.
- Nazarov B.B., Ormiston A.R. New biostratigraphically important Paleozoic Radiolaria of Eurasia and North America // Micropaleontol. 1993. Spec. Publ. № 6: Radiolaria of Giant and Subgiant Fields in Asia. P. 22–60.

## New Early Permian Species of Radiolaria of the South Urals and Western Mugodzhary

M. S. Afanasiyeva

Five new species of Early Permian radiolarians are described from the South Urals and Western Mugodzhary: *Spongentactinia crassitunicata* sp. nov., *S. ordinaria* sp. nov., *S. tenuireticulata* sp. nov., *Polyentactinia sakmarica* sp. nov., and *Microporosa interisol* sp. nov.

*Keywords:* Radiolaria, new species, Early Permian, South Urals, Western Mugodzhary

УДК 564.53:551.736(571.5)

## ПЕРМСКИЕ АММОНОИДЕИ СЕМЕЙСТВА MEDLICOTTIIDAE В ВЕРХОЯНЬЕ

© 2020 г. Р. В. Кутыгин\*

*Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, Россия*

*\*e-mail: rkutygin@mail.ru*

Поступила в редакцию 08.11.2019 г.

После доработки 22.11.2019 г.

Принята к публикации 10.12.2019 г.

Приведены результаты ревизии аммоноидей семейства Medlicottiidae из нижней перми Верхоянья. Медликоттииды из подсемейства Uddenitinae встречаются на четырех стратиграфических уровнях. В основании ассельского яруса (нижняя часть хорокытской свиты) определен *Prouddenites evolutus* sp. nov., представляющий собой терминальную фазу морфогенетического развития рода *Prouddenites*. Из слоев с *Uraloceras subsimense* сакмарского яруса (нижняя подсвита эчийской свиты) известен обломок жилой камеры удденитин, родовая диагностика этого экземпляра неясна. В верхнеэчийской подсвите артинского яруса установлен вид *Neouddenites echiensis* sp. nov., являющийся наиболее примитивным представителем рода *Neouddenites*. Основная часть находок медликоттиид (вид *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev, 1961) приходится на нижнюю часть тумаринского горизонта (орольская свита) кунгурского яруса. Сделано предположение о происхождении рода *Neouddenites* от *Prouddenites*. Описаны два новых вида удденитин – *Prouddenites evolutus* sp. nov. и *Neouddenites echiensis* sp. nov.

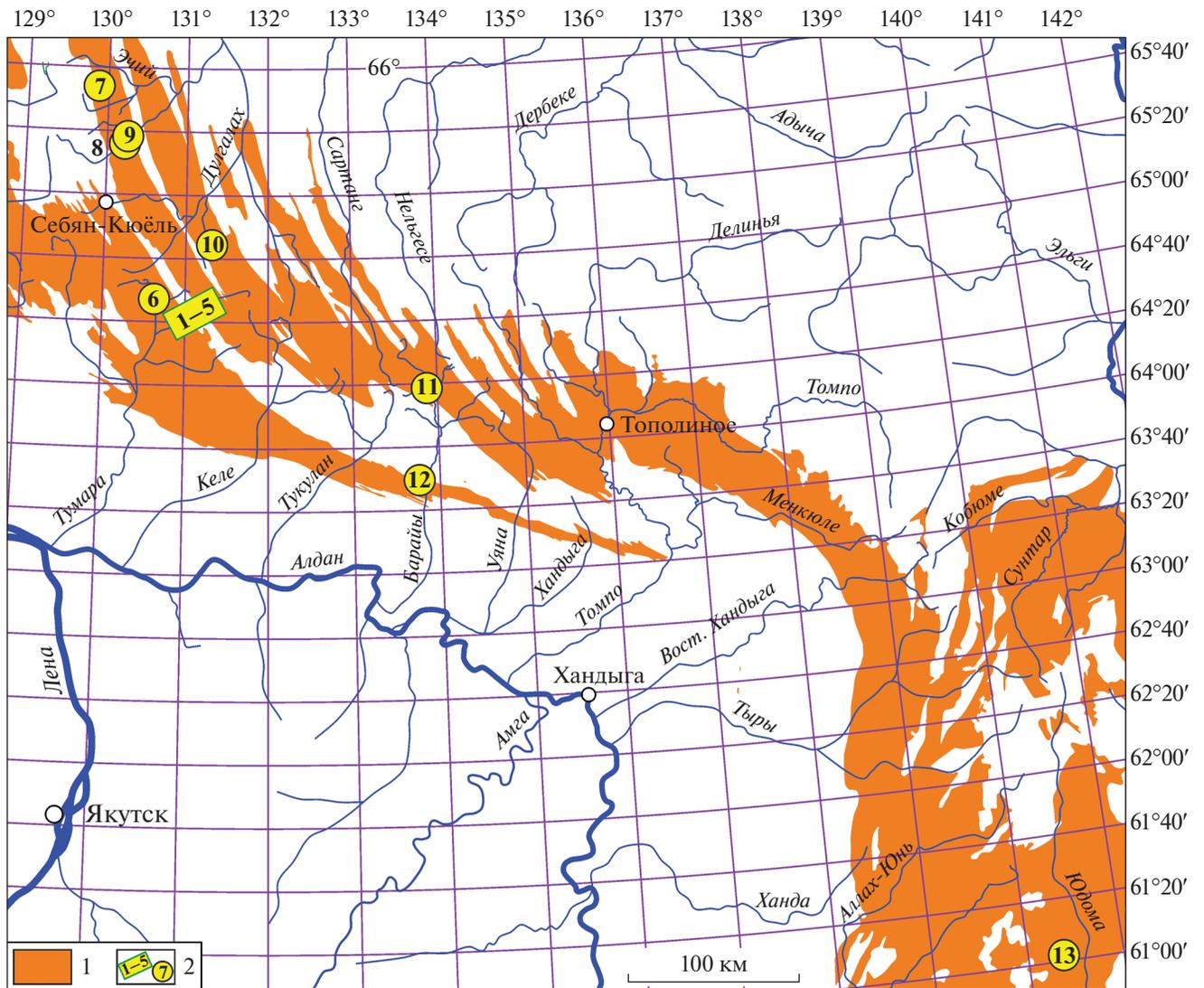
*Ключевые слова:* аммоноидеи, Prolecanitida, Prouddenites, Neouddenites, нижняя пермь, биостратиграфия, Верхоянье

**DOI:** 10.31857/S0031031X20060033

Среди пермских аммоноидей Верхоянья медликоттииды относятся к очень редкой и наименее изученной группе (Андрианов, 1985). Их роль в стратиграфии региона длительное время считалась незначительной, поскольку единственный изученный до настоящего времени в Верхоянье представитель семейства Medlicottiidae, вид *Neouddenites andrianovi*, характеризовался единичными находками только из нижней части тумаринского горизонта кунгурского яруса (Решения..., 1982). При этом он рассматривался как сопутствующий элемент обширного комплекса аммоноидей, в котором доминировал короткоживущий вид *Tumarceras yakutorum* (Ruzhencev). Однако последние исследования показали, что медликоттииды в Верхоянье обладают более широким таксономическим разнообразием и стратиграфическим распространением.

Единственный представитель верхоянских медликоттиид, не относящийся к роду *Neouddenites*, указывался В.Н. Андриановым (1981, с. 61) “из пограничного слоя кыгылтаской и хорокытской свит” р. Дьеленджи в районе устья р. Хорокыт (рис. 1, 2). Этот пролеканит Андриановым уверенно относился к позднекаменноугольному роду *Prouddenites*, что позволяло принципиально

изменить представления о положении каменноугольно-пермской границы в Верхоянье. Андрианов предложил кыгылтаскую свиту, ранее рассматривавшуюся в составе перми (Решения..., 1963), отнести к каменноугольной системе. Но поскольку указанный проудденит не был изображен и описан, а стратиграфическая привязка была неточной, находка *Prouddenites* в стратиграфических построениях для пермских отложений Верхоянья долго игнорировалась. В 2000 г., совместно с И.В. Будниковым, мы послойно изучили разрез, где был найден проудденит, и смогли уточнить его привязку. Выяснилось, что обсуждаемый экземпляр происходит из нижней части хорокытской свиты (слой 18 обнажения 8и/00, стратотипа хорокытской свиты). На этом уровне в разрезе обнаружены остатки гониатитов плохой сохранности, а также брахиоподы, изученные В.И. Макошиным: *Jakutoproductus verkhojanicus* (Fredericks), *J. crassus* Kaschirzew, *J. talchanensis* Makoshin, *Rhynoleichus etschiensis* Abramov et Grigorjeva, *Tornquistia pseudobrama* (Zavodovsky) и др. (Макошин, Кутыгин, 2019, рис. 3, разрез 13). Приведенный комплекс брахиопод в Верхоянье характеризует хорокытский горизонт нижней части перми (Макошин, Кутыгин, 2020). После

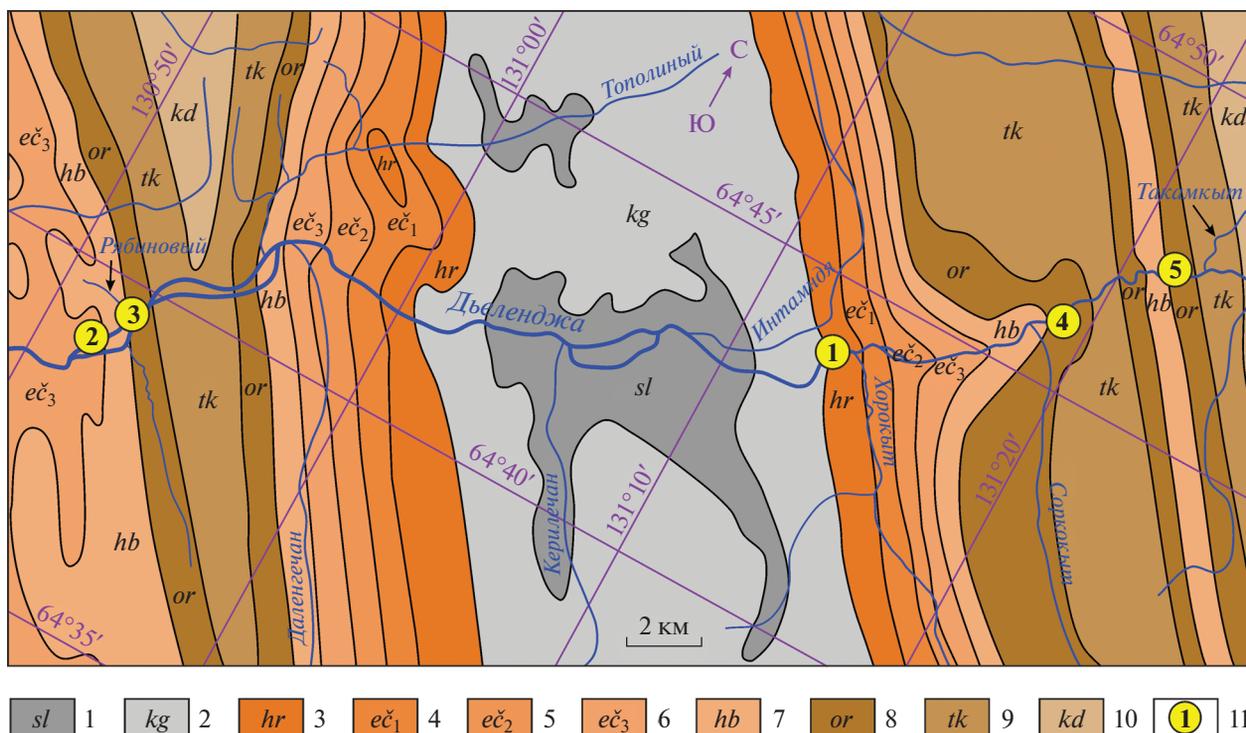


**Рис. 1.** Местонахождения пермских аммоноидей семейства *Medlicottiidae* в Верхоянье: 1 – пермские отложения; 2 – местонахождения: 1–5 – р. Дьеленджа (см. рис. 2), 6 – р. Отто-Хадарынья, 7 – р. Алгый, 8 – р. Аркачан, 9 – р. Эндыбал, 10 – р. Тирээхтээх, 11 – руч. Безымянный, 12 – р. Барайы, выше устья р. Бютей-Юрях, 13 – р. Тельги.

уточнения стратиграфической привязки верхоянского проудденита, на Третьем региональном стратиграфическом совещании в 2002 г. было принято решение о целесообразности проведения границы карбона и перми в Верхоянье в основании хорокытского горизонта (Решения..., 2009).

Обсуждаемый проудденит представлен обломком небольшой эволютной раковины (табл. III, фиг. 1), имеющей субквадратное поперечное сечение внешнего оборота. Сохранность образца оставляет желать лучшего, однако выявленная конфигурация фрагментов лопастной линии подтверждает справедливость отнесения раннехорокытского пролеканита к роду *Prouddenites*. По форме раковины экземпляр резко отличается от инволютных представителей вида *Prouddenites*

*terminalis* Ruzhencev (Руженцев, 1950; Vosgolovskaya et al., 1995) из гжельского яруса Южного Урала. Верхоянский проудденит морфологически ближе к более древнему виду – *P. primus* Miller, известному в преимущественно касимовских отложениях южной части США (Miller, Furnish, 1940; Руженцев, 1949; Boardman, Work, 2013 и др.). По количеству элементов лопастной линии верхоянский проудденит сильно отстает от обоих позднекаменноугольных видов, что могло бы свидетельствовать о его примитивности. Однако форма боковой лопасти с углубленным внутренним зубцом указывает на то, что рассматриваемый проудденит, отнесенный к новому виду *P. evolutus*, представляет собой новую стадию морфогенетического развития рода *Prouddenites*, направленную к формированию характерной для

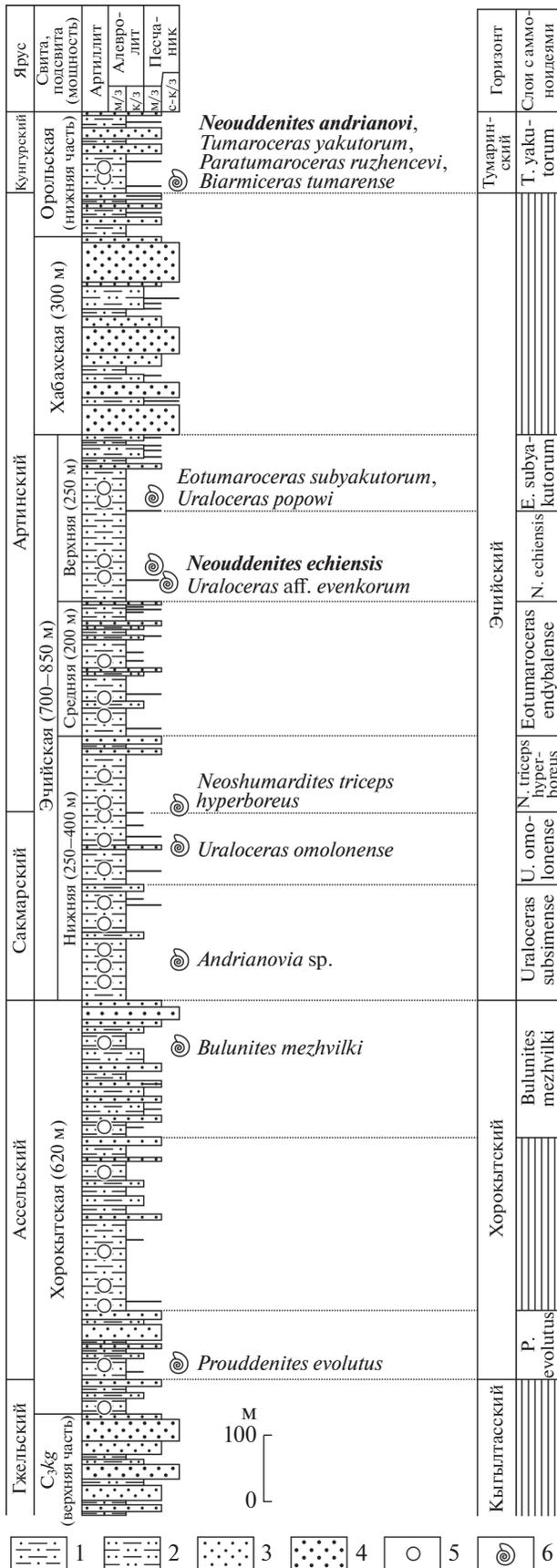


**Рис. 2.** Местонахождения пермских аммоноидей семейства Medlicottiidae на р. Дьялендже. Обозначения: 1–10 – свиты: 1 – солончанская, 2 – кыгылтасская, 3 – хороктыская, 4–6 – эчийская: нижняя, средняя и верхняя подсвиты, 7 – хабахская, 8 – орольская, 9 – такамкытская, 10 – кадачанская; 11 – местонахождения: 1 – ниже устья р. Хорокыт, 2 – ниже устья руч. Рябинового, 3 – выше устья руч. Рябинового, 4 – выше устья р. Соркокыт, 5 – ниже устья р. Такамкыт.

*Neouddenites* резко асимметричной боковой лопасти с очень глубокой внутренней ветвью и широкой уплощенной внешней.

В 1960 г. в опорных разрезах верхнего палеозоя басс. р. Дьяленджи (Западное Верхоянье, басс. р. Тумары) Андрианов собрал первую представительную коллекцию пермских аммоноидей, в которой В.Е. Руженцев установил необычных медликоттиид, отнесенных к новому роду *Neouddenites*. По мнению Руженцева (1961, с. 50), этот род “проливает свет на совершенно не ясный прежде вопрос филогении медликоттиид”, но “настолько необычен для пермских отложений, что не может служить для обоснования возраста вмещающих отложений” (там же, с. 51). Руженцев обратил внимание на то, что по уровню организации лопастной линии неоуддениты занимают промежуточное положение между родами *Uddenites* и *Uddenoceras*, что не могло не вызвать удивления, поскольку оба рода являются сугубо каменноугольными. Следует отметить, что Руженцев не изобразил голотип и другие экземпляры вида *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev из типового местонахождения (р. Дьяленджа). В статье показан лишь крупный экземпляр ?*Neouddenites andrianovi* (Руженцев, 1961, рис. 2), который происходит из совсем другого местонахождения (р. Отто-Хадарынья) (рис. 1) и с более низкого

стратиграфического уровня, чем типовые экземпляры вида *N. andrianovi*. По этому крупному фрагменту раковины предполагалось, что у вида *N. andrianovi* “в терминальной стадии развития возникают глубокие борозды на вентральной стороне и на боковых стенках, вблизи вентрального края” (Руженцев, 1961, с. 53). Руженцев не был уверен в том, что крупный экземпляр действительно относится к виду *N. andrianovi*, но поскольку род *Neouddenites* тогда рассматривался как монотипический, отто-хадарыньинский экземпляр ассоциировался с единственным известным видом неоудденитов. Однако с выделением новых видов рода *Neouddenites* (Nassichuk et al., 1965; Андрианов, 1985; Богословская, 1991) появилась необходимость пересмотра видовой принадлежности раковины, первоначально определявшейся Руженцевым как ? *N. andrianovi*. В последней версии “Treatise...” обсуждаемый экземпляр показан в качестве характерной формы вида *N. andrianovi* (Furnish et al., 2009, рис. 126,3, a, b). Такое уточнение видовой принадлежности экземпляра с р. Отто-Хадарынья, без проведения сравнительного анализа всех известных пермских неоудденитов Западного Верхоянья, серьезно исказило характеристику типового вида рода *Neouddenites*, что будет обсуждено ниже.



Выяснение вертикального распространения рода *Neouddenites* является немаловажной задачей, решение которой представляет интерес как для стратиграфии региона, так и для реконструкции исторического развития пермских удденитин (Леонова, 2019). Из нижней части эчийского горизонта разреза по р. Аркачан (Kutygin et al., 2020, рис. 3) Андриановым (1985, с. 53) указывался ?*Neouddenites* sp. В стратиграфическом отношении это наиболее низкая зафиксированная находка неоудденитов, происходящая из слоев с subsimense сакмарского яруса (Kutygin, 2006). Экземпляр, отнесенный Андриановым к ?*Neouddenites* sp., представляет собой обломок жилой камеры относительно крупной раковины, обладающей отчетливой срединной и менее выраженной боковой бороздами. Поскольку лопастная линия у аркачанского экземпляра не сохранилась, относить его к роду *Neouddenites* следует с большой осторожностью, но сам факт присутствия медикоттиид в сакмарских отложениях Верхоянья требует особого внимания.

Следующий уровень с неоудденитами в Верхоянье Андрианов связывал с мысовской свитой, которую рассматривал в качестве среднего стратиграфического подразделения эчийской ритм-свиты (Андрианов, 1985). Из мысовской свиты был указан экземпляр ?*N. andrianovi* из басс. р. Тумара, ранее описанный Руженцевым (1961), а также два экземпляра *N. andrianovi* из басс. р. Барайы (Андрианов, 1966; Клец и др., 2001). К этому же стратиграфическому уровню относится экземпляр из басс. р. Эчий (р. Алгый), определенный Андриановым как *Neouddenites* sp. Здесь следует сделать небольшое отступление касательно мысовской свиты. В ходе детализации стратиграфической схемы перми Верхоянья Андрианов и др. (1970) предложили разделить эчийскую свиту на три самостоятельные свиты: эндыбало-эчийскую, мысовскую и хабахскую, которые были внесены в Унифицированную стратиграфическую схему пермских отложений Верхояно-Охотской подобласти (Решения..., 2009). Хабахская свита, являясь хорошим литологическим маркером, получила признание в геологической съемке крупного и среднего масштаба. Однако расчленение трансгрессивной части эчийской серии (Будников и др., 2003) на самостоятельные свиты оказалось проблематичным. После изучения типовых разрезов эндыбало-эчийской и мысовской свит в басс. р. Эндыбал (Макошин, Кутыгин, 2013) и трансгрессивной части эчийской серии в

←  
**Рис. 3.** Сводный разрез перми по р. Дьелендже: 1 – алевролиты мелкозернистые, 2 – алевролиты крупнозернистые, 3 – песчаники мелкозернистые, 4 – песчаники средне- и крупнозернистые, 5 – карбонатно- и кремнисто-глинистые конкреции, 6 – находки аммонидей, С<sub>3</sub> kg – кыгылтасская свита.

басс. рек Дянышки, Тумары, Келе и Барайы (Макошин, Кутыгин, 2020) мы пришли к твердому заключению о необходимости использования в стратиграфических схемах нижней перми Западного Верхоянья единой эчийской свиты, которая является литологически однородной толщей (Budnikov et al., 2020). Разделение эчийской свиты на три подсвиты, каждая из которых имеет особую палеонтологическую характеристику, возможно только в отдельных областях Западного Верхоянья (Kutygin et al., 2020). В этой связи ранее выделявшийся под названием “мысовская свита” интервал эчийского горизонта Западного Верхоянья в настоящее время относится к верхней подсвите эчийской свиты.

Основные сборы неоудденитов, в том числе и типовых экземпляров вида *N. andrianovi*, сделаны в орольской свите, которая является нижним стратонем тумаринской ритмосвиты. Совместно с орольскими *N. andrianovi* встречены многочисленные гониатиты вида *Tumaroceras yakutorum*, свидетельствующие о кунгурском возрасте вмещающих отложений. В публикациях указываются пролеканиты *Neouddenites cf. andrianovi* из догниканской свиты кунгурского яруса басс. р. Юдомы Южного Верхоянья (Решения..., 1982; Клец и др., 2000; и др.), однако о месте хранения и авторе определения юдомских неоудденитов мне ничего не известно.

Род *Neouddenites* ранее часто ассоциировался с сугубо кунгурским веком (Богословская и др., 1999), что позволяло относить новые находки неоудденитов к кунгурскому ярусу, даже при отсутствии других данных о точном возрасте вмещающих отложений (Богословская, 1991; Kutygin, Viakov, 2015). Действительно, наиболее богатые местонахождения неоудденитов (орольская свита Верхоянья и средняя подсвита джигдалинской свиты Омолонского массива) уверенно отнесены к кунгурскому ярусу (Андрианов, 1985; Кутыгин, Ганелин, 2013). Однако существуют данные о присутствии рода *Neouddenites* и в артинских отложениях.

В 2009 г. совместно с И.В. Будниковым, Л.Г. Перегоедовым и С.К. Горяевым были изучены разрезы нижней перми в среднем и нижнем течении р. Дьеленджи (рис. 2, 3) Куранахской структурно-фациальной зоны (СФЗ). Интересной оказалась находка обломка неоудденита (табл. IV, фиг. 1) из верхнеэчийской подсвиты ниже устья руч. Рябинового. Этот экземпляр напоминает обломок неоудденита, обнаруженный в верхнеэчийской подсвите Бараинской структурно-фациальной зоны (табл. IV, фиг. 2). Непосредственное сравнение этих образцов невозможно, поскольку бараинский экземпляр утрачен (Андрианов, 1985, с. 58), но сохранившиеся зарисовки лопастной линии и фотографии раковины

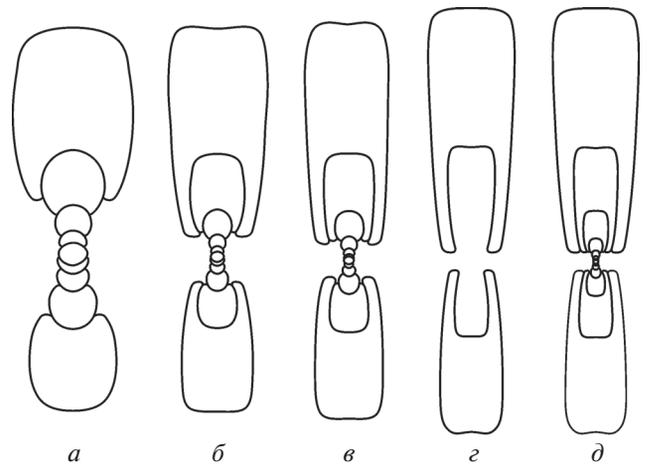


Рис. 4. Поперечные сечения *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev: а, б, г, д – экз. № 55/629: а – при D = 9.2 мм (×5.5), б – при D = 20.3 мм (×2.5), г – сечение жилой камеры при D 56.0 мм (×1.0), д – реконструкция поперечного сечения при D 56.0 мм (×1.0); е – экз. № 55/249а при D 26.0 мм (×2). Орольская свита, кунгурский ярус.

позволяют достаточно уверенно предполагать принадлежность обсуждаемых экземпляров к одному виду.

Сравнивая неоудденитов из верхнеэчийской подсвиты с орольскими, нельзя не отметить их существенные различия в форме раковин и строении лопастной линии. Верхнеэчийские экземпляры отличаются большими размерами раковины и наличием устойчивого признака – продольного вентролатерального валика, разделенного срединной и боковой бороздами (табл. IV, фиг. 4в). В онтогенезе формы раковины орольских представителей вида *N. andrianovi* (рис. 4) стадия формирования вентролатеральных валиков и боковых борозд отсутствует, а срединная борозда к последнему обороту взрослой раковины исчезает. Кроме этого, верхнеэчийские неоуддениты отличаются менее рассеченной лопастной линией. Эти четкие морфологические различия, наряду со стратиграфической обособленностью, позволяют относить пролеканитов из верхнеэчийской подсвиты Западного Верхоянья к новому виду *N. echiensis*.

Вид *N. echiensis* sp. nov., известный только в нижней части верхнеэчийской подсвиты, относится к верхнеартинскому подъярусу, поскольку в Западном Верхоянье этот интервал охарактеризован позднеартинскими представителями рода *Paragastrioceras* (Андрианов, 1985).

Принято считать, что вид *Neouddenites saurus* Nassichuk, Furnish et Glenister с хребта Ричардсон территории Юкон близок по возрасту к кунгурским *N. andrianovi* (Nassichuk et al., 1965), хотя стратиграфическая привязка типовых экземпля-

ров юконского вида была неясной. Позднее В. Насичук (Nassichuk, 1971, 1995) сообщил о существовании другой находки *N. saugus* на территории Юкона, вместе с гониатитами *Paragastrioceras jossae subtrapezoidale Maximova et Tchernov*. Подвид *P. jossae subtrapezoidale* характерен для байгенджинских слоев артинского яруса Южного Урала (Руженцев, 1956), и его присутствие вместе с *N. saugus* склоняет к предположению о позднеартинском, а не кунгурском возрасте юконских неоудденитов. Интересно, что по форме раковины вид *N. saugus* близок к *N. echiensis*, но обладает более развитой лопастной линией и может рассматриваться в качестве возможного потомка верхоянского позднеартинского таксона.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что род *Neouddenites* возник не позднее середины артинского века. При этом нельзя исключать возможное существование рода и в сакмарском веке, если обнаруженный в слоях с *Uraloceras subsimense* пролеканит (Андрианов, 1985, с. 53) действительно относится к роду *Neouddenites*. Финальная часть развития неоудденитов приходится на роудский век, о чем свидетельствуют находки *Neouddenites* sp. в казанских отложениях Волго-Уральского региона (Леонова и др., 2002; Леопова, 2007; Barskov et al., 2014). Отмечая большое сходство казанского и раннеделенжинского комплексов (развитых соответственно в Волго-Уральском и Верхоянском регионах), выражающееся в присутствии общих родов *Sverdrupites*, *Biarmiceras* и *Anuites* (Barskov et al., 2014), следует обратить внимание на отсутствие в нижнеделенжинском горизонте Верхояно-Охотской провинции каких-либо находок рода *Neouddenites*. Это можно объяснить неполнотой данных о таксономическом составе нижнеделенжинского аммоидного комплекса, поскольку трудно представить другой источник миграции неоудденитов в Волго-Уральскую палеоакваторию, кроме Верхоянского бассейна.

К настоящему времени в Верхоянье зафиксировано 13 местонахождений пермских медликоттид (рис. 1, 2).

1. Западное Верхоянье, басс. р. Тумары, р. Дьеленджа, правый борт в 470 м ниже устья р. Хорокыт. Ассельский ярус, хорокытский горизонт, хорокытская свита, ее нижняя часть. *Prouddenites evolutus* sp. nov. (1 экз.). Сборы В.Н. Андрианова, Н.Н. Гаврильева, обр. 34/27, 1960 г. (ИГАБМ, голотип № 55/636).

2. Западное Верхоянье, басс. р. Тумары, р. Дьеленджа, правый борт в 1.09 км ниже устья руч. Рябинового (координаты N 64°39'00.00"; E 130°51'40.70"). Артинский ярус, эчийский горизонт, эчийская свита, ее верхняя подсвита. *Neouddenites echiensis* sp. nov. (1 экз.). Сборы

Р.В. Кутыгина, обр. 1с/09-20(610'), 2009 г. (ИГАБМ, голотип № 175/35).

3. Западное Верхоянье, басс. р. Тумары, р. Дьеленджа, правый борт в 50 м выше устья руч. Рябинового. Кунгурский ярус, тумаринский горизонт, орольская свита, ее нижняя часть. *Neouddenites andrianovi Ruzhencev* (1 экз.). Сборы В.Н. Андрианова и др., обр. 17, 1965 г. (ИГАБМ, № 55/601).

4. Западное Верхоянье, басс. р. Тумары, р. Дьеленджа, левый борт в 980 м выше устья р. Соркокыт (координаты N 64°45'56.9"; E 131°19'11.7"). Кунгурский ярус, тумаринский горизонт, орольская свита, ее нижняя часть. *Neouddenites andrianovi Ruzhencev* (2 экз.). Сборы: В.Н. Андрианова, обр. 21, 1965 г. (ИГАБМ, № 55/249а); А.В. Корибицына, обр. 34, 1963 г. (определение Андрианова, место хранения экземпляра неизвестно). Из местонахождения описаны многочисленные *Tumaroceras yakutorum Ruzhencev*, редкие *Paratumaroceras ruzhencevi Kutygin* и *Biarmiceras tumarensense (Ruzhencev)* (Андрианов, 1985; Кутыгин, 2003; Леопова и др., 2005).

5. Западное Верхоянье, басс. р. Тумары, р. Дьеленджа, правый борт ниже устья р. Такамкыт. Кунгурский ярус, тумаринский горизонт, орольская свита, ее нижняя часть; послонное описание разреза (стратотип тумаринской серии) приведено Андриановым (1966, с. 39). *Neouddenites andrianovi Ruzhencev* (3 экз.). Сборы В.Н. Андрианова, Н.Н. Гаврильева, обр. 31, 1960 г. (ПИН РАН, голотип № 1802/1, экз. №№ 1802/2, 3). Из местонахождения описаны многочисленные *Tumaroceras yakutorum Ruzhencev* и редкие *Biarmiceras tumarensense (Ruzhencev)* (Руженцев, 1961; Андрианов, 1985; Леопова и др., 2005).

6. Западное Верхоянье, басс. р. Тумары, р. Отто-Хадарынья. Артинский ярус, эчийская свита, верхняя подсвита. *Neouddenites echiensis* sp. nov. (1 экз.). Сборы Ю.В. Архипова, 1960 г. (ПИН, № 1802/4).

7. Западное Верхоянье, басс. р. Дулгалах, р. Эчий, р. Алгый. Артинский ярус, эчийская свита. *Neouddenites echiensis* sp. nov. (1 экз.). Сборы В.С. Хана, обр. 259/55, 1966 г. (ИГАБМ, № 55/637).

8. Западное Верхоянье, басс. р. Дулгалах, р. Аркачан, левый берег в 300 м выше устья руч. Быстрого, или в 3.3 км выше устья р. Эндыбал. Сакмарский ярус, эчийская свита, нижняя подсвита, пачка 2, сл. 9b (Kutygin et al., 2020, рис. 3). *Uddenitinae* gen. et sp. indet. (1 экз.). Сборы В.Н. Андрианова, В.С. Прокопьева и др., обр. 2/5, 1965 г. (ИГАБМ, № 55/239-6). Совместно с указанным экземпляром встречены гониатиты *Uraloceras subsimense Kutygin*, характеризующие в Верхоянье слои с *subsimense* (Kutygin, 2006). Андриановым (1985, с. 53) определялся как *Neouddenites?* sp.

9. Западное Верхоянье, басс. р. Дулгалах, р. Эндыбал, левый склон в 3–3.5 км от устья. Кунгурский ярус, тумаринский горизонт, орольская свита, ее нижняя часть. *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev (2 экз.). Сборы В.Н. Андрианова, А.Т. Яковлева, А.Д. Конторских, обр. 6, 1965 г. (ИГАБМ, №-№ 55/629, 629а).

10. Западное Верхоянье, басс. р. Дулгалах, р. Хабах, р. Орол, р. Тирээхтээх. Кунгурский ярус, тумаринский горизонт, орольская свита. *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev (1 экз.). Сборы В.Н. Андрианова и др., обр. 10/1, 1967 г. (ИГАБМ, № 55/617).

11. Западное Верхоянье, басс. р. Барайы, руч. Безымянный в 2.5 км выше его устья. Артинский ярус, эчийский горизонт, эчийская свита, ее верхняя подсвита. *Neouddenites echiensis* sp. nov. (1 экз.). Сборы В.Н. Андрианова и др., обр. 504/1, 1963 г. (ИГАБМ, № 55/25, утрачен). Первоначально был описан как *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev (Андрианов, 1966, с. 116, рис. 22, табл. III, фиг. 2). Совместно был обнаружен *Uraloceras* sp. (Андрианов, 1985, с. 58).

12. Западное Верхоянье, басс. р. Барайы, правый берег в 7–8 км выше устья р. Бютей-Юрях. Артинский ярус, эчийская свита, ее верхняя подсвита. *Neouddenites* sp. (1 экз.). Сборы В.Н. Андрианова, обр. 517, 1963 г. Экземпляр был утерян в 1963 г., полевое определение Андрианова – *N. andrianovi* Ruzhencev.

13. Южное Верхоянье, р. Юдома, левобережье низовья р. Тельги. Нижняя пермь, догниканская свита. Два обломка *Neouddenites* cf. *andrianovi* (Решения..., 1982, табл. 18; Клец и др., 2000).

Из приведенного списка становится ясно, что медликоттииды в Верхоянье представлены только подсемейством *Uddenitinae* и известны лишь из нижней перми, четырех стратиграфических уровней. Нижний уровень, содержащий *Prouddenites echiensis*, рассматривается в качестве базальной части пермской системы региона (*слои с P. echiensis*). Из нижней части эчийского горизонта (*слои с Uraloceras subsimense* сакмарского яруса) известен единственный плохо сохранившийся экземпляр удденитин без родовой диагностики. Следующий уровень (нижняя часть верхнеэчийской подсвиты артинского яруса) содержит наиболее примитивный из известных на сегодняшний день видов рода *Neouddenites* – *N. echiensis*. Вертикальный диапазон распространения наиболее молодого из верхоянских видов неоудденитов (*N. andrianovi*), ограничивается *слоями с Tumaroceras yakutorum* нижнетумаринского подгоризонта (орольская свита), что позволяет считать вид *N. andrianovi* сугубо кунгурским. Присутствие в основании перми Верхоянья продвинутой формы *Prouddenites* с отчетливо асимметричной боковой лопастью позволяет предпо-

ложить, что предком рода *Neouddenites* являлся верхоянский *P. echiensis*. Однако для подтверждения этого предположения требуются находки промежуточных форм медликоттиид из верхней части хорокытского и нижней части эчийского горизонтов.

Выражаю искреннюю признательность Т.Б. Леоновой (ПИН РАН) за ценные замечания, способствовавшие улучшению настоящей статьи. Исследования выполнены по государственному заданию ИГАБМ СО РАН и при финансовой поддержке РФФИ, проект 18-05-00191.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### О Т Р Я Д PROLECANITIDA

### НА Д С Е М Е Й С Т В О MEDLICOTTIOIDEA KARPINSKY, 1889

#### СЕМЕЙСТВО MEDLICOTTIIDAE KARPINSKY, 1889

#### ПОДСЕМЕЙСТВО UDDENITINAE MILLER ET FURNISH, 1940

#### Род *Prouddenites* Miller, 1930

#### *Prouddenites evolutus* Kutugin, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1

*Prouddenites* sp.: Андрианов, 1985, с. 35.

*Prouddenites?* sp.: Кутыгин и др., 2002, с. 68; Kutugin, 2006, рис. 2; Решения..., 2009, приложение 9, листы 1, 7.

Название вида *evolutus lam.* – развернутый.

Г о л о т и п – ИГАБМ СО РАН, № 55/636; Западное Верхоянье, прав. борт р. Дьеленджа ниже устья р. Хорокыт; ассельский ярус, нижняя часть хорокытского горизонта, основание хорокытской свиты.

О п и с а н и е. Небольшая эволютная раковина с субквадратным поперечным сечением оборота и слабо рассеченной лопастью с асимметричной двураздельной боковой лопастью, внутреннего зубца которой глубже внешнего.

Ф о р м а. Относительно узкая эволютная раковина с субквадратным поперечным сечением оборота и умеренно широким умбо (рис. 5, *з*). Вентральная и боковая стороны отчетливо уплощенные, с относительно резкими вентролатеральными краями. Умбональные стенки узкие, покатые и слегка уплощенные.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	D	W	H	U	W/D	H/D	U/D	W/H
Голотип	13.3	4.6	4.7	5.4	0.35	0.35	0.41	0.98
	9.5	3.4	3.2	4.1	0.36	0.34	0.43	1.06

D – диаметр раковины, W – ширина оборота, H – высота оборота, U – диаметр умбо.

С к у л ь п т у р а не сохранилась.

Л о п а с т н а я л и н и я (рис. 5, *а–в*). Вентральная лопасть узкая, неглубокая, трехзубча-

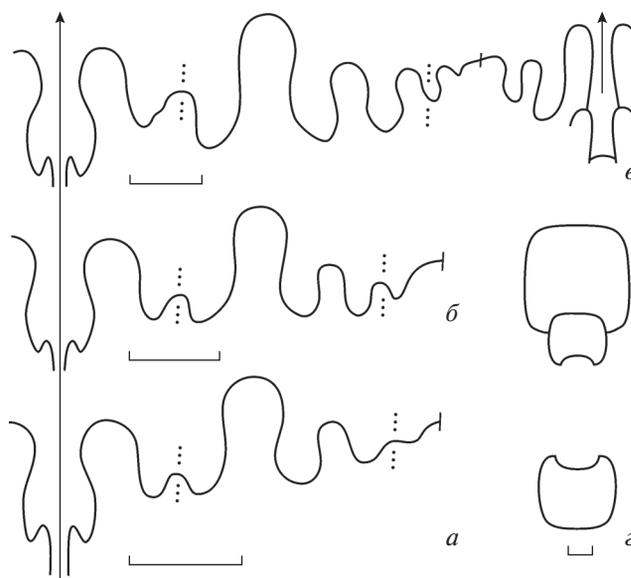
Таблица III



тая. Первое седло относительно низкое, неширокое. Боковая лопасть широкая, двураздельная, отчетливо асимметричная за счет более глубокого внутреннего зубца. Второе седло наиболее высокое, слегка сжато в средней части. Первая умбональная лопасть глубокая, узкая, асимметричная. Всех умбональных лопастей до умбонального шва четыре. Внутренний отрезок лопастной линии состоит из трех лопастей. Обращает на себя внимание двузубчатое основание дорсальной лопасти.

**Сравнение.** По форме лопастной линии новый вид очень близок к *P. primus* Miller, но отличается от последнего более эволютивной раковины: при  $D = 13$  мм  $U/D$  у *P. evolutus* составляет 0.4, вместо 0.3 у *P. primus*. От *P. terminalis* Ruzhencev отличается эволютивной формой раковины, вместо инволютивной, и более простой лопастной линией.

**Замечания.** По степени расчлененности лопастная линия вида *P. evolutus* уступает даже наиболее примитивному представителю подсемейства *Uddenitinae* (*P. primus* Miller), который при указанных размерах раковин имеет восемь наружных умбональных лопастей и четыре внутренние (Miller, 1930, табл. 38; Руженцев, 1950, рис. 14), а у нового вида их, соответственно, шесть и три. С другой стороны, углубление внутреннего зубца боковой лопасти у каменноугольных представителей рода *Prouddenites* мы не наблюдаем даже на терминальных стадиях онтогенеза лопастной линии, тогда как у нового вида этот признак проявляется уже при мелких размерах раковины, что свидетельствует о продвинутой форме нового вида. Сокращение количества элементов лопастной линии, вероятно, было связано с приобретением эволютивной формы, что привело к уменьшению поверхности оборота раковины. Намечившаяся у нового вида тенденция формирования сильно асимметричной боковой лопасти позволяет предположить, что именно описываемый вид мог стать исходным для рода *Neouddenites*. Следует также отметить, что установленная у нового вида асимметрия боковой лопасти с удлинением внутреннего зубца не проявлялась ни у одного из известных позднекаменноугольных



**Рис. 5.** Лопастные линии (а–в) и поперечное сечение (z) *Prouddenites evolutus* sp. nov. (голотип № 55/636): а – при  $D$  6.9 мм,  $W$  2.6 мм,  $H$  2.2 мм ( $\times 15$ ), б – при  $D$  9.5 мм,  $W$  3.4 мм,  $H$  3.2 мм ( $\times 12$ ), в – при  $D$  13.1 мм,  $W$  4.5 мм,  $H$  4.6 мм ( $\times 9.5$ ), z – при  $D$  13.3 мм ( $\times 3$ ); р. Дьеленджа; ассельский ярус, основание хорокытской свиты. Длина масштабных отрезков 1 мм.

представителей рода *Prouddenites*, что не исключает возможности выделения особого рода удденитин, который мог бы рассматриваться в качестве промежуточного между каменноугольными *Prouddenites* и раннепермскими *Neouddenites*. Однако из-за скудности материала такое нововведение в систематику подсемейства *Uddenitinae* являлось бы преждевременным.

**М а т е р и а л.** Голотип.

**Под *Neouddenites* Ruzhencev, 1961**

*Neouddenites echiensis* Kutugin, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1–4

?*Neouddenites andrianovi*: Руженцев, 1961, рис. 2.

*Neouddenites andrianovi*: Андрианов, 1966, табл. III, фиг. 1, 2, рис. 22, в, г (non рис. 22, а, б); Furnish et al., 2009, рис. 126,3а, 3б (non fig. 126,3с).

**Объяснение к таблице III**

Фиг. 1. *Prouddenites evolutus* sp. nov., голотип ИГАБМ СО РАН, № 55/636, сбоку ( $\times 2$ ); р. Дьеленджа, прав. борт р. Хорокыт в 470 м ниже устья; ассельский ярус; нижняя часть хорокытской свиты; сб. В.Н. Андрианова и Н.Н. Гаврильева, 1960 г., обр. 34/27.

Фиг. 2–8. *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev ( $\times 2$ ): 2 – экз. ПИН, № 1802/3, сбоку; 3 – экз. ПИН, № 1802/2, сбоку; 6 – голотип ПИН, № 1802/1: 6а – с вентральной стороны, 6б – сбоку; р. Дьеленджа, прав. борт, ниже устья р. Такамкыт; сб. В.Н. Андрианова и Н.Н. Гаврильева, 1960 г., обр. 31; 4 – экз. ИГАБМ, № 55/249а: 4а, 4в – сбоку, 4б – с вентральной стороны; р. Дьеленджа, лев. борт в 980 м выше устья р. Соркокыт; сб. В.Н. Андрианова, 1965 г., обр. 21; 5 – экз. ИГАБМ, № 55/617; басс. р. Орол, р. Тирээхтээх; сб. В.Н. Андрианова и др., 1967 г., обр. 10/1; 7 – экз. ИГАБМ, № 55/601: 7а – с вентральной стороны, 7б – сбоку; р. Дьеленджа, прав. борт в 50 выше устья руч. Рябинового; сб. В.Н. Андрианова и др., 1965 г., обр. 17; 8 – экз. ИГАБМ, № 55/629: 8а – с устья, 8б – сбоку, 8в – с вентральной стороны; р. Эндыбал, лев. берег в 3–3.5 км от устья; сб. В.Н. Андрианова, А.Т. Яковлева и А.Д. Контгорских, 1965 г., обр. 6; орольская свита, кунгурский ярус.

Таблица IV



Название вида — от эчийской свиты.

Голотип — ИГАБМ СО РАН, № 175/35; Западное Верхоянье, прав. борт р. Дьеленджа, в 1.09 км ниже устья руч. Рябинового; артинский ярус, эчийский горизонт, эчийская свита, нижняя подсвита.

Описание. Очень крупные involucentные раковины с вентральными и боковыми продольными бороздами, разделенными вентролатеральными валиками; наружная часть раковины имеет 15–19 лопастей, из которых вентральная отличается очень узкой формой.

Форма. Раковины крупные и очень крупные, узкие, involucentные с вогнутой вентральной стороной и уплощенными боковыми сторонами. На вентролатеральном крае имеется относительно узкий продольный валик, ограниченный более широкими продольными углублениями, расположенными на вентральной стороне (срединная борозда) и во внешней части боковой стороны (боковая борозда). Наибольшая ширина оборота приходится на среднюю часть боковых сторон.

Скульптура не сохранилась.

Лопастная линия (рис. 6, а, б). Вентральная лопасть очень узкая, неглубокая, трехзубчатая. Первое седло очень широкое, асимметричное, в вершине осложненное двумя мелкими адвентивными лопастями, разделенными мелким адвентивным седлом. Боковая лопасть длинная, асимметричная, изогнутая в вентральном направлении. Первая умбональная лопасть почти симметричная, копьевидная, существенно менее глубокая, чем боковая. Вторая, третья и четвертая умбональные лопасти асимметричные, изогнутые в умбональном направлении. Размер этих трех лопастей последовательно уменьшается от второй к четвертой. Боковая и первые четыре умбональные лопасти отчетливо пережаты в верхних частях. Пятая умбональная лопасть простая, узкая, неглубокая. Остальная часть лопастной линии не изучена.

Сравнение. От *N. andrianovi* Ruzhencev (табл. III, фиг. 2–8) отличается более крупными размерами раковины, присутствием продольных борозд на боковых сторонах возле вентролатерального края и вентролатеральных валиков, формой поперечного сечения оборота, с максимальной шириной в средних частях боковых сторон, а также меньшим количеством наружных ло-

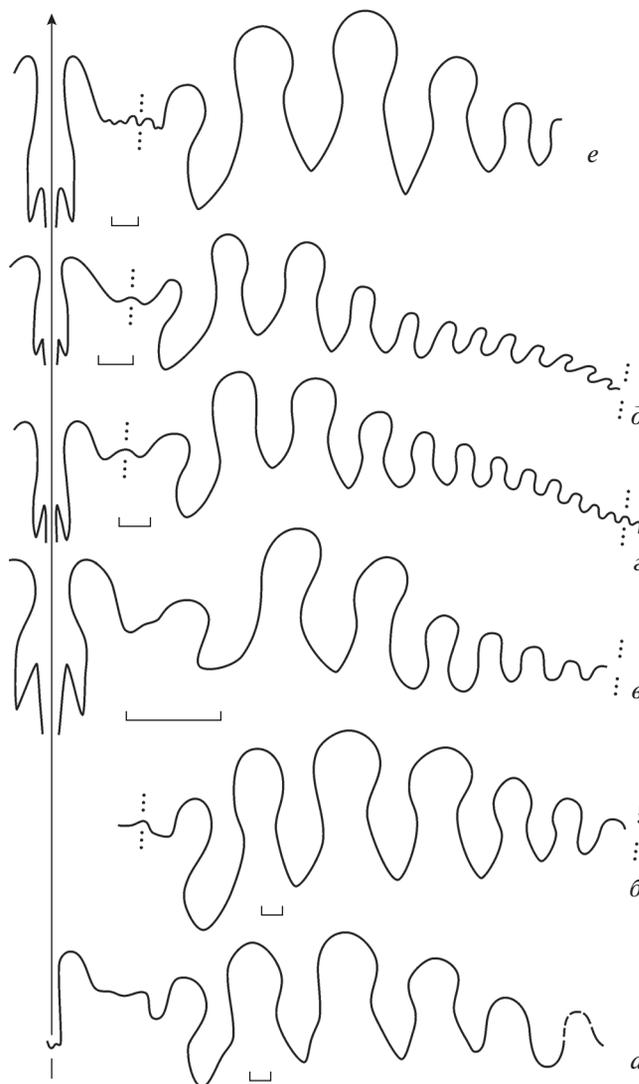


Рис. 6. Лопастные линии *Neouddenites echiensis* sp. nov. (а, б) и *N. andrianovi* Ruzhencev (в–е): а — экз. № 55/25 при Н ~ 25 мм (×2.7); верховья р. Барайы, район заброшенного пос. Коммунар (по: Андрианов, 1966, рис. 22 г); б — голотип № 175/35 при Н ~ 25 мм (×2.7); р. Дьеленджа; эчийская свита, верхняя подсвита, артинский ярус; в, г — экз. № 55/249а: в — при D 10.7 мм, W 3.1 мм, H 5.0 мм (×12.5), г — при D ~ 30 мм, W 6.5 мм, H 16.5 мм (×4.2); р. Дьеленджа; д — экз. № 55/617 при D ~ 25 мм, W ~ 6.0 мм, H 14.2 мм (×4.7); р. Орол, руч. Тирээхтээх; е — экз. № 55/629а при D ~ 45 мм, W 9.6 мм, H ~ 26 мм (×3.5); р. Эндыбал; орольская свита, кунгурский ярус. Длина масштабных отрезков 1 мм.

#### Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–4. *Neouddenites echiensis* sp. nov. (×1): 1 — голотип ИГАБМ, № 175/35, сбоку; р. Дьеленджа, прав. борт в 1.09 км ниже устья руч. Рябинового; сб. Р.В. Кутыгина, 2009 г., обр. 1с/09-20(610'); 2 — экз. ИГАБМ, № 55/25 (утрачен); басс. р. Барайы, руч. Безымянный в 2.5 км выше его устья; сб. В.Н. Андрианова и др., 1963 г., обр. 504/1 (Андрианов, 1966, табл. III, фиг. 2а); 3 — экз. ИГАБМ, № 55/637: 3а — латексный слепок, 3б — отпечаток раковины в породе, сбоку; басс. р. Эчий, р. Алгый; сб. В.С. Хана, 1966 г., обр. 259/55; 4 — экз. ПИН, № 1802/4: 4а — с вентральной стороны, 4б — сбоку, 4в — с устья; басс. р. Тумара, р. Отто-Хадарынья; сб. Ю.В. Архипова, 1960 г. Эчийская свита, верхняя подсвита, артинский ярус.

пастей, которых у нового вида имеется 15–19, вместо 25–29 у *N. andrianovi* (рис. 6). От *N. saurus* Nassichuk, Furnish et Glenister и *N. orientalis* Bogoslovskaya отличается очень узкой вентральной лопастью.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Андреанов В.Н.* Верхнепалеозойские отложения Западного Верхоянья. М.: Наука, 1966. 133 с.

*Андреанов В.Н.* Новые данные о возрасте солончанской и кыгылтасской свит (карбон) Западного Верхоянья // Современные проблемы геологии Якутии. Якутск: Изд-во госуниверситета, 1981. С. 57–65.

*Андреанов В.Н.* Пермские и некоторые каменноугольные аммоноидеи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1985. 180 с.

*Андреанов В.Н., Петров Ю.Н., Проконьев В.С. и др.* Детальная схема стратиграфического расчленения пермских отложений Западного Верхоянья // Геология и полезные ископаемые Якутии: Тез. докл. Якутск: Изд-во госуниверситета, 1970. С. 214–218.

*Богословская М.Ф.* Класс Cephalopoda // Пермские беспозвоночные Южной Монголии / Ред. Афанасьева Г.А. М.: Наука, 1991. С. 139–141.

*Богословская М.Ф., Кузина Л.Ф., Леонова Т.Б.* Классификация и распространение позднепалеозойских аммоноидей // Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении. М.: ПИН РАН, 1999. С. 89–124.

*Будников И.В., Гриненко В.С., Клец А.Г. и др.* Модель формирования верхнепалеозойских отложений востока Сибирской платформы и ее складчатого обрамления (закономерности осадконакопления, районирование, корреляция) // Отеч. геол. 2003. № 6. С. 86–92.

*Клец А.Г., Будников И.В., Кутыгин Р.В., Гриненко В.С.* Опорный разрез пограничных отложений нижней и верхней перми Верхоянья и его корреляция // Стратигр. Геол. корреляция. 2001. Т. 9. № 3. С. 41–57.

*Клец А.Г., Кисляков С.Г., Григорьев В.Б.* Региональные стратиграфические подразделения перми Юго-Восточного Верхоянья и Северного Приохотья // Тихоокеанск. геол. 2000. Т. 19. № 1. С. 98–103.

*Кутыгин Р.В.* Paratumaroceras – новый род парагастроцератид (Ammonoidea) из нижней перми Западного Верхоянья // Палеонтол. журн. 2003. № 3. С. 31–35.

*Кутыгин Р.В., Будников И.В., Бяков А.С., Клец А.Г.* Слои с аммоноидеями пермской системы Верхоянья // Отеч. геол. 2002. № 4. С. 66–71.

*Кутыгин Р.В., Ганелин В.Г.* Биостратиграфическое деление нижней и средней перми Колымо-Омолонского региона по аммоноидеям // Общая стратиграфическая шкала России: состояние и проблемы обустройства. Всероссийское совещание. Сб. статей. М.: ГИН РАН, 2013. С. 220–222.

*Леонова Т.Б.* Классификация позднепалеозойского семейства Medlicottiidae Karpinsky (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2019. № 4. С. 31–42.

*Леонова Т.Б., Есаулова Н.К., Шиловский О.П.* Первая находка казанских аммоноидей в Волго-Уральском регионе // Докл. Акад. наук. 2002. Т. 383. № 4. С. 509–511.

*Леонова Т.Б., Кутыгин Р.В., Шиловский О.П.* Новые данные о составе и развитии пермского надсемейства Rorapocerataceae (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 20–29.

*Макошин В.И., Кутыгин Р.В.* Биостратиграфия и брахиоподы ассельско-артинских отложений Аркачан-Эчийского междуречья (Западное Верхоянье) // Отеч. геол. 2013. № 5. С. 46–51.

*Макошин В.И., Кутыгин Р.В.* Корреляция ассельско-сакмарских отложений Верхоянья по брахиоподам // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2019. Т. 24. № 3. Р. 5–22.

*Макошин В.И., Кутыгин Р.В.* Зональная шкала ассельско-сакмарских (нижнепермских) отложений Верхоянья (северо-восток России) по брахиоподам // Стратигр. Геол. корреляция. 2020. V. 28. № 4. Р. 43–72.

Решения Всесоюзного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем докембрия, палеозоя и четвертичной системы Средней Сибири, часть II (средний и верхний палеозой), 1979 г. / Ред. Краснов В.И. Л.: ВСЕГЕИ, 1982. 130 с.

Решения Межведомственного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем Якутской АССР / Ред. Василенко В.К. М.: Госгеолтехиздат, 1963. 60 с.

Решения Третьего межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и мезозою Северо-Востока России / Ред. Корень Т.Н., Котляр Г.В. СПб.: ВСЕГЕИ, 2009. 268 с.

*Руженцев В.Е.* Систематика и эволюция семейств Pro-noritidae Frech и Medlicottiidae Karpinsky. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 206 с.

*Руженцев В.Е.* Верхнекаменноугольные аммониты Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 220 с.

*Руженцев В.Е.* Нижнепермские аммониты Южного Урала. II. Аммониты артинского яруса. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 275 с.

*Руженцев В.Е.* Первые аммоноидеи из пермских отложений Верхоянья // Палеонтол. журн. 1961. № 2. С. 50–63.

*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.

*Boardman D.R., Work D.M.* Pennsylvanian (Desmoinesian–Virgilian) ammonoid zonation for Midcontinent North America // Stratigraphy. 2013. V. 10. № 1–2. P. 105–116.

*Bogoslovskaya M.F., Leonova T.B., Shkolin A.A.* The Carboniferous–Permian boundary and ammonoids from the Aidaralash section, southern Urals // J. Paleontol. 1995. V. 69. № 2. P. 288–301.

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

*Furnish W.M., Glenister B.F., Kullmann J., Zhou Z.* Treatise on Invertebrate Paleontology. Part L. Mollusca 4. Revised. Vol. 2: Carboniferous and Permian Ammonoidea (Goniatitida and Prolecanitida). Lawrence: Univ. Kansas Paleontol. Inst., 2009. 258 p.

*Kutygin R.V.* Permian ammonoid associations of the Verkhoyansk Region, Northeast Russia // J. Asian Earth Sci. 2006. V. 26. P. 243–257.

- Kutygin R.V., Biakov A.S.* Permian ammonoids of the Okhotsk Region, Northeast Asia // *Paleontol. J.* 2015. V. 49. № 12. P. 1275–1281.
- Kutygin R.V., Biakov A.S., Makoshin V.I. et al.* Biostratigraphy and important biotic events in the Western Verkhoyansk Region around the Sakmarian–Artinskian boundary // *Palaeoworld.* 2020. V. 29. P. 1–22.
- Leonova T.B.* Correlation of the Kazanian of the Volga–Urals with the Roadian of the global Permian scale // *Palaeoworld.* 2007. V. 16. P. 246–253.
- Miller A.K.* A new ammonoid fauna of late Paleozoic age from western Texas // *J. Paleontol.* 1930. V. 4. № 4. P. 383–412.
- Miller A.K., Furnish W.M.* Studies of Carboniferous ammonoids: Pts 5–7 // *J. Paleontol.* 1940. V. 14. № 6. P. 521–543.
- Nassichuk W.W.* Permian ammonoids and nautiloids, Southeastern Eagle Plain, Yukon Territory // *J. Paleontol.* 1971. V. 45. № 4. P. 1001–1021.
- Nassichuk W.W.* Permian ammonoids in the Arctic regions of the World // *The Permian of Northern Pangea. V. 1: Paleogeography, Paleoclimates, Stratigraphy.* Springer, 1995. P. 210–235.
- Nassichuk W.W., Furnish W.M., Glenister B.F.* The Permian ammonoids of Arctic Canada // *Bull. Geol. Surv. Canada.* 1965. № 131. P. 1–56.

## Permian Ammonoids of the Family Medlicottiidae in the Verkhoyansk Region

R. V. Kutygin

The revision of the family Medlicottiidae (Ammonoidea) from the Permian deposits of the Verkhoyansk Region are presented. Medlicottiids in the region are represented only by the subfamily Uddenitinae and are known only in the Lower Permian at four stratigraphic levels. At the base of the Asselian Stage (lower part of the Khorokyt Formation), *Prouddenites evolutus* sp. nov., representing the terminal phase of the morphogenetic development of the genus *Prouddenites*. In the *Uraloceras subsimense* beds of the Sakmarian Stage (Lower Echij Subformation), a fragment of the living chamber of the Uddenitinae was found without a generic diagnosis. Representatives of the species *Neouddenites echiensis* sp. nov., being the most primitive among all known species of the Neouddenites, in the Upper Echij Subformation of the Artinskian Stage was found. The main part of the findings of medlicottiids (species *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev, 1961) falls on the lower part of the Tumarinian Regional Horizon (Orol Formation) of the Kungurian Stage. The origin of the genus *Neouddenites* from *Prouddenites* has been suggested. Two new species of Medlicottiidae (*P. evolutus* and *N. echiensis*), are described.

**Keywords:** Ammonoidea, Prolecanitida, *Prouddenites*, *Neouddenites*, Lower Permian, biostratigraphy, Verkhoyansk Region

УДК 564.8

## ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ РИНХОНЕЛЛИД (BRACHIOPODA) В ДЕВОНЕ И РАННЕМ КАРБОНЕ ЗАКАВКАЗЬЯ

© 2020 г. А. В. Пахневич\*

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

\*e-mail: alvrb@mail.ru

Поступила в редакцию 21.11.2019 г.

После доработки 23.12.2019 г.

Принята к публикации 26.12.2019 г.

Охарактеризованы комплексы видов девонских и раннекарбонных брахиопод из отряда Rhynchonellida Закавказья (Нахичеванская АР Азербайджана и Армения). Выявлены смены доминирующих надсемейств и экологических типов ринхонеллид. В девоне ринхонеллиды многочисленны. В раннем и среднем девоне преобладают представители надсемейства Uncinuloidea. Их реликтовые формы доживают до начала фамена. В раннем и среднем девоне доминируют свободные и якорные каверновые ринхонеллиды. Последний экологический подтип выделен впервые. Смена преобладающих таксономических и экологических групп ринхонеллид происходит на границе франского и фаменского веков. Но Rhynchonellida остаются многочисленными компонентами брахиоподовой фауны. На границе фаменского и турнейского веков происходит уменьшение разнообразия этих брахиопод, но не выявлено смены доминирующих во фране и фамене надсемейства Rhynchotrematoidea и экологического типа якорных ринхонеллид. Роль брахиопод отряда Rhynchonellida в брахиоподовой фауне раннего карбона незначительная. Причина падения разнообразия в пределах некоторых зон, вероятно, связана с тафономическими условиями.

*Ключевые слова:* брахиоподы, Rhynchonellida, девон, нижний карбон, Закавказье

DOI: 10.31857/S0031031X20060069

### ВВЕДЕНИЕ

В Нахичеванской автономной республике Азербайджана и ближайших районах Армении располагаются важные с точки зрения фаунистики и стратиграфии разрезы нижнего девона—нижнего карбона. Один из таких разрезов находится на склоне горы Геран-Каласы (Гречишников, Левицкий, 2011). Он является одним из наиболее полных разрезов интервала верхний девон—нижний карбон, сложенных непрерывными морскими отложениями. Разрезы Закавказья содержат богатую разнообразную фауну, среди которой в девонских отложениях встречаются: фораминиферы, строматопораты, хететиды, гелиолитиды, табуляты, ругозы, брюхоногие, двустворчатые и головоногие моллюски, в том числе, наутилоидеи, тентакулиты, трилобиты, остракоды, мшанки, конодонты, криноидеи, рыбы, а также водоросли. В каменноугольных отложениях — фораминиферы, табуляты, остракоды, криноидеи, конодонты, а среди растений — водоросли. И в тех, и в других отложениях одной из наиболее многочисленных групп являются брахиоподы. Они доминировали в морях, как девона, так и карбона, но преобладали при этом различные отряды. Ринхонеллиды известны в от-

ложениях почти всех зон (приняты по: Grechishnikova, 2018). Первое описание комплексов видов ринхонеллид опубликовала Г.Т. Мириева (2010). Однако присутствие некоторых видов ринхонеллид спорно, а отдельные комплексы неполные. Их подробное описание дано нами (Pakhnevich, 2018).

Целью настоящей работы является выявление особенностей динамики фауны брахиопод отряда Rhynchonellida, доминирующих таксономических и экологических групп ринхонеллид в девоне и раннем карбоне Закавказья, в том числе, в периоды массовых вымираний.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

#### *Зональные комплексы ринхонеллид девона и карбона*

Самые древние девонские отложения Закавказья относятся к эмскому ярусу нижнего девона (табл. 1). Они выделены в зону *Arduspirifer extensis*, в которой ископаемая фауна немногочисленна. Ринхонеллиды здесь не встречены. Возможно, это связано с привнесением большого количества терригенного материала, о чем можно судить

Таблица 1. Зональная схема нижнего девона—нижнего карбона Закавказья

Система	Отдел	Ярус	Брахиоподовые зоны
Каменноугольная	Нижний	Визейский	Moderatoproductus moderatus
			—*
		Турнейский	Spirifer baiani—Marginatia burlingtonensis
			Rhipidomella michelini
			Parallelora praeulbanensis—Rhytiophora curtirostris
Девонская	Верхний	Фаменский	Sphenospira julii—Spinocarinifera nigra
			Paurogastroderhynchus nalivkini
			Cyrtospirifer pamiricus—Enchondrospirifer ghorensis
			Dmitria seminoi
			Cyrtospirifer asiaticus—Mesoplica meisteri
		Франский	Uchtospirifer subarchiaci—Cyphoterorhynchus arpaensis
			Adolfia zickzack
		Средний	Живетский
	Stringocephalus burtini		
	Эйфельский		Mucrospirifer diluvianoides—Radiomena irregularis
			Alatiformia araxica—Dagnachonetes caucasius
			Arduspirifer intermedius
			Zdimir pseudobaschkiricus—Megastrophia uralensis
	Нижний	Эмский	Arduspirifer extensus

\* — Толща водорослевых и органично-детритовых известняков.

по отложениям в верхах зоны. Или же слой частично размыт и подвергся выветриванию, признаки этого были найдены.

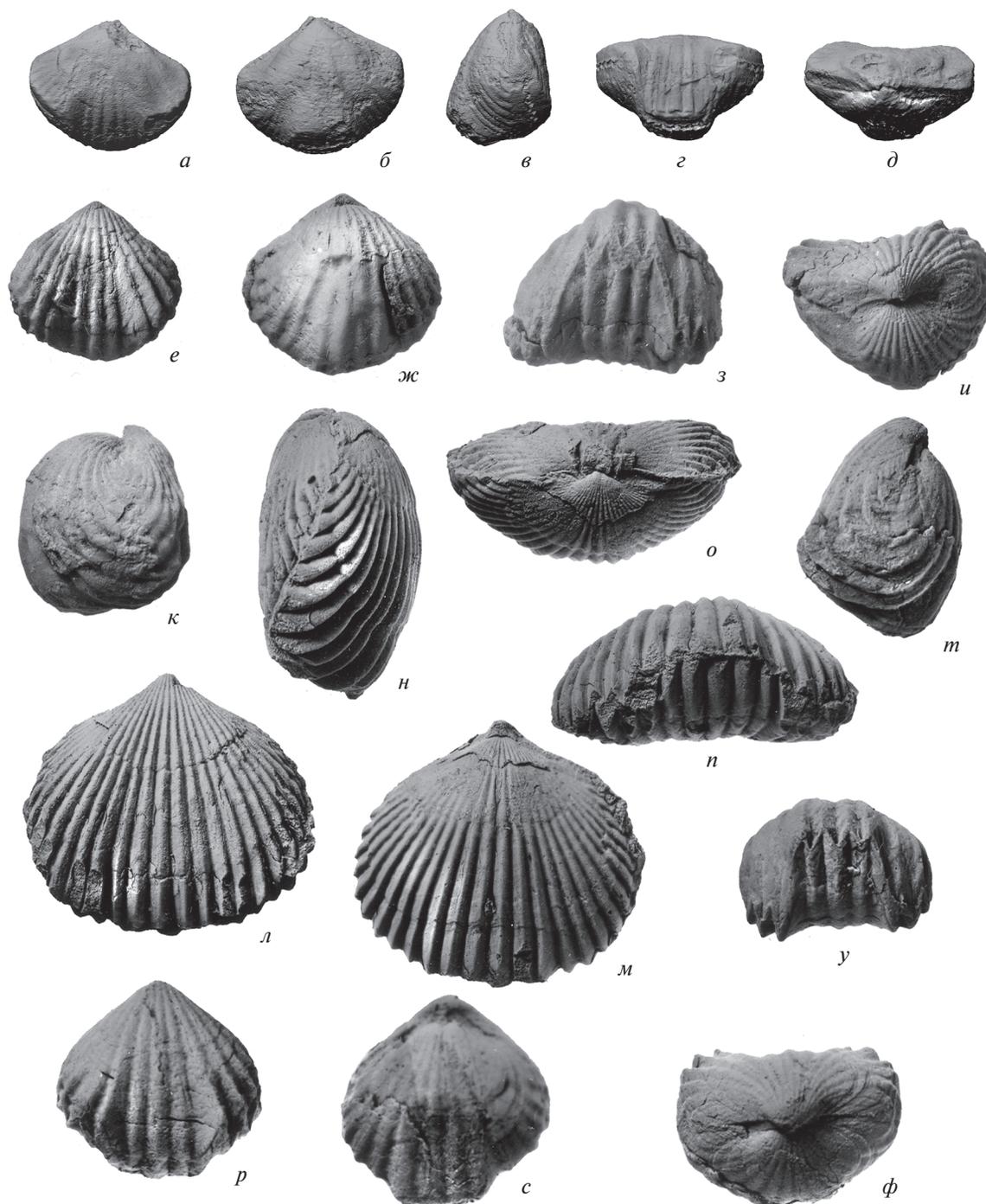
Первые ринхонеллиды в девоне Закавказья известны из отложений зоны Zdimir pseudobaschkiricus–Megastrophia uralensis. Внутри зоны Zdimir pseudobaschkiricus–Megastrophia uralensis проходит граница нижнего и среднего девона, эмса и эйфеля. Здесь ринхонеллиды малочисленны, присутствуют всего шесть видов: *Septalaria subtetragona* (Schnur, 1851) (рис. 1, *a–д*), *Schnurella transversa* (Reed, 1908), *Glosshypothyridina procuboides* (Kayser, 1871), *Beckmannia pentagona* (Kayser, 1871), *Isopoma brachyptycta* (Schnur, 1853), *Kransia* sp. (рис. 3, *a–д*). Зональный вид *Uncinulus keltibericus* Schumann, 1965, указанный в стратиграфической схеме М.А. Ржонсницкой и А.Б. Мамедовым (Rzhonsnitskaya, Mamedov, 2000), не обнаружен. Наиболее важным для этих отложений видом является *S. subtetragona*. Ринхонеллиды принадлежат к надсемействам: *Uncinuloidea*, *Pugnacoidea* и *Samarotoechioidea*. Доминируют представители унцинулоидей. Среди ринхонеллид встречаются брахиоподы из разных экологических типов, выделенных Е.А. Ивановой (1949). Преобладают ринхонеллиды свободнолежащего экологического типа, у которых во взрослом состоянии ножка атрофировалась, и тогда они переходили к свободному лежанию на дне, используя для поднятия над субстратом синус или седло, или высокий передний край. К этой группе относятся брахиоподы *S. transversa* и *G. procuboides*. *S. subtetragona* и *I. brachyptycta* принадлежали экологической группе якорных брахиопод, то есть прикреплялись ножкой. Вероятно, такой же образ жизни вели и мелкораквинные *Uncinuloidea* – *B. pentagona* (рис. 4, *e–к*) и *Kransia* sp., но они представляли особый экологический подтип якорных брахиопод. Эти брахиоподы были адаптированы к поселению в кавернах субстрата, возможно среди кораллов. Это достигалось за счет уменьшения в размерах. Такая адаптация известна и для современных брахиопод, и для ископаемых (Pakhnevich, 2009), например, у современных родов: *Argyrotheca* Dall, 1900, *Megathyris* Orbigny, 1847 и т.д. Все перечисленные девонские виды продолжают обитать в данном бассейне и в более позднее время, за исключением специфичных для зоны *S. subtetragona* и *Kransia* sp. Последний вид имеет необычную для рода *Kransia* Westbroek, 1968 форму раковины, но по внутреннему строению полностью соответствует ему (рис. 3, *a–д*). Он интересен тем, что является наиболее ранним представителем рода. Большинство видов рода *Kransia* известно из более поздних отложений среднего девона.

В зоне *Arduspirifer intermedius* не встречено ни одного вида ринхонеллид. Пробелы в распространении ринхонеллид, скорее всего, имеют та-

фономическую причину, но не являются периодами резкого обеднения брахиоподовой фауны. С другой стороны, и прочая фауна зоны немногочисленна. И это может быть признаком снижения биоразнообразия за счет формирования неблагоприятных условий обитания, например, увеличение терригенного сноса с суши.

Для зоны *Alatiformia araxica* – *Dagnachonetes caucasicus* характерны 7 видов: *Oligoptycherhynchus daleidensis* (Roemer, 1844), *Uncinulus subwilsoni* (Orbigny, 1850), *Beckmannia angularis* (Phillips, 1841), *B. pentagona*, *Solidipontirostrum* sp., *Nymphorhynchia* sp., *Kransia parallelepipedata* (Bronn, 1837). По количеству видов преобладающим остается надсемейство *Uncinuloidea*, а *Pugnacoidea* уходят на третий план, освобождая место, появившимся в данном бассейне представителям надсемейства *Rhynchotrematoidea*. Из последнего надсемейства наиболее многочисленными являются брахиоподы вида *O. daleidensis* (рис. 1, *e–к*). Он может быть использован в качестве зонального. Среди представителей семейства *Uncinuloidea* становятся все более многочисленными мелкораквинные формы родов *Kransia* и *Beckmannia* Mohanti, 1972. Возможно, это связано с распространением рифовых экосистем. К крупным якорным формам относятся *O. daleidensis* и *Nymphorhynchia* sp. Вероятнее всего, *Solidipontirostrum* sp., также как *U. subwilsoni*, принадлежал к свободнолежащим ринхонеллидам. Возможно, на ювенильной стадии развития *Solidipontirostrum* sp. прикреплялся к субстрату ножкой, но с увеличением раковины ножка уже не могла выполнять функцию прикрепления, атрофировалась, и брахиопода свободно лежала на дне, возможно, частично погружаясь в донный осадок. Несмотря на обилие слоев с терригенными породами, И.А. Гречишниковой (Grchishnikova, 2018) отмечается высокое биоразнообразие фауны.

Зона среднего девона *Microspirifer diluvianoides*–*Radiomena irregularis* соответствует верхам эйфеля. Для нее характерно самое высокое родовое и видовое разнообразие ринхонеллид в среднем девоне. Это 15 видов: *Kransia parallelepipedata*, *K. praecedens* (Kulkov, 1960), *K. subcordiformis* (Schnur, 1853), *Primipilaria primipilaris* (Buch, 1834), *Beckmannia pentagona*, *B. minor* (Schnur, 1853), *Pseudocamarophoria undulataeformis* Biernat, 1966, *Pugnax praevius* Schmidt, 1941, *Isopoma brachyptycta*, *Camerophorina pachyderma* (Quenstedt, 1871), *Schnurella transversa*, *Glosshypothyridina procuboides*, *Uncinulus korovini* Khalfin, 1937, *Corvinopugnax* sp., *Mirantesia* sp. Здесь вновь преобладают ринхонеллиды надсемейства *Uncinuloidea*, также есть представители надсемейств *Samarotoechioidea*, *Pugnacoidea*. Субдоминантами становятся представители надсемейства *Samarotoechioidea*. Ни одна из этих групп не остается устойчиво на уровне субдоминантной на протяжении



**Рис. 1.** Характерные девонские виды ринхонеллид Закавказья: *а–д* – *Septalaria subtetragona* (Schnur, 1851), раковина, экз. ПИН, № 3744/850; трехмерная модель ( $\times 1.5$ ): *а* – вид с брюшной створки, *б* – вид сбоку, *в* – вид со спинной створки, *г* – вид со стороны замочного края, *д* – вид со стороны переднего края; р-н горы Дагна, обн. 1710; верхний эмс – нижний эйфель, зона *Zdimir pseudobaschkiricus* – *Megastrophia uralensis*; *е–к* – *Oligortyerhynchus daleidensis* (Roemer, 1844), раковина, экз. ПИН, № 3744/823 ( $\times 2$ ): *е* – вид с брюшной створки, *ж* – вид со спинной створки, *з* – вид со стороны переднего края, *и* – вид со стороны замочного края, *к* – вид сбоку; левый берег р. Арпы у с. Данзик (Нахичеванская АР), обн. 19, сл. 29; средний эйфель, зона *Alatiformia araxica* – *Dagnachonetes caucasicus*; *л–н* – *Paropamisorhynchus kotalensis* (Brice, 1970), раковина, экз. ПИН, № 3744/828 ( $\times 2$ ): *л* – вид с брюшной створки, *м* – вид со спинной створки, *н* – вид сбоку, *о* – вид со стороны замочного края, *п* – вид со стороны переднего края; р-н горы Кабахдаг (Нахичеванская АР), обн. 1044а; верхний фамен, зона *Paurogastroderhynchus nalivkini*; *р–ф* – *Sartenaerus letiensis* (Gosselet, 1887), раковина, экз. ПИН, № 3744/826 ( $\times 2$ ): *р* – вид с брюшной створки, *с* – вид со спинной створки, *т* – вид сбоку, *у* – вид со стороны переднего края, *ф* – вид со стороны замочного края; правый берег р. Арпы, напротив с. Данзик (Нахичеванская АР), обн. 36, сл. 3; верхний фамен, зона *Cyrtospirifer pamiricus* – *Enchondrospirifer ghorensis*.

среднего девона Закавказья. Наиболее многочисленными в этой зоне являются виды *K. parallelepipedata* и *V. pentagona*. Представители родов *Kransia*, *Primipilaria* Struve, 1992, *Beckmannia* преобладают в фауне ринхонеллид. Они формируют экологическую группу якорных каверновых брахиопод. Это хорошо сочетается с развитием в это время на территории Закавказья биогермов (Grechishnikova, 2018). К экологическому типу свободнолежащих брахиопод относятся: *P. praevius*, *S. transversa*, *G. procuboides*, *U. korovini*, *Corvinopugnax* sp., *Mirantesia* sp. И лишь редко встречающиеся *P. undulataeformis*, *I. brachyptucta* и *C. pachyderma* принадлежали к основному якорному типу.

Отложения зоны *Stringocephalus burtini* нижнего живета бедны ринхонеллидами. Это виды унцинулоидей *Kransia parallelepipedata* и *Glosshypothyridina procuboides*. Первый относится к якорному каверновому экологическому подтипу, второй — к свободнолежащему. Причины падения разнообразия непонятны, потому что отложения этой зоны наполнены разнообразными ископаемыми остатками беспозвоночных животных, вплоть до образования органогенных известняков.

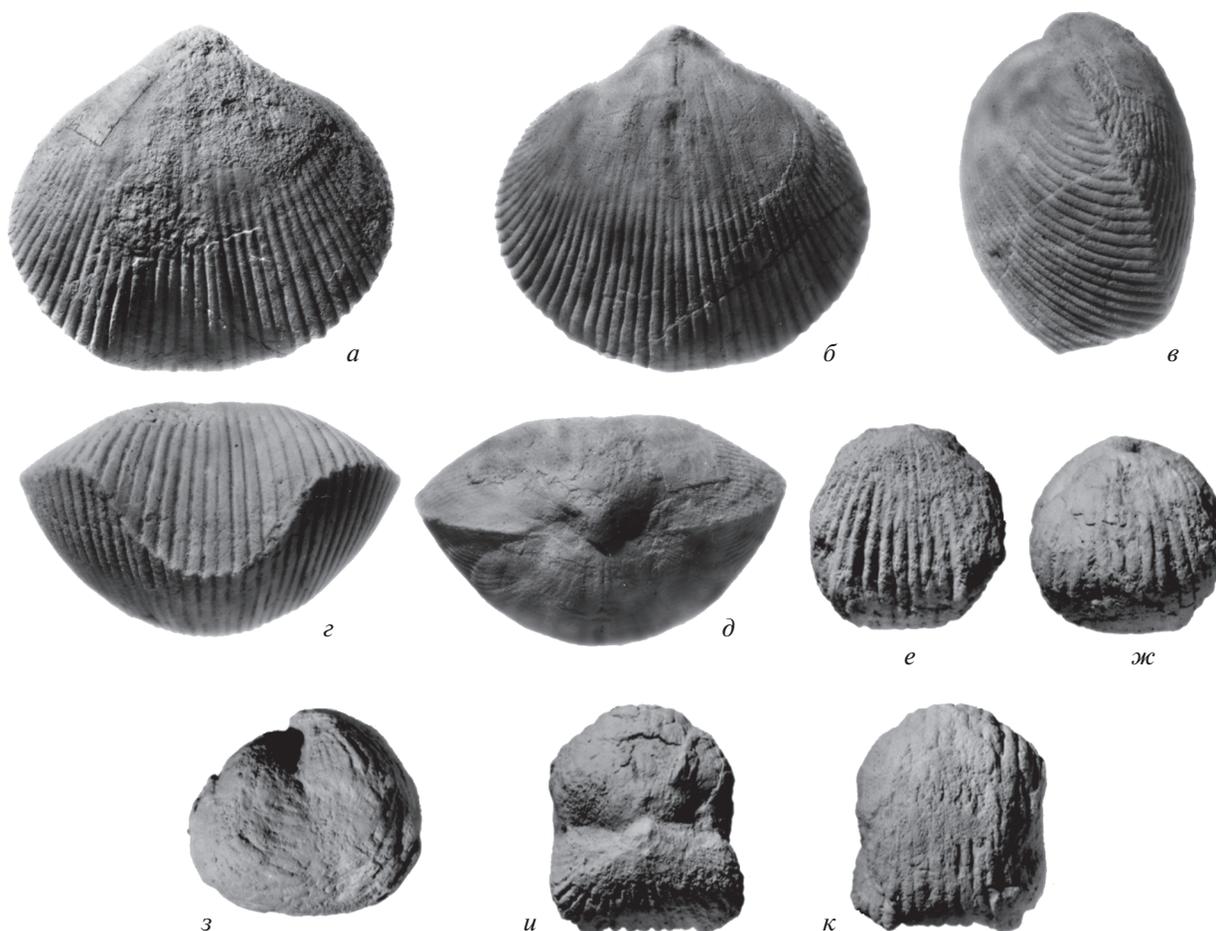
В позднем живете, зона *Indospirifer pseudowilliamsi*, разнообразие ринхонеллид увеличивается, несмотря на возрастание терригенного материала в отложениях. Так же, как и в предыдущих слоях, преобладают представители надсемейства *Uncinuloidea*. Наряду с ними встречаются ринхонеллиды из надсемейств *Pugnasoidea* и, вновь появившиеся, *Rhynchotrematoidea*. Для зоны верхнего живета *Indospirifer pseudowilliamsi* характерны виды: *Uncinulus korovini*, *Kransia parallelepipedata*, *K. subcordiformis*, *Beckmannia minor*, *Isopoma brachyptucta*, *Schnurella transversa*, *Pugnax praevius*, *Glosshypothyridina procuboides*, *Ripidiorhynchus* sp. В этих отложениях появляется первый представитель рода *Ripidiorhynchus* Sartenaer, 1966, который чаще встречается в верхнем девоне и является элементом фауны франа (рис. 3, *e–к*). Наиболее часто встречающиеся роды, найденные как в верхах эмса, так и в верхах живета, — унцинулоидей *Beckmannia* и *Kransia*. Вид *V. pentagona* прослеживается с перерывом от верхов эмса до верхов живета, а вид *K. parallelepipedata* — на протяжении всего эйфеля и живета. Значительных смен видов и родов ринхонеллид на границе эйфеля и живета не наблюдается. Опять же, преобладают две экологические группы — якорные каверновые брахиоподы (*K. parallelepipedata*, *K. subcordiformis*, *V. minor*) и свободнолежащие (*U. korovini*, *S. transversa*, *P. praevius*, *G. procuboides*). Единичны представители основного якорного типа *I. brachyptucta* и *Ripidiorhynchus* sp.

В начале верхнего девона меняются доминирующие группы ринхонеллид. На смену *Uncinuloidea* в качестве доминантов появляются ринхо-

неллиды из семейства *Trigonirhynchiidae* (*Rhynchotrematoidea*). В отложениях первой половины франского яруса видовой состав ринхонеллид обеднен. Для зоны *Adolphia zickzack* характерны виды: *Ripidiorhynchus gnishikensis* (Abramian, 1959), *Cyphoterorhynchus arpaensis* (Abramian, 1957), *Paropamisorhynchus kotalensis* (Brice, 1970), *Porthmorhynchus ferquensis* (Gosselet, 1887), *Pugnax acuminatus* (Sowerby, 1822), *Coeloterorhynchus* sp., *Zezenia multicostata* Pakhnevich, 2018 (рис. 3, *л–o*), *Septalariidae* gen. et sp. indet. Интересны два последних вида, которые являются продолжением ранне-среднедевонской фауны ринхонеллид, исчезающей в живете (подсем. *Betterbergiinae*) и фране. Интересно, что по таким группам фауны, как рогозы, гелиолитиды, конодонты также прослеживается наличие среднедевонских элементов (Grechishnikova, 2018). Возможно, данную акваторию следует рассматривать как рефугиум живетской фауны, но не стоит относить ее к живету, поскольку доминирующая фауна ринхонеллид имеет верхнедевонский облик. В ней преобладают представители надсемейства *Rhynchotrematoidea*, также присутствуют роды надсемейств *Pugnasoidea* и единичные представители надсемейств *Uncinuloidea* и *Samarotoechioidea*. В конце первой половины франа виды надсемейства *Uncinuloidea* полностью исчезают. Меняются и экологические доминирующие группы. Полностью исчезает экологический тип прикрепленных каверновых брахиопод. Из свободнолежащих представлены единичные *P. acuminatus*, *Z. multicostata*, *Septalariidae* gen. et sp. indet., *Coeloterorhynchus* sp. Остальные ринхонеллиды (*R. gnishikensis*, *C. arpaensis*, *P. kotalensis*, *P. ferquensis*), доминирующие в фауне, принадлежали к основному якорному типу.

Зона *Cyrtospirifer subarchiaci*—*Cyphoterorhynchus arpaensis* верхнего девона, франского яруса характеризуется видами: *Ripidiorhynchus gnishikensis*, *Cyphoterorhynchus arpaensis*, *Paropamisorhynchus kotalensis*, *Porthmorhynchus ferquensis*. Наиболее многочисленным становится *C. arpaensis* (рис. 2, *a–d*). Он является зональным видом. Полностью исчезают остатки живетской фауны. Представлены только виды семейства *Trigonirhynchiidae* (*Rhynchotrematoidea*). Во время, соответствующее формированию данной зоны, происходит падение биоразнообразия, как на уровне семейств, так и родов, и видов. Все брахиоподы принадлежали к основному якорному экологическому типу.

Первая фаменская зона *Cyrtospirifer asiaticus*—*Mesoplica meisteri* отличается увеличением разнообразия ринхонеллид. В ее отложениях встречены виды: *Paropamisorhynchus kotalensis*, *Stenaulacorhynchus* sp., *Sharovaella mirabilis* Pakhnevich, 2012, *Sartenaerus letiensis* (Gosselet, 1887), *S. charakensis* (Brice, 1967), *Greira transcaucasica* O. Er-



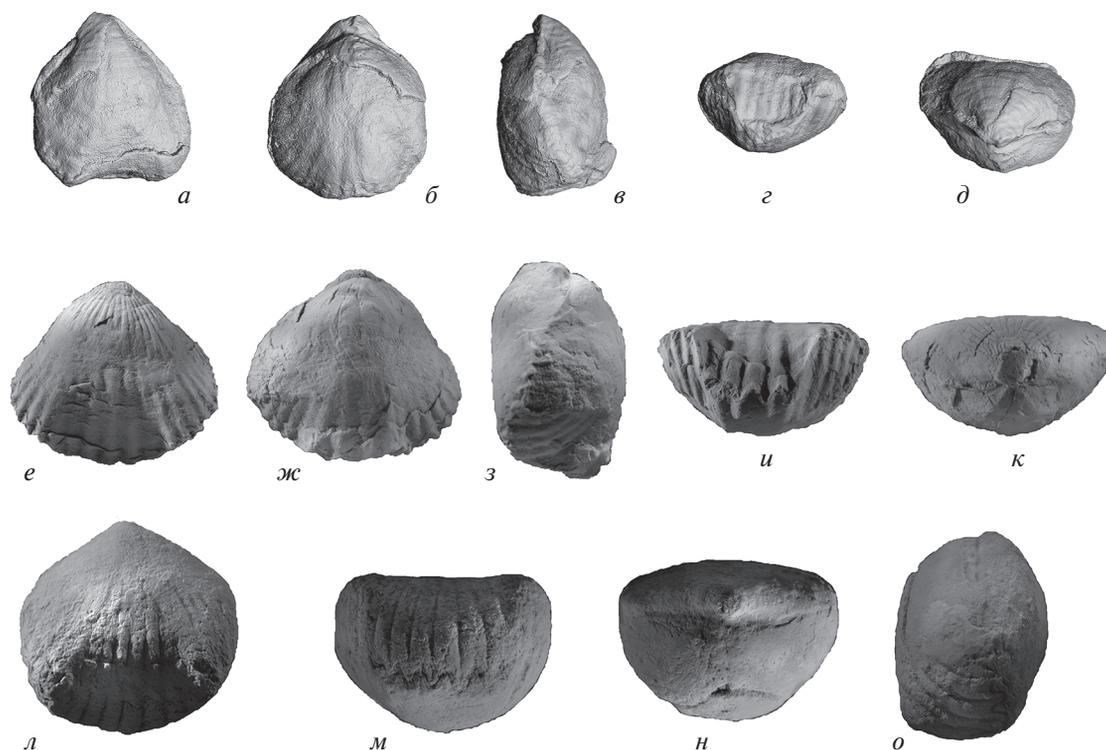
**Рис. 2.** Зональные виды ринхонеллид Закавказья: *a–д* – *Cyphoterorhynchus agraensis* (Abramian, 1957), раковина, экз. ПИН, № 3744/832 ( $\times 2$ ): *a* – вид с брюшной створки, *б* – вид со спинной створки, *в* – вид сбоку, *г* – вид со стороны переднего края, *д* – вид со стороны замочного края; р-н с. Данзик (Нахичеванская АР), обн. 101, сл. 14; верхний фран, зона *Cyrtospirifer subarchiaci* – *Cyphoterorhynchus agraensis*; *е–к* – *Paurogastroderhynchus nalivkini* (Abramian, 1957), раковина, экз. ПИН, № 3744/800 ( $\times 1.5$ ): *е* – вид с брюшной створки, *ж* – вид со спинной створки, *з* – вид сбоку, *и* – вид со стороны замочного края, *к* – вид со стороны переднего края; р-н с. Данзик, обн. 15, сл. 22; верхний фамен, зона *Paurogastroderhynchus nalivkini*.

langer, 1993, *Sinotectirostrum zobeida* (Nalivkin, 1937), *Gesoriacorostrum cf. boloniensis* (Orbigny, 1850) и *Ptychomaletiochia* sp. Все виды принадлежат надсемейству *Rhynchotrematoidea*, за исключением *Stenaulacorhynchus* sp., который относится к надсемейству *Samarotoechioidea*. Впервые в этих слоях встречаются пористые ринхонеллиды, представленные сразу двумя родами и видами. Они принадлежат к семейству *Trigonirhynchiidae*. Появление ринхонеллид с пористой стенкой раковины является признаком сформировавшихся новых условий обитания в начале фамена, поскольку упомянутый признак характеризует появление новой физиологической особенности, связанной с формированием эндопор.

Зона *Dmitria seminoi* фамена плохо охарактеризована комплексом ринхонеллид. Отмечены виды *Sartenaerus letiensis*, *Sharovaella mirabilis*, *Ar-*

*aratella dichotomians* (Abramian, 1954). Преобладают представители семейства *Trigonirhynchiidae*. Большая часть ринхонеллид относятся к пористым. Впервые пористость появляется сразу в разных семействах, помимо тригониринхид она отмечена у *A. dichotomians* из семейства *Septalariidae* (*Samarotoechioidea*). Все ринхонеллиды относятся к якорному экологическому типу.

Следующая зона, относящаяся к низам верхнего фамена, *Cyrtospirifer pamiricus*–*Enchondrospirifer ghorensis*, характеризуется видами: *Sartenaerus charakensis*, *S. letiensis*, *Paropamisorhynchus kotalensis*, *Sharovaella mirabilis*, *Zaigunrostrum nakhichevanensis* Pakhnevich, 2018, *Araratella dichotomians*, *Navalicria* sp., *Stenaulacorhynchus* sp., *Platyterorhynchinae* gen et sp. indet. Это наиболее богатая видами зона фамена. Доминирующая группа ринхонеллид снова не меняется, но при-



**Рис. 3.** Необычные девонские представители отряда Rhynchonellida: *a–d* – *Kransia* sp., раковина, экз. ПИН, № 3744/844, трехмерная модель ( $\times 3$ ): *a* – вид с брюшной створки, *б* – вид со спинной створки, *в* – вид сбоку, *г* – вид со стороны переднего края, *д* – вид со стороны замочного края; юж. склон горы Велидаг (Нахичеванская АР), обн. 48, сл. 2; верхний эмс – нижний эйфель, зона *Zdimir pseudobaschkiricus* – *Megastrophia uralensis*; *e–к* – *Ripidiorhynchus* sp., раковина, экз. ПИН, № 3744/936 ( $\times 1$ ): *e* – вид с брюшной створки, *ж* – вид со спинной створки, *з* – вид сбоку, *и* – вид со стороны переднего края, *к* – вид со стороны замочного края; район обогатительной фабрики пос. Гюмушлуг (Нахичеванская АР), обн. 1155; верхний живет, зона *Indospirifer pseudowilliamsi*; *л–o* – *Zezinia multicosata* Pakhnevich, 2018, раковина, экз. ПИН, № 3744/846 ( $\times 1.5$ ): *л* – вид с брюшной створки, *м* – вид со стороны переднего края, *н* – вид со стороны замочного края, *o* – вид сбоку; прав. берег р. Джаанам-Дереси, в 1.5 км восточнее горы Тежгар (Нахичеванская АР), обн. 601; нижний фран, зона *Adolfia zickzack*.

существуют еще и представители надсемейства *Camarotoechioidea*. Здесь они наиболее многочисленны из всех зон верхнего девона. Вид *S. letiensis* является наиболее часто встречающимся в отложениях этой, предыдущей и последующей зон (рис. 1, *p–ф*). Все виды принадлежат к экологической группе якорных брахиопод, за исключением *Navalicia* sp. Если в нижнем и среднем девоне, а также фране Закавказья свободнoleжащие ринхонеллиды относились к надсемействам *Uncinuloidea* и *Pugnacoidea*, то в фамене к этому экологическому типу принадлежали единичные виды надсемейств *Camarotoechioidea* (в отложениях этой зоны – *Navalicia* sp.), *Rhynchotrematoidea* и *Pugnacoidea*.

В отложениях зоны *Paurogastroderhynchus nalivkini* верхнего фамена обнаружены ринхонеллиды: *Paurogastroderhynchus nalivkini* (Abramian, 1957), *Araratella dichotomians*, *Sartenaerus charakensis*, *S. letiensis*, *Sharovaella mirabilis*, *Zaigunrostrum nakhichevanensis*, *Gesoriacorostrum* cf. *boloniensis*, *Paropamisorhynchus kotalensis*, *Hypselo-*

*terorhynchus* sp., *Sinotectirostrum* sp. Вид *P. nalivkini* является зональным (рис. 2, *e–к*). Вид *P. kotalensis* – единственный перешедший из франна в фамен (рис. 1, *л–н*). Он встречается вплоть до конца зоны *Paurogastroderhynchus nalivkini*, но в отложениях более поздних зон не обнаружен. Помимо ринхотрематойд, в фауне присутствует по одному представителю семейств *Pugnacidae* (*Pugnacoidea*) и *Septalariidae* (*Camarotoechioidea*). Впервые свободнoleжащие ринхонеллиды появляются в семействе *Trigonirhynchiidae* (*Rhynchotrematoidea*), это вид *P. nalivkini*. Вновь появляются свободнoleжащие брахиоподы из надсемейства *Pugnacoidea* – *Hypseloterorhynchus* sp. Остальные виды принадлежат к якорному экологическому типу.

Зона *Sphenospira julii*–*Spinocarinifera nigra* верхнего фамена характеризуется видами: *Araratella dichotomians*, *Tchanakhtchirostrum araraticum* (Abramian, 1957), *Sharovaella mirabilis*, *Zaigunrostrum nakhichevanensis*, *Ptychomaletoechia panderi* (Semenov et Möller, 1864), *Sinotectirostrum delicatacostata* (Abramian, 1957), *Leptocaryorhyn-*

chus sp. В самом конце фауны происходит уменьшение биоразнообразия ринхонеллид. Из предыдущих зон в упомянутую переходят только пористые ринхонеллиды. Здесь появляется еще одна форма с пористой раковиной, *T. araraticum*, также принадлежащая ринхотрематоидеям. Наиболее многочисленными также являются пористые ринхонеллиды видов *A. dichotomians*, *T. araraticum*, *S. mirabilis*. Доминирующим остается надсемейство *Rhynchotrematoidea*. Встречаются и представители надсемейства *Samarotoechioidea*. Все ринхонеллиды относятся к якорному экологическому типу. Вполне возможно, что мелкие представители, *P. panderi* (рис. 4, *p-φ*) и *Leptocaryorhynchus* sp. (рис. 4, *m-n*) могут относиться к якорному каверновому экологическому подтипу.

Разнообразие ринхонеллид в нижнем карбоне резко падает. Из фауны переходят только два вида *Ptychomaletoechia panderi* и *Tchanakhtchirostrum araraticum*. Кроме *T. araraticum*, полностью исчезают пористые ринхонеллиды. Первая зона нижнего карбона *Unispirifer praeulbanensis*—*Rhytiophora curtirostris* характеризуется видами надсемейства *Rhynchotrematoidea*: *T. araraticum*, *P. panderi* и *Hemiplethorhynchus* sp. 1 (рис. 4, *p-φ*); все относятся к якорному экологическому типу, возможно, два последних вида — к каверновому подтипу.

Два вида известны из отложений зоны *Spirifer baiani*—*Marginatia burlingtonensis* (верхний турне): *Hemiplethorhynchus* sp. 2 и *Wellerellinae* gen. et sp. indet. Последний вид является представителем нового для Закавказья надсемейства ринхонеллид *Wellerelloidea*. Оба вида относятся к якорному экологическому типу.

#### Новый экологический подтип брахиопод

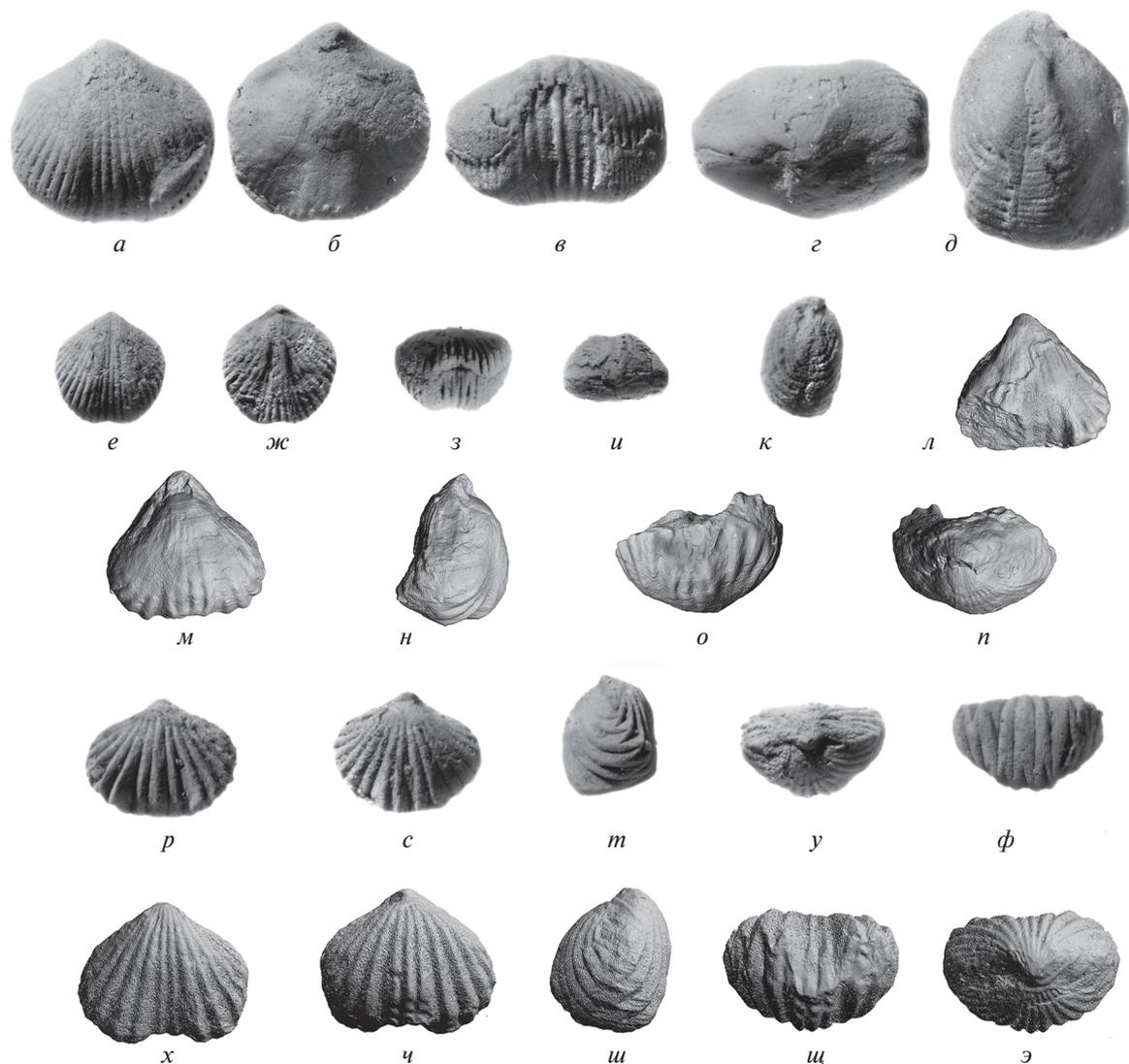
Некоторые современные брахиоподы встречаются на коралловых рифах и образуют там большие скопления. Так около Бермудских о-вов на рифах обитает теребратулида *Argyrotheca bermudana* Dall, 1911. Она образует скопления от 85 до 3595 экз/м<sup>2</sup> (Logan, 1975). Все представители рода *Argyrotheca* — микроморфные брахиоподы. У северного побережья Ямайки другой вид, *Argyrotheca* sp., является одним из доминантов в рифовом сообществе, образуя скопления до 100 экз/м<sup>2</sup> (Jackson et al., 1971). Эти брахиоподы, имея мелкие размеры раковины, прекрасно себя чувствуют в кавернах коралловых построек. В кавернах подводных пещер живут и другие современные микроморфные брахиоподы: *Tethyrhynchia mediterranea* Logan, 1994 (отряд *Rhynchonellida*), *Megathyris detruncata* (Gmelin, 1790), *Argyrotheca cuneata* (Risso, 1826), *A. cistellula* (Searles-Wood, 1841), *Joania cordata* (Risso, 1826) (Logan, Zibrowi-

us, 1994; Simon, Willems, 1999; Ruggiero, 2000; Saito et al., 2000). Хорошо себя чувствует на коралловых постройках *Platidia anomioides* (Scacchi et Philippi, 1844). Этот вид найден на банке Брукер (Средиземное море) на глубинах 97 и 160 м (Маккавеева, 1963). Но не только каверны в коралловых колониях пригодны для обитания *P. anomioides*. Вид найден в кавернах толеитового базальта на глубине 730—970 м в проливе Брансфилд близ Западного Антарктического полуострова на подводном вулкане Орка (Зезина, Пахневич, 2000). Однако не всегда появление брахиопод на коралловых постройках приводит к измельчанию раковины как адаптации для обитания в кавернозном субстрате. Крайний случай измельчания брахиопод в процессе адаптации к обитанию в мелких элементах субстрата — современная теребратулида *Gwynia capsula* (Jeffreys, 1859), которая принадлежит к интерстициальной мейофауне и может обитать между песчинок субстрата (Swedmark, 1964).

В морях Северной Атлантики в зарослях мадрепорового коралла *Lophelia prolifera* (Pallas, 1766) характерным видом является брахиопода *Masandrevia cranium* (Müller, 1776) (Филатова, 1938). Несмотря на обитание на колониях кораллов, ни замедления роста, ни укорочения онтогенеза, что привело бы к измельчанию раковины, не происходит. То есть перечисленные мелкораковинные брахиоподы специально адаптировались к обитанию в кавернозном субстрате. Поэтому следует выделить отдельный новый экологический подтип якорного типа брахиопод — **якорные каверновые**. Он не соответствует экологическим группам, выделенным Е.А. Ивановой, поскольку принципы их выделения отличаются.

К подобным брахиоподам отнесен и *Microsphaeridiorhynchus* sp. из силура [лудловский ярус, формация Хамра (Hamra Formation), местонахождение Банкват 1 (Bankvat 1)] Швеции (о-в Готланд). Эти микроморфные брахиоподы (максимальная длина раковины 4.5—6.5 мм) встречались в местонахождении наряду с крупнораковинными брахиоподами. Вид доминировал в сообществе. Здесь же были найдены кораллы: ругозы и табуляты (Pakhnevich, 2009). Вероятно, брахиоподы *Microsphaeridiorhynchus* sp. селились на постройках кораллов и относились к якорному каверновому подтипу.

Вероятно, к таким же якорным каверновым брахиоподам принадлежали и упомянутые здесь *Kransia* sp., *K. parallelepipedata*, *K. praecedens*, *K. subcordiformis*, *P. primipilaris*, *V. pentagona*, *V. minor*, *V. angularis*, *P. panderi*, *Leptocaryorhynchus* sp. 1 и 2. Вместе с ними встречаются строматопораты, табуляты, ругозы, мшанки, водоросли, которые являются рифостроителями (Большакова и др., 1997), и на их постройках, и в кавернах могли жить эти брахиоподы.



**Рис. 4.** Некоторые представители якорного кавернового экологического подтипа ринхонеллид: *а-д* – *Kransia parallelepipeda* (Bronn, 1837), раковина, экз. ПИН, № 3744/825 ( $\times 2$ ): *а* – вид с брюшной створки, *б* – вид со спинной створки, *в* – вид со стороны переднего края, *г* – вид со стороны замочного края, *д* – вид сбоку; вост. склон горы Касан-Гулубах (Нахичеванская АР), обн. 63, сл. 6; живет, зона *Stringocephalus burtini*; *е-к* – *Beckmannia pentagona* (Kayser, 1871), раковина, экз. ПИН, № 3744/827 ( $\times 2$ ): *е* – вид с брюшной створки, *ж* – вид со спинной створки, *з* – вид со стороны переднего края, *и* – вид со стороны замочного края, *к* – вид сбоку; лев. берег р. Джаанам-Дереси, в 1.5 км. западнее горы Казма (Нахичеванская АР), обн. 57, сл. 9; верхний эйфель, зона *Microspirifer diluvianoides* – *Radiomena irregularis*; *л-п* – *Leptocaryohynchus* sp., раковина, экз. ПИН, № 3744/849, трехмерная модель ( $\times 2$ ): *л* – вид с брюшной створки, *м* – вид со спинной створки, *н* – вид сбоку, *о* – вид со стороны переднего края, *п* – вид со стороны замочного края; восточнее горы Геран-Каласы (Нахичеванская АР), обн. 10, сл. 3; верхний фамен, зона *Sphenospira julii* – *Spinocarinifera nigra*; *р-ф* – *Ptychomaletoechia panderi* (Sem. et Möl., 1864), раковина, экз. ПИН, № 3744/841 ( $\times 2$ ): *р* – вид с брюшной створки, *с* – вид со спинной створки, *т* – вид сбоку, *у* – вид со стороны замочного края, *ф* – вид со стороны переднего края; бассейн р. Джаанам-Дереси (Нахичеванская АР), обн. 1412 б; верхний фамен, зона *Sphenospira julii* – *Spinocarinifera nigra*; *х-э* – *Hemiplethorhynchus* sp. 1, раковина, экз. ПИН, № 3744/851, трехмерная модель ( $\times 2$ ): *х* – вид с брюшной створки, *ч* – вид со спинной створки, *ш* – вид сбоку, *щ* – вид со стороны переднего края, *э* – вид со стороны замочного края; гора Геран-Каласы (Нахичеванская АР), обн. 10, сл. 6; нижний карбон, нижний турне, зона *Unispirifer praeulbanensis* – *Rhytiophora curtirostris*.

#### Основные закономерности смены таксономических и экологических групп ринхонеллид

Таким образом, изучая ринхонеллид с верхнего эмса до верхнего турне, удалось установить, что доминантами верхов нижнего и среднего де-

вона, как по количеству родов и видов, так и экземпляров, были брахиоподы надсемейства *Uncinuloidea*, в основном семейства *Hebetocheiidae*. В сопутствующей фауне присутствовали представители еще трех надсемейств ринхонеллид. На границе эйфеля и живета не происходит какой-

либо значимой смены фаун. Среди ринхонеллид верхов нижнего и среднего девона преобладают свободнолежачие животные — это представители надсемейств *Uncinuloidea* и *Pugnasoidea*. Для этого времени характерен и выделенный экологический тип — якорные каверновые брахиоподы.

На границе живета и франа происходит полная перестройка сообществ ринхонеллид. Во фране сохраняются некоторые единичные ранне- и среднедевонские представители *Uncinuloidea*. Среднедевонские элементы фауны отмечены и в других группах франских беспозвоночных. Вероятнее всего, франские моря Закавказья служили рефугиумом для последних ранне- и среднедевонских представителей фауны, в том числе, и для ринхонеллид. Несмотря на присутствие реликтов, экологический облик брахиопод меняется — начинают преобладать якорные брахиоподы. Последние потомки среднедевонской фауны исчезают после первой половины франа. Доминантами становятся представители надсемейства *Rhynchotrematoidea*, семейства *Trigonirhynchiidae*. Из сопутствующих ринхонеллид почти исчезают роды надсемейства *Pugnasoidea*. Наиболее многочисленными во франских отложениях являются представители вида *S. agragensis*. В фаменских отложениях, за исключением самых верхов, преобладают ринхонеллиды рода *Sartenaergus Özdikmen*, 2008. Разнообразие видов падает на границе франа и фамена (почти в 2 раза), за счет вымирания большинства франских родов семейства *Trigonirhynchiidae* (*Rhynchotrematoidea*). Среди новых родов тригониринхий появляются брахиоподы с пористой раковиной. Это событие характеризует данную границу и приурочено к изменениям условий обитания в рассматриваемом бассейне. Скорее всего, оно связано с недостатком кислорода в воде (Пахневич, 2015). Возможно, поры выполняли функцию увеличения газообмена. Параллельно пористость возникает и у представителей надсемейства *Samarotoechioidea*. Но пористые камаротоэхиоидеи имеют более широкое географическое распространение, чем тригониринхийды. Пористые ринхонеллиды становятся наиболее многочисленными на границе девона и карбона. В карбон переходит единственный вид *T. agaraticum*. Из непористых девонских брахиопод до карбона доживает *P. randeri*. Этот вид, а также *Leptocaryorhynchus* sp. и карбоновые *Hemiplethorhynchus* sp., возможно, снова занимают экологическую нишу брахиопод, обитающих в кавернах субстрата. Помимо этого экологического подтипа, в фамене вновь появляются свободнолежачие брахиоподы, но они немногочисленны и принадлежат к надсемействам *Pugnasoidea* и *Rhynchotrematoidea*. Однако доминируют во фране, фамене и турне брахиоподы якорного экологического типа. В начале нижнего карбона отмечается падение биоразнообразия

ринхонеллид. Они становятся редки и не играют значительной роли в брахиоподовой фауне раннего карбона. За весь промежуток рассмотренной геологической истории Закавказья доминантами являются представители только двух надсемейств, *Uncinuloidea* и *Rhynchotrematoidea*, которые сменяют друг друга. Ринхонеллиды надсемейств *Pugnasoidea* и *Samarotoechioidea* также присутствуют, но никогда не переходят в ранг доминирующих таксонов.

Причин уменьшения разнообразия ринхонеллид в отложениях зон *Arduspirifer extensis*, *Arduspirifer intermedius*, *Stringocephalus burtini* и *Dmitria seminoi* может быть несколько. Одна из возможных причин — увеличение поступления терригенного материала с суши. Но, судя по литологическим характеристикам зон, где ринхонеллиды были многочисленны, значительный терригенный материал поступал в море и при их большом разнообразии. Возможно, это связано с тафономическими условиями формирования отложений, при которых раковины брахиопод разрушались, что не отражает подлинное разнообразие.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большакова Л.Н., Геккер М.Р., Горюнова Р.В. и др.* Ри-фогенные постройки в палеозое России. М.: Наука, 1997. 157 с.
- Гречишников И.А., Левицкий Е.С.* Опорный разрез фамена и нижнего карбона Геран-Каласи (Нахичеванская АР, Азербайджан) // Стратигр. Геол. корреляция. 2011. Т. 19. № 1. С. 24–46.
- Зезина О.Н., Пахневич А.В.* О нахождении современных замковых брахиопод в районе подводной вулканической активности Антарктического полуострова // Докл. Акад. наук. 2000. Т. 370. № 3. С. 397–398.
- Иванова Е.А.* Условия существования, образ жизни и историческое развитие некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 152 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 21).
- Маккавеева Е.Б.* Население некоторых банок Эгейского моря // Тр. Севастопольской биол. станции. 1963. Т. 16. С. 211–214.
- Мириева Г.Т.* Зональное расчленение отложений верхнего девона Южного Закавказья (Нахчыванской АР) по ринхонеллидам // Эволюция органического мира и биотические кризисы. Матер. LVI сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб., 2010. С. 74–76.
- Пахневич А.В.* О появлении пористости раковины у позднедевонских брахиопод отряда *Rhynchonellida* // Матер. конф. “Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: устойчивость и вариабельность” (21–23 апреля 2015 г., Москва). М.: ПИН РАН, 2015. С. 50–51.
- Филатова З.А.* Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1938. Вып. 2. С. 3–58.

- Grechishnikova I.A.* Biostratigraphy of the Devonian and Carboniferous of Transcaucasia (Brachiopod Zonal Scale) // *Paleontol. J.* 2018. V. 52. № 8. P. 832–862.
- Jackson J.B.C., Goreau T.F., Hartman W.D.* Recent brachiopod—coralline sponge communities and their paleoecological significance // *Science.* 1971. V. 173. P. 623–625.
- Logan A.* Ecological observations on the recent articulate brachiopod *Argyrotheca bermudana* Dall, from the Bermuda platform // *Bull. Biol. Sci.* 1975. V. 25. P. 186–204.
- Logan A., Zibrowius H.* A new genus and species of rhynchonellids (Brachiopoda, recent) from submarine caves in the Mediterranean Sea // *Publ. Staz. Zool. Napoli: Mar. Ecol.* 1994. V. 15. № 1. P. 77–88.
- Pakhnevich A.V.* Reasons of micromorphism in modern and fossil brachiopods // *Paleontol. J.* 2009. V. 43. № 11. P. 1458–1468.
- Pakhnevich A.V.* Order Rhynchonellida Kuhn, 1949 // *Paleontol. J.* 2018. V. 52. № 8. P. 892–956.
- Ruggiero E.T.* Brachiopods of the Isca submarine cave: observations during ten years // 4th Intern. Brachiopod Congr., London, Great Britain, Vol.: The Millennium Brachiopod Congress. Abstracts. L.: Natur. Hist. Mus., 2000. P. 74.
- Rzhonsnitskaya M.A., Mamedov A.B.* Devonian stage boundaries in the southern Transcaucasus // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenb.* 2000. V. 225. P. 329–333.
- Saito M., Motchorova-Dekova N., Endo K.* Recent brachiopod fauna from the submarine caves of Okinawa, Japan // 4th Intern. Brachiopod Congr., London, Great Britain, Vol.: The Millennium Brachiopod Congress. Abstracts. L.: Natur. Hist. Mus., 2000. P. 77.
- Simon E., Willems G.* Gwynia capsula (Jeffreys, 1859) and other recent brachiopods from submarine caves in Croatia // *Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg. Biol.* 1999. V. 69. P. 15–21.
- Swedmark B.* The interstitial fauna of marine sand // *Biol. Rev.* 1964. V. 39. P. 1–42.

## Dynamic of the Development of the Rhynchonellids (Brachiopoda) in the Devonian and Early Carboniferous of the Transcaucasia

A. V. Pakhnevich

The complexes of Devonian and Lower Carboniferous species of brachiopods from the order Rhynchonellida of the Transcaucasia (Nakhichevan Autonomous Republic of Azerbaijan and Armenia) are characterized. Changes in the dominant components of the fauna and ecological groups of rhynchonellids were identified. Devonian rhynchonellids are numerous. In the Lower and Middle Devonian, representatives of the superfamily Uncinuloidea prevail. Their relict forms survived to the beginning of the Famennian. In the fauna of the Lower and Middle Devonian, free-lying and anchor cavernous rhynchonellids dominate. The last ecological subtype is highlighted for the first time. The change in the prevailing taxonomic and ecological groups occurs at the border of the Frasnian and Famennian stages. But the rhynchonellids remain numerous components of the brachiopod fauna. At the boundary of the Famennian and Tournaisian stages, a decrease in the diversity of these brachiopods takes place, but no change has been revealed in the Rhynchotrematoidea superfamily dominant in the Frasnian and Famennian and the ecological type of anchor rhynchonellids. The role of the brachiopod of the order Rhynchonellida in the brachiopod fauna of the Lower Carboniferous was insignificant. The reason for the decline in diversity within some zones is probably due to taphonomic conditions.

*Keywords:* brachiopods, rhynchonellids, Devonian, Lower Carboniferous, Transcaucasia

УДК 565.33:551

## НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ДВУМ РОДАМ ОРДОВИКСКИХ ОСТРАКОД СЕМЕЙСТВА EGOROVELLIDAE SCHALLREUTER

© 2020 г. Л. М. Мельникова\*

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

\*e-mail: lmelnik@paleo.ru

Поступила в редакцию 16.12.2019 г.

После доработки 24.01.2020 г.

Принята к публикации 24.01.2020 г.

На основе изучения литературных данных и материала из некоторых разрезов ордовика Сибирской платформы и Северо-Востока России, хранящегося в Палеонтологическом ин-те РАН, добавлена новая информация по двум родам остракод из семейства Egorovellidae Schallreuter, 1966, имеющего большое значение для биостратиграфической корреляции. Внесены уточнения в диагноз рода *Vodenia* V. Ivanova, 1959, дополненный двумя новыми видами – *V. signata* sp. nov. и *V. densistriata* sp. nov. Два других вида исключены из рода и отнесены к семейству Richiniidae: *V. aechminiformis* предложен в качестве типового для нового рода *Bodeniella*; *V. anonyta* включен в состав сибирского рода *Angarallina* Melnikova, 2020. Также описаны два новых вида рода *Egorovella* – *E. porilamellata* sp. nov. и *E. insperata* sp. nov.

*Ключевые слова:* остракоды, семейство Egorovellidae, ордовик, Сибирская платформа

**DOI:** 10.31857/S0031031X20060057

### ВВЕДЕНИЕ

Изучение остракод из ордовикских отложений на рр. Подкаменная Тунгуска, Мойеро, Кулюмбе (Сибирская платформа), а также руч. Калычан (Северо-Восток России) из колл. В.А. Ивановой (ПИН РАН) позволяет уточнить видовой состав некоторых родов семейства Egorovellidae Schallreuter, 1966. В соответствии с классификацией, принятой в “Практическом руководстве” (1990) и которой придерживается автор данной статьи, это семейство объединяет три рода: *Egorovella* V. Ivanova, 1959, *Vodenia* V. Ivanova, 1959 и *Egorovellina* Kanygin, 1965. Однако следует отметить, что в более поздней работе (Schallreuter et al., 1999) в него были включены девять родов: кроме трех вышеперечисленных, добавлены *Curvilobella* V. Ivanova, 1968 [=подрод *E. (Curvilobella)* V. Ivan., 1968, который авторами возведен в ранг рода], *Valentella* Neckaja, 1973 (является младшим синонимом рода *Sibiritella* Kanygin, 1967), *Debonia* Schallreuter, Kanygin et Hinz-Schallreuter, 1999, *Fissebonia* Schallreuter, Kanygin et Hinz-Schallreuter, 1999, *Lenatella* Melnikova, 1976 и *Nicolina* Kolosnitsyna, 1984. Такой состав семейства был обусловлен главным образом, тем, что эти роды, по мнению авторов (Schallreuter et al., 1999), обладают специальным видом диморфизма, названного в цитируемой работе егоровеллидным. Однако едва ли можно согласиться с такой точкой зрения, так как

добавленные роды *Debonia*, *Fissebonia*, *Lenatella* и *Nicolina* не обладают одним из основных критериев для егоровеллид, а именно – на боковой поверхности не развиты ребровидные лопасти. Отсутствие ребровидных лопастей у этих родов авторы объясняли тем, что егоровеллиды претерпели эволюционные изменения, приведшие к редукции лопастей и борозд, как, например, у бессулькатного рода *Lenatella*.

В изученном материале оказались представители только двух родов: *Vodenia* и *Egorovella*. На основе переизучения типовой коллекции и исследования дополнительного материала проведена ревизия рода *Vodenia*. Этот род был установлен Ивановой в составе трех видов – *V. aspera* (типовой вид), *V. anonyta* и *V. aechminiformis*, и был отнесен к семейству *Beyrichiidae* Ulrich, 1894 (Иванова, 1959а). Однако, автор отмечала, что включение этого рода к данному семейству являлось достаточно условным, так как ни на одном из экземпляров не наблюдалось вздутия в передней части раковины, т.е., проявления полового диморфизма бейрихиидного типа.

Позже А.В. Каныгин (1967) включил в состав рода еще два вида: *V. remota* Kanygin, 1967 и *V. longiscula* Kanygin, 1967. При этом изучение сибирских коллекций и новых видов с Селенныхского кряжа позволило Каныгину установить, что диморфизм *V. aspera* не имеет ничего общего с

бейрихийным типом и выражается в наличии у самцов узкого краевого уплощения, а у самок — широкой краевой поверхности с тремя продольными ребрышками, параллельными свободному краю, т.е. относится к маргинальному типу диморфизма. Кроме того, сделав переоценку основных родовых признаков, Каныгин поместил род *Bodenia* в семейство *Sigmoopsidae* Henningsmoen, 1953.

В это же время Р. Шальройтер (Schallreuter, 1966) объединил род *Bodenia* с сибирскими родами *Cherskiella* Kanygin, 1965 и *Maraphonia* Kanygin, 1965 в подсемейство *Cherskiellinae*, которое он включил в семейство *Tvaerenellidae*. Однако, объединение в подсемейство и принадлежность к семейству не были обоснованы.

В следующей работе (Каныгин, 1971) этот род был отнесен к подсемейству *Egorovellinae*, в состав которого, кроме рода *Bodenia*, входили *Egorovella* V. Ivanova, 1959 и *Egorovellina* Kanygin, 1965. Выделение этого подсемейства, вошедшего в состав семейства *Cherskiellidae* Kanygin, 1967, было обосновано тем, что эта группа ордовикских родов обладала наличием таких четких признаков, как равностворчатость раковин, развитие в передней половине створки трех лопастей, средняя из которых обычно короткая, и маргинальным типом полового диморфизма. Позже (Мельникова, 1981) был выделен вид *B. distincta* Melnikova, 1981. В данной статье описано еще два новых вида бодений — *B. signata* sp. nov. и *B. densistriata* sp. nov., раковины которых характеризуются четырьмя лопастями, из которых наиболее выражены вторая и третья, а также развитием дактилоскопической скульптуры на поверхности створок. Этот признак новый для бодений, и его необходимо внести в диагноз рода.

Если рассмотреть основные диагностические признаки всех видов, входящих в состав бодений, то легко можно заметить, что *B. aechminiformis* V. Ivanova, 1959 и *B. anonyma* V. Ivanova, 1959 отличаются не только от типового вида, но и от остальных видов рода. Об этих отличительных признаках отмечал еще раньше Каныгин (1967, 1971), но при этом эти виды оставались условно в составе рода. Главными особенностями указанных видов является, во-первых, то, что их раковины не обладают маргинальным диморфизмом и, во-вторых, наблюдается сглаживание скульптуры раковины. У *B. aechminiformis* первая лопасть имеет вид едва заметной выпуклости ближе к переднему концу, вторая и третья лопасти превращаются в почти сферический бугор и шипообразный выступ соответственно. Для этого вида мы предлагаем установить новый род *Bodeniella*, который по своим признакам более всего близок к представителям семейства *Richinidae* Sohn, 1961. У *B. anonyma*  $L_1$  совершенно не выражена, а две другие лопасти развиты в виде различной ве-

личины невысоких округлых бугорков. По этим признакам *B. anonyma* можно включить в состав сибирского рода *Angarallina* Melnikova, 2020 (Мельникова, 2020).

В новом материале также установлены два новых вида рода *Egorovella* — *E. porilamellata* sp. nov. и *E. insperata* sp. nov. Род *Egorovella* на сегодняшний день включает в себя около 20 видов остракод, которые широко распространены в отложениях среднего и верхнего ордовика Сибирской платформы, Таймыра, Новосибирских о-вов (о. Котельный), в прилегающих районах северо-востока России и на Алтае (Иванова, 1959б, 1968; Каныгин, 1965, 1967, 1971, 1977; Колосницына, 1984; Мельникова, 2003, 2010; Стратиграфия..., 2018). Четкие морфологические признаки раковин егоровелл, имеющих широкий географический ареал, но с узким стратиграфическим интервалом для каждого вида этой группы остракод, делает их важными для биостратиграфической корреляции.

При описании фауны использована систематика надродовых таксонов, принятая в “Практическом руководстве...” (1990). Принята следующая размерная градация раковин: маленькие — до 1.0 мм, средние — 1.1–2.0 мм, крупные — более 2.0 мм. В работе употребляются сокращения:  $l$  — длина раковины,  $h$  — высота раковины,  $w$  — ширина раковины,  $L_1$ – $L_4$ – $L_v$  — лопасти,  $S_1$ – $S_3$  — борозды с соответствующими номерами,  $RV$  — правая створка,  $LV$  — левая створка. Коллекция остракод хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), под №№ 2982 (р. Мойеро), 1516 (р. Подкаменная Тунгуска), 3319 (р. Кулюмбе), 2048 (р. Калычан).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 19-04-01027, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов” и Министерства высшего образования и науки РФ.

ОПИСАНИЕ НОВЫХ ТАКСОНОВ  
НА Д О Т Р Я Д PALAEOCORAMORPHES  
О Т Р Я Д HOLLINOCOPIDA  
ПОДОТ Р Я Д HOLLINOCOPINA  
НА Д С Е М Е Й С Т В О HOLLINACEA  
SWARTZ, 1936

СЕМЕЙСТВО EGOROVELLIDAE SCHALLREUTER, 1966

Род *Egorovella* V. Ivanova, 1959

Подрод *Egorovella* (*Egorovella*) V. Ivanova, 1959

*Egorovella* (*Egorovella*) *porilamellata* Melnikova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1–5 (см. вклейку)

Название вида от *porus lat.* — пора и *lamella lat.* — пластина.

Г о л о т и п — ПИН, № 2982/120, правая створка самца; Сибирская платформа, р. Мойеро (обн. 71, слой 12: Мягкова и др., 1977); средний ордовик, волгинский горизонт.

О п и с а н и е. Раковина крупных размеров, амплетного очертания, слабовыпуклая, с длинным прямым спинным краем, равностворчатая. Наибольшая длина и высота раковины находится посередине. Передний конец немного ниже заднего и больше выдается за линию спинного края. В передней половине раковины расположены три вертикальные лопасти приблизительно равной ширины.  $L_1$  и  $L_3$  начинаются от спинного края или слегка возвышаются над ним, в верхней части булавовидно расширяются и не доходят до брюшного.  $L_2$  начинается немного ниже спинного края, в брюшной части изогнута в сторону заднего конца  $L_3$ .  $L_4$  расположена косо по отношению к другим лопастям, развита ближе к заднебрюшному краю. Все лопасти несут узкие продольные щелевидные бороздки, оконтуренные тонким ребрышком. Поверхность внутри щелевидных бороздок уплощенная или слегка углубленная, покрыта крупными отчетливыми порами. Поверхность раковины гладкая, за исключением боковых склонов лопастей, на которых развиты папиллярные линии.

Вид характеризуется маргинальным типом диморфизма — на раковинах самок вдоль всего свободного края развита широкая краевая поверхность, на которой находятся три ребрышка; на раковинах самцов вдоль свободного края развито узкое краевое уплощение.

Р а з м е р ы г о л о т и п а в м м:  $l - 4.0$ ;  $h - 2.03$ .

И з м е н ч и в о с т ь. Может меняться форма  $L_3$  от удлиненной до слегка клиновидной. Варьирует длина четвертой лопасти, на личиночных стадиях она очень короткая (табл. V, фиг. 2). Кроме того, щелевидная бороздка на  $L_2$  может развиваться по всей длине лопасти, но чаще всего она короткая, развита только ближе к брюшному краю.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого вида *E. (E.) cuneata* V. Ivanova, 1968 отличается изогнутой формой  $L_2$ , булавовидно расширяющимся в спинной части  $L_1$  и  $L_3$ , развитием щелевидных бороздок на лопастях и четким дактилоскопическим узором только на поверхности лопастей; у сравниваемого вида тонкой штриховкой покрыты также прилегающие к лопастям борозды. От *E. (E.) poricostata* Kanygin, 1965 отличается отсутствием соединительного ребра, а также папиллярными линиями на поверхности первой и третьей лопасти.

М а т е р и а л. 23 экз.

*Egorovella (Egorovella) insperata* Melnikova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 6

Н а з в а н и е в и д а от *insperatus* *lat.* — неожиданный.

Г о л о т и п — ПИН, № 2048/54, левая створка самца; северо-восток России, Селенняхский кряж, руч. Калычан; средний ордовик, волчинская свита.

О п и с а н и е. Раковина крупная, высокая, слабовыпуклая, амплетного очертания, с четырьмя гребневидными лопастями. Все лопасти, за исключением  $L_2$ , длинные, протягиваются от спинного до брюшного края.  $L_1-L_3$  расположены в передней половине створки.  $L_2$  ниже остальных, почти прямая, примерно на  $1/4$  высоты не доходит до спинного края.  $L_3$  немного шире, чем  $L_1$  и  $L_2$ , в верхней части ближе к спинному краю ее высота слегка увеличивается.  $L_4$  окаймляет задний и заднебрюшной края, низкая возле спинного края и, постепенно увеличиваясь по высоте, доходит до брюшного края. Все лопасти на брюшном крае примыкают к соединительному ребру. В задне-спинной половине раковины, ближе к верхнему окончанию  $L_4$ , расположено дополнительное короткое косо расположенное ребро, имеющее вид удлиненного бугорка. Борозды  $S_1-S_3$  примерно одинаково уплощены. Наибольшая длина и высота раковины находятся посередине. Поверхность створки неясно-, редкопористая.

Р а з м е р ы г о л о т и п а в м м:  $l - 3.43$ ;  $h - 1.95$ .

С р а в н е н и е. От наиболее близкого вида *E. (E.) admirabilis* Kanygin, 1967 отличается длинной  $L_4$ , объединением всех лопастей соединительным ребром (в то время как у сравниваемого вида  $L_3$  не доходит до брюшного края), коротким бугорковидным дополнительным ребром и редкопористой поверхностью.

М а т е р и а л. Одна створка и несколько фрагментов.

#### Род *Bodenia* V. Ivanova, 1959

*Bodenia signata* Melnikova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 8, 9

Н а з в а н и е в и д а от *signatus* *lat.* — выразительный, ясный.

Г о л о т и п — ПИН, № 2982/131, правая створка; Средняя Сибирь, р. Мойеро (обн. 71, слой 15: Мягкова и др., 1977); средний ордовик, волгинский горизонт.

О п и с а н и е. Раковина крупная, выпуклая, амплетного или слабо постплетного очертания. Спинной край прямой, длинный, брюшной — плавно выгнут. Передний конец немного ниже заднего и больше выдается за линию спинного края. Боковая поверхность расчленена на четыре

лопасти, из которых наиболее резко выражены  $L_2$  и  $L_3$ .  $L_1$  нечеткая, представлена в виде небольшой узкой выпуклости на боковой поверхности переднего конца; отделяется от  $L_2$  мелкой, иногда слабо выраженной  $S_1$ .  $L_2$  начинается на  $1/5$  ниже спинного края, короткая, широкая.  $L_3$  начинается почти от спинного края, широкая в верхней части и сужается к нижней. В центральной части поверхности  $L_2$  и  $L_3$  развиты тонкие гребнеобразные ребрышки.  $S_2$  короткая, но отчетливая.  $S_3$  более длинная, пологая, нечетко выраженная. В задней части створки намечается  $L_4$  в виде неясной широкой выпуклости. Поверхность крупнопористая с добавлением дактилоскопического узора. Ближе к брюшному краю боковая поверхность перегибается, образуя площадку с гладкой поверхностью. На раковинах самцов развито узкое уплощение вдоль брюшного края, раковины самок не обнаружены.

Размер голотипа в мм:  $l - 2.34$ ;  $h - 1.41$ .

Изменчивость проявляется в колебании длины  $L_3$  и четкости борозды  $S_1$ , разделяющей  $L_1$  и  $L_2$ .

Сравнение. От всех известных видов бодений отличается короткими и широкими лопастями  $L_2$  и  $L_3$  с тонкими гребнеобразными ребрышками на их поверхности.

Материал. 19 экз.

*Bodenia densistriata* Melnikova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 7

Название вида от *densus lat.* — густой и *striatus lat.* — бороздчатый, морщинистый.

Голотип — ПИН, № 2982/141, левая створка самки; Сибирская платформа, р. Мойеро (обн. 71, слой 13: Мягкова и др., 1977); средний ордовик, волгинский горизонт.

Описание. Раковина крупная, выпуклая, амплетного очертания, спинной край прямой, длинный, брюшной — умеренно выгнут. Передний конец немного ниже заднего и больше выступает за линию спинного края. Боковая поверхность расчленена на четыре длинные лопасти, которые начинаются от спинного края. Передняя лопасть представляет собой слившиеся  $L_1 + L_2$ , разделенные едва заметной бороздой.  $L_3$  слегка расширена в верхней части, прямая или немного изогнутая, отделяется от передней лопасти длинной  $S_2$ , которая мелкая возле спинного края и более углубленная в нижнем своем окончании.  $L_4$  представляет собой умеренно выпуклую часть боковой поверхности в задней трети раковины.  $S_3$  широкая и пологая. Поверхность раковины, за исключением борозд и краевого уплощения, покрыта частыми папиллярными линиями.

На раковинах самок вдоль брюшного края развито довольно широкое краевое уплощение с двумя тонкими параллельными ребрышками, которые начинаются возле верхней части  $L_1$ ; поверхность, заключенная между ними, слегка вогнутая. У самцов свободный край окаймлен очень узким краевым уплощением.

Размер голотипа в мм:  $l - 2.6$ ;  $h - 1.48$ .

Сравнение. От наиболее близкого *B. aspera* отличается слившимися  $L_1$  и  $L_2$ , более длинными лопастями и папиллярным узором на поверхности раковины.

Материал. 11 экз.

ПОДОТРЯД BINODICOPINA

СЕМЕЙСТВО RICHINIDAE SOHN, 1961

Род *Bodeniella* Melnikova, gen. nov.

*Bodenia* (part.): Иванова, 1959а, с. 135; Каныгин, 1967, с. 50.

Типовой вид — *Bodenia aechminiformis* V. Ivanova, 1959.

Диагноз. Раковина амплетного очертания, равностворчатая. Передняя лопасть слабо выражена. Срединная борозда короткая и широкая, разделяет две бугровидные лопасти, расположенные ближе к спинному краю. По свободному краю развито краевое уплощение.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Anagarallina* Melnikova, 2020 (Мельникова, 2020) отличается наличием первой лопасти.

*Bodeniella aechminiformis* (V. Ivanova, 1959)

Табл. V, фиг. 10–13

*Bodenia aechminiformis*: Иванова, 1959а, с. 137, табл. VIII, фиг. 13, 14; Каныгин, 1967, с. 50; 1971, с. 77.

Голотип — ПИН, № 1516/15, правая створка; Сибирская платформа, р. Подкаменная Тунгуска; верхний ордовик, чертовской горизонт.

Описание. Раковина крупная, умеренно выпуклая, амплетного очертания, максимальная выпуклость находится в верхней половине. Передний конец ниже заднего.  $L_1$  имеет вид нечеткой, узкой, косо расположенной выпуклости возле переднего конца; отделяется от  $L_2$  мелкой, иногда едва выраженной  $S_1$ .  $L_2$  бугорковидная, округленная в своей верхней части и резко суживающаяся книзу.  $S_2$  короткая, умеренно глубокая. Задняя лопасть  $L_3$  расположена в середине спинной части створки. Она вытянута в конусообразный шип с широким основанием; вершина шипа не заходит за спинной край и направлена немного в сторону. Вдоль свободного края развито краевое уплощение, более расширенное вдоль переднего конца. Поверхность раковины гладкая.

Размер голотипа в мм:  $l = 2.17$ ;  $h = 1.32$ .  
Материал. 48 экз.

**Род *Angarallina* Melnikova, 2020**

*Angarallina anonyma* (V. Ivanova, 1959)

Табл. V, фиг. 14–16

*Vodena* anonyma: Иванова, 1959а, с. 137, табл. XIII, фиг. 10–12; Каныгин, 1967, с. 50; 1971, с. 77; 1975, с. 247.

Голотип – ПИН, № 1516/14, правая створка; Сибирская платформа, р. Подкаменная Тунгуска; верхний ордовик, чертовской горизонт.

Описание. Раковина крупная, умеренно выпуклая, амплетного очертания, равностворчатая. Переднеспинной угол тупой, заднеспинной близок к прямому. На боковой поверхности ближе к переднему концу развиты две бугровидные пологие лопасти, расположенные примерно на одном уровне от спинного края.  $L_2$  немного крупнее, чем  $L_1$ . Вдоль всего свободного края развивается краевое уплощение. Поверхность раковины гладкая или редкопористая.

Размер голотипа в мм:  $l = 2.86$ ;  $h = 1.83$ .

Изменчивость. Меняется форма лопастей от невысоких пологих (из алевролитов) до более высоких, четко выраженных (из известняков). На поверхности раковин, происходящих из известняков на р. Кулюмбе (табл. V, фиг. 16), заметны редкие крупные поры.

Сравнение. От типового вида *A. aenigma* Melnikova, 2020 отличается более крупными размерами раковины, мелкой и короткой бороздой и редкопористой поверхностью.

Материал. 65 экз.

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

Иванова В.А. Некоторые ордовикские остракоды Сибирской платформы // Палеонтол. журн. 1959а. № 4. С. 130–142.

Иванова В.А. Новые и неизвестные ранее в СССР роды остракод из ордовикских отложений Сибирской платформы // Матер. к “Основам палеонтологии”. М., 1959б. Вып. 3. С. 71–83.

Иванова В.А. Эволюция среднеордовикских остракод рода *Egorovella* // Палеонтол. журн. 1968. № 2. С. 42–51.

Каныгин А.В. Новые среднеордовикские остракоды семейства *Tetradellidae* на Северо-Востоке СССР // Палеонтол. журн. 1965. № 3. С. 59–72.

Каныгин А.В. Остракоды ордовика горной системы Черского. М.: Наука, 1967. 172 с.

Каныгин А.В. Остракоды и биостратиграфия ордовика хребта Сетте-Дабан (Верхоянская горная система). М.: Наука, 1971. 122 с.

Каныгин А.В. Зональные комплексы остракод верхнего ордовика Сибирской платформы // Стратиграфия ордовика Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1975. С. 244–247.

Каныгин А.В. Остракоды ордовика Чукотского полуострова // Стратиграфия и фауна ордовика и силура Чукотского полуострова. Новосибирск: Наука, 1977. С. 73–86.

Колосницына Г.Р. Остракоды из ордовика Айхальского района // Палеонтология и биостратиграфия палеозоя Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. С. 25–32.

Мельникова Л.М. Среднеордовикские остракоды р. Мойеро (Средняя Сибирь) // Палеонтол. журн. 1981. № 2. С. 82–98.

Мельникова Л.М. Остракоды ордовика // Атлас палеозойской фауны Таймыра. Ч. 1. Брахиоподы, остракоды, конодонты. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2003. С. 61–96.

Мельникова Л.М. Некоторые остракоды гурьяновской свиты (верхний ордовик) северо-востока Горного Алтая // Палеонтол. журн. 2010. № 4. С. 38–46.

Мельникова Л.М. Новый материал по ордовикским остракодам Сибирской платформы // Палеонтол. журн. 2020. № 2. С. 27–34.

Мягкова Е.И., Нестор Х.Э., Эйнасо Р.Э. Разрез ордовика и силура реки Мойеро (Сибирская платформа). Новосибирск: Наука, 1977. 176 с.

Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 4. Остракоды палеозоя. Л.: Недра, 1990. 356 с.

Стратиграфия и фауна ордовикских, силурийских и девонских отложений острова Котельный (Новосибирские острова). Мшанки, брахиоподы, остракоды, граптолиты, конодонты, рыбы. СПб.: ВНИИОкеангеология, 2018. 257 с.

Schallreuter R. Zur Taxonomie und Philogenie der Ostrakodenfamilie *Tetradellidae* Swartz, 1936 (Palaeocopina, Hollinacea) und eine Familie der Hollinacea // Geol. Jahrg. 1966. Bd 15. H. 7. S. 846–875.

Schallreuter R., Kanygin A.V., Hinz-Schallreuter I. The ostracode family *Egorovellidae* Schallreuter, 1966 // N. Jb. Geol. Paläontol. Mh. 1999. H. 5. P. 271–282.

**Объяснение к таблице V**

Фиг. 1–5. *Egorovella* (*Egorovella*) *porilamellata* sp. nov.: 1 – экз. ПИН, № 2982/121, LV самца сбоку,  $l = 3.24$ ,  $h = 1.86$ ; 2 – экз. ПИН, № 2982/122, RV личинки сбоку,  $l = 1.93$ ,  $h = 1.13$ ; 3 – экз. ПИН, № 2982/123, RV самца: 3а – сбоку,  $h = 1.9$ , 3б – увеличенная третья лопасть; 4 – голотип ПИН, № 2982/120, RV самца сбоку,  $l = 4.01$ ,  $h = 2.03$ ; 5 – экз. ПИН, № 2982/124, неполный экземпляр LV самки сбоку,  $h = 1.4$ ; р. Мойеро, в 2.5 км выше устья р. Бугарикта; средний ордовик, волгинский горизонт.

Фиг. 6. *Egorovella* (*Egorovella*) *insperata* sp. nov., голотип ПИН, № 2048/54, LV самца сбоку,  $l = 3.43$ ,  $h = 1.95$ ; Селеняхский кряж, руч. Калычан; средний ордовик, волчинская свита.

Фиг. 7. *Vodena* *densistriata* sp. nov., голотип ПИН, № 2982/141, LV самки сбоку,  $l = 2.6$ ;  $h = 1.48$ ; р. Мойеро, в 2.5 км выше устья р. Бугарикты; средний ордовик, волгинский горизонт.

Фиг. 8, 9. *Bodenia signata* sp. nov.: 8 – голотип ПИН, № 2982/131, RV самца сбоку,  $l = 2.34$ ,  $h = 1.41$ ; 9 – экз. ПИН, № 2982/132, RV самца сбоку,  $l = 2.45$ ,  $h = 1.54$ ; р. Мойеро, в 2.5 км выше устья р. Бугарикты; средний ордовик, волгинский горизонт.

Фиг. 10–13. *Bodeniella aechminiformis* (V. Ivanova, 1959): 10 – голотип ПИН, № 1516/15, RV сбоку,  $l = 2.17$ ,  $h = 1.32$ ; 11 – экз. ПИН, № 1516/24-1, RV сбоку,  $l = 2.23$ ,  $h = 1.24$ ; 12 – экз. ПИН, № 1516/23, LV сбоку,  $l = 2.50$ ,  $h = 1.60$ ; 13 – экз. ПИН, № 1516/24-2, LV сбоку,  $l = 2.65$ ,  $h = 1.7$ ; р. Подкаменная Тунгуска; верхний ордовик, чертовской горизонт. Фиг. 14–16. *Angarallina anonyma* (V. Ivanova, 1959): 14 – экз. ПИН, № 1516/22, RV сбоку,  $l = 1.82$ ,  $h = 1.13$ ; 15 – голотип ПИН, № 1516/14, RV сбоку,  $l = 2.86$ ,  $h = 1.83$ ; р. Подкаменная Тунгуска; верхний ордовик, чертовской горизонт; 16 – экз. ПИН, № 3319/40, LV сбоку,  $l = 2.04$ ,  $h = 1.28$ ; р. Кулюмбе; верхний ордовик, чертовской горизонт.

## New Records of Ordovician Ostracods from Two Genera of the Family Egorovellidae Schallreuter

L. M. Melnikova

Based on the study of literature data and material stored at the Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences from some Ordovician sections of the Siberian Platform and Russian North-East the ostracod family Egorovellidae Schallreuter, 1966 is revised. The family is of great importance for biostratigraphic correlation. The diagnosis of the genus *Bodenia* V. Ivanova, 1959 is clarified and two new species, *B. signata* sp. nov. and *B. densistriata* sp. nov. are described. Two species previously included in *Bodenia* are removed from the genus and referred to the family Richinidae: *B. aechminiformis* is proposed as a type of the new genus *Bodeniella* gen. nov. and *B. anonyma* is included in the Siberian genus *Angarallina* Melnikova, 2020. Two new species of the genus *Egorovella*, *E. porilamellata* sp. nov. and *E. insperata* sp. nov., are also described.

*Keywords:* Ostracods, family Egorovellidae, Ordovician, Siberian platform

УДК 595.771:571.54

## РЕДКИЕ ДЛИННОУСЫЕ ДВУКРЫЛЫЕ (INSECTA: DIPTERA) ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ХАСУРТЫ, ЗАБАЙКАЛЬЕ

© 2020 г. Е. Д. Лукашевич\*

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

\*e-mail: elukashevich@hotmail.com

Поступила в редакцию 28.12.2019 г.

После доработки 16.01.2020 г.

Принята к публикации 16.01.2020 г.

Из нижнемелового местонахождения Хасурты (Западное Забайкалье, Россия) описаны новые таксоны длинноусых двукрылых *Praearchitipula ribeiroi* sp. nov., *P. kaluginae* sp. nov., *P. podenasi* sp. nov. (Pediidae), ?*Protanyderus madrizi* sp. nov. (Tanyderidae), *Eoptychoptera fasbenderi* sp. nov. (Ptychopteridae), *Gilkania transbaikalica* gen. et sp. nov. (Chironomidae), *Amorimyia robusta* gen. et sp. nov. (Anisopodidae).

**Ключевые слова:** *Pediidae*, *Tanyderidae*, *Ptychopteridae*, *Chironomidae*, *Anisopodidae*, мезозой, ранний мел, новые таксоны, СЭМ

**DOI:** 10.31857/S0031031X20060045

В 2003 г. в Западном Забайкалье геологами “Бурятгеоцентра” (Улан-Удэ) было обнаружено местонахождение мезозойских насекомых Хасурты, а собранные оттуда насекомые были переданы О.Р. Мининой в Палеонтологический ин-т РАН (ПИН). За прошедшие годы лабораторией артропод ПИН было проведено несколько экспедиций (в 2004, 2009, 2014 и 2019 гг.). Местонахождение оказалось очень богатым, был собран большой материал, доминирующим отрядом насекомых оказались двукрылые – в коллекциях ПИН замаркировано около 2500 отпечатков.

Описание двукрылых из этого местонахождения началось недавно. Пока описаны представители лишь немногих редких семейств *Nematocera*, а именно *Axymyiidae* (Blagoderov, Lukashevich, 2013), *Bolitophilidae* (Greenwalt, Blagoderov, 2019), *Kaluginamyiidae* (Lukashevich et al., 2020), некоторые *Ptychopteridae* (Lukashevich, 2019) и *Perissomatidae* (Lukashevich, Blagoderov, 2020). Данная статья продолжает серию систематических описаний длинноусых двукрылых из Хасурты, редко встречающихся в палеонтологической летописи мезозоя.

Все описанные ниже экземпляры происходят из местонахождения Хасурты, расположенного на левом берегу р. Хасурты в ее среднем течении в Закаменском р-не Бурятии (50°21' N; 103°38' E); отложения относятся к нижней части гусинозерской серии, нижний мел. Типовые материалы хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН, Москва.

В работе используется номенклатура жилкования и система *Nematocera*, принятая нами ранее (Shcherbakov et al., 1995; Lukashevich, Ribeiro, 2019). Сканирующие электронные фотографии отпечатков без напыления были сделаны с помощью микроскопа Tescan Vega XMU с использованием обратного (BSE) и вторичного электронного (SE) детекторов.

Автор выражает сердечную благодарность Р. Ракизову (ПИН) за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе и А. Башкуеву (ПИН) за тщательное препарирование многих экземпляров. Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ, проект № 18-04-00322 и Программы 1.21П “Биоразнообразии природных систем”.

### И Н Ф Р А О Т Р Я Д TIPULOMORPHA

СЕМЕЙСТВО PEDICIIDAE OSTEN-SACKEN, 1860

ПОДСЕМЕЙСТВО PEDICIINAE OSTEN-SACKEN, 1860

**З а м е ч а н и я.** К подсемейству принадлежит подавляющее большинство ныне живущих родов этого небольшого семейства, 11 из 12. Характеризуется голый, лишенной макротрихий крыловой пластинкой. Как и для семейства в целом, для подсемейства характерно наличие шпор на голенях всех ног и положение sc-г проксимальнее основания радиального сектора Rs (Савченко, 1989).

Личинки *Pediciinae* – преимущественно водные и полуводные, обитают в переувлажненной

или болотистой почве, часто среди водных и полуводных мхов, хотя известен род, развивающийся в толще разлагающейся древесины лежащих на земле стволов (Кривошеина, 2011). При таком разнообразии освоенных биотопов о местообитании личинок мезозойского рода, обсуждаемого ниже, остается только гадать. Все известные гидробионтные личинки Pediciinae являются зоофагами.

Из ныне живущих родов педициид в ископаемом состоянии известен лишь один, Tricyphona Zetterstedt, 1837 (кайнозой Европы, эоценовый балтийский янтарь; Alexander, 1931; Podenas, 1999, 2001). Кроме того, описано два вымерших рода из Азии: кайнозойский монотипический *Fragisternella* Krzemiński, 2000 по единственному неполному отпечатку крыла из Приморья России (Krzemiński, 2000) и мезозойский *Praearchitipula* из трех юрских местонахождений России и Китая (Калугина, Ковалев, 1985; Lukashevich, 2009; Gao et al., 2015). Этот же род *Praearchitipula* обнаружен в Хасурты. Как и у других представителей подсемейства, у *Praearchitipula* макротрихии на крыле располагаются только по жилкам.

#### Род *Praearchitipula* Kalugina in Kalugina et Kovalev, 1985

**З а м е ч а н и я.** Род первоначально был описан в Limoniidae, но оказался сборным — только один вид является лимонидой, а типовой и остальные виды были переведены в педицииды (Lukashevich, 2009). До сих пор было описано шесть видов; все, несомненно, юрские: *P. notabilis* Kalugina, 1985, *P. trinervis* Kalugina, 1985 (оба — Кубеково), *P. spasskia* Kalugina, 1985 (Новоспасское), *P. abnormis* (Hao et Ren, 2009), *P. apprima* Gao et al., 2015 и *P. mirabilis* Gao et al., 2015 (все — Даохугоу).

Уточненный диагноз рода был опубликован ранее (Gao et al., 2015). У новых видов, как у большинства видов рода, Sc длинная, оканчивается дистальнее ответвления Rs, sc-g расположен в проксимальной половине крыла, R<sub>1</sub> длинная, R<sub>2</sub> поперечная, у края R<sub>1</sub>, ствол Rs разветвляется на длинный R<sub>2+3</sub> и короткий R<sub>4+5</sub> (иногда отсутствует), положение r-m варьирует (упирается в R<sub>5</sub> или R<sub>4+5</sub>), m-cu упирается в середину M<sub>3+4</sub> (иногда дистальнее).

Ниже впервые описываются терминалии самца *Praearchitipula* (терминология по Савченко, 1989); кроме того, впервые обнаружены очень крупные представители рода (длина крыла 17.0–17.6 мм), а на крыле у основания Rs — излом, иногда со шпорой. Подобные крупные комары известны среди ныне живущих родов *Pedicia* и *Tricyphona* (Alexander, Myers, 1981; Савченко, 1989), в обоих родах встречается и относительно длинный радиальный сектор, начинающийся в прокси-

мальной части крыла, и излом у основания Rs (иногда со шпорой), и одна терминальная пара черпаковидных гоностилей. Кроме того, для *Tricyphona*, как и для *Praearchitipula*, характерно ветвление Rs на R<sub>2+3</sub> и R<sub>4+5</sub> и отмечена значительная изменчивость в ветвлении радиального сектора: внутри вида может варьировать характер ветвления Rs (на R<sub>2+3+4</sub> и R<sub>5</sub> или на R<sub>2+3</sub> и R<sub>4+5</sub>), длина ствола R<sub>4+5</sub> и его наличие (отсутствует, если R<sub>2+3</sub>, R<sub>4</sub> и R<sub>5</sub> расходятся из одной точки: Alexander, 1962), наличие шпоры при изломе Rs (Podenas, 2001) и положение r-m (упирается в ствол или развилок R<sub>4+5</sub>: Alexander, 1953). Но между *Tricyphona* и *Praearchitipula* есть, как минимум, одно важное различие в опушении глаз.

Педицииды — единственное семейство Tipuloidea с опушенными глазами, что обычно считается симплезиоморфией (Oosterbroek, Theowald, 1991). Как и у другого семейства типуломорф, Trichoceridae, у современных Pediciidae опушение глаз известно не у всех родов, но у подавляющего их большинства (Савченко, 1989). У всех современных *Tricyphona* глаза опушены, причем короткие редкие волоски между фасетками были обнаружены и в ископаемом состоянии у некоторых кайнозойских видов этого рода (Podenas, 2001). У *Praearchitipula*, описываемых ниже, опушение глаз не обнаружено, несмотря на специально предпринятое изучение на сканирующем электронном микроскопе нескольких хорошо сохранившихся голов (табл. VII, фиг. 1; см. вклейку). Отсутствие опушения глаз уже отмечалось у китайского вида этого рода *P. apprima* (Gao et al., 2015). Так что о синонимизации *Praearchitipula* речь не идет, но вопрос о взаимоотношениях *Praearchitipula* и *Tricyphona*, несомненно, заслуживает дальнейшего изучения.

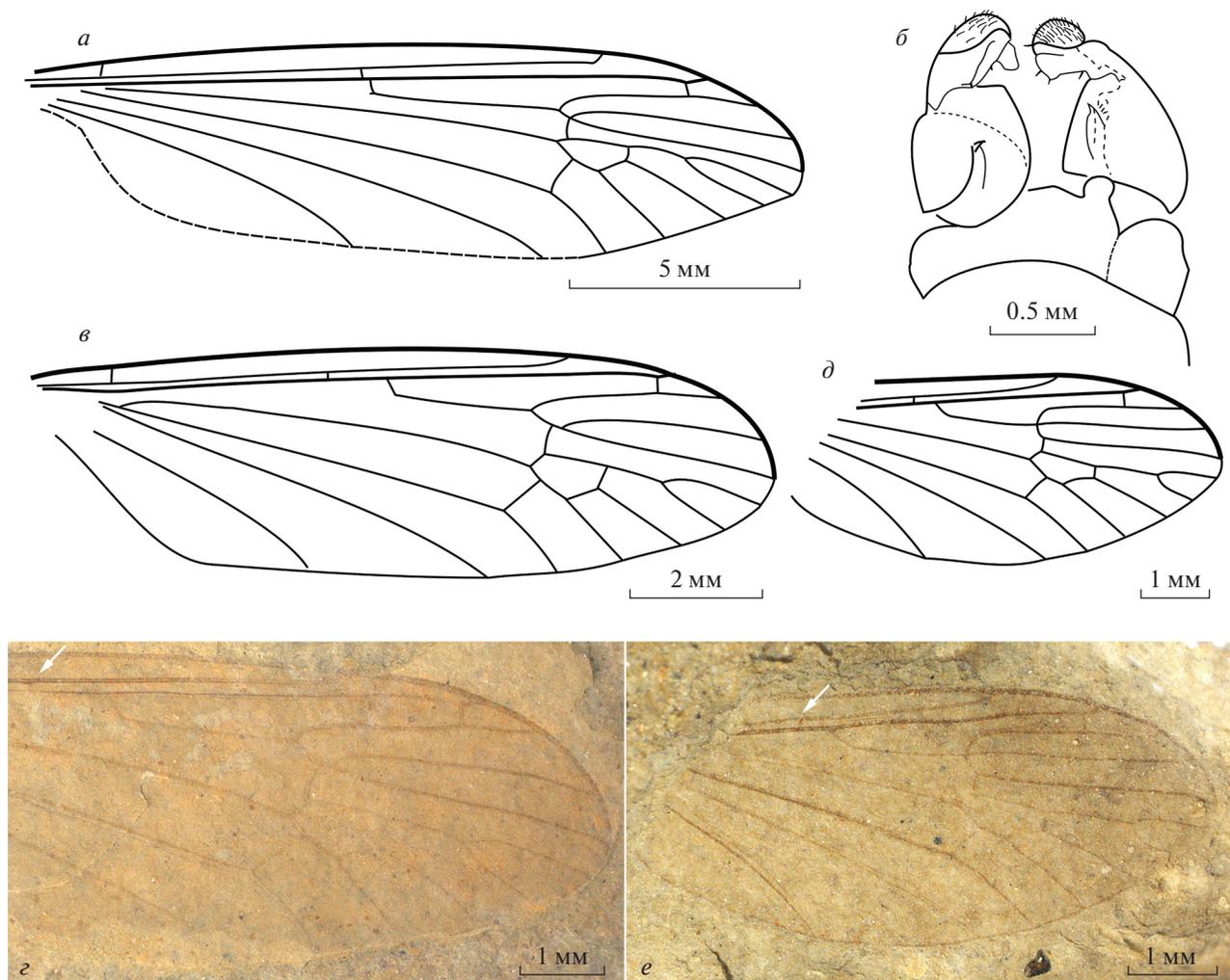
#### *Praearchitipula ribeiroi* Lukashevich, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1; табл. VII, фиг. 1 (см. вклейку)

**Н а з в а н и е в и д а** — в честь бразильского диптеролога Г. Рибейро (*G. Ribeiro*).

**Г о л о т и п** — ПИН, № 5340/1100±, позитивный и негативный отпечатки самца хорошей сохранности с отчлененной головой, лежащей рядом; Хасурты; нижний мел.

**О п и с а н и е** (рис. 1, а, б). Крупные комары. Тело и его придатки темные, ноги окрашены равномерно. Волоски на границе фасеток не видны. Крыловая пластинка прозрачная, без пятен, кроме очень бледной птеростигмы. Поперечная sc-g прямо перед ответвлением Rs или удалена от него на заметное расстояние (в 1.5 раза короче M<sub>3+4</sub>), Rs длинный, начинается в проксимальной части крыла, ствол Rs с изломом в основании и со шпорой, в 1.3–1.5 раза длиннее R<sub>2+3</sub>. Ствол R<sub>4+5</sub> короткий, не длиннее поперечной r-m, которая



**Рис. 1.** Представители рода *Praearchitipula* (Pediiciidae) из нижнего мела Хасурты: *a, б* – *P. gibeiroi* sp. nov., голотип ПИН, № 5340/1100, крыло (*a*) и терминалии самца (*б*); *в, з* – *P. kaluginae* sp. nov., голотип ПИН, № 5026/1633, рисунок и фото крыла; *д, е* – *P. rodenasi* sp. nov., голотип ПИН, № 5340/1104, рисунок и фото крыла. Стрелки маркируют поперечную жилку sc-g.

упирается прямо в развилку  $R_{4+5}$ . Вилка  $M_{1+2}$  в два раза длиннее  $dM_{1+2}$  и в 1.5 раза длиннее дискоидальной ячейки; поперечная m-си расположена в проксимальной половине короткой дискоидальной ячейки,  $bM_{3+4}$  в 1.5 раза короче  $dM_{3+4}$ . Дополнительные поперечные жилки нет. Гипопигий самца компактный, не шире предыдущих сегментов, строение до конца не ясно: вероятно, IX тергит поперечный, на вершине с широкими округлыми боковыми выростами, гонокситы массивные, при основании с небольшими узкими интербазами, заостренными на вершине, дистально с одной парой неявственно дифференцированных гоностилей, гоностили черпаковидные, на вершине с многочисленными щетинками, мезально, возможно, вытянуты в широкий, тупой роstralный выступ с несколькими мелкими шипиками.

Размеры в мм: голотип: длина головы 1.5, груди 2.9, брюшка 12.5, бедра переднего 8.5, среднего 8.0, заднего 9.5, задней голени 9.8, лапки 11.2; длина крыла 17.2 (голотип) – 17.6.

Сравнение. Гораздо крупнее всех ранее описанных видов; по жилкованию близок к *P. abnormis*, отличаясь более длинным стволом  $Rs$  (у китайского вида ствол  $Rs$  соразмерен  $R_{2+3}$ ), отсутствием темной птеростигмы, наличием шпоры в основании  $Rs$ .

Материал. Кроме голотипа, паратип ПИН, № 5026/1635 (изолированное крыло).

*Praearchitipula kaluginae* Lukashevich, sp. nov.

Название вида – в память российского диптеролога Н.С. Калугиной.

Голотип — ПИН, № 5026/1633±, позитивный и негативный отпечаток самки; Хасурты; нижний мел.

**Описание** (рис. 1, в, з). Крупная самка. Тело темное, яйцеклад светлый. Крыловая пластинка прозрачная, без пятен. Поперечная sc-g заметно удалена от ответвления Rs (расстояние соразмерно длине  $M_{3+4}$ ); Rs длинный, начинается в проксимальной половине, близко к середине крыла, ствол Rs с изломом в основании, в 1.4 раза длиннее  $R_{2+3}$ . Ствол  $R_{4+5}$  короткий, соразмерен поперечной г-т, которая в него упирается. Вилка  $M_{1+2}$  в два раза длиннее  $dM_{1+2}$  и в 1.5 раза длиннее дискоидальной ячейки, m-cu упирается в проксимальную половину короткой дискоидальной ячейки,  $bM_{3+4}$  в два раза короче  $dM_{3+4}$ . Дополнительные поперечные жилки нет.

**Размеры** в мм: длина груди 2.3, брюшка (с яйцекладом) 10.3, крыла 12.0.

**Сравнение**. По положению г-т, упирающейся в ствол  $R_{4+5}$ , новый вид близок только к *P. argrita*, отличаюсь проксимальным положением m-cu (у китайского вида  $bM_{3+4}$  в два раза длиннее  $dM_{3+4}$ ) и отсутствием видимой птеростигмы.

**Замечания**. Жилкование *P. kaluginae* sp. nov. очень близко к жилкованию *P. gibeiroi* sp. nov., отличаюсь лишь положением г-т и отсутствием шпоры у основания Rs, что вполне может быть проявлением индивидуальной изменчивости (см. выше). Но поскольку подобное положение г-т у *Praearchitipula* было зафиксировано лишь однажды (являясь обычным, например, у современной *Tricyrhona*), а самки обычно крупнее самцов (тогда как самец *P. gibeiroi* sp. nov. заметно крупнее обсуждаемой самки), целесообразно выделить новый вид.

**Материал**. Голотип.

*Praearchitipula podenasi* Lukaszewich, sp. nov.

**Название вида** — в честь литовского диетолога С. Поденаса (*S. Podenas*).

Голотип — ПИН, № 5340/1104±, позитивный и негативный отпечаток изолированного крыла; Хасурты; нижний мел.

**Описание** (рис. 1, д, е). Комары средних размеров. Крыловая пластинка прозрачная, без пятен, кроме бледной птеростигмы. Поперечная sc-g удалена от ответвления Rs (расстояние в 1.1–2.0 раза короче  $M_{3+4}$ ); Rs относительно короткий, начинается в проксимальной части или прямо посередине крыла, ствол Rs плавно изгибается, соразмерен  $R_{2+3}$ . Ствол  $R_{4+5}$  очень короткий, короче г-т, или отсутствует и  $R_{2+3}$ ,  $R_4$  и  $R_5$  расходятся из одной точки; поперечная г-т упирается в  $R_5$  и соразмерна  $bR_5$ . Вилка  $M_{1+2}$  не длиннее

$dM_{1+2}$  и в 1.2–1.4 раза короче дискоидальной ячейки,  $bM_{3+4}$  равен  $dM_{3+4}$ . Дополнительные поперечные жилки нет.

**Размеры** в мм: длина крыла 7.0–7.5 (голотип).

**Сравнение**. По жилкованию с практически отсутствующим  $R_{4+5}$  близок к *P. trinervis* (Lukaszewich, 2009, рис. 3С), но крупнее, и отличается более коротким стволом Rs и более длинным базальным отрезком  $R_5$ .

**Материал**. Кроме голотипа, паратипы: изолированные крылья ПИН, №№ 5026/297±, 1648±.

\* \* \*

Помимо описанного выше материала, к роду *Praearchitipula* относятся еще пять отпечатков имаго из местонахождения Хасурты. Жилкование крыльев имаго плохой сохранности ПИН, №№ 5026/1634±, 1645± и ПИН, №№ 5340/805±, 1648±, 2753± напоминает *P. gibeiroi* sp. nov., но они мельче (длина крыла 7.6–11.5 мм), и у некоторых из них не видно шпоры у основания Rs. Не исключено, что среди этих экземпляров содержатся и другие виды.

## ИНФРАОТРЯД PSYCHODOMORPHA

### СЕМЕЙСТВО TANYDERIDAE OSTEN-SACKEN, 1880

**Замечания**. Реликтовое семейство комаров, объединяющее всего десяток современных и несколько вымерших родов, ныне обитающих преимущественно в умеренном климате обоих полушарий (Eskov, Lukaszewich, 2015). Личинки танидерид известны из двух биотопов: некоторые роды (в том числе *Protanyderus*) обитают на песчаном или галечном дне разнообразных водотоков, другие — в погруженных в воду мертвых стволах и ветках на начальной стадии разложения, являясь полуводными ксилофагами (Lukaszewich, Shcherbakov, 2014).

### Род *Protanyderus* Handlirsch, 1909

**Замечания**. Современный род *Protanyderus* оказался широко распространенным в юрских отложениях Азии (Lukaszewich, Krzemiński, 2009; Dong et al., 2015). К настоящему времени описано восемь юрских видов *Protanyderus* из России (Сибирь), Казахстана, Монголии, Китая, причем самый древний — из средней юры (Lukaszewich, Krzemiński, 2009). Уже высказывались сомнения в правильности отнесения всех этих юрских танидерид к современному роду, поскольку большинство танидерид описаны по изолированным крыльям (Lukaszewich, 2020). Единственный известный из юрских отложений самец *P. nebulosus*

Lukashevich, Krzemiński, 2009 имеет плохо интерпретируемые, но, несомненно, неинвертированные терминалии, в отличие от современных представителей рода, что только подкрепляет сомнения. Правда, в пределах юрского рода танидерид *Practaschochile* Kalugina, 1985 также отмечена вариативность по наличию или отсутствию поворота терминалий (Lukashevich, 2018).

?*Protanyderus madrizi* Lukashevich, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 2, 3

Название вида — в честь американского диптеролога Р. Мадрица (R.I. Madriz).

Голотип — ПИН, № 5340/2733±, позитивный и негативный отпечаток изолированного крыла; Хасурты; нижний мел.

Описание (рис. 2, а, б). Крупные комары. Крыло длиннее брюшка, в 3 раза длиннее своей ширины, с бледной птеростигмой и небольшими бледными пятнами на всех поперечных жилках и почти на всех развилках (не видно на развилке  $R_{2+3}$ ). Sc оканчивается сразу за проксимальной третью  $R_{2+3}$ ;  $R_1$  достигает середины  $R_2$ ;  $R_2$  относительно длинная,  $R_{2+3}$  в 1.7 раза длиннее  $R_2$ ;  $R_5$  в 1.7 раза длиннее ствола Rs, чья проксимальная половина заметно тоньше дистальной;  $M_1$  соразмерна  $M_{1+2}$ ; ячейка m2 в 1.6–2.0 раза шире ячейки m3 у края крыла. Церки самки удлиненные.

Размеры в мм: длина крыла голотипа 11.1, длина брюшка 8.5.

Сравнение. Новый вид близок к *P. nebulosus*, от которого отличается относительно более длинной  $M_1$  (у *P. nebulosus* она заметно короче ствола  $M_{1+2}$ ) и отсутствием пятен на жилках  $R_5$  и  $M_4$ .

Замечания. Самцы опять не найдены, так что ни подтвердить, ни опровергнуть правильность отнесения этих танидерид к современному роду пока не удалось. У самок современных видов этого рода церки округлые, а не удлиненные, поэтому вид отнесен к роду с сомнением. Подобные удлиненные узкие церки, насколько известно, вообще впервые обнаружены среди танидерид.

Материал. Кроме голотипа, неполная самка с частично сохранившимся телом и крылом, экз. ПИН, № 5340/1499±.

#### СЕМЕЙСТВО PTYCHOPTERIDAE SCHINER, 1864

Замечания. Реликтовое семейство комаров, объединяющее всего три современных рода, было гораздо разнообразнее в мезозое, откуда известно в 4 раза больше вымерших родов (Лукашевич, 2008). Личинки птихоптерид — детритофаги, ведут полуводный образ жизни, обитая в прибрежной зоне разнообразных водоемов, включая ручьи и сфагновые болота.

Из местонахождения Хасурты уже описаны представители ныне живущего подсемейства *Bitacocomorphinae* (Lukashevich, 2019), которые сосуществовали с мезозойскими *Eoptychopterinae*, описываемыми в этой статье. Подобное сосуществование в раннем мелу в одном местонахождении представителей вымерших и ныне живущих подсемейств птихоптерид уже отмечалось ранее (Калугина, 1989; Lukashevich, 1995; Lukashevich et al., 2001).

#### ПОДСЕМЕЙСТВО ЕОПТЫХОПТЕРИНАЕ HANDLIRSCH, 1906

##### Род *Eoptychoptera* Handlirsch, 1906

*Eoptychoptera*: Handlirsch, 1906.

*Proptychoptera*: Handlirsch, 1906, с. 489; Carpenter, 1992, с. 406.

?*Eolimnobia*: Handlirsch, 1906, с. 489; Lukashevich, 2008, с. 68.

*Metaxybittacus* (part.): Bode, 1953, с. 287; Lukashevich et al., 1998, с. 318.

*Acritorhynchus*: Bode, 1953, с. 299; Shcherbakov et al., 1995, с. 97.

*Palaeolimnobia*: Bode, 1953, с. 301; Shcherbakov et al., 1995, с. 97.

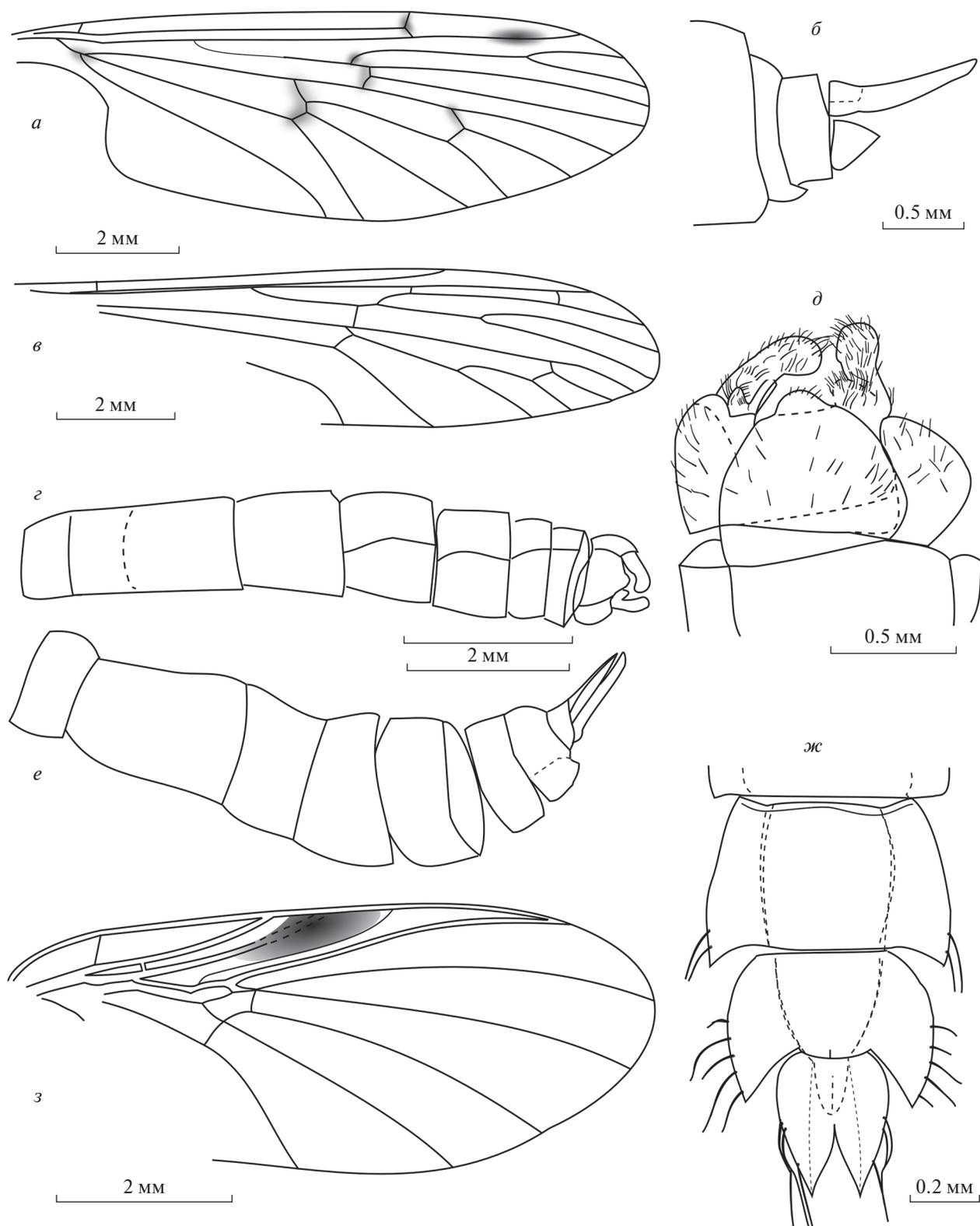
?*Prodocidia*: Whalley, 1985, с. 157; Lukashevich, 2000, с. 352.

Типовой вид — *Eoptychoptera simplex* Handlirsch, 1906, нижняя юра Германии.

Диагноз. Комары средних и крупных размеров. Крылья с пятнами или без них; Sc и  $R_1$  длинные, поперечная г-м обычно сближена с развилком Rs и расположена проксимальнее или дистальнее его, 4 медиальных жилки, поперечная im соединяет  $M_2$  и  $M_3$ . Первый сегмент брюшка нормально развит, второй удлинен, седьмой — самый узкий. Гипопигий самца обычно не шире предыдущих сегментов брюшка, гоностили соразмерны гонококситам.

Видовой состав. Кроме нового вида, 21 вид из мезозоя Евразии и Южной Америки.

Замечания. Этот род — самый разнообразный и широко распространенный среди вымерших птихоптерид, известен с ранней юры до раннего мела, обитал не только в Евразии, но и в южном полушарии, на территории современной Бразилии (Krzemiński et al., 2015; Lukashevich, Arillo, 2016). Уже в ранней юре среди древнейших *Eoptychoptera* крылья различались по ширине и наличию пятен, причем обычно более широкие крылья были с пятнами на большинстве развилков и поперечных жилках, а на удлиненных крыльях обнаруживается лишь птеростигма. Разница крыльев привела к тому, что и А. Хандлирш, и А. Бодэ (Handlirsch, 1906–1908; Bode, 1953) описывали их как два разных рода, но после описания многочисленных мезозойских *Eoptychoptera* формально разделить эти два типа хотя бы на уровне подродов не удалось (Lukashevich et al., 1998; Лукашевич, 2012б). Несмотря на обычность



**Рис. 2.** Представители *Nematocera* из нижнего мела Хасурты: *а, б* – ?*Protanyderus madrizi* sp. nov. (Tanyderidae), голотип ПИН, № 5340/2733, изолированное крыло (*а*) и паратип ПИН, № 5340/1499, терминалии самки (*б*); *в–е* – *Eortychoptera fasbenderi* sp. nov. (Ptychopteridae), голотип ПИН, № 5340/2735, крыло (*в*), брюшко (*з*) и терминалии самца (*д*) и паратип ПИН, № 5340/2744, брюшко самки (*е*); *ж* – *Gilkania transbaikalica* gen. et sp. nov. (Chironomidae), голотип ПИН, № 5340/2952, вершина брюшка куколки; *з* – *Amorimyia robusta* gen. et sp. nov. (Anisopodidae), голотип ПИН, № 5340/2978, крыло.

*Eoptychoptera* в мезозое, гениталии самца до сих пор описывались лишь у юрских *E. asiatica* Lukashovich, 1993 и *E. aucta* Lukashovich, 1993 из Каратау (Lukashovich, 1993, рис. 3b). У этих видов, относящихся к “пятнистому типу”, гениталии не шире предыдущих сегментов, а гоностили, полностью видны лишь у *E. asiatica*, простые. У самца *E. cantabrica* Lukashovich et Arillo, 2016, относящегося к “удлиненному типу”, гениталии сохранились не полностью, однако можно предположить, что они заметно шире предыдущих сегментов брюшка. У описываемого ниже самца нового вида того же “удлиненного типа” брюшко не расширяется к концу, а гениталии явно не шире предыдущих сегментов, при этом их интерпретация затруднена (см. ниже). Это опять не позволяет разделить многоликий род на подроды.

*Eoptychoptera fasbenderi* Lukashovich, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 4

Название вида — в честь американского диптеролога А. Фасбендера (*A. Fasbender*).

Голотип — ПИН, № 5340/2735±, позитивный и негативный отпечаток неполного самца; Хасурты; нижний мел.

Описание (рис. 2, в–е). Крупные комары. Крыло длиннее брюшка, в 4 раза длиннее своей ширины, жилки слабо затемнены, на крыловой мембране имеются небольшие макротрихии, особенно густые в передней части крыла. Sc оканчивается далеко за серединой крыла.  $R_1$  длинный, занимает 87.5% от общей длины крыла,  $R_s$  недлинный, занимает 62.5% от общей длины крыла, ветвится несимметрично, его направление продолжает  $R_{4+5}$ ;  $R_{2+3}$  в 2.0–2.2 раза длиннее  $R_3$ ; вилка  $R_{4+5}$  в 1.7–2.0 раза длиннее своей рукоятки; поперечная г-т расположена заметно проксимальнее развилка  $R_s$ . Дополнительная поперечная жилка г-гс соединяет  $R_1$  и  $R_{2+3}$  недалеко от места ответвления последней. Отрезок  $bas M_{3+4}$  гораздо короче, чем поперечные г-т и т-си, поперечная г-т,  $bas M_{3+4}$  и т-си образуют корду.

Брюшко довольно тонкое и длинное, не расширяется к концу, с нормально развитым сегментом I, сильно удлиненным сегментом II (равен по длине сегментам III и IV вместе взятым) и, вероятно, с разделенным стернитом II; сегменты III–V постепенно укорачиваются, сегменты VI–VII заметно уже, сегмент VII самый узкий, в виде кольца. Гонококситы, видимо, простые, гоностили пальцевидные, немного расширяющиеся на вершине, направлены внутрь, опущены длинными щетинками, видимо, сложные — с коротким базальным выростом, густо опушенным длинными щетинками; никаких зубчиков не видно. Базальный вырост, вероятно, вентральный, в несколько раз короче основного дорсального. Гипандрий массивный.

Склеротизованный яйцеклад самки массивный, удлинённый (равен по длине сегментам VII + VIII), с почти прямыми церками.

Размеры в мм: длина груди 2.0–2.5 (голотип 2.0), длина брюшка 7.8–8.5 (голотип 7.8), длина крыла 10.1–11.8 (голотип 11.2), ширина крыла 2.8 (голотип), длина гипопигия 0.9, яйцеклада 1.3.

Сравнение. Дополнительная поперечная жилка г-гс отличает новый вид от всех остальных видов рода. По жилкованию крыла ближе всего к *E. cretaceous* Kalugina, 1989 из нижнемеловой Байсы, кроме дополнительной поперечной жилки, которая отчетливо видна лишь на половине экземпляров; отличается мелкими деталями: более длинной вилкой  $R_{4+5}$  (в два раза длиннее рукоятки, а не в полтора), проксимальным положением г-т (расположена до развилка  $R_s$ , а не прямо под ним) и очень коротким  $bas M_{3+4}$ .

Замечания. В ключе для видов рода, опубликованном недавно (Lukashovich, Arillo, 2016), попадает на пункт 33 — *E. cretaceous* (крыло без пятен, вилка  $R_{4+5}$  лишь в два раза длиннее своей рукоятки, короткий  $bas M_{3+4}$ ,  $im$  впадает в  $M_2$ ), однако  $bas M_{3+4}$  заметно короче т-си. Дополнительная поперечная жилка в радиальном поле обнаружена впервые в пределах семейства, но дополнительная поперечная с другой локализацией уже была описана: у позднемелового *Neuseptychoptera Szadziewski et al.*, 2018 обнаружены две г-т, одна упирается в ствол  $R_s$ , другая — в  $R_{4+5}$  (Szadziewski et al., 2018). Дополнительная поперечная жилка г-гс в том же месте известна у типоморф: триасового *Psychotipa Shcherbakov*, 1995 (*Vladipteridae*) и у многих видов современного рода *Dicranota Zetterstedt*, 1838 (*Pediciidae*) (Савченко, 1989; Shcherbakov et al., 1995).

Как и у ранее описанных видов рода *Proptychopterina* Kalugina, 1985 (Лин, Лукашевич, 2006), интерпретация гипопигия затруднена. Хотя сурстили являются неотъемлемой частью гипопигия всех современных птихоптерид, у описываемого здесь самца невозможно точно определить, наблюдается ли сочетание гоностилей с сурстилями или сложные гоностили при полном отсутствии сурстителей, т.к. голотип захоронился дорсовентрально. Как и у *Proptychopterina*, более короткие выросты, вероятно, занимают более вентральное положение, поэтому мы вновь считаем их не сурстилями, а вентральными выростами гоностилей. Вентральные выросты гоностиля были описаны и в другом роде, *Leptychoptera* Lukashovich et Azar, 2003, в подроде *Burmptychoptera* Lukashovich, 2004, но там они соразмерны дорсальному выросту гоностиля (Lukashovich, Grimaldi, 2004). Однако нельзя исключить, что обсуждаемые опушенные лопасти являются выростами не гоностилей, а гонококситов, которые были обнаружены у но-

минативного подрода *Leptychoptera* Lukashevich et Azar, 2003 (Lukashevich, Azar, 2003).

**Материал.** Кроме голотипа, паратипы: неполные самки ПИН, №№ 5340/794±, 2744± и изолированное крыло ПИН, № 5340/1495±.

## ИНФРАОТРЯД CULICOMORPHA

### СЕМЕЙСТВО CHIRONOMIDAE NEWMAN, 1834

#### ПОДСЕМЕЙСТВО PODONOMINAE THIENEMANN ET EDWARDS, 1937

**Замечания.** Это небольшое подсемейство, ныне включающее всего 13 родов (Makarichenko, Endo, 2009; Stanston et al., 2010), было широко распространено уже в юре, причем обычно в юрских местонахождениях Азии наиболее многочисленны преимагинальные водные стадии (Калугина, Ковалев, 1985; Калугина, 1993). Многие современные подономиды реофильны и тяготеют к водоемам с холодной, чистой и богатой кислородом водой: например, *Trichotanypus* Kieffer, 1906 — современный род, вероятно, наиболее близкий к описываемому здесь роду и широко распространенному в мезозое *Oryctochlus* Kalugina, 1985. Личинки *Trichotanypus* — зоофаги, развиваются в холодных предгорных, горных и тундровых водотоках, часто в моховых подушках на камнях и песчаном дне, т.е., род является кренофилом, обычно ассоциированным со мхами (Makarichenko, 1985; Lindergaard, 1995). Однако не все современные подономиды кренофилы, а в мезозое недавно описан меловой род подономин из бирманского янтаря (Giřka et al., 2020), для которого реконструируют совершенно другую палеообстановку. Поэтому пока преждевременно делать выводы о биологии нового рода, известного по одной куколке из одного местонахождения.

Для юрских отложений Сибири показано доминирование представителей подсемейства среди хирономид и по разнообразию, и по обилию находок (Калугина, Ковалев, 1985), но в Хасурты ситуация другая — найден только один экзувий куколки, относящийся к *Podonominae*, который описывается ниже.

Н.С. Калугина (Калугина, Ковалев, 1985) обнаружила значительное сходство между юрскими *Podonominae* и *Tanypodinae* и заключила, что эти два близких подсемейства были еще слабо разграничены, что позже было подтверждено нами (Lukashevich, Przhiboro, 2012, 2018). Новый род, поновому сочетающий признаки обоих подсемейств, демонстрирует еще одно свидетельство этой близости.

#### Род *Gilkania* gen. nov.

**Название рода** — в честь польского диптеролога В. Гилки (*W. Giřka*).

**Типовой вид** — *Gilkania transbaikalica* sp. nov.

**Диагноз.** Куколка среднего размера. Торакальные рога небольшие, узкие, пластрон, вероятно, маленький. Ножные чехлы встречаются у вершины крыловых чехлов; дистальные части чехлов передних и средних ног практически прямые, положение задних чехлов неясно. Брюшные сегменты I–VI прямоугольные, VII — трапециевидный, со слабо вытянутыми назад задними углами, самый массивный, VIII–IX округлые, VIII с сильно вытянутыми назад лопастевидными задними углами и сильно выгнутым задним краем и выпуклыми боковыми краями. Апофизы присутствуют на сегментах I–VII. Анальный плавник удлинённый, дистально разделен на две лопасти, без коротких щетинок на концах лопастей, анальные лопасти на вершине заострены. Латеральные щетинки LS на VII–VIII сегменте длинные, лишь слабо изогнутые, на VII сегменте их не меньше 2 пар, на VIII — 5 пар. Латеральных щетинок LS на IX сегменте три пары, две сближенные щетинки расположены в срединной части и одна — гораздо дистальнее; все они длинные, по крайней мере, две сближенные щетинки изогнуты. Все латеральные LS щетинки на VII–IX сегментах затемнены у основания.

**Видовой состав.** Типовой вид.

**Сравнение.** Новый род близок к мезозойскому *Oryctochlus* по форме и хетотаксии VIII и IX брюшных сегментов, но отличается от всех до сих пор известных подономин наличием мощных LS щетинок на сегменте VII.

**Замечания.** Наличие мощных LS щетинок на сегменте VII характерно для другого подсемейства, *Tanypodinae*, но там их не меньше трех пар, а обычно — больше. Пока нельзя исключить, что и у описываемого экзувия их больше, но с обеих сторон отчетливо видны лишь две пары. Наличие этих щетинок, несомненно, в данном случае является признаком родового уровня, поэтому, несмотря на неполную сохранность единственного экзувия, было решено выделить новый род. У современного *Trichotanypus* на задних углах сегмента VII есть пара щетинок, но они гораздо слабее и короче боковых щетинок на сегменте VIII и расположены по-другому (Brundin, 1986).

Систематическое положение некоторых мезозойских родов, известных только по куколкам (*Jurochilus* Kalugina, 1985, *Langtonius* Lukashevich et Przhiboro, 2018), остается непонятным, в связи с обнаруженной у них комбинацией подономинных и таниподинных черт (Lukashevich, Przhiboro, 2012, 2018). Однако куколка нового рода не похожа ни на один из этих родов, а своеобразная форма и хетотаксия ее VIII и IX сегментов практически неотличимы от подономиды *Oryctochlus*, известной по всем жизненным стадиям (Калугина, Ковалев, 1985; Lukashevich, 2012). У *Oryctochlus* не отмечено никаких таниподинных черт,

а длинные изогнутые латеральные щетинки с темными основаниями (т.н. черными зонами по Л. Брундину), обнаруженные на анальном плавнике нового рода, известны только у некоторых современных подономин, включая *Trichotanypus*, и у мезозойского *Oryctochlus* (Brundin, 1966; Lukashevich, 2012; Lukashevich, Przhiboro, 2012). На основании этого уникального признака, подкрепленного своеобразной формой и хетотаксией VIII и IX сегментов, новый род отнесен к подоминам.

*Gilkania transbaikalica* Lukashevich, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 2

Название вида – от Забайкалья.

Голотип – ПИН, № 5340/2952±, позитивный и негативный отпечаток экзувия куколки хорошей сохранности; Хасурты; нижний мел.

Описание (рис. 2, ж). Сброшенный экзувий очень светлый, торакальные рога коричневые, в 3 раза длиннее своей ширины. Крыловые чехлы широкие, к вершине не сужающиеся, тупо закругленные, достигают заднего края брюшного сегмента II. Латеральные щетинки LS на сегменте VII расположены у заднего края и, вероятно, несколько тоньше щетинок сегмента VIII. Заднебоковые лопасти сегмента VIII занимают большую трети длины сегмента и достигают трети длины анального плавника. Латеральные щетинки LS занимают заднюю половину сегмента VIII, передняя щетинка расположена чуть раньше середины сегмента, все щетинки на равном расстоянии друг от друга. Анальный плавник вдвое уже сегмента VIII, с сильно расходящимися внутренними краями, без мелких зубчиков снаружи. Генитальные чехлы самки короче половины длины плавника, оканчиваются на уровне двух сближенных щетинок.

Размеры в мм: общая длина тела куколки 4.5, длина торакального рога 0.27, длина анальной лопасти 0.4, ширина 0.15.

Материал. Голотип.

## ИНФРАОТРЯД VIBIONOMORPHA

СЕМЕЙСТВО ANISOPODIDAE KNAV, 1912

ПОДСЕМЕЙСТВО TEGINAE LUKASHEVICH, 2012

Замечания. Семейство *Anisopodidae* очень небольшое, включает всего 15 ныне живущих родов (Pape et al., 2011). Вымершее подсемейство *Teginae* было выделено как монотипное. Два близких вида своеобразного рода *Tega* Blagoderov et al., 1993 были описаны из юрских отложений Казахстана и Монголии и отнесены к современному семейству *Cramptonomyiidae* (Blagoderov et al., 1993). После переизучения типового материала *Tega karatavica* Blagoderov et al., 1993 из Ка-

патау, *T. penna* Blagoderov et al., 1993 из Шар-Тэга (известно всего три отпечатка) и неопisanного материала из других юрских отложений Азии, род был перенесен в *Anisopodidae*, в собственное подсемейство (Лукашевич, 2012a). Ниже описывается первый представитель подсемейства из меловых отложений. Как и в типовом роде, у него отмечены диагностические признаки подсемейства:  $R_{2+3}$  постепенно сближается с С, без сильного изгиба в дистальной трети, ветви  $R_s$  сильно сближены, впадают в С, медиана с четырьмя ветвями, дискoidalная ячейка очень маленькая, *im* в проксимальной половине крыла. Сперматеки не видны (вероятно, из-за сильной склеротизации брюшка).

Образ жизни личинок мезозойского подсемейства неизвестен, но во всех ныне живущих подсемействах *Anisopodidae* личинки – наземные сапрофаги, обитающие в разлагающейся органике (древесина, бродящий сок в натёках на стволах деревьев, плодовые тела древесных грибов).

## Род *Amorimyia* Lukashevich, gen. nov.

Название рода – в честь бразильского ди-птеролога Д. Амориима (D. Amorim) и от *myia* греч. – муха; ж.р.

Типовой вид – *Amorimyia robusta* sp. nov.

Диагноз. Коренастые анизоподоиды среднего размера. Глаза самки широко расставлены, глаза не видны, задняя и нижняя часть головы опушена длинными щетинками. Антенны короткие, заметно короче грудного отдела и не длиннее ширины головы, скапус длиннее педицеллюса, жгутик 14-члениковый, все членики густо и равномерно усажены короткими щетинками. Грудь массивная, сильно выпуклая. Крыло широкое, заметно длиннее брюшка, крыловая мембрана густо и равномерно усажена микротрихиями, макротрихии расположены в несколько рядов на костальной жилке и в один ряд – на радиальных. Костальный край выпуклый, костальное поле расширено в районе плечевой жилки, sc-г постсекторальная. Костальная жилка С исчезает сразу за окончанием  $R_{4+5}$ . Жилки Sc и  $R_1$  короткие, оканчиваются в проксимальной половине крыла,  $R_{2+3}$  – сразу за серединой крыла. Sc и радиальные жилки толще медиальных, кроме очень тонкой  $R_{2+3}$ . Все три радиальные жилки ( $R_1$ ,  $R_{2+3}$ ,  $R_{4+5}$ ) упираются в С задолго до вершины крыла.

Волоски на теле, кроме головы, не видны. Брюшко коротко-цилиндрическое, менее чем в 1.5 раза длиннее головы с грудью, с наибольшей шириной на уровне сегментов II–III.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Новый род отличается от типового для подсемейства крупными размерами (у юрских видов длина крыла 3 мм), густо опушенной головой, телом без опушения и крылом с вы-

пуклой широкой костальной ячейкой, постсекторальным положением sc-g и утолщенными радиальными жилками.

**З а м е ч а н и я.** Очень тонкая  $R_{2+3}$  была обнаружена нами при переизучении типового материала у паратипа *Tega karatavica* (Лукашевич, 2012а, табл. X, фиг. 9), хотя у голотипа этого вида толщина ветвей  $R_s$  практически не отличается. Так что пока вариабельность и вес этого признака остаются непонятными.

Судя по всему, редкое и длинное опушение головы не затрагивает глаза, т.к. ни в одной зоне с сохранившимися фасетками макротрихии не найдены (табл. VII, фиг. 3а). Опушение глаз длинными волосками известно у одного современного рода анизоподид — чилийского *Lobogaster Philippi*, 1965 (Kania et al., 2019, табл. 1).

*Amorimyia robusta* Lukashевич, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 5; табл. VII, фиг. 3

**Название вида** от *robustus* лат. — крепкий, массивный.

**Голотип** — ПИН, № 5340/2978±, позитивный и негативный отпечатки целой самки; Хасурты; нижний мел.

**Описание** (рис. 2, з). Самка. Тело и его придатки темные. Голова слабо поперечная. Жгутик антенны почти не суживается к вершине, его членики цилиндрические, слабо поперечные. Ротовые части и максиллярные щупики не видны. Крыло примерно в 2.5 раза длиннее своей ширины. Мембрана без пятен, кроме крупной темной птеростигмы.  $R_s$  длинный, занимает 80% длины крыла. Ствол  $M$  слабее, чем слабо расходящиеся  $M_1$ ,  $M_2$ ,  $M_3$ ,  $M_4$ , в вершину крыла упирается  $M_1$ . Поперечная  $im$  упирается прямо в развилку  $M_{1+2}$  почти на уровне окончания  $Sc$ . Дискоидальная ячейка занимает 1/13 длины крыла, широкая, длина лишь немного больше ширины. Отрезок крыла между окончаниями  $M_3$  и  $M_4$  незначительно короче отрезка между окончаниями  $M_2$  и  $M_3$ . Поперечная  $m-cu$  упирается прямо в развилку  $M_{3+4}$ . Ноги сильные, бедра, по крайней мере, задние, равномерно расширены, достигают середины брюшка. Голени тоньше бедер, вершины голеней не видны. Церки очень короткие.

**Размеры** в мм: длина тела 7.4, крыла 7.0, груди 2.2, брюшка 4.2, головы 1.0; ширина головы 1.0; длина антенны 0.9, заднего бедра 1.5.

**Материал.** Голотип.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Калугина Н.С. Новые психодоморфные двукрылые насекомые мезозоя Сибири (Diptera: Eoptychopteridae, Ptychopteridae) // Палеонтол. журн. 1989. № 1. С. 65–77.

Калугина Н.С. Хаобориды и комары-звонцы из мезозоя Восточного Забайкалья (Diptera: Chaoboridae, Chironomidae) // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 1993. Т. 252. С. 117–139.

Калугина Н.С., Ковалев В.Г. Двукрылые насекомые юры Сибири. М.: Наука, 1985. 198 с.

Кривошеина Н.П. Определительная таблица родов ксило-микобионтных личинок Limoniidae и Pediciidae (Diptera) // Russ. Entomol. J. 2011. № 20 (1). С. 81–100.

Лин Ц., Лукашевич Е.Д. Proptychopterina (Diptera: Eoptychopteridae) из юры Северо-Восточного Китая // Палеонтол. журн. 2006. № 3. С. 56–60.

Лукашевич Е.Д. Ptychopteridae (Insecta: Diptera): история изучения и объем семейства // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 68–77.

Лукашевич Е.Д. Новые бибиоморфные двукрылые юры Азии (Insecta: Diptera) // Палеонтол. журн. 2012а. № 3. С. 52–64.

Лукашевич Е.Д. Филогения Ptychopteroidea (Insecta: Diptera) // Палеонтол. журн. 2012б. № 5. С. 32–40.

Макарченко Е.А. Хиროномиды Дальнего Востока СССР. Подсемейства Podonominae, Diamesinae и Prodiamesinae (Diptera, Chironomidae). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. 200 с.

Савченко Е.Н. Комары-лимонииды фауны СССР: Определитель надвидовых таксонов с каталогизированным обзором видов. Киев: Наук. думка, 1989. 380 с.

Alexander C.P. Crane-flies of the Baltic amber (Diptera) // Bernstein-Forschungen. 1931. V. 2. P. 1–135.

Alexander C.P. New or insufficiently-known crane-flies from Chile (Family Tipulidae, Order Diptera). Part V // Agricultura Tecnica. 1953. V. 13. № 1. P. 1–23.

Alexander C.P. New or little known Tipuloidea (Diptera) from Argentina. II // Acta Zool. Lilloana. 1962. V. 18. P. 335–358.

Alexander C.P., Byers G.W. Tipulidae // Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1 / Eds. McAlpine J.F. et al. Ottawa, 1981. P. 153–190 (Res. Branch Agric. Canada Monogr. № 27).

Bode A. Die Insektenfauna des ostniedersächsischen Oberen Lias // Palaeontogr. A. 1953. Bd 103. H. 1–4. S. 1–375.

Blagoderov V.A., Krzemińska E., Krzemiński W. Fossil and recent Anisopodomorpha (Diptera, Oligoneura): family Cramptonomyiidae // Acta Zool. Cracov. 1993. V. 35. P. 573–579.

Blagoderov V.A., Lukashевич E.D. New Axymyiidae (Insecta: Diptera) from the Mesozoic of east Siberia // Pol. Pis. Entomol. 2013. V. 82. P. 257–271.

Brundin L. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiidae // Kungl. Sven. Vetenskapsakad. Handl., Fjarde Ser. 1966. V. 11. P. 1–472.

Brundin L. The pupae of Podonominae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic Region—Keys and diagnoses // Chironomidae of the Holarctic Region: Keys and Diagnoses: Part 2. Pupae / Ed. Wiederholm T. P. 19–30 (Entomol. Scand. 1986. Suppl. № 28).

Carpenter F.M. Treatise on Invertebrate Palaeontology. Part R. Arthropoda 4. V. 3 & 4: Superclass Hexapoda. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. America; The Kansas Geol. Surv., 1992. 655 p.

- Cranston P.S., Hardy N.B., Morse G.E. et al.* When molecules and morphology concur: the 'Gondwan' midges (Diptera: Chironomidae) // *Syst. Entomol.* 2010. V. 35. P. 636–648.
- Dong F., Shih C., Skibińska K. et al.* New species of Tanyderidae (Diptera) from the Jiulongshan Formation of China // *Alcheringa: Austral. J. Palaeontol.* 2015. V. 39. № 4. P. 494–507.  
<https://doi.org/10.1080/03115518.2015.1041308>
- Eskov K.Y., Lukashevich E.D.* On the history of ranges of two relict nematoceran families, Ptychopteridae and Tanyderidae (Insecta: Diptera): a biogeographical puzzle // *Russ. Entomol. J.* 2015. V. 24. P. 257–270.
- Handlirsch A.* Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig: Engelmann, 1906–1908. 1430 S.
- Gao O., Shin C., Kopec K. et al.* New species and revision of Pediciidae (Diptera) from the Middle Jurassic of northeastern China and Russia // *Zootaxa.* 2015. V. 3963. № 2. P. 240–249.
- Gitka W., Zakrzewska M., Makarchenko E.A.* Burmochlus gen. nov., the first Cretaceous member of Archaeochlus cluster (Diptera: Chironomidae: Podonominae) // *Cret. Res.* 2020. V. 106.  
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104261>
- Greenwalt D.E., Blagoderov V.A.* Review of the fossil record of Bolitophilidae, with description of new taxa and discussion of position of Mangas Kovalev (Diptera: Sciarioidea) // *Zootaxa.* 2019. V. 4567. № 3. P. 546–460.
- Kania I., Wojtoń M., Lukashevich E. et al.* Anisopodidae (Insecta: Diptera) from Upper Cretaceous amber of northern Myanmar // *Cret. Res.* 2019. V. 94. P. 190–206.  
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.10.013>
- Krzemiński W.* The Oligocene Tipulomorpha (Diptera) from Bolshaya Svetlovodnaya (Eastern Asia, Russia) // *Pol. Pis. Entomol.* 2000. V. 69. P. 239–245.
- Krzemiński W., Kania I., Lukashevich E.* The first South American record of fossil Eoptychopterinae (Ptychopteridae, Diptera) from Lower Cretaceous Santana Formation // *Cret. Res.* 2015. V. 52. P. 548–555.
- Lindegaard C.* Chironomidae (Diptera) of European cold springs and factors influencing their distribution // *J. Kansas Entomol. Soc. Suppl.* 1995. V. 68. P. 108–131.
- Lukashevich E.D.* New Eoptychopteridae (Diptera: Psychodomorpha) from the Jurassic of Asia // *Paleontol. J.* 1993. V. 27. № 1A. P. 103–123.
- Lukashevich E.D.* First pupae of the Eoptychopteridae and Ptychopteridae from the Mesozoic of Siberia (Insecta: Diptera) // *Paleontol. J.* 1995. V. 29. № 4. P. 164–170.
- Lukashevich E.D.* On the systematic position of Prodocidia (Diptera) from the Lower Lias of England // *Paleontol. J.* 2000. V. 34. Suppl. № 3. P. 352–354.
- Lukashevich E.D.* Limoniidae (Diptera) in the Upper Jurassic of Shar Teg, Mongolia // *Zoosymposia.* 2009. V. 3. P. 131–154.
- Lukashevich E.D.* Pupae of Mesozoic Oryctochlus Kalugina, 1985 (Chironomidae: Podonominae), with description of two new species // *Proc. of the 18th Intern. Symp. on Chironomidae. Fauna norvegica.* 2012. V. 31. P. 159–165.
- Lukashevich E.D.* Male terminalia and their rotation in Tanyderidae (Diptera, Nematocera) since the Mesozoic // *Histor. Biol.* 2020. V. 32. № 4. P. 462–475.  
<https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1500568>
- Lukashevich E.D.* Review of the fossil record of Bittacormorphinae (Diptera: Ptychopteridae) // *Zootaxa.* 2019. V. 4461. № 3. P. 566–578.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4661.3.9>
- Lukashevich E.D., Ansoz J., Krzemiński W., Krzemińska E.* Revision of Eoptychopterinae (Diptera: Eoptychopteridae) // *Pol. Pis. Entomol.* 1998. V. 67. P. 311–343.
- Lukashevich E., Arillo A.* New Eoptychoptera (Insecta: Diptera, Ptychopteridae) from the Lower Cretaceous of Spain // *Cret. Res.* 2016. V. 58. P. 254–264.
- Lukashevich E.D., Azar D.* First Eoptychopteridae (Insecta: Diptera) from Early Cretaceous Lebanese amber // *Acta Zool. Cracov.* 2003. V. 46 (Suppl.—Fossil Insects). P. 195–204.
- Lukashevich E., Blagoderov V.* Review of Mesozoic Perisommatidae // *Zootaxa.* 2020. V. 4718. № 4. P. 481–496.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4718.4.3>
- Lukashevich E.D., Coram R.A., Jarzembowski E.A.* New true flies (Insecta: Diptera) from the Lower Cretaceous of southern England // *Cret. Res.* 2001. V. 22. P. 451–460.
- Lukashevich E.D., Grimaldi D.* Eoptychopteridae (Insecta: Diptera) in Cretaceous amber from Myanmar // *Stud. Dipterol.* 2004. V. 10. № 2. P. 359–366.
- Lukashevich E., Krzemiński W.* New Jurassic Tanyderidae (Diptera) from Asia with first find of larvae // *Zoosymposia.* 2009. V. 3. P. 155–172.
- Lukashevich E.D., Pepinelli M., Currie D.C.* A new family and genus of Cretaceous nematoceran flies (Insecta: Diptera) // *J. Syst. Palaeontol.* 2020. V. 18. № 3. P. 213–231.  
<https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1588796>
- Lukashevich E.D., Przhiboro A.A.* Pupae of Mesozoic Jurrochilus Kalugina, 1985 (Diptera: Chironomidae), with description of four new species // *Zootaxa.* 2012. V. 3478. P. 434–452.
- Lukashevich E.D., Przhiboro A.A.* A new genus of Chironomidae (Insecta: Diptera) from the Lower Cretaceous of Mongolia // *Paleontol. J.* 2018. V. 52. № 12. P. 1401–1407.
- Lukashevich E.D., Ribeiro G.C.* Mesozoic fossils and the phylogeny of Tipulomorpha (Insecta: Diptera) // *J. Syst. Palaeontol.* 2019. V. 17. № 8. P. 635–652.  
<https://doi.org/10.1080/14772019.2018.1448899>
- Lukashevich E.D., Shcherbakov D.E.* First description of Tanyderidae (Diptera) larvae from South America // *Russ. Entomol. J.* 2014. V. 23. № 2. P. 121–138.
- Oosterbroek P., Theowald B.* Phylogeny of the Tipuloidea based on characters of larvae and pupae (Diptera, Nematocera) with an index to the literature except Tipulidae // *Tijdschr. Entomol.* 1991. V. 134. P. 211–267.
- Makarchenko E.A., Endo K.* The description of immature stages of Linevitshia Makarchenko and Sasayusurika Makarchenko (Diptera: Chironomidae, Diamesinae), with some remarks on taxonomy and systematics of these genera // *Euroasian Entomol. J.* 2009. V. 8. P. 64–70.
- Pape T., Blagoderov V., Mostovski M.B.* Order Diptera Linnaeus, 1758 // *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness* / Ed. Zhang Z.-Q. *Zootaxa.* 2011. V. 3148. P. 222–229.
- Podenas S.* Paradelphomyia (Diptera, Limoniidae) from the Baltic amber // *Acta Zool. Lituonica. Biodiversity.* 1999. V. 9. № 3. P. 107–110.

*Podenas S.* New species of Tricyphona crane flies (Diptera: Pediciidae) from Baltic amber (Eocene) // Proc. Acad. Natur. Sci. Philad. 2001. V. 151. P. 31–39.

*Shcherbakov D.E., Lukashovich E.D., Blagoderov V.A.* Triassic Diptera and initial radiation of the order // Intern. J. Dipter. Res. 1995. V. 6. № 2. P. 75–115.

*Szadziewski R., Krynicki V.E., Krzemiński W.* The latest record of the extinct subfamily Eoptychopterinae (Diptera: Ptychopteridae) from Upper Cretaceous amber of North Carolina // Cret. Res. 2018. V. 82. P. 147–151.

*Whalley P.E.S.* The systematic and palaeogeography of the Lower Jurassic insects of Dorset, England // Bull. Brit. Museum Natur. Hist. (Geol.) 1985. V. 39. № 3. P. 107–189.

#### Объяснение к таблице VI

Световые фотографии Nematocera; Хасурты; нижний мел.

Фиг. 1. *Praearchitipula ribeiroi* sp. nov. (Pediciidae), голотип ПИН, № 5340/1100: 1а – фрагмент крыла, 1б – терминалии самца.

Фиг. 2–3. *?Protanyderus madrizi* sp. nov. (Tanyderidae): 2 – голотип ПИН, № 5340/2733, изолированное крыло; 3 – паратип ПИН, № 5340/1499, терминалии самки.

Фиг. 4. *Eoptychoptera faszenderi* sp. nov. (Ptychopteridae), голотип ПИН, № 5340/2735: 4а – фрагмент крыла, 4б – терминалии самца.

Фиг. 5. *Amorimyia robusta* gen. et. sp. nov. (Anisopodidae), голотип ПИН, № 5340/2978: 5а – общий вид, 5б – голова самки. Длина масштабной линейки 2 мм (фиг. 1а, 2, 4а, 5а), 0.5 мм (фиг. 1б, 3, 4б, 5б).

#### Объяснение к таблице VII

СЭМ фотографии Nematocera; Хасурты; нижний мел.

Фиг. 1. *Praearchitipula ribeiroi* sp. nov. (Pediciidae), голотип ПИН, № 5340/1100, фасетки глаза (BSE).

Фиг. 2. *Gilkania transbaikalica* gen. et sp. nov. (Chironomidae), голотип ПИН, № 5340/2952: 2а – торакальный рог (BSE), 2б – задняя часть брюшка экзuvia куколки (SE).

Фиг. 3. *Amorimyia robusta* gen. et. sp. nov. (Anisopodidae), голотип ПИН, № 5340/2978 (BSE): 3а – фрагмент головы, 3б – антенна, 3в – фрагмент крыла.

Длина масштабной линейки 0.1 мм.

## Rare Nematoceran Dipterans (Insecta: Diptera) from Khasurty Locality, Transbaikalia

E. D. Lukashovich

From Lower Cretaceous Khasurty locality (Western Transbaikalia, Russia) new taxa of Nematocera are described: *Praearchitipula ribeiroi* sp. nov., *P. kaluginae* sp. nov., *P. podenasi* sp. nov. (Pediciidae), *?Protanyderus madrizi* sp. nov. (Tanyderidae), *Eoptychoptera faszenderi* sp. nov. (Ptychopteridae), *Gilkania transbaikalica* gen. et sp. nov. (Chironomidae), *Amorimyia robusta* gen. et sp. nov. (Anisopodidae).

**Keywords:** Pediciidae, Tanyderidae, Ptychopteridae, Chironomidae, Anisopodidae, Mesozoic, Lower Cretaceous, new taxa, SEM

УДК 565.74:551.762.3(51)

## ПЕРВАЯ НАХОДКА СЕТЧАТОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (NEUROPTERA: MESOCHRYSORIDAE) В НИЖНЕМ МЕЛУ ЮЖНОЙ КОРЕИ

© 2020 г. А. В. Храмов<sup>а</sup>, \*, Г. С. Нам<sup>б</sup>

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

<sup>б</sup>Национальный университет образования, Конджу, Республика Корея

\*e-mail: a-hramov@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.12.2019 г.

После доработки 09.01.2020 г.

Принята к публикации 09.01.2020 г.

Из нижнемеловой формации Чинджу (Южная Корея) описывается новый представитель семейства Mesochrysoptera (Neuroptera), *Tachinymphes koraiensis* sp. nov., который является первым ископаемым сетчатокрылым насекомым, найденным на территории Корейского полуострова. Обсуждается эволюционная история семейства Mesochrysoptera, высказывается предположение, что его расцвет в раннем мелу был связан с мирмелеонтоидными модификациями жилкования крыльев, которые позволили улучшить летные качества этих насекомых. Приводится предварительный обзор водных и наземных насекомых, найденных в формации Чинджу, с примерной оценкой относительной численности различных отрядов.

*Ключевые слова:* ископаемые насекомые, Neuroptera, Mesochrysoptera, нижний мел, формация Чинджу

DOI: 10.31857/S0031031X20050074

Мезохризопиды – одни из наиболее ярких и узнаваемых представителей мезозойских сетчатокрылых. Вид *Mesotermes heros* (Hagen, 1862), относящийся к мезохризопидам, был в числе первых ископаемых сетчатокрылых, ставших достоянием науки, несмотря на то, что немецкий энтомолог Г. Хаген, описавший его из верхнеюрских зольнхофенских известняков, первоначально принял это насекомое за термита (Hagen, 1862). Древнейшие мезохризопиды были найдены в нижней юре Люксембурга (Nel, Henrotay, 1994), последняя по возрасту находка этого вымершего семейства происходит из мелового бирманского янтаря (Liu et al., 2016).

Хотя мезохризопид обычно сближают со златоглазками (Chrysopidae) (Nel et al., 2005; Makarkin, Menon, 2005), их жилкование, особенно если речь идет о меловых таксонах, организовано по мирмелеонтоидному типу. Как и у нитекрылок (Nemopteridae), муравьиных львов (Mymeleontidae) и аскалафид (Ascalaphidae), у типичных мезохризопид в переднем крыле имеется “треугольник”, образованный сближением или слиянием жилок МР и CuA. Но, в отличие от мирмелеонтоидов, у которых МР1 остается свободной, у мезохризопид в состав этого “треугольника” входят обе ветви МР. Кроме того, у многих мезохризопид в крыльях имеются ряды поперечных жилок,

выстроенных в единую линию, которые очень напоминают так называемые линии Банка – продольные складки на крыльях муравьиных львов.

Неудивительно, что некоторых мезохризопид относили к мирмелеонтоидам (Пономаренко, 1992; см. также Engel, Grimaldi, 2007, где мезохризопида *Mesascalaphus yangi* Ren et al., 2007 фигурирует в списке ископаемых аскалафид), хотя, по-видимому, сходство в их жилковании является результатом конвергентной эволюции. Стоит отметить, что юрские роды *Protoaristenymphes* Nel et Henrotay, 1994, *Macronympha* Panfilov, 1980, *Aristenymphes* Panfilov, 1980, которые считаются древнейшими представителями мезохризопид (Yang et al., 2012), еще не демонстрируют мирмелеонтоидных черт – МР и CuA у этих таксонов не сближены, а вместо многочисленных рядов поперечных жилок, некоторые из которых образуют подобие линий Банка, в крыльях юрских мезохризопид имеется всего два ступенчатых ряда поперечных жилок, что больше напоминает жилкование златоглазок.

Впервые мезохризопиды с мирмелеонтоидными чертами появляются в верхней юре Зольнхофена, что явствует из жилкования вида *Mesochrysoptera zitteli* (Meunier, 1898), который сохранился лучше, чем вышеупомянутый *Mesotermes heros* из того же местонахождения. В раннем мелу

мезохризопиды становятся очень распространенной и весьма многочисленной группой — например, в испанском меловом местонахождении Лас-Ойас они абсолютно преобладают среди сетчатокрылых, также представители этого семейства обильны в нижнемеловых отложениях формации Крато в Бразилии (Makarkin et al., 2012). Напротив, в юре мезохризопиды были крайне редки — например, только один отпечаток этих насекомых встретился в ходе просмотра коллекции из 2000 сетчатокрылых, найденных в средней юре Даохугоу (Китай) (Yang et al., 2012). Из почти 550 сетчатокрылых, найденных в верхней юре Каратау (Казахстан), к мезохризопидам относится только восемь экземпляров (перс. набл.).

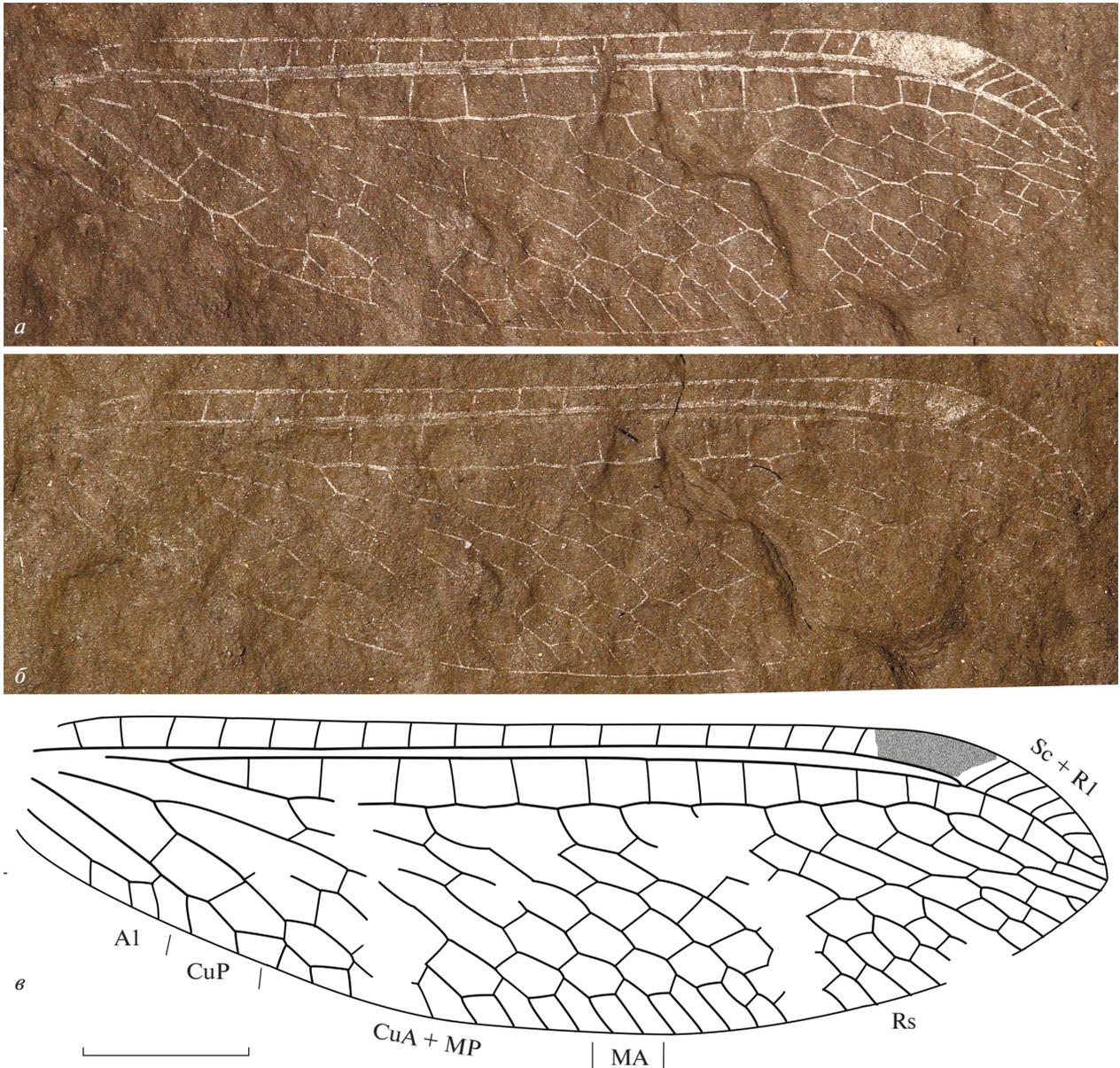
Чтобы лучше понять эволюцию мезохризопид, необходимо обратиться к их современным аналогам — к мирмелеонтоидам. Хотя Джеральд Даррелл называл муравьиных львов “пьяными стрекозами” за неустойчивый, дергающийся полет, в целом мирмелеонтоиды превосходят остальных сетчатокрылых по своим летным качествам. Например, аскалафиды в полете очень маневренны и занимают ту же экологическую нишу, что и стрекозы, хватая добычу прямо в воздухе. С улучшенными летными характеристиками мирмелеонтоидов напрямую коррелируют особенности их крыльев, которые имеют вытянутую форму и сужены к основанию, а также укреплены дополнительными центрами жесткости, такими как линии Банкса и слившиеся CuA и MP. Муравьиные львы — крупнейшее семейство современных сетчатокрылых, вместе с аскалафидами они насчитывают более 2100 видов (Machado et al., 2018), что составляет около трети всего видового разнообразия отряда. Очевидно, что более эффективный полет, необходимый для расселения, поиска добычи и подходящих мест для откладки яиц, был одним из факторов, предопределивших эволюционный успех мирмелеонтоидов.

Вполне возможно, расцвет мезохризопид в первой половине мелового периода объясняется этими же причинами, а именно, появлением форм с более продвинутыми крыльями мирмелеонтоидного типа. О значении летных качеств для эволюции мезохризопид говорит тот факт, что они “экспериментировали” со строением крыльев активнее многих других сетчатокрылых. Если не считать вымерших Dipteromantispidae и некоторых современных Hemerobiidae, мезохризопиды были единственными сетчатокрылыми, кто перешел к практически полной двукрылости — у *Allopterus luianus* Zhang, 1991 и *A. mayorgai* Nel et al., 2005 из нижнего мела Китая и Испании, соответственно, задние крылья укоротились по сравнению с передними более чем в 3 раза, а у *Pedanoptera arachnophila* Liu et al., 2016 из бирманского янтаря они редуцировались до размера еле различимых пластинок.

К настоящему моменту описано 26 видов мезохризопид в составе 15 родов (см. список в: Yang et al., 2012; Liu et al., 2016). Самым разнообразным и широко распространенным из них является род *Tachinymphes* Ponomarenko, 1992, который насчитывает пять видов: *T. ascalaphoides* Ponomarenko, 1992 из раннего мела Забайкалья (местонахождение Байса), *T. delicatus* (Ren et Yin, 2002) и *T. magnificus* Nel et al., 2005 из раннего мела Китая, а также *T. paicheleri* Nel et al., 2005 и *T. penalveri* Nel et al., 2005 из раннего мела Испании (местонахождение Лас-Ойас). В настоящей работе описывается новый вид этого рода, *T. koraiensis* sp. nov., найденный в нижнемеловых континентальных отложениях формации Чинджу (провинция Кёнсан-намдо), в окрестностях одноименного южнокорейского города. Новый вид устанавливается по изолированному заднему крылу, однако поскольку задние крылья известны для всех пяти ранее описанных видов рода *Tachinymphes*, это не представляет больших трудностей.

*T. koraiensis* sp. nov. является первым сетчатокрылым, описываемым из формации Чинджу, а также первым ископаемым сетчатокрылым с территории Корейского полуострова. Возраст формации Чинджу, которую в литературе также иногда называют формацией Донмёнсон, точно не установлен. Руководствуясь таксономическим составом остракод, эту формацию относят к баррему (Hayashi, 2006); уран-свинцовый метод позволяет датировать ее поздним аптом—ранним альбом (Lee et al., 2010). Формация Чинджу частично сложена из черных сланцев, откуда и происходят отпечатки насекомых, а также рыбы и листовая флора. Вероятно, осадконакопление происходило в бескислородных условиях на дне глубокого озера, в поверхностных слоях которого обитала многочисленная водная энтомофауна.

Среди нескольких тысяч насекомых, собранных в формации Чинджу, водные насекомые преобладают. Почти все они целые, без признаков длительного посмертного переноса. Особенно обильны личинки и куколки комаров Chaoboridae, которые часто образуют напластования, в большом количестве попадают как личинки, так и имаго водных жуков Coptoclavidae (Park et al., 2013), нимфы и имаго стрекоз Hemerogoriscidae (Nam, Kim, 2016), личинки и имаго водных жуков Helophoridae, по предварительным данным, относящиеся к тем же родам, что отмечаются в нижнем мелу забайкальского местонахождения Байса (Fikáček et al., 2012). Присутствуют, но в гораздо меньшем количестве, клопы Corixidae. Если не считать структур, описывавшихся как ручейниковые биогермы (Paik, 2005), другие водные насекомые (помимо вышеперечисленных) в формации Чинджу отсутствуют или единичны. Особенно примечательно отсутствие личинок поденок, которые многочисленны во многих



**Рис. 1.** *Tachynymphes koraiensis* sp. nov. (Neuroptera: Mesochrysopidae), голотип GNUE-216001, заднее крыло: *a* – отпечаток, *б* – противоотпечаток (зеркально отражен), *в* – прорисовка жилкования. Длина масштабной линейки 3 мм.

нижнемеловых континентальных отложениях российского Забайкалья, Монголии и Китая. Если следовать классификации раннемеловых водных энтомофаун, предложенной Н.Д. Синиченковой, то комплекс водных насекомых из формации Чинджу относится к 8 типу, для которого характерно обилие хаборид и коптоклавид, при отсутствии личинок поденок (Sinitschenkova, 2002, с. 412).

Среди наземных насекомых в формации Чинджу наиболее массовой группой являются тараканы (Baek, Yang, 2004), за ними по числу находок идут жуки (Sohn et al., 2019) и различные Hemip-

tera, главным образом, Auchenorrhyncha и Heteroptera. В существенно меньшем количестве представлены Diptera, среди которых одной из массовых групп являются длиннохоботковые мухи-джангсольвиды (Khramov et al., 2020), Hymenoptera, Raphidioptera (Engel et al., 2006), Neuroptera, Orthoptera, стрекозы подотряда Zygoptera, а также Dermaptera (Engel et al., 2002). Остальные отряды отсутствуют или известны в виде единичных находок. Если не считать ранее публиковавшихся описаний отдельных видов, можно констатировать, что в целом энтомофауна формации Чинджу изучена еще недостаточно.

Голотип *Tachinymphes koraiensis* sp. nov. хранится в коллекции Национального ун-та образования г. Конджу (Южная Корея). Работа поддержана Программой Президиума РАН “Проблемы происхождения жизни и эволюция биосферы” и грантом РФФИ № 18-04-00322.

#### СЕМЕЙСТВО MESOCHRYSOPIDAE HANDLIRSCH, 1906

##### Род *Tachinymphes* Ponomarenko, 1992

*Tachinymphes koraiensis* Khrarov et Nam, sp. nov.

Название вида *koraiensis* лат. — корейский.

Голотип — GNUE-216001, отпечаток и про-тоотпечаток заднего крыла; Южная Корея, провинция Кёнсан-намдо; нижний мел, формация Чинджу.

Описание (рис. 1). Крыло вытянутой формы, птеростигма хорошо развита, заканчивается чуть дистальнее слияния Sc и R1, костальное поле в два раза уже, чем поле между R1 и Rs, Rs с 10 ветвями, Sc и R1 сливаются чуть дистальнее места отхождения последней ветви Rs, имеются шесть длинных ступенчатых рядов поперечных жилок, третий (если считать с нижнего края крыла) из них образует складку наподобие линии Банка, общий ствол MP + CuA разделяется чуть проксимальнее отхождения Rs от R1, MA отходит от Rs на уровне разветвления CuA, CuP с простым развилком на конце, A1 с тремя концевыми ответвлениями.

Размеры в мм: длина крыла — 19.5, ширина — 5.4.

Сравнение. О том, что экземпляр представляет собой заднее крыло, говорит отсутствие независимо идущего ствола CuA, который слился со стволом MP. О принадлежности экземпляра к роду *Tachinymphes* свидетельствует продолговатая, суженная форма крыла, общая конфигурация жилок CuA + MP и CuP, наличие птеростигмы (есть у *T. delicatus* в обоих крыльях и у *T. paic-heleri* в переднем крыле), слабая выгнутость продольной складки, относительная немногочисленность поперечных жилок. *T. koraiensis* sp. nov. очень похож на *T. ascalaphoides*, отличается от него отсутствием темной окраски в дистальной части крыла. От всех остальных четырех видов отличается большим числом рядов поперечных жилок.

Материал. Голотип.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Пономаренко А.Г. Сетчатокрылые (Insecta, Neuroptera) из нижнего мела Забайкалья // Палеонтол. журн. 1992. № 3. С. 43–50.

Baek K.S., Yang S.Y. Cockroaches from the Early Cretaceous of Korea // J. Paleontol. Soc. Korea. 2004. V. 20. P. 71–98.

Engel M.S., Grimaldi D.A. The neuropterid fauna of Dominican and Mexican amber (Neuropterida: Megaloptera, Neuroptera) // Amer. Museum Novit. 2007. № 3587. P. 1–58.

Engel M.S., Lim J.D., Baek K.S. New fossil Mesochrysoptidae (Neuroptera) from the Mesozoic of China // N. Jb. Geol. Paläontol. Mh. 2006. № 4. P. 249–256.

Engel M.S., Lim J.D., Baek K.S., Martin L.D. An earwig from the Lower Cretaceous of Korea (Dermaptera: Forficulina) // J. Kans. Entomol. Soc. 2002. V. 75. P. 86–90.

Fikáček M., Prokin A., Angus R.B. et al. Revision of Mesozoic fossils of the helophorid lineage of the superfamily Hydrophiloidea (Coleoptera: Polyphaga) // Acta Entomol. Mus. Natl. Pragae. 2012. V. 52. P. 89–127.

Hagen H.A. Ueber die Neuropteren aus dem lithographischen Schiefer in Bayern // Palaeontogr. 1862. V. 10. P. 96–145.

Hayashi K. Nonmarine ostracode zonation and long-distance correlation based on analysis of regional ostracode successions in China, Korea, Japan, and Mongolia // Cret. Res. 2006. V. 27. P. 168–188.

Khrarov A.V., Nam G.S., Vasilenko D.V. First long-proboscid flies (Diptera: Zhangsolvidae) from the Lower Cretaceous of South Korea // Alcheringa. 2020. V. 44. P. 160–168.

Lee T.H., Park K.H., Chun J.H., Yi H.W. SHRIMP U-Pb zircon ages of the Jinju Formation and Silla conglomerate, Gyeongsang Basin // J. Petrol. Soc. Korea. 2010. V. 19. P. 89–101.

Liu X., Zhang W., Winterton S.L. et al. Early morphological specialization for insect-spider associations in Mesozoic lacewings // Curr. Biol. 2016. V. 26. P. 1590–1594.

Machado R.J.P., Gillung J.P., Winterton S.L. et al. Owlflies are derived antlions: anchored phylogenomics supports a new phylogeny and classification of Myrmeleontidae (Neuroptera) // Syst. Entomol. 2018. V. 44. P. 418–450.

Makarkin V.N., Menon F. New species of the Mesochrysoptidae (Insecta, Neuroptera) from the Crato Formation of Brazil (Lower Cretaceous), with taxonomic treatment of the family // Cret. Res. 2005. V. 26. P. 801–812.

Makarkin V.N., Yang Q., Peng Y.Y., Ren D. A comparative overview of the neuropteran assemblage of the Early Cretaceous Yixian Formation (China), with description of a new genus of Psychopsidae (Insecta: Neuroptera) // Cret. Res. 2012. V. 35. P. 57–68.

Nam K.S., Kim J.H. Reconstruction and paleoecological implications of dragonfly *Hemeroscopus baissicus* Pritykina, 1977 (Hemeroscopidae) from the Lower Cretaceous Jinju Formation in the Jinju Area, Korea // Paleontol. Soc. Korea. 2016. V. 52. P. 105–112.

Nel A., Delclos X., Hutin A. Mesozoic chrysopid-like Planipennia: a phylogenetic approach (Insecta: Neuroptera) // Bull. Soc. Entomol. Fr. 2005. V. 41. P. 29–69.

Nel A., Henrotay M. Les Chrysopidae mésozoïques. État actuel des connaissances. Description d'un nouveau genre et nouvelle espèce dans le Jurassique inférieur (Lias) (Insecta: Neuroptera) // Ann. Soc. entomol. Fr. 1994. V. 30. P. 293–318.

Paik I.S. The oldest record of microbial-caddisfly bioherms from the Early Cretaceous Jinju Formation, Korea: occurrence and palaeoenvironmental implications // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2005. V. 218. P. 301–315.

Park T.Y., Kim Y.H., Nam K.S. Preliminary research on the aquatic coleopteran, *Coptoclava* from the Early Cretaceous Jinju Formation // J. Geol. Soc. Korea. 2013. V. 49. P. 617–624.

Sinitshenkova N.D. Ecological history of the aquatic insects // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 388–417.

Sohn J.C., Nam G.S., Choi S.W., Ren D. New fossils of Elateridae (Insecta, Coleoptera) from Early Cretaceous Jinju Formation (South Korea) with their implications to evolutionary diversity of extinct Protagrypninae // PLoS ONE. 2019. V. 14. e0225502.

Yang Q., Makarkin V.N., Ren D. New fossil Mesochrysopidae (Neuroptera) from the Mesozoic of China // Zootaxa. 2012. V. 3597. P. 1–14.

## First Record of Lacewing Insects (Neuroptera: Mesochrysopidae) from the Lower Cretaceous of South Korea

A. V. Khramov, G. S. Nam

*Tachinymphes koraiensis* sp. nov., a new member of the family Mesochrysopidae (Neuroptera), is described from the Lower Cretaceous Jinju Formation, which constitutes the first report of fossil lacewings from the Korean peninsula. The evolutionary history of the Mesochrysopidae is discussed, myrmeleontoid-like modifications of wing venation linked to improved flying ability are suggested as a possible explanation for prolific diversification of this family during the Early Cretaceous. A preliminary overview of aquatic and terrestrial insects collected from the Jinju Formation with approximate estimates for relative abundance of different insect orders is provided.

**Keywords:** fossil insects, Neuroptera, Mesochrysopidae, Lower Cretaceous, Jinju Formation

УДК 565.79

## НОВЫЕ НАХОДКИ ИСКОПАЕМОГО РОДА МУРАВЬЕВ PRIONOMYRMEX MAYR (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, MYRMECIINAE) В ПОЗДНЕЭОЦЕНОВЫХ ЯНТАРЯХ ЕВРОПЫ

© 2020 г. А. Г. Радченко<sup>а, \*</sup>, Е. Э. Перковский<sup>а, b, \*\*</sup>

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

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

\*e-mail: rad@izan.kiev.ua

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

Поступила в редакцию 26.11.2019 г.

После доработки 24.01.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2020 г.

Новый вид ископаемого рода *Prionomyrmex*, *P. gusakovi* sp. nov., описан по трем рабочим особям из балтийского янтаря (поздний эоцен, приабон, 33.9–37.2 Ma). *Prionomyrmex longiceps* Mayr впервые указан для одновозрастного ровенского янтаря (Украина). Даны отличия описанного вида от прочих известных видов рода. Кратко обсуждены основные проблемы систематики и эволюции вымерших представителей подсемейства *Mymecini*.

**Ключевые слова:** муравьи, Formicidae, *Prionomyrmex gusakovi* sp. nov., палеонтология, балтийский, биттерфельдский, ровенский янтаря, систематика, эволюция

DOI: 10.31857/S0031031X20060082

### ВВЕДЕНИЕ

Вымерший род муравьев *Prionomyrmex* был установлен Г. Майром (Mayr, 1868) на основе *P. longiceps* Mayr, 1868, описанного по единственному рабочему из балтийского янтаря. Впоследствии В. Вилер (Wheeler, 1915) изучил девять экземпляров рабочих *Prionomyrmex* из балтийского янтаря (но не голотип!), добавил важные диагностические признаки этого рода, а также впервые описал самца (по единственному экземпляру без брюшка), отнеся его к *P. longiceps*. К сожалению, весь указанный выше материал был утрачен во время Второй мировой войны.

До конца прошлого столетия этот род считали монотипичным, пока Ч. Барони Урбани (Baroni Urbani, 2000) не описал новый вид из балтийского янтаря, *P. janzeni*, очень близкий к *P. longiceps* и отличающийся, главным образом, отсутствием отстоящих волосков на скапусе. Наконец, недавно Г.М. Длусский (2012) описал по отпечатку новый вид, *P. warplei*, из верхнеолигоценовых отложений Ротга в Германии, а не описанный крупный рабочий мирмецины длиной около 20 мм указан из раннеэоценового янтаря Уазы (Франция) (Aria et al., 2011; La Polla et al., 2013).

Первоначально *Prionomyrmex* был помещен в подсемейство *Ponerinae* (Mayr, 1868). Wheeler (1915) также рассматривал этот род в составе по-

нерин, но выделил для него отдельную трибу – *Prionomyrmecini* (sic!), хотя ранее К. Эмери (Emery, 1877) поместил этот род в “группу” *Mymecini*. В. Браун (Brown, 1954) перенес трибу *Prionomyrmecini* в подсемейство *Mymecini*, но Барони Урбани (Baroni Urbani, 2000) возвел трибу *Prionomyrmecini* в ранг подсемейства, одновременно сведя в синонимы к *Prionomyrmex* родовое название *Nothomyrmecia* Clark, 1934; соответственно, название подсемейства *Nothomyrmecinae* он рассматривал в качестве младшего синонима *Prionomyrmecinae*. Г.М. Длусский и К.С. Перфильева (2003), а также Ф. Ворд и С. Брэди (Ward, Brady, 2003) независимо друг от друга вновь перенесли *Prionomyrmex* в подсемейство *Mymecini* и восстановили из синонима родовое название *Nothomyrmecia*. Однако Барони Урбани (Baroni Urbani, 2005) вернулся к своему предыдущему мнению в отношении статуса подсемейства *Prionomyrmecinae* и синонимии *Prionomyrmex* и *Nothomyrmecia*. Наконец, С. Арчибалд с соавт. (Archibald et al., 2006), а позднее Длусский (2012) восстановили “статус-кво”, и в настоящее время *Prionomyrmex* и *Nothomyrmecia* рассматриваются как отдельные роды в составе подсемейства *Mymecini*, с чем мы полностью согласны.

К настоящему времени в литературе указано на находки 13 экз. рабочих и одного самца *P. longiceps*:

голотип, 10 экз., приведенных Вилером, а также фотографии двух экземпляров, размещенные на сайте AntWeb (<https://www.antweb.org/images.do?subfamily=myrmeciinae&genus=prionomyrmex&rank=genus&project=allantwebants>), причем все они были найдены в балтийском янтаре. Кроме того, имеются голотип и паратип *P. janzeni*, а также голотип *P. warpleri*.

Мы изучили пять экземпляров (рабочих) в пяти кусках янтара. Два из них из ровенского и биттерфельдского янтара определены как *P. longiceps* (см. ниже), а три рабочих из балтийского янтара отнесены нами к описываемому ниже виду *P. gusakovi* sp. nov. Ровенский экземпляр – первая находка представителя подсемейства Myrmeciinae на Украине; с учетом *P. longiceps* и еще восьми видов хризидоидов, указанных из ровенского янтара (Martynova et al., 2019; Colombo et al., 2020; Perkovsky et al., 2020), общее число ровенских гименоптер достигло 127 видов. Лишь 64 вида ровенских перепончатокрылых (51%) известны также из балтийского янтара (Perkovsky, 2018).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Один экземпляр (рабочий) *P. longiceps* из ровенского янтара происходит из частной коллекции Н.Р. Хомича (Ровно, Украина) № F-125. Кроме того, в нашем распоряжении имеются фотографии экземпляра (рабочего, без головы) из биттерфельдского янтара (Германия), сделанные Г.М. Длусским в 2003 г. и определенные им как *P. longiceps*. Нами также изучено три рабочих (голотип и два паратипа) *P. gusakovi* sp. nov. Голотип и паратип № 964/1320 описываемого вида хранятся в коллекции Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН, Москва (ПИН), паратип из коллекции К. Грена хранится в Geologisch-Paläontologisches Institut des Universität Hamburg (GPIH; сейчас – Centrum of Natural History, CENAK) (GPIH № 4993, номер коллекции К. Грена 6762).

## СОСТОЯНИЕ ИНКЛЮЗОВ

Голотип *P. gusakovi* виден в латеральном положении, целый экземпляр, но у него отсутствуют антенны; в этом же куске янтара есть рабочий *Lasius* sp. Паратип ПИН, № 964/1320 виден в вентральном положении, целый экземпляр, но по большей части прикрыт трещинами в янтаре; хорошо видны антенны, максиллярные и лабиальные пальцы, прилежащее опушение на вентральной поверхности головы, коксах и петиолюсе сверху, шпоры голеней и коготки лапок; в этом же куске янтара есть рабочий *Dolichoderus* sp. Паратип GPIH № 4993 – целый экземпляр, видно большинство диагностических признаков.

Фотографии сделаны с помощью стереомикроскопа Leica Z16 APO, соединенного с камерой Leica DFC 450, и в дальнейшем обработаны с помощью программы LAS Core software.

Поскольку не все детали строения у разных экземпляров можно измерить, мы измеряли максимально возможные из них с точностью до 0.01 мм: ДГ – длина головы от переднего края клипеуса до середины затылочного края; ШГ – максимальная ширина головы позади глаз; ШЛ – минимальное расстояние между лобными валиками; ШЛЛ – расстояние между внешними краями лобных лопастей; ДС – длина скапуса от вершины до места сочленения с головой; ДГЛ – длина (максимальный диаметр) глаза; ДМД – длина мандибулы; ДМ – длина груди (мезосомы) в профиль, измеряемая по диагонали от места сочленения с головой до заднего края метастеральных лопастей; ВМ – высота груди (мезосомы) в профиль от верхней точки промезонотума перпендикулярно до нижней точки мезоплевр; ШПР – ширина пронотума сверху; ДП – длина петиолюса; ВП – высота петиолюса в профиль; ШП – ширина петиолюса сверху; ДПП – длина постпетиолюса; ВПП – высота постпетиолюса в профиль от высшей до низшей точки, измеряемая перпендикулярно терго-стернальному шву; ШПП – ширина постпетиолюса сверху; Д-IV – длина IV абдоминального сегмента; В-IV – высота IV абдоминального сегмента; ДБ – длина брюшка; ДЗГ – длина задней голени; длина тела вычисляется как сумма длин головы, груди, стебелька и брюшка.

Для удобства восприятия информации мы не приводим здесь сокращения индексов, а подаем соотношение размеров различных структур, например, ДГ/ШГ вместо ИГ.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

ПОДСЕМЕЙСТВО MYRMECIINAE EMERY, 1877

### Род *Prionomyrmex* Mayr, 1868

Типовой вид – *P. longiceps* Mayr, 1868, по монотипии; балтийский янтарь, поздний эоцен.

Диагноз. Рабочие крупные, полиморфные по размерам, длина тела 9.4–14.8 мм. Тело стройное, удлинённое, ноги длинные. Антенны 12-членные, скапус длинный, слегка выступающий за затылочный край головы, жгутик нитевидный, без булавы. Мандибулы длинные, узко-треугольные, жевательный край с серией мелких зубчиков и грубых коротких щетинок. Глаза крупные, расположены примерно посередине или несколько позади середины боковых краев головы. Максиллярные пальцы, по данным Вилера (Wheeler, 1915) и нашим, 6-членные, лабиальные – 4-членные. Следует отметить, что Барони Урбани (Baroni Urbani, 2000) указал для *P. janzeni* формулу пальп 5.2, но не исключил возможности, что ба-

зальные членики могли быть не видны у изученного экземпляра. Петиолюс без передней цилиндрической части и с хорошо развитым, узкозакругленным на вершине узелком. Перетяжка между III и IV абдоминальными сегментами резкая и глубокая. Средние и задние голени с двумя шпорами, простой и гребенчатой. Коготки лапок с дополнительным преапикальным зубцом (см. также: Maug, 1868; Wheeler, 1915; Baroni Urbani, 2000; Длусский, 2012).

Характеристику единственного известного до настоящего времени экземпляра самца этого рода см. у Вилера (Wheeler, 1915, с. 27).

**Видовой состав.** Два вида, *P. longiceps* и *P. janzeni*, из балтийского янтаря; первый из них указан в настоящей работе также из биттерфельдского и ровенского янтарей; *P. warpleri* из верхнеолигоценовых отложений Германии; *P. gusakovi* sp. nov. из балтийского янтаря. Возраст всех указанных янтарей 33.9–37.2 Ма (поздний эоцен, приабон).

**З а м е ч а н и я.** *Prionomyrmex* хорошо отличается от всех известных ископаемых и современных родов муравьев, и наиболее близок к австралийскому эндемику *Nothomyrmecia*. Таксономическое положение и возможные родственные отношения *Prionomyrmex* с другими группами муравьев детально проанализированы в работе Ворда и Брэди (Ward, Brady, 2003).

***Prionomyrmex gusakovi* Radchenko et Perkovsky, sp. nov.**

Табл. VIII, фиг. 1, 2; табл. IX, фиг. 1–4 (см. вклейку)

**Вид назван** в честь В.А. Гусакова, который предоставил нам материал (голотип и паратип) для изучения и впоследствии передал их в ПИН.

**Голотип** – ПИН, № 964/1319, рабочий; этикетка В. Гусакова: “2011 Collection of Viktor Gusakov CVGM № 33AFMP2011”; AntWeb CASENT 0917648; балтийский янтарь, поздний эоцен.

**Описание** (основано на использовании комбинации видимых признаков экземпляров голотипа и паратипов). Голова удлинённая, со слабо выпуклыми боковыми сторонами, закругленными затылочными углами и прямым затылочным краем. Передний край клипеуса выдается в виде приостренной, очень узко закругленной на вершине треугольной лопасти. Лобные валики очень слабо искривлены, достигают уровня нижнего края глаз, лобные лопасти слабо расставлены, лобная площадка четкая. Глаза овальные, расположены немного позади середины боковых краев головы. Глазков у голотипа нет (по крайней мере, они не видны), у паратипа GPIN № 4993 глазки хорошо развиты. Максиллярные пальпы 6-члениковые, лабиальные – 4-члениковые. Членики жгутика антенн удлинённые, более чем в 2 раза длиннее ширины; 1-й членик примерно в

2 раза короче 2-го; 2-й самый длинный, остальные постепенно уменьшаются по длине, но апикальный длиннее каждого из трех предыдущих.

**Грудь** (мезосома) длинная, стройная, пронутом равномерно слабовыпуклый, промезонотальное соединение, по-видимому, подвижное, промезонотальный и метанотальный швы резкие, довольно глубоко вдавленные. Проподеум постепенно дуговидно закруглен, без четкого перехода между верхней и задней поверхностями, с маленькими зубчиками; при этом его верхняя поверхность по длине примерно равна задней. Дыхальца проподеума щелевидные. Передняя поверхность узелка петиолюса очень слабо вогнутая, задняя – слабо выпуклая, вершина довольно узко закругленная. Постпетиолюс (абдоминальный сегмент III) намного массивнее петиолюса, выпуклый, постепенно расширяется кзади, колоколовидный, явно ниже и короче первого сегмента брюшка (IV абдоминального сегмента) и резко отделен от последнего глубокой перетяжкой.

**Все тело и ноги** с многочисленными, довольно длинными, прямыми или слегка искривленными отстоящими или полуотстоящими волосками, скапус с короткими и редкими отстоящими волосками. Кроме того, вся поверхность тела покрыта густым, нежным, шелковистым прилежащим опушением, так что скульптура плохо заметна, но поверхность тела с очень слабой микроскульптурой, слабо блестящая. Цвет тела у инклюзов в янтарях, как правило, является артефактом, но, тем не менее, голотип буровато-серый, один паратип несколько светлее, второй черно-бурый.

**Размеры** в мм: голотип: длина тела 9.4, ДГ 2.28, ДМД 1.86, ДГЛ 0.69, ДМ 4.51, ВМ 1.33, ДБ 3.71, ДП 1.17, ВП 1.01, ДПП 1.35, ВПП 1.45, Д-IV 1.90, В-IV 1.85, ДЗГ 2.86; ДГ/ДГЛ 3.31, ДМД/ДГ 0.81, ДМ/ВМ 3.40, ДП/ВП 1.16, ДПП/ВПП 0.93, ДПП/ДП 1.15, ВПП/ВП 1.43, ДПП/Д-IV 0.73, ВПП/В-IV 0.71. Паратип № 964/1320: длина тела 11.5, ДГ 2.65, ШГ 1.86, ДС 2.39, ДМД 2.23, ДГЛ 0.80, ДЗГ 3.41, длина члеников жгутика антенн от 1-го до 11-го: 0.28, 0.56, 0.48, 0.42, 0.38, 0.35, 0.35, 0.35, 0.34, 0.32, 0.42, ширина всех члеников примерно 0.15; ДГ/ШГ 1.42, ДС/ДГ 0.90, ДС/ШГ 1.22, ДМД/ДГ 0.84, ДГ/ДГЛ 3.33. Паратип GPIN № 4993: длина тела 14.8, ДГ 2.76, ШГ 1.91, ДС 2.39, ДМД 2.23, ДГЛ 0.82, ШЛ 0.74, ШЛЛ 0.85, ДМ 4.82, ВМ 1.48, ДБ 4.66, ДП 1.06, ВП 0.90, ШП 0.80, ДПП 1.48, ВПП 1.80, ШПП 1.86, Д-IV 2.12, В-IV 2.33, ДЗГ 3.55, длина члеников жгутика антенн от 1-го до 11-го: 0.37, 0.69, 0.58, 0.48, 0.42, 0.42, 0.37, 0.32, 0.28, 0.42, ширина всех члеников примерно 0.15–0.16; ДГ/ШГ 1.42, ДС/ДГ 0.86, ДС/ШГ 1.23, ДГ/ДГЛ 3.35, ШЛ/ШГ 0.38, ШЛЛ/ШЛ 1.14, ДМД/ДГ 0.81, ДМ/ВМ 3.25, ДП/ВП 1.18,

ДПП/ВПП 0.82, ДПП/ДП 1.40, ШПП/ШП 1.94, ВПП/ВП 2.00, ДПП/Д-IV 0.70, ВПП/В-IV 0.77.

**С р а в н е н и е.** Габитуально *P. gusakovi* сходен с известными видами из балтийского янтаря, *P. longiceps* и *P. janzeni*, но хорошо отличается от них наличием густого прилежащего опушения на теле. Кроме того, у двух указанных видов верхняя поверхность проподеума явственно длиннее задней, а у *P. gusakovi* они примерно одинаковой длины. Следует отметить, что Вилер (Wheeler, 1915) указал, что у пяти изученных им рабочих *P. longiceps* прилежащего опушения на теле нет, но у одного экземпляра (В 259) из колл. Геологического ин-та в Кенигсберге оно обильное. Вполне логично предположить, что указанный экземпляр должен относиться к *P. gusakovi*. Описанный выше вид отличается от *P. warpleri* соотношением длин 1-го и 2-го члеников жгутика антенн, а также формой клипеуса, передний край которого у последнего вида закругленный, а не приостренный. Более того, возможность конспецифичности ископаемых видов муравьев, разделенных во времени 10 миллионами лет, не слишком вероятна, хотя и не исключена.

**М а т е р и а л.** Помимо голотипа, два паратипа: ПИН, № 964/1320, этикетка В. Гусакова: “1999 Collection of Viktor Gusakov (Russia: Moscow) CVGM, №332AFMPI1999 *Prionomyrmex longiceps* Mayr Eocene Baltic Amber”; AntWeb CASENT № 0917649 (в этом же куске янтаря рабочий *Dolichoderus* sp.); GPIH № 4993, номер коллекции К. Грена 6762; AntWeb CASENT № 0917646; балтийский янтарь.

#### *Характеристика вновь найденных инклюзов Prionomyrmex longiceps*

1) Рабочий, ровенский янтарь: Украина, Ровенская обл., Владимирецкий р-н; хранится в частной коллекции Н.Р. Хомича, Ровенская обл., Украина. Целый экземпляр, виден в верхне-боковом положении слева, но антенн нет (табл. IX, фиг. 5).

Промеры (в мм): длина тела 12.3, ДГ 2.85, ДГЛ 0.85, ДМД 2.25, ДМ 4.95, ШПР 1.20, ДП 1.50, ВП 1.20, ШП 1.20, ДЗГ 3.50; ДГ/ДГЛ 3.35, ДМД/ДГЛ 0.79, ДП/ВП 1.25.

2) Фотография Г.М. Длусского, рабочий, биттерфельдский янтарь; хранится в Museum für Naturkunde Berlin, Germany (MNKB) (бывший Zoological Museum of the Humboldt University, № 12/223). Дефектный экземпляр, виден справа сбоку, отсутствуют голова и большая часть брюшка (табл. IX, фиг. 6). Поскольку головы с антеннами нет, отнесение этого экземпляра к *P. longiceps* несколько условно, он может быть также *P. janzeni*.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Представители *Prionomyrmex* – самые крупные муравьи, найденные в позднеэоценовых янтарях Европы, их размеры колеблются в пределах от 9.5 до почти 15 мм. Длина тела рабочих лишь некоторых янтарных видов из других родов превышает или хотя бы достигает 10 мм, напр., *Paraneuretus tornquisti* Wheeler, 1915 (8–10 мм), *Ponera gracilicornis* Mayr, 1868 (10.5 мм) [в настоящее время он перенесен в род *Pachycondyla* F. Smith, 1858 (Bolton, 1995), однако родовая принадлежность этого вида нуждается в ревизии], *Cataglyphoides constrictus* (Mayr, 1868) (до 10 мм), некоторые виды *Formica* L., 1758 (до 10 мм) (Wheeler, 1915). При этом суммарное количество экземпляров всех этих видов составляет порядка 0.5% от общего количества янтарных муравьев, а число найденных инклюзов собственно *Prionomyrmex* не более 0.1% (Dlussky, Rasnitsyn, 2009). *Prionomyrmex* ранее был известен лишь из балтийского и биттерфельдского янтарей, но мы нашли его также в ровенском янтаре. Более того, один вид из этого рода известен из намного более молодых, олигоценовых отложений (см. ниже).

Плохая представленность *Prionomyrmex* в позднеэоценовых янтарях Европы может объясняться несколькими причинами: их реальной редкостью, малочисленностью семей, образом жизни, а также крупными размерами. Вполне возможно, что все указанные факторы имели место.

Вилер (Wheeler, 1915) на основе особенностей морфологии *Prionomyrmex* (удлиненное тело, антенны и конечности, крупные глаза, мощные длинные мандибулы) полагал, что эти муравьи являются дендробионтами, но, исходя из возможных родственных связей этого рода с современными муравьями, это предположение, скорее всего, ошибочно (см. также: Archibald et al., 2006).

В настоящее время общепринято отнесение *Prionomyrmex* к подсемейству *Murmeziinae*, которое включает два современных рода – *Murmesia* Fabricius, 1804 и *Nothomyrmecia* – распространенные в Австралии, на Тасмании и в Новой Каледонии. Все известные виды этих родов характеризуются достаточно низким уровнем социальной организации с населением гнезд от нескольких сотен до 1–2 тыс. рабочих, причем гнезда они сооружают в земле, фуражируют поодиночке на почве и в подстилке, но могут подниматься по стволам деревьев для сбора пади, нектара и охоты на мелких беспозвоночных (Taylor, 1978; Hölldobler, Wilson, 1990). Более того, сходное строение тела и конечностей отмечено у многих представителей современных родов, сооружающих гнезда в почве (напр., *Cataglyphis* F. Foerster, 1859, *Ocymyrmex* Emery, 1886, ряд *Aphaenogaster* Mayr, 1853 и др.). То есть, можно предположить, что представители *Prionomyrmex* также вели

наземный образ жизни, их семьи были невелики, что, наряду с крупными размерами, обусловило их нечастое попадание в смолу и далее в янтарь.

В подсемейство *Мургмесиінае* в настоящее время включен, помимо указанных выше рецентных родов, целый ряд ископаемых: *Prionomyrmex*, *Archimyrmex* Cockerell, 1923, *Avitomyrmex* Archibald, Cover et Moreau, 2006, *Macabeemyrma* Archibald, Cover et Moreau, 2006, *Ypresiomyrma* Archibald, Cover et Moreau, 2006, а также морфотаксон *Мургмесиітес* Archibald, Cover et Moreau, 2006; кроме того, род *Propalosoma* Dlussky et Rasnitsyn, 1999, первоначально отнесенный к семейству *Rhopalosomatidae*, недавно перенесен в подсемейство *Мургмесиінае* (Archibald et al., 2018). Все указанные выше ископаемые роды (кроме *Prionomyrmex* и *Ypresiomyrma*) были найдены только в ранне- и среднеэоценовых отложениях. Следует отметить, что Длусский (2012) высказал определенные сомнения в принадлежности последних четырех таксонов к мирмециинам и указал, что по соотношению размеров III и IV абдоминальных сегментов, относительной длине мандибул и жилкованию крыльев эти муравьи занимают промежуточное положение между современными *Мургмесиінае* и *Poneromorpha*. На наш взгляд, эти выводы скорее относятся к мирмециинам с двучлениковым стебельком, но по комплексу прочих признаков они, как и *Nothomyrmecia*, могут относиться к подсемейству *Мургмесиінае*. Продолжение дискуссии по этому вопросу выходит далеко за рамки настоящей статьи, но даже если Длусский прав, то можно предположить, что указанные роды могут представлять промежуточное звено между понероидами и мирмециинами.

*Nothomyrmecia* и *Мургмесиіа* отличаются друг от друга, помимо прочего, очень важным с эволюционно-морфологической точки признаком: у первого рода стебелек одночлениковый, а у второго – двучлениковый. При этом одночлениковый стебелек, вне всякого сомнения, следует считать плезиоморфным состоянием не только для *Nothomyrmecia*, но и для всех муравьев, в том числе ископаемых.

Подобное принципиальное отличие характерно и для ископаемых мирмециин: стебелек у *Archimyrmex* и *Prionomyrmex* двучлениковый, а у *Ypresiomyrma*, *Avitomyrmex*, *Macabeemyrma*, *Propalosoma* и *Мургмесиітес* – одночлениковый.

К настоящему времени к роду *Archimyrmex* относят четыре вида: один из США (Колорадо, свита Грин Ривер, средний–поздний ипр, примерно 48.5–53 Ma), два из Аргентины (свита Вентана, рюпель–бурдигал, около 20–34 Ma), и один из Германии (Мессель, поздний ипр, 48 Ma).

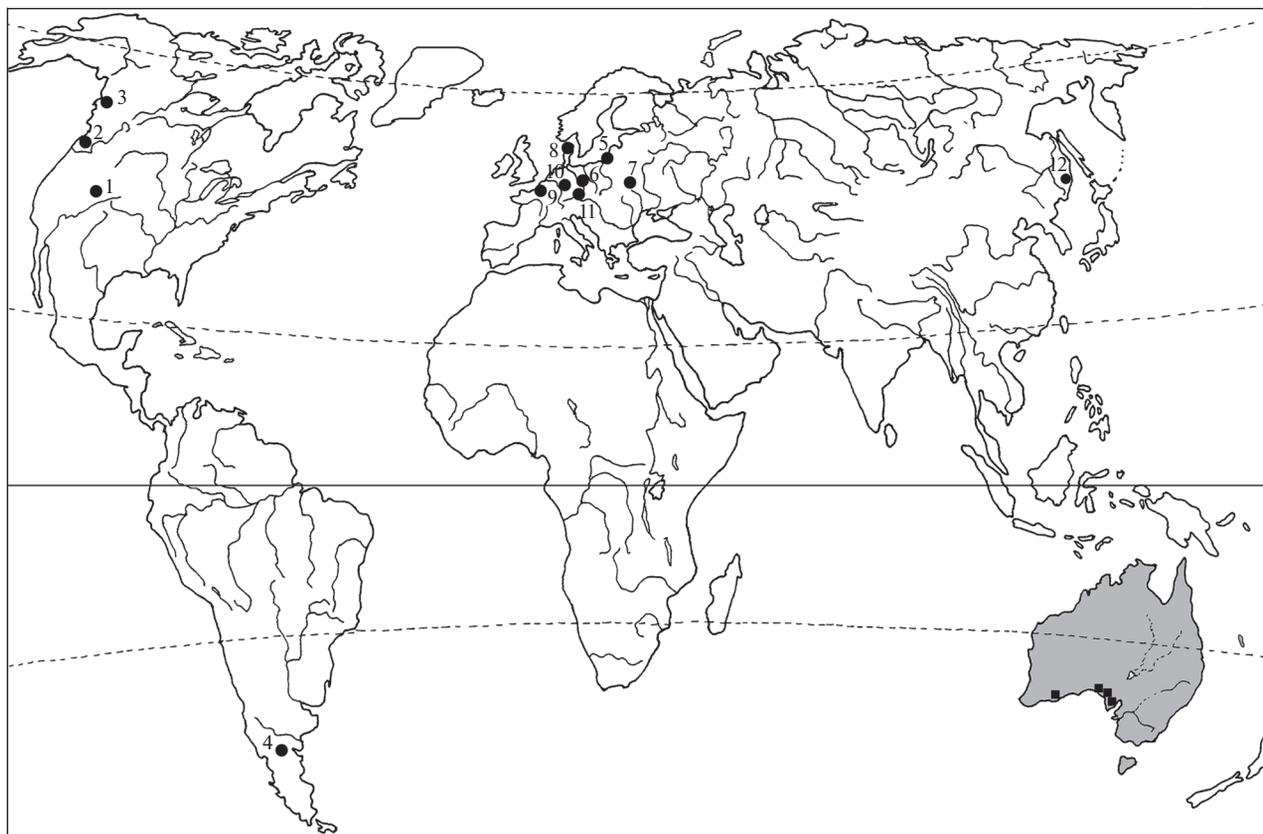
Аргентинские муравьи заслуживают отдельно обсуждения. Во-первых, этими двумя видами ограничивается список ископаемых мирмециин,

описанных из Южной Америки (Petrulevičius, Martins-Neto, 2000). Во-вторых, долгое время мирмекологи в своих построениях исходили из раннепалеоэоценового возраста этих муравьев (Длусский, Федосеева, 1988; Перфильева, 2015). Однако, как и у муравьев сахалинского янтаря (Radchenko, Perkovsky, 2016), возраст патагонских муравьев оказался гораздо моложе палеоэоценового.

*Archimyrmex piatnitzkyi* (Viana et Haedo Rossi, 1957) (первоначально описан в роде *Ameghinoia* Viana et Haedo Rossi) был найден в аргентинской провинции Рио Negro (свита Вентана), а *A. smekali* (Rossi de Garcia, 1983) (первоначально описан в роде *Polanskiella* Rossi de Garcia) – в сравнительно близком местонахождении *Confluencia*, возраст которого точно неизвестен (Petrulevičius, Popov, 2014). Возраст свиты Вентана долго считали среднеэоценовым, но недавние геологические исследования установили, что она намного моложе, хотя ее возраст и определяется в довольно широких пределах, от раннего олигоцена до раннего миоцена (рюпель–бурдигал) (Bechis et al., 2014; Encinas et al., 2018).

В раннем эоцене в Северной Америке подсемейство *Мургмесиінае* было представлено шестью родами (Archibald et al., 2018), но все они там вымерли к началу среднего эоцена – по крайней мере, более поздние находки к настоящему времени неизвестны. В то же время, патагонские мирмециины моложе примерно на 15 млн лет, и их принадлежность к роду *Archimyrmex* вызывает определенные сомнения, особенно *A. piatnitzkyi* с узелком на петиолусе, однако для решения вопроса о систематическом положении *A. piatnitzkyi* и *A. smekali* необходима ревизия типовых экземпляров и накопившихся за последние десятилетия новых находок этих видов.

*Ypresiomyrma* включает четыре вида: один из Дании [диатомиты о-ва Фур (“Mo Clay”), свиты Ольст и Фур, самый ранний ипр, т.е., близко к границе эоцена и палеоэоцена, примерно 54.5–56 Ma], два из Канады (Британская Колумбия, *Okanagan*, Мак-Аби; средний ипр, 52–53 Ma) и один из Биамо [Приморский край, поздний эоцен, позже балтийского янтаря и его аналогов (Dlussky et al., 2015)]. Представители родов *Avitomyrmex*, *Macabeemyrma* и морфотаксона *Мургмесиітес* включают семь видов и один неопределенный отпечаток, и также найдены в *Okanagan* на территории Британской Колумбии (Макаби, Хорсфлай Ривер и Фолкленд) (Archibald et al., 2006; Длусский, 2012; возраст Фолкленд – 50.5 Ma; С. Арчибальд, личн. сообщ.); единственный вид *Propalosoma* и один неопределенный отпечаток *Мургмесиітес* найдены в еще одном местонахождении на территории *Okanagan*, местонахождении Републик (штат Вашингтон, поздний ипр, около 50 Ma; Wolfe et al., 2003) (рис. 1).



**Рис. 1.** Карта распространения современных и вымерших родов Мургмесиінае. Серый тон – ареал рода Мургмесіа; квадраты – точки находок *Nothomyrmecia tasgors*; точки – местонахождения ископаемых родов: 1 – США, Колорадо, Грин Ривер, ранний эоцен; 2 – США, Вашингтон, Републик, ранний эоцен; 3 – Канада, Британская Колумбия, Ма-каби, ранний эоцен; 4 – Аргентина, Патагония, свита Вентана, олигоцен–ранний миоцен; 5–7 – соответственно бал-тийский, саксонский и ровенский янтари, поздний эоцен; 8 – Дания, о. Фур, ранний эоцен; 9 – Франция, янтарь Уа-зы, ранний эоцен; 10 – Германия, Гессен, Мессель, ранний эоцен; 11 – Германия, Бавария, Ротт, поздний олигоцен; 12 – Россия, Приморский край, Большая Светловодная (Биамо), поздний эоцен.

Таким образом, ископаемые мирмециины с одночлениковым стебельком в целом несколько древнее, чем с двучлениковым: 34–56 Ма против 23–53 Ма, причем только виды из Грин-Ривер и Месселя старше приабона, в то время как лишь приморский вид *Ypresiomyrma* сравним по возрасту с представителями *Prionomyrmex*, найденными в позднеэоценовых янтарях Европы (приабон, 35–38 Ма) и в верхнеолигоценных отложениях Германии (Бавария, Ротт). Длусский (2012, с. 68) с ошибочной ссылкой на Г. Лютца (Lutz, 1997) указал возраст последних отложений как “поздний олигоцен, аквитан, 29–30 млн лет”, однако по более современным данным, их возраст 23–24 Ма (поздний олигоцен, хаттский ярус) (Böhme, 2003).

Филогенетическая схема мирмециин Ворда и Брэди (Ward, Brady, 2003) имеет такой вид: ((*Archimyrmex* + *Nothomyrmecia*) + *Prionomyrmex*) + *Myrmecia*. Безусловно, она построена на основе компьютерного кладистического анализа с использованием многих признаков, но показывает,

что подобный анализ, без оценки эволюционно-морфологического значения признаков и возможностей формирования тех или иных структур, вызывает ряд вопросов. Так, трудно объяснить с эволюционной точки зрения сближение *Archimyrmex* с *Nothomyrmecia*, хотя у первого стебелек двучлениковый, а у второго – одночлениковый (см. также: Длусский, Федосеева, 1988). Более адекватная, на наш взгляд, филогенетическая схема представлена в работе Арчибалда с соавт. (Archibald et al., 2006), в которой *Nothomyrmecia* формирует одну кладу с описанными ими ископаемыми родами с одночлениковым стебельком (*Ypresiomyrma*, *Avitomyrmex*, *Macabee-myrmex* и *Myrmeciites*), сестринскую по отношению к *Prionomyrmex*, а вместе они формируют кладу, сестринскую к *Myrmecia*, но *Archimyrmex* не был включен в анализ.

Ворд и Брэди (Ward, Brady, 2003) предполагали, что подсемейство Мургмесиінае сформировалось в южном полушарии (в Гондване) в конце мелового периода, а затем *Nothomyrmecia* и *Мур-*

месия проникли в Австралию, а *Prionomyrmex* – в Европу (Лавразию). Однако с учетом находок ряда новых ископаемых родов мирмециин в Сев. Америке и Европе (см. выше), Арчибалд с соавт. (Archibald et al., 2006) выдвинули иную, вполне обоснованную гипотезу, с которой мы можем согласиться: они полагали, что местом возникновения мирмециин была Лавразия. Определенным подтверждением этому могут служить как наши находки *Prionomyrmex* в позднеэоценовых янтарях Европы, а особенно находки новых видов *Archimyrmex* и *Prionomyrmex* в нижнеэоценовых и верхнеолигоценых отложениях Германии (Длусский, 2012).

Детальное освещение вопроса о возможных филогенетических отношениях ископаемых и современных представителей подсемейства *Myrmeciinae* выходит далеко за рамки настоящей статьи. Однако можно предположить, что таксоны с одночлениковым стебельком могут быть предковыми по отношению к таковым с двучлениковым стебельком (см. также: Archibald et al., 2006).

Длусский и Перфильева (2003) привели аргументы в пользу того, что *Archimyrmex* мог быть потенциальным предком *Myrmecia*, но полагали, что не мог быть предком *Prionomyrmex*, хотя не привели достаточных аргументов для последнего мнения. На наш взгляд, на основе морфологии, времени нахождения и палеогеографических данных можно предположить, что *Archimyrmex* мог быть потенциальным предком *Prionomyrmex*. Наконец, вполне можно согласиться с мнением Длусского и Перфильевой (2003) о том, что различные направления в специализации формы головы, строения клипеуса, мандибул, петиолюса не позволяют рассматривать *Prionomyrmex* в качестве потенциального предка *Myrmecia*.

Таким образом, *Prionomyrmex* мог возникнуть не позднее среднего эоцена на территории современной Европы, и впоследствии вымер, не оставив потомков.

\* \* \*

Мы глубоко признательны покойному Г.М. Длусскому за предоставленную ранее фотографию экземпляра *P. longiceps*; мы благодарны также В.А. Гусакову (Звездный городок, Московская обл.), Н.Р. Хомичу (Ровно, Украина) и С. Gröhn (Гамбург, Германия) за предоставленный в наше распоряжение материал, К.С. Перфильевой (Московский государственный ун-т им. М.В. Ломоносова) за обсуждение, а также Е.В. Мартыновой (Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев) за изготовление фотографий типовых экземпляров.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Длусский Г.М. Новые ископаемые муравьи подсемейства *Myrmeciinae* (Hymenoptera, Formicidae) из Германии // Палеонтол. журн. 2012. № 3. С. 65–69.
- Длусский Г.М., Перфильева К.С. Палеогеновые муравьи рода *Archimyrmex* Cockerell, 1923 (Hymenoptera, Formicidae, *Myrmeciinae*) // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 40–49.
- Длусский Г.М., Федосеева Е.Б. Происхождение и ранние этапы эволюции муравьев (Hymenoptera: Formicidae) // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 70–144.
- Перфильева К.С. Диагностические признаки жилкования крыльев в подсемействе *Myrmeciinae* (Hymenoptera, Formicidae) и их эволюция // Зоол. журн. 2015. Т. 94. № 10. С. 1179–1189.
- Archibald S.B., Cover S.P., Moreau C.S. Bulldog ants of the Eocene Okanagan Highlands and history of the subfamily (Hymenoptera: Formicidae: *Myrmeciinae*) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 2006. V. 99. № 3. P. 487–523.
- Archibald S.B., Rasnitsyn A.P., Brothers D.J., Mathewes R.W. Modernisation of the Hymenoptera: ants, bees, wasps, and sawflies of the early Eocene Okanagan Highlands of western North America // Canad. Entomol. 2018. V. 150. P. 205–257.
- Aria C., Perrichot V., Nel A. Fossil Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae) in Early Eocene amber of France // Zootaxa. 2011. V. 2870. P. 53–62.
- Baroni Urbani C. Rediscovery of the Baltic amber ant genus *Prionomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae) and its taxonomic consequences // Ecl. Geol. Helv. 2000. V. 93. P. 471–480.
- Baroni Urbani C. Phylogeny and biogeography of the ant subfamily *Prionomyrmecinae* (Hymenoptera, Formicidae) // Ann. Mus. Civ. St. Natur. Genova. 2005. T. 96. P. 581–595.
- Bechis F., Encinas A., Concheyro A. et al. New age constraints for the Cenozoic marine transgressions of northwestern Patagonia, Argentina (41–43 S): Paleogeographic and tectonic implications // J. South Amer. Earth Sci. 2014. V. 52. P. 72–93.
- Böhme M. The Miocene climatic optimum: evidence for ectothermic vertebrates of Central Europe // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2003. V. 195. P. 389–401.
- Bolton B. A new general catalogue of the ants of the World. Cambridge-L.: Harvard Univ. Press, 1995. 504 p.
- Brown W.L. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae // Ins. Soc. 1954. T. 1. P. 21–31.
- Colombo W.D., Gobbi F.T., Perkovsky E.E., Azevedo C.O. Synopsis of the fossil *Pristocerinae* (Hymenoptera, Bethyliidae), with description of two new genera and species from Burmese, Taimyr, Baltic and Rovno ambers // Histor. Biol. 2020. 17 p. [online only].  
<https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1733551>
- Dlussky G.M., Rasnitsyn A.P. Ants (Insecta: Vespida: Formicidae) in the Upper Eocene amber of Central and Eastern Europe // Paleontol. J. 2009. V. 43. № 9. P. 1024–1042.
- Dlussky G.M., Rasnitsyn A.P., Perfilieva K.S. The ants (Hymenoptera: Formicidae) of Bol'shaya Svetlovodnaya (Late Eocene of Sikhote-Alin, Russian Far East) // Caucas. Entomol. Bull. 2015. V. 11. № 1. P. 131–152.

- Emery C.* Saggio di un ordinamento naturale dei Mirmicidae e considerazioni sulla filogenesi delle formiche // *Boll. Soc. Entomol. Ital.* 1877. T. 9. P. 67–83.
- Encinas A., Folguera A., Bechis F. et al.* The Late Oligocene–Early Miocene marine transgression of Patagonia // *The Evolution of the Chilean–Argentinean Andes* / Eds. Folguera A., Contreras Reyes E., Heredia N. et al. Springer, 2018. P. 443–474.
- Hölldobler B., Wilson E.O.* *The Ants.* Cambridge–L.: Harvard Univ. Press, 1990. 732 p.
- La Polla J.S., Dlussky G.M., Perrichot V.* Ants and the Fossil Record // *Ann. Rev. Entomol.* 2013. V. 58. P. 609–630.
- Lutz H.* Taphozöosen terrestrischer Insekten in aquatischen Sedimenten – ein Beitrag zur Rekonstruktion des Paläoenvirons // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 1997. Bd 203. H. 2. S. 173–210.
- Martynova K.V., Perkovsky E.E., Olmi M., Vasilenko D.V.* New records of Upper Eocene chrysidoid wasps (Hymenoptera: Chrysididae) from basins of Styr and Stokhod rivers (Rovno amber) // *Paleontol. J.* 2019. V. 53. № 10. P. 998–1023.
- Mayr G.L.* Die Ameisen des Baltischen Bernstein. Königsberg, 1868. S. 1–102 (Beitr. Naturk. Preuss. Bd 1).
- Perkovsky E.E.* Only a half of species of Hymenoptera in Rovno amber is common with Baltic amber // *Vestn. Zool.* 2018. V. 52. № 5. P. 353–360.
- Perkovsky E.E., Olmi M., Vasilenko D.V. et al.* The first species of *Bocchus* Ashmead (Hymenoptera: Dryinidae) from Upper Eocene Rovno amber: *B. schmalhauseni* sp. nov. // *Zootaxa.* 2020.
- Petrulevičius J.F., Martins-Neto R.G.* Checklist of South American Cenozoic insects // *Acta Geol. Hispan.* 2000. V. 35. P. 135–147.
- Petrulevičius J.F., Popov Y.A.* First fossil record of Discocephalinae (Insecta, Pentatomidae): a new genus from the middle Eocene of Rio Pichileufu, Patagonia, Argentina // *ZooKeys.* 2014. V. 4422. P. 23–33.
- 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.
- Taylor R.W.* *Nothomyrmecia macrops*: a living-fossil ant re-discovered // *Science.* 1978. V. 201. P. 979–985.
- Ward P.S., Brady S.G.* Phylogeny and biogeography of the ant subfamily Myrmeciinae // *Invertebr. Syst.* 2003. V. 17. P. 361–368.
- Wheeler W.M.* The ants of the Baltic Amber // *Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg.* 1915. Bd 55. S. 1–142.
- Wolfe J.A., Gregory-Wodzicki K.M., Molnar P., Mustoe G.* Rapid uplift and then collapse in the Eocene of the Okanagan? Evidence from paleobotany [(abstr.) no. 533]. Geological Association of Canada/Mineralogical Association of Canada/Society Economic Geologists, Joint Annual Meeting. 2003. Abstracts 28. CDROM.

### Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1, 2. *Prionomyrmex gusakovi* sp. nov., голотип ПИН, № 964/1319, рабочий: 1 – тело, верхне-боковой вид; 2 – мезосома и стебелек, вид сбоку; балтийский янтарь

### Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–4. Рабочие *Prionomyrmex gusakovi* sp. nov.: 1, 2 – экз. ПИН, № 964/1320: 1 – тело, вид снизу; 2 – голова и антенна, вид снизу; 3, 4 – экз. ГРИН № 4993: 3 – тело, вид сбоку; 4 – голова, вид сбоку; балтийский янтарь. Фиг. 5, 6. Рабочие *Prionomyrmex longiceps* Mayr, 1868: 5 – экз. № F-125, тело, верхне-боковой вид, ровенский янтарь; 6 – экз. MNKB № 12/223, мезосома и стебелек, вид сбоку, биттерфельдский янтарь.

## New Records of the Fossil Ant Genus *Prionomyrmex* Mayr (Hymenoptera, Formicidae, Myrmeciinae) from Late Eocene European Ambers

A. G. Radchenko, E. E. Perkovsky

The new species from the extinct genus *Prionomyrmex*, *P. gusakovi* sp. nov., is described based on three workers from the Baltic amber (Late Eocene, Priabonian stage, 33.9–37.2 Ma). *Prionomyrmex longiceps* Mayr is recorded for the first time from the coeval Rovno amber (Ukraine). The differences of the described species from other known species of the genus are given. The main problems of the systematic and evolution of extinct members of the subfamily Myrmeciinae are briefly discussed.

**Keywords:** ants, Formicidae, *Prionomyrmex gusakovi* sp. nov., palaeontology, Baltic amber

УДК 565.762.19:551.762.3/763.1(571.54)

## НОВАЯ НАХОДКА АГИРТИД (COLEOPTERA, AGYRTIDAE) ИЗ НИЖНЕМЕЛОВОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ХАСУРТЫ

© 2020 г. О. Д. Стрельникова<sup>а, \*</sup>, Е. В. Ян<sup>а, \*\*</sup>, Д. В. Василенко<sup>а, б</sup>

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

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

\*e-mail: ol.strelnikova@mail.ru

\*\*e-mail: yan-e@mail.ru

Поступила в редакцию 25.11.2019 г.

После доработки 21.01.2020 г.

Принята к публикации 21.01.2020 г.

Из Западного Забайкалья по прямому и обратному отпечаткам описан первый ископаемый моно-типический род подсемейства Necrophilinae (Coleoptera, Agyrtaidae), *Palaeonecrophilus buryaticus* gen. et sp. nov. из нижнемелового местонахождения Хасурты. Жук сходен с современными некрофили-нами выемчатыми верхними члениками антенн и широкими уплощенными краями пронотума. От-личается от них сильно выступающими вперед передними углами пронотума и косым расположе-нием метанэпистернов. От представителей рода *Necrophilus* также отличается расставленными пе-редними тазиками, между которыми имеется вырост. Сделано предположение о питании *Palaeonecrophilus* падалью, подобно современным *Necrophilus* и *Zeanecrophilus*.

**Ключевые слова:** Coleoptera, Agyrtaidae, Necrophilinae, *Palaeonecrophilus*, Забайкалье, жуки, нижний мел, новый таксон, ископаемые насекомые

**DOI:** 10.31857/S0031031X20060094

### ВВЕДЕНИЕ

Семейство Agyrtaidae принадлежит самому бо-гатому по числу видов среди жуков надсемейству стафилиноидов (Coleoptera, Staphyliinoidea), чьи возможные представители известны уже с позд-него триаса (Chatzimanolis et al., 2012; Fikaček et al., 2019). К стафилиноидам относятся семь се-мейств, более 78 тысяч современных видов и по-рядка 650 ископаемых (Grebennikov, 2016; New-тон, 2017). По сравнению с некоторыми другими группами Staphyliinoidea, агиртиды представляют собой небольшое семейство, включающее в себя три подсемейства, восемь современных родов и 72 вида (Newton, 2016). Находка детально сохра-нившегося *Palaeonecrophilus* gen. nov. приобретает дополнительную значимость, поскольку в по-следних филогенетических работах агиртидам приписывают базальное положение среди всех остальных семейств Staphyliinoidea (Arnett, Thom-ас, 2000; Newton, 2016). Проверка этих результа-тов, полученных, в основном, путем кладистиче-ского анализа, на реальном ископаемом материа-ле кажется весьма перспективной.

Современные Agyrtaidae распространены пре-имущественно в Голарктике, кроме двух видов, известных из Новой Зеландии. Они встречаются как в теплом тропическом климате Восточной

Азии и Мексики, так и в холодном климате, в частности, на больших высотах по верхней грани-це распространения лесов; их ареалы часто дизь-юнктивны. Представители этого семейства пита-ются различными разлагающимися субстратами: падалью, навозом, гниющими плодовыми телами грибов, водорослевыми выбросами, однако часть видов употребляет в пищу листву, цветы; наряду с этим, есть и хищные формы (Newton, 2016).

Ископаемые Agyrtaidae малочисленны; кроме того, принадлежность многих видов, включен-ных в это семейство, требует проверки. На дан-ный момент с уверенностью к Agyrtaidae можно отнести только один вид *Ponomarenkia parva* Ponomarenko, 1990 из мезозоя и два вида из кай-нозоя: *Ipelates kerneggeri* Perkovsky, 2005 из бал-тийского янтаря и *I. weitshati* Perkovsky, 2007 из саксонского янтаря (Пономаренко, Рывкин, 1990; Перковский, 2001, 2005, 2007). Возможны-ми представителями семейства, требующими пе-реизучения, также являются: среднеюрский вид *Mesecanus lintouensis* Lin, 1985 из провинции Ань-хой, Китай (Lin, 1985; Newton, 1997; Perkovsky, 1999), *Mesagyrtes communis* Ponomarenko, 1977 из юры Бурятии (Пономаренко, 1977; Newton, 1997; Perkovsky, 1999), раннемеловые китайские виды *Sinosilphia punctata* Hong et Wang, 1990 из провин-

ции Шаньдун (Hong, Wang, 1990) и *Prosilpha nigrita* Hong, 1982 из Ганьсу (Newton, 1997; Toussaint, Condamine, 2016), *Eosilphites decoratus* Haupt, 1950 из эоцена Германии (Haupt, 1950), *Miosilpha necrophiloides* Wickham, 1912 и *Agyrtes primoticus* Scudder, 1900 из верхнеолигоценового местонахождения Флориссант, Колорадо (Scudder, 1900; Newton, 1997). Из представителей рецентной фауны в ископаемом состоянии известен жук *Pteroloma forstromii* Gyllenhal, 1810 из плейстоцена Гренландии (Vöcher, 1995).

Фауна жуков местонахождения Хасурты (Бурятия) представлена тремя подотрядами: Archostemata, Aderphaga и Polyphaga. Из 20-ти определенных семейств Archostemata представлены всего двумя семействами (Jugodidae и Cupedidae) и составляют 4.2% от общего числа остатков жуков. Полифаги, напротив, демонстрируют большое разнообразие и представлены 14-ю семействами (около 40% от общего количества жуков) (Стрельникова, 2019; Yan et al., 2020). Большое разнообразие полифаг, в сравнении с низким — архостемат, характерно для фауны позднемезозойских местонахождений, таких как, например, Байса (Западное Забайкалье), где архостематы представлены всего одним семейством, что составляет около 4% от всех жуков (Пономаренко, 1983; Пономаренко, 2002), и указывает на соответствующий возраст исследуемого местонахождения. Позднемезозойский возраст подтверждается и геологическими данными (Скобло и др., 2001).

Хасуртинский образец представляет собой первую находку ископаемых Necrophilinae. Прочие Agyrtidae были определены в одно из двух других современных подсемейств, либо описывались как имеющие неясное систематическое положение. Находка *Palaeonecrophilus* gen. nov. подтверждает, что некрофилины возникли не позднее раннего мела. Детали строения описываемого жука показывают, что в целом мезозойский представитель Necrophilinae очень мало отличается от своих современных родственников. Следовательно, такая ключевая апоморфия подсемейства, как видоизмененные параметры эдеагуса, сформировалась уже в это время. Это подтверждает ранее высказанные теории о древности группы, сделанные в основном на современном материале (Newton, 1997). Современные некрофилины очень сходны друг с другом по своей биологии. Их привлекают гниющие плодовые тела грибов, навоз, падаль, в частности, мертвые улитки и пр., которые являются кормом и для взрослых, и для личинок. Отмечено, что некоторые представители активны в ночное время (Newton, 1997). Можно предположить, что найденный раннемеловой жук по образу жизни был сходен с современными родственниками, т.е., был связан с разлагающимися субстратами на стадии личинки и имаго.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для этой работы послужили позитивный и негативный отпечатки жука ПИН, № 5026/1934 (рис. 1) из местонахождения Хасурты, Западное Забайкалье, Бурятия, Закаменский р-н, окрестности хут. Хасурты (25 км на восток от Закаменска), N 50°21', E 103°37' (Скобло и др., 2001). Типовой материал хранится в лаб. артропод Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН в Москве.

На 2020 г. в Хасурты собрано чуть больше 6 тыс. остатков насекомых. Coleoptera — один из самых многочисленных отрядов по числу находок: всего найдено 482 экз. Таким образом, жуки занимают четвертое место (7.8%) среди всех известных оттуда отрядов, после Hymenoptera (12.2%), Homoptera (13.4%) и Diptera (41%).

Образцы были изучены под бинокляром МБС-10 без спирта и смоченными 95% этанолом. Фотографии сделаны с использованием бинокляра Leica M165C, камеры Leica DFC 420 и программы Leica Application Suite. Результирующее изображение из нескольких фотографий с частичной фокусировкой получено в программе Helicon Focus. Рисунки по фотографиям выполнены в программе Corel Draw X8. Условные обозначения: сплошные линии — границы склеритов и частей тела, борозды; пунктирные линии — неясные границы склеритов, частей тела и борозд, места повреждения отпечатка.

Образец отпрепарирован с помощью препаративных игл, сделанных из заточенного круглого или трехгранного надфиля и игл одноразовых медицинских шприцов.

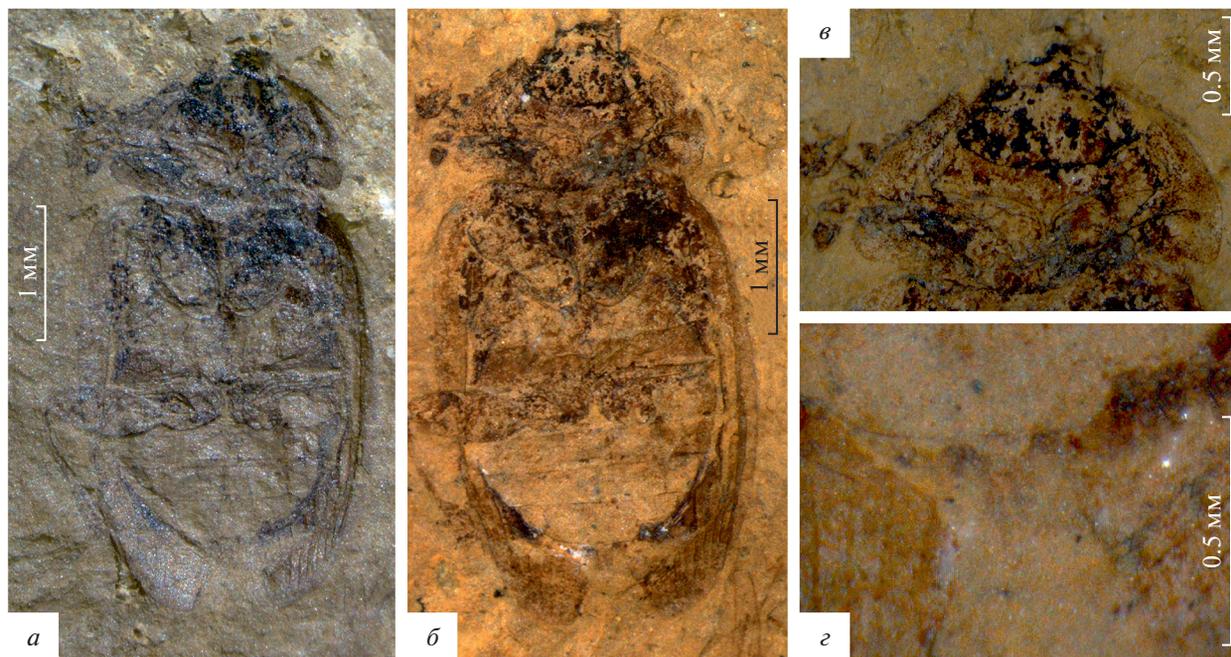
Авторы выражают благодарность Дж. Лоренсу и А. Ньютоу за помощь в определении образца. Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 18-04-00322.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### О Т Р Я Д COLEOPTERA

#### СЕМЕЙСТВО AGYRTIDAE MULSANT, 1844

*Palaeonecrophilus* gen. nov. помещен в данное семейство на основе наличия следующих признаков: 11-сегментная антенна с пятичлениковой рыхлой булавой без редуцированного восьмого антенномера, преапикальные членики булавы с тонкими бороздками, отделяющими вероятные поля сенсилл; надкрылья без усеченных вершин, с 9–10 бороздками, эпиплевра хорошо развита; передние тазиковые впадины открытые, средние и задние тазики смежные; ноги длинные и тонкие, бедра выходят за боковой край брюшка; эдеагус крупный, сильно склеротизованный, с редуцированными параметрами.



**Рис. 1.** *Palaeonecrophilus buryaticus* sp. nov., голотип ПИН, № 5026/1934: *a* — общий вид; *б* — фото образца, смоченного спиртом; *в* — детали строения головы и пронотума; *г* — эдеагус.

ПОДСЕМЕЙСТВО NECROPHILINAE NEWTON, 1997

Принадлежность к *Necrophilinae* установлена по выемчатым апикальным антенномерам и широко-уплощенным краям пронотума.

**Род *Palaeonecrophilus* Strelnikova,  
Yan et Vasilenko, gen. nov.**

Название рода от *palaios* греч. — древний и рода *Necrophilus*.

Типовой вид — *Palaeonecrophilus buryaticus* sp. nov.

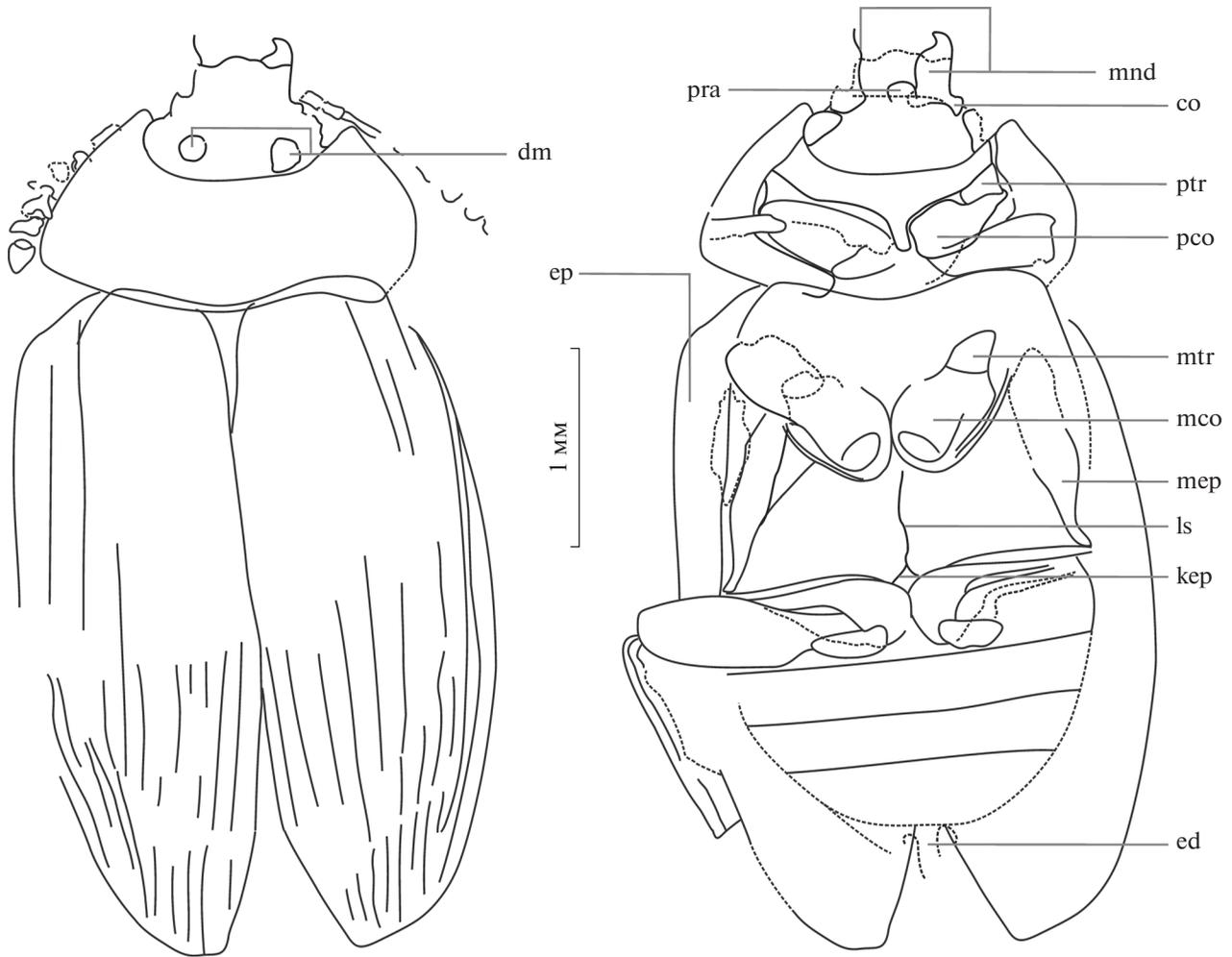
**Диагноз.** Мелкие удлинено-овальные жуки. Голова с парой дорсальных бугров в районе лба, расположенных ближе к глазам, чем друг к другу (у современных агиртид долгое время интерпретировались как глазки, что не подтвердилось в дальнейших исследованиях). Антенны в 3.4 раза длиннее головы без учета длины мандибул, 11-члениковые с рыхлой булавой, состоящей как минимум из 5 члеников; членики обратнотрапециевидные, вырезанные, увеличиваются в размерах к вершине. Мандибулы крупные, не короче головы, с широкой базальной областью, крупными кондилусами и острыми изогнутыми вершинами. Глаза удлинено-овальные, с прямым внутренним краем, слабо выступающие по бокам головы. Прементум небольшой, почти квадратный.

Пронотум сильно поперечный, расширяется кзади. Его уплощенные края широкие, цельные, не уже 3/5 его максимальной ширины на заднем крае, передний край частично закрывает основа-

ние головы. Надкрылья равномерно сужаются к вершине, с 10 точечными бороздами, которые свободно впадают в вершину надкрылья, не сливаясь у вершины между собой. Широкие эпиплевры практически не сужаются в базальной половине длины надкрыльев. Передние тазиковые впадины открытые, передние тазики сильнопоперечные, с крупными трохантинами. Межтазиковый отросток простернума доходит до середины длины передних тазиков. Средние тазики овально-шаровидные, смежные. Мезотрохантинные большие, вытянутые. Продольный шов на метавентрите присутствует, катэпистернальный (поперечный) шов практически незаметен, просматривается лишь в районе заднего отростка метавентрита. Задние тазики поперечные, смежные. Задние вертлуги крупные, овальные. Задние бедра расширяются к скошенной вершине и несколько выступают за край тела, задние голени не короче бедер, с продольным килем по всей длине. Эдеагус сильно склеротизованный, с редуцированными параметрами, на отпечатке просматривается на границе четвертого и пятого видимых брюшных стернитов.

**Видовой состав.** Типовой вид.

**Сравнение.** Отличается от современных *Necrophilinae* сильно выступающими вперед передними углами пронотума и косым расположением метанэпистернов. От представителей рода *Necrophilus* отличается также расставленными передними тазиками, между которыми имеется вырост.



**Рис. 2.** *Palaeonecrophilus buryaticus* sp. nov., голотип ПИН, № 5026/1934: *a* – рисунок-интерпретация дорсальной стороны, *б* – рисунок-интерпретация вентральной стороны. Обозначения: dm – дорсальные бугры, mnd – мандибула, co – кондилус, pra – прементум, ptr – протрохантин, mtr – мезотрохантин, pco – передний тазик, mco – средний тазик, ls – продольный шов, kep – катэпистернальный шов, mep – метанэпистерн, ed – эдеагус, ep – эпиплевра.

**З а м е ч а н и я.** Степень склеротизации отдельных частей тела очень трудно или невозможно оценить при описании отпечатков. Тем не менее, частично сохранившийся эдеагус *Palaeonecrophilus* отчетливо виден на границе 4-го и 5-го стернитов брюшка (морфологически 6-й и 7-й стерниты). В подавляющем большинстве стерниты жуков представляют собой гораздо более жесткие и сильно склеротизованные структуры, по сравнению с тергитами или плевритами, и сохраняются в ископаемом состоянии несравнимо чаще двух предыдущих. То, что эдеагус *Palaeonecrophilus* можно наблюдать на отпечатке, представляющем собой “спрессованные” проекции дорсальной и вентральной сторон жука, является серьезным аргументом, чтобы считать эту структуру достаточно жесткой, подобно таковой у современных *Agyrtidae*.

***Palaeonecrophilus buryaticus* Strelnikova, Yan et Vasilenko, sp. nov.**

Название вида от республики Бурятия.

Голотип – ПИН, № 5026/1934, прямой и обратный отпечатки почти полного жука, ноги сильно повреждены; Бурятия, Хасурты; нижний мел (берриас–готерив), гусиноозерская серия.

О п и с а н и е (рис. 1, 2). Длина 4.5 мм, ширина около 2.2 мм. Ширина головы за глазами в 2.5 раза больше ее длины без мандибул. Глаза крупные, их длина равна половине длины головы. Расстояние между глазами в 1.5 раза меньше ширины головы за ними. Антенны в 3.4 раза длиннее головы без учета длины мандибул. Ширина апикальных члеников булавы вдвое больше ширины базальных члеников. Длина первых четырех или пяти члеников больше ширины. Длина первых двух члеников по крайней мере втрое больше их ширины. Пронотум поперечный, в 2 раза шире голо-

вы, расширяется кзади. Его передний край в 1.6 раза уже наибольшей ширины, длина в средней части в 2.5 раза меньше наибольшей ширины. Края пронотума широкие, цельные, распластанные, каждый составляет 0.15 от всей ширины пронотума. Передние углы пронотума оттянуты вперед, передний край пронотума частично закрывает основание головы. Надкрылья равномерно сужаются к вершине, полностью закрывают брюшко, с 10-точечными бороздами, которые свободно впадают в край надкрылья, не сливаясь у вершины. Их длина в 3.5–3.8 раз больше длины пронотума. Соотношение ширины венитров в средней части от первого к пятому 3.4 : 3.1 : 2.8 : 1.6 : 1.

Размеры в мм. Длина с мандибулами – 4.5, длина надкрылья – 3.4, ширина надкрылья на уровне передних тазиков – 1.1, наибольшая ширина пронотума – 1.9.

Материал. Голотип.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Перковский Е.Э.* Систематическое положение раннемезоового жука *Mesecanus parvus* (Coleoptera, Staphylinioidea) из Турги // *Vestn. zool.* 2001. Т. 35. № 4. С. 79–81.
- Перковский Е.Э.* Первый эоценовый представитель рода *Irelates* (Coleoptera, Agyrtidae) из балтийского янтаря // *Vestn. zool.* 2005. Т. 39. № 1. С. 59–61.
- Перковский Е.Э.* Новый эоценовый *Irelates* (Coleoptera, Agyrtidae) из саксонского янтаря // *Vestn. zool.* 2007. Т. 41. № 3. С. 365–367.
- Пономаренко А.Г.* Подотряды Adephegata, Polyphaga incertae sedis, инфраотряд Staphyliniformia // *Мезозойские жесткокрылые* / Ред. Арнольди Л.В. и др. М.: Наука, 1977. С. 17–119 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 161).
- Пономаренко А.Г.* Историческое развитие жесткокрылых насекомых. Дисс. ... докт. биол. наук. М., 1983. 413 с.
- Пономаренко А.Г., Рывкин А.Б.* Жуки. Scarabeida // *Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья* / Ред. Расницын А.П. М.: Наука, 1990. С. 39–87.
- Скобло В.М., Лямина Н.А., Руднев А.Ф., Лузина И.В.* Континентальный верхний мезозой Прибайкалья и Забайкалья (стратиграфия, условия осадконакопления, корреляции). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. 332 с.
- Стрельникова О.Д.* Новые купедицы (Insecta: Coleoptera, Cupedidae) из нижнего мела Бурятии // *Палеонтол. журн.* 2019. № 3. С. 76–83.
- Arnett R.H., Thomas M.C.* American Beetles, Vol. I: Archostemata, Mухophaga, Adephegata, Polyphaga: Staphyliniformia. Boca Raton: CRC Press, 2000. 443 p.
- Böcher J.* Palaeontology of the Kap København Formation, a Plio-Pleistocene sequence in Peary Land, North Greenland // *Medd. Grønland. Geosci.* 1995. V. 33. 82 p.
- Chatzimanolis S., Grimaldi D.A., Engel M.S., Fraser N.C.* *Leehermania prorova*, the earliest staphyliniform beetle, from the Late Triassic of Virginia (Coleoptera: Staphylinidae) // *Amer. Mus. Novit.* 2012. № 3761. 28 p.
- Fikaček M., Beutel R.G., Cai C. et al.* Reliable placement of beetle fossils via phylogenetic analyses—Triassic *Leehermania* as a case study (Staphylinidae or Myxophaga?) // *Syst. Entomol.* 2019. V. 45. № 1. P. 175–187.
- Grebennikov V.V.* Staphylinioidea Latreille, 1802. Introduction and phylogeny // *Handbook of Zoology, Vol. 1: Morphology and Systematics: (Archostemata, Adephegata, Myxophaga, Polyphaga partim).* 2nd ed. / Eds. Beutel R.G., Leschen R.A.B. Berlin: Walter de Gruyter, 2016. 567 p.
- Haupt H.* Die Käfer (Coleoptera) aus der eoänen Braunkohle des Geiseltales // *Geologica.* 1950. V. 6. P. 1–168.
- Hong Y.-C., Wang W.-L.* Fossil insects from the Laiyang Basin // *The Stratigraphy and Palaeontology of Laiyang Basin, Shandong Province.* Beijing: Shandong Prov. Regional Geol. Surveying Team, 1990. P. 44–189. (in Chinese).
- Lin Q.* Insect fossils from the Hanshan Formation at Hanshan County, Anhui Province // *Acta Palaeontol. Sin.* 1985. V. 24. P. 300–311.
- Newton A.F.* Review of Agyrtidae (Coleoptera), with a new genus and species from New Zealand // *Ann. Zool.* 1997. V. 47. № 1/2. P. 111–156.
- Newton A.F.* Agyrtidae Thomson, 1859 // *Handbook of Zoology, Vol. 1: Morphology and Systematics: (Archostemata, Adephegata, Myxophaga, Polyphaga partim).* 2nd ed. / Eds. Beutel R.G., Leschen R.A.B. Berlin: Walter de Gruyter, 2016. 567 p.
- Newton A.F.* Nomenclatural and taxonomic changes in Staphyliniformia (Coleoptera) // *Insecta Mundi.* 2017. Art. 0595. P. 1–52.
- Perkovsky E.E.* Evolutionary development of the specific antennal structure in leiodid beetles and systematic position of Jurassic *Mesecanus communis* and *Polysitum elongatum* (Coleoptera: Staphylinioidea, Leiodidae) // *Proc. First Palaeontomol. Conf., Moscow 1998. Bratislava, 1999.* P. 111–115.
- Ponomarenko A.G.* Superorder Scarabeida Laicharting, 1781. Order Coleoptera Linne, 1758. The Beetles // *History of insects* / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 164–180.
- Scudder S.H.* Adephegous and clavicorn Coleoptera from the Tertiary deposits at Florissant, Colorado with descriptions of a few other forms and a systematic list of the non-rhynchophorus Tertiary Coleoptera of North America // *Monogr. U.S. Geol. Surv.* 1900. V. 40. P. 1–148.
- Toussaint E.F.A., Condamine F.L.* To what extent do new fossil discoveries change our understanding of clade evolution? A cautionary tale from burying beetles (Coleoptera: Nicrophorus) // *Biol. J. Linn. Soc.* 2016. V. 117. P. 686–704.
- Yan E.V., Legalov A.A., Prokin A.A. et al.* Order Coleoptera // *The Fossil Insect Lagerstätte Khasurty (Lower Cretaceous, Transbaikalia)* / Ed. D.S. Kopylov. N.Y., 2020. (Paleontol. J. V. 54. № 11).

## **New Finding of Agyrtid Beetle (Coleoptera, Agyrtidae) from the Lower Cretaceous Locality Khasurty**

**O. D. Strelnikova, E. V. Yan, D. V. Vasilenko**

Single representative of subfamily Necrophilinae (Coleoptera, Agyrtida) *Palaeonecrophilus buryaticus* gen. et sp. nov. with both part and counterpart available, is described from the Early Cretaceous locality Khasurty, Western Transbaikalia. *Palaeonecrophilus* is similar with modern Necrophilinae genera (*Necrophilus* and *Zeanecrophilus*) in the notched upper segments of the antennae and the wide flattened sides of the pronotum. They differ from them in the strongly pronounced forward corners of the pronotum and the oblique arrangement of the methanepisterns. It differs from the representatives of the genus *Necrophilus* also by the separated front coxae, between which there is an outgrowth. It can be made the assumption that *Palaeonecrophilus* is nourished by carrion in similarity with modern representatives of the subfamily.

*Keywords:* Coleoptera, Agyrtidae, Necrophilinae, *Palaeonecrophilus*, Lower Cretaceous, Transbaikalia, new taxa, fossil insects

УДК 565.76

## ГИСТОЛОГИЯ DVINOSAURUS CAMPBELLI (TEMNOSPONDYLI, DVINOSAURIA) ИЗ ПОЗДНЕПЕРМСКОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ГОРОХОВЕЦ, ВЛАДИМИРСКАЯ ОБЛАСТЬ

© 2020 г. А. В. Ульяхин<sup>a, b, \*</sup>, П. П. Скучас<sup>c, \*\*</sup>, П. Г. Сабуров<sup>c, \*\*\*</sup>

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

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

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

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

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

\*\*\*e-mail: [saburoff.p@yandex.ru](mailto:saburoff.p@yandex.ru)

Поступила в редакцию 24.01.2020 г.

После доработки 03.02.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2020 г.

Описывается микроанатомическое и гистологическое строение бедренной кости и гипоцентров неотенической темноспондильной амфибии *Dvinosaurus campbelli* Gubin из позднепермского местонахождения Гороховец, Владимирская обл. (верхневятский подъярус, подзона *Chroniosuchus paradoxus* зоны *Scutosaurus karpinskii*). Для бедренной кости *D. campbelli* характерно “пахиостозное” строение (плотный толстый периостелиальный кортекс в диафизе) и большое количество (около 57) ростовых меток; для гипоцентра – губчатое (=“остеопорозное”) строение. Неотеническая природа *D. campbelli* подтверждается наличием нерезорбированного хряща в костных элементах у крупно-размерных форм. Микроанатомические и морфологические особенности указывают на то, что для *D. campbelli* была характерна засадная стратегия (затаивание) во время охоты.

**Ключевые слова:** *Temnospondyli*, *Dvinosaurus*, неотения, гистология, северодвинский ярус, верхняя пермь, Гороховец, Восточная Европа

**DOI:** 10.31857/S0031031X20060100

### ВВЕДЕНИЕ

Двинозавровые (*Dvinosauria*) темноспондилы рода *Dvinosaurus* являются среднеразмерными (длина черепа до 27 см) амфибиями–неотениками, существовавшими на территории современной Восточной Европы в конце перми (Ивахненко и др., 1997; Schoch, 2013). Их остатки достоверно известны на сегодняшний день из 45 местонахождений. *Dvinosaurus* впервые появляются в ископаемой летописи в начале поздней перми, о чем свидетельствуют их остатки из местонахождения Сундырь-1 (нижнепутятинский подгоризонт верхнесеверодвинского подъяруса; республика Марий Эл; Голубев, Буланов, 2018). Последние представители известны из терминально-пермских отложений вятского яруса, в которых род представлен двумя видами: *D. egregius* известен из местонахождений Быковка, Соковка и Металлист окрестностей г. Вязники Владимирской обл. (Шишкин, 1973; Ивахненко и др., 1997; Шишкин и др., 2018), а *D. purlensis* – из местонахождения

Пурлы-2 Нижегородской обл. (Каландадзе и др., 1968; Губин, 2004). До настоящего времени хорошо описаны морфология черепа и посткраниальных элементов скелета, выявлены черты сходства и различия между известными видами (Амалицкий, 1921; Sushkin, 1936; Шишкин, 1973; Губин, 2004). Тем не менее, немало вопросов касательно индивидуального развития и палеоэкологии *Dvinosaurus* остаются не изученными. Для установления характера роста и других биологических особенностей *Dvinosaurus* в данной работе проведен анализ гистологии костной ткани на примере *D. campbelli* Gubin, 2004, описанного из местонахождения Гороховец Гороховецкого р-на Владимирской обл. (верхневятский подъярус, тетраподная подзона *Chroniosuchus paradoxus* зоны *Scutosaurus karpinskii*).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов №№ 19-04-00060 и 20-04-00545.

**Таблица 1.** Перечень и размерные характеристики изученных образцов

Материал	Скелетный элемент	Ширина проксимального эпифиза, мм	Ширина диафиза, мм	Реконструируемая длина, мм	Ширина гипоцентра, мм
ПИН, № 4818/1569	Femur	30	11	90	
ПИН, № 4818/1458	Нуроцентрум				26
ПИН, № 4818/1487	Нуроцентрум				36

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

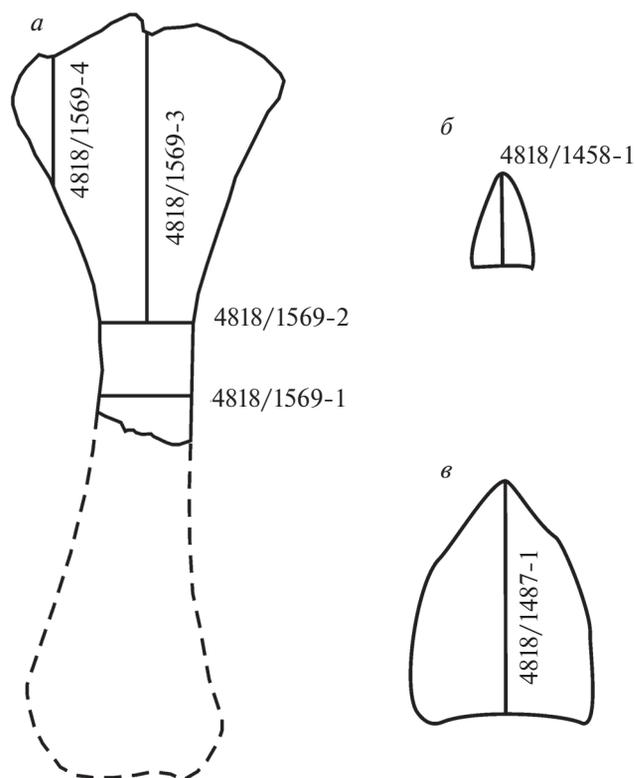
Изученный материал хранится в колл. № 4818 Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), собранной на местонахождении Гороховец с 1999 по 2015 гг. А.Г. Сенниковым, В.К. Голубевым, В.В. Булановым и др.

Для изучения гистологического строения были изготовлены стандартные тонкие петрографические (далее – гистологические) срезы следующих экземпляров *D. campbelli*: проксимальный фрагмент крупной бедренной кости (экз. ПИН, № 4818/1569), а также два гипоцентра (экз. ПИН, №№ 4818/1458, 1487) Фрагмент бедра для гистологического исследования был отнесен к самому крупному размерному классу, с учетом его реконструируемой длины, равной приблизительно 90 мм, ширины диафиза 11 мм и ширины проксимального эпифиза 30 мм, и сопоставления этих величин с размерами целых и фрагментарных бедренных костей числом 19 экз. из того же местонахождения (табл. 1).

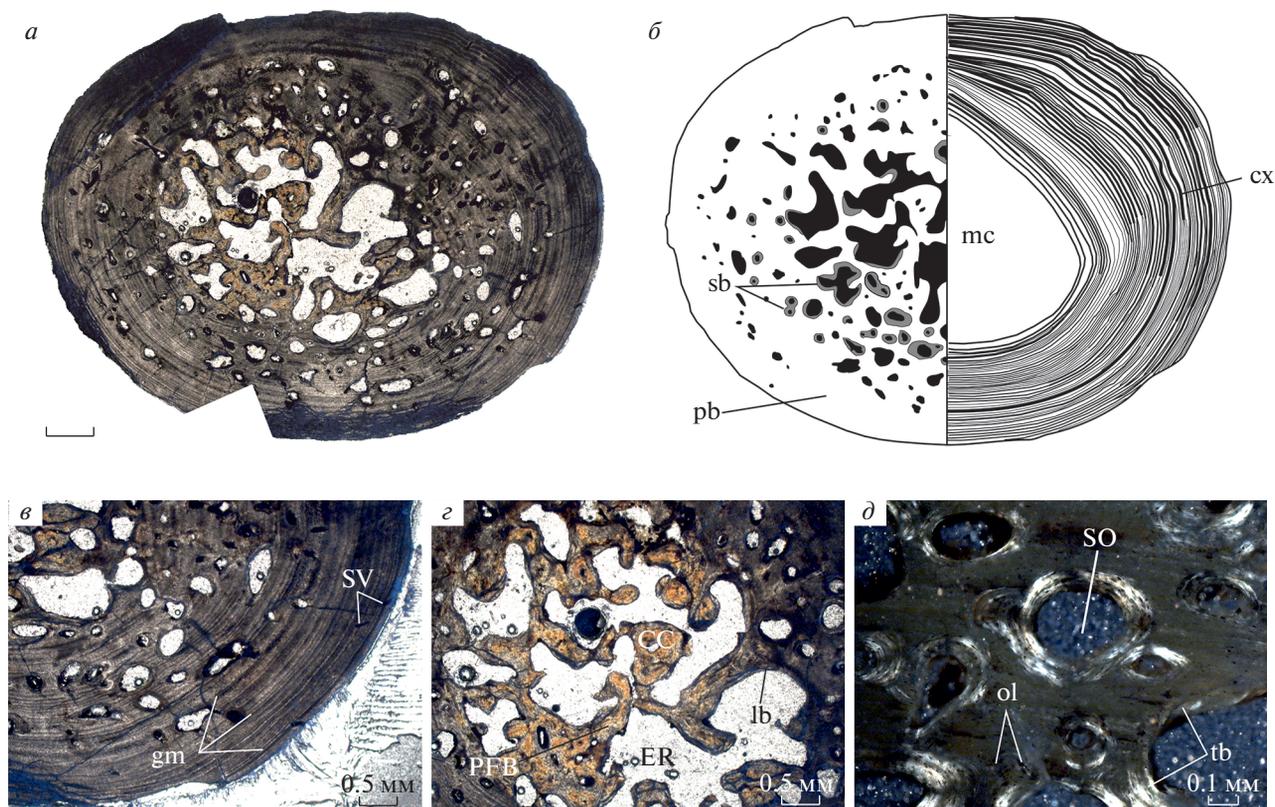
Всего было изготовлено два поперечных и два продольных гистологических среза бедренной кости ПИН, № 4818/1569: поперечные срезы (ПИН, №№ 4818/1569-1 и 1569-2) сделаны на уровне середины диафиза и несколько проксимальнее середины диафиза; продольные гистологические срезы (ПИН, № 4818/1569-3, 1569-4) сделаны на уровне середины проксимального эпифиза и несколько дистальнее середины проксимального эпифиза (рис. 1, а).

Исследуемые гипоцентры рахитомного плана строения, типичного для *Dvinosaurus*, имеющие характерную форму полумесяца. Для гистологического анализа были отобраны два гипоцентра шириной 26 и 36 мм, по которым было изготовлено по одному поперечному срезу на каждый экземпляр. Поперечные гистологические срезы меньшего (экз. ПИН, № 4818/1458-1) и наиболее крупного (экз. ПИН, № 4818/1487-1 и 1487-2) экземпляров, различающиеся по размеру в 1.4 раза, сделаны на уровне середины его длины (рис. 1, б, в). Срезы изучались на кафедре литологии РГУ неф-

ти и газа им. И.М. Губкина в поляризованном свете с использованием оптического микроскопа Axio Imager.A2m, а также в ПИН РАН с использованием модульного стереомикроскопа Leica M165 C. Изображения общих срезов были получены с использованием Axio Zoom.V16, а детальные изображения костного матрикса с помощью камер AxioCam HRc и Leica DFC425. Используемая гистологическая терминология опубликована (Francillon-Vieillot et al., 1990; Stein, Prondvai, 2014; Prondvai et al., 2014).



**Рис. 1.** *Dvinosaurus campbelli* Gubin, контур бедренной кости (а), малого (б) и крупного (в) гипоцентров с указанием областей взятия проб для гистологического исследования.



**Рис. 2.** *Dvinosaurus campbelli* Gubin, поперечный гистологический срез бедренной кости (экз. ПИН, № 4818/1569-2): *a* – общий микроанатомический вид среза; *б* – срез с прорисовкой ростовых меток и обозначением первичной и вторичной кости; *в* – кортикальная часть с многочисленными ростовыми метками; *г* – медуллярная часть; *д* – вторичные остеоны. Обозначения: СС – кальцинированный хрящ; cx – кортекс; ER – эрозивные полости; gm – ростовые метки; lb – ламеллярная кость; mc – медуллярная полость; ol – лакуны остеоцитов; pb – первичная кость; PFB – параллельно-волокнистая кость; sb – вторичная кость; SO – вторичные остеоны; SV – васкулярные каналы; tb – трабекулы. Длина масштабной линейки на *a* и *б* 1 мм.

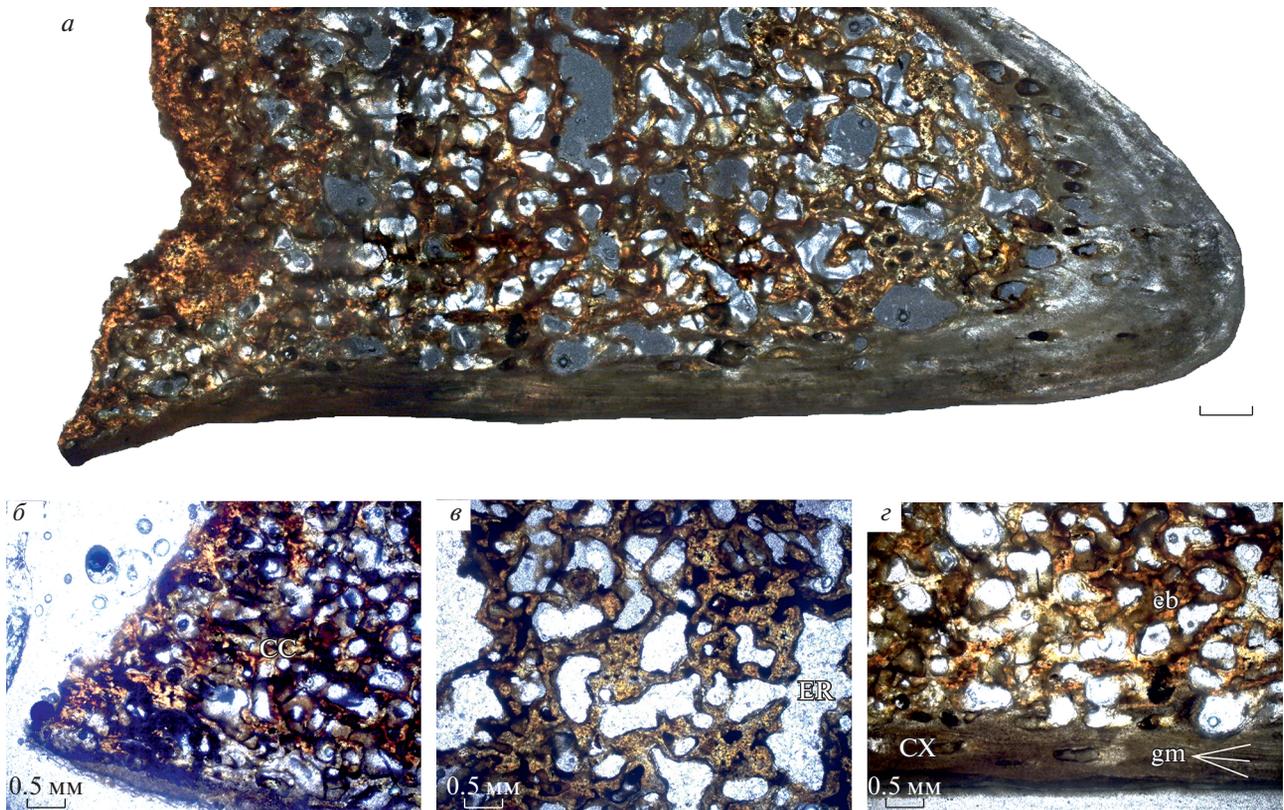
### МИКРОАНАТОМИЧЕСКОЕ И ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ПОСТКРАНИАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ *DVINOSAURUS CAMPBELLI*

Бедренная кость ПИН, № 4818/1569 характеризуется утолщенным (“пахиостозным”) периостелиальным кортексом и медуллярной полостью, заполненной крупными трабекулами (рис. 2). Кортекс слабо васкуляризирован и содержит редкие продольно и косо ориентированные васкулярные каналы и первичные остеоны.

Кортекс состоит из первичной параллельно-волокнистой кости (рис. 2, *a, в*). Лакуны остеоцитов многочисленны, округлой и овальной формы. Кортекс содержит многочисленные сближенные ростовые метки: линии остановки роста (LAG) и аннулы (annuli) числом не менее 57 (рис. 2, *a, б*). Внутренняя и средняя часть периостелиального кортекса демонстрирует значительную степень вторичного преобразования (“ремоделинга”), выраженную в наличии полостей эрозии и вторичных остеонов. Плотная Гаверсова кость не

сформирована. Отмечаются вторичные остеоны второй генерации.

Трабекулы, заполняющие медуллярную полость, состоят из внешнего тонкого слоя эндостелиальной вторичной ламеллярной кости и нерезорбированного кальцинированного хряща во внутренней части (рис. 2, *г, д*). На двух продольных срезах бедра, сделанных в метафизарной и эпифизарной областях, можно наблюдать достаточно тонкий кортекс (рис. 3, *a, г*), сужающийся в проксимальном направлении и содержащий немногочисленные, в отличие от поперечного среза на уровне диафиза, ростовые метки (экз. ПИН, № 4818/1569-4). Эпифизарная область содержит плотный кальцинированный хрящ (рис. 3, *б*). Метафизарная область содержит трабекулы, сформированные хрящом и эндохондральной костью, перимедуллярная стенка в основном состоит из кальцинированного хряща (рис. 3, *в*). Лакуны кортикальных остеоцитов сравнительно небольшие, округлой и овальной формы (от 15 до 30 мкм в длину).



**Рис. 3.** *Dvinosaurus campbelli* Gubin, продольный гистологический срез бедренной кости (экз. ПИН, №№ 4818/1569-3 и 1569-4): *a* – общий микроанатомический вид среза; *б* – эпифизарная область; *в* – метафизарная область; *з* – тонкий кортекс с немногочисленными ростовыми метками. Обозначения: CC – кальцинированный хрящ; CX – кортекс; eb – эндохондральная кость; ER – эрозийные полости; gm – ростовые метки. Длина масштабной линейки на *a* 1 мм.

Наиболее мелкий гипоцентр (экз. ПИН, № 4818/1458-1) характеризуется губчатым (=“остеопорозным”) строением, т.е., наличием обширной губчатой эндохондральной области (рис. 4, *a*). Кортекс не выражен. Внешняя часть гипоцентра сформирована первичной параллельно-волокнистой костью (рис. 4, *з*). Эндохондральная часть представлена сравнительно толстыми трабекулами, которые сформированы ламеллярной костью (наружная часть), и значительным количеством нерезорбированного хряща (внутренняя часть) (рис. 4, *б, в*). Лакуны остеоцитов многочисленны, округлой и овальной формы (от 10 до 40 мкм в длину).

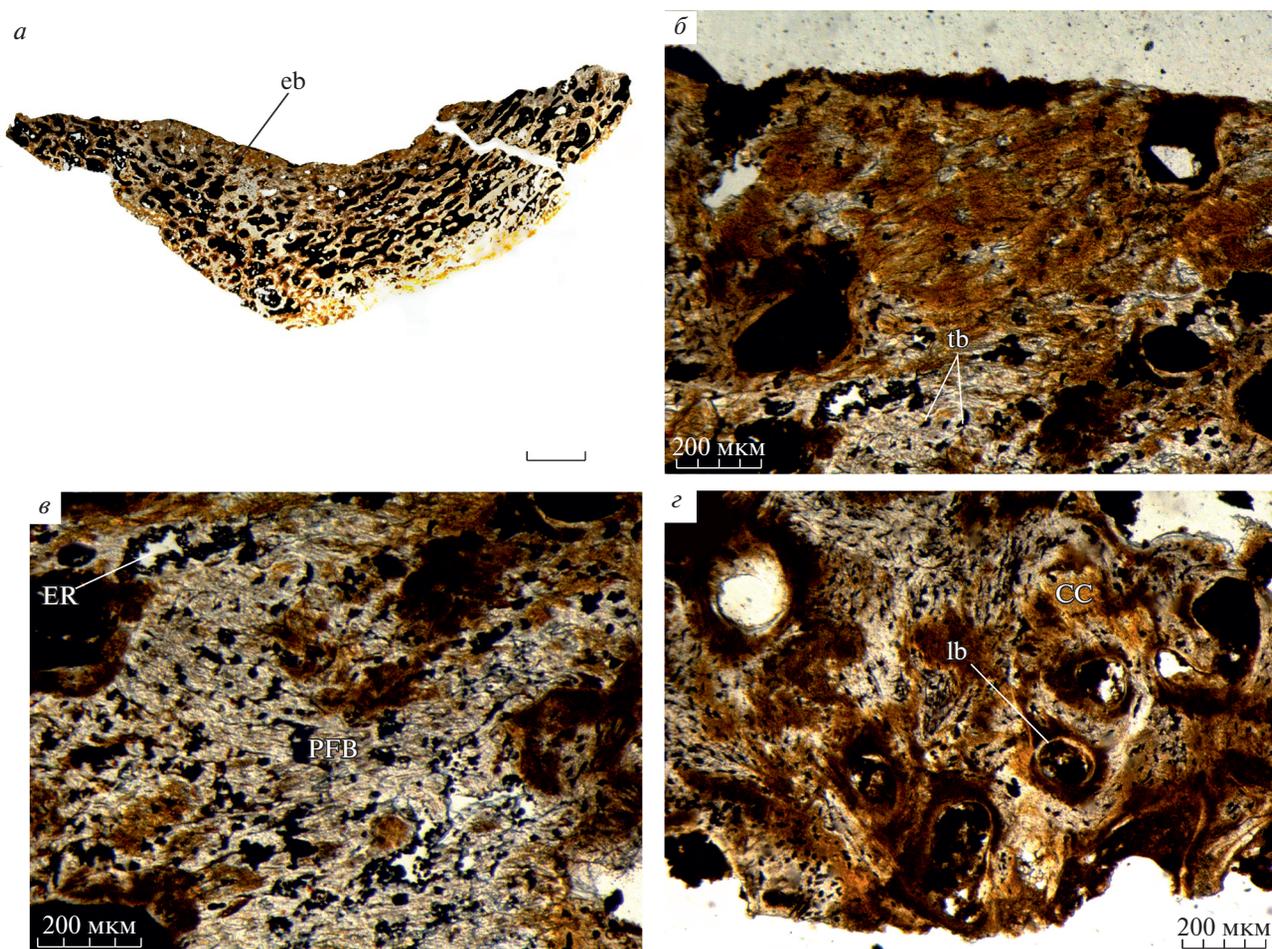
Более крупный гипоцентр ПИН, № 4818/1487 (рис. 5, *a*) имеет сходное с экз. ПИН, № 4818/1458 губчатое строение, но отличается от него наличием выраженного периостелиального кортекса, ростовых меток, меньшей плотностью губчатой области, меньшим количеством хряща в трабекулах.

Периостелиальный кортекс у экз. ПИН, № 4818/1487 сформирован ламеллярной костью. Внешняя часть кортекса плотная и аваскулярная. Внутренняя часть кортекса частично резорбирована и содержит крупные полости эрозии и вторич-

ные остеоны (рис. 5, *з*). Кортекс содержит ростовые метки (gm) и многочисленные косо ориентированные волокна Шарпея. Лакуны остеоцитов многочисленны, округлой и овальной формы (от 10 до 30 мкм в длину). В пределах эндохондральной части отмечается присутствие вторичных остеонов (рис. 5, *б, в*).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Характерными микроанатомическими/гистологическими особенностями костей конечностей (бедренной кости) *Dvinosaurus* являются наличие плотного, толстого периостелиального кортекса в диафизе, состоящего из параллельно-волокнистого матрикса, содержащего большое количество (около 57) ростовых меток. Данные особенности сходны с таковыми у современных исполинских саламандр (*Cryptobranchidae*), для которых также характерно наличие толстого кортекса, сформированного параллельно-волокнистым костным матриксом, который содержит несколько близко расположенных друг к другу ростовых меток (Castanet et al., 2003; Canoville, Laurin, 2009; Canoville et al., 2018; Skutschas et al.,

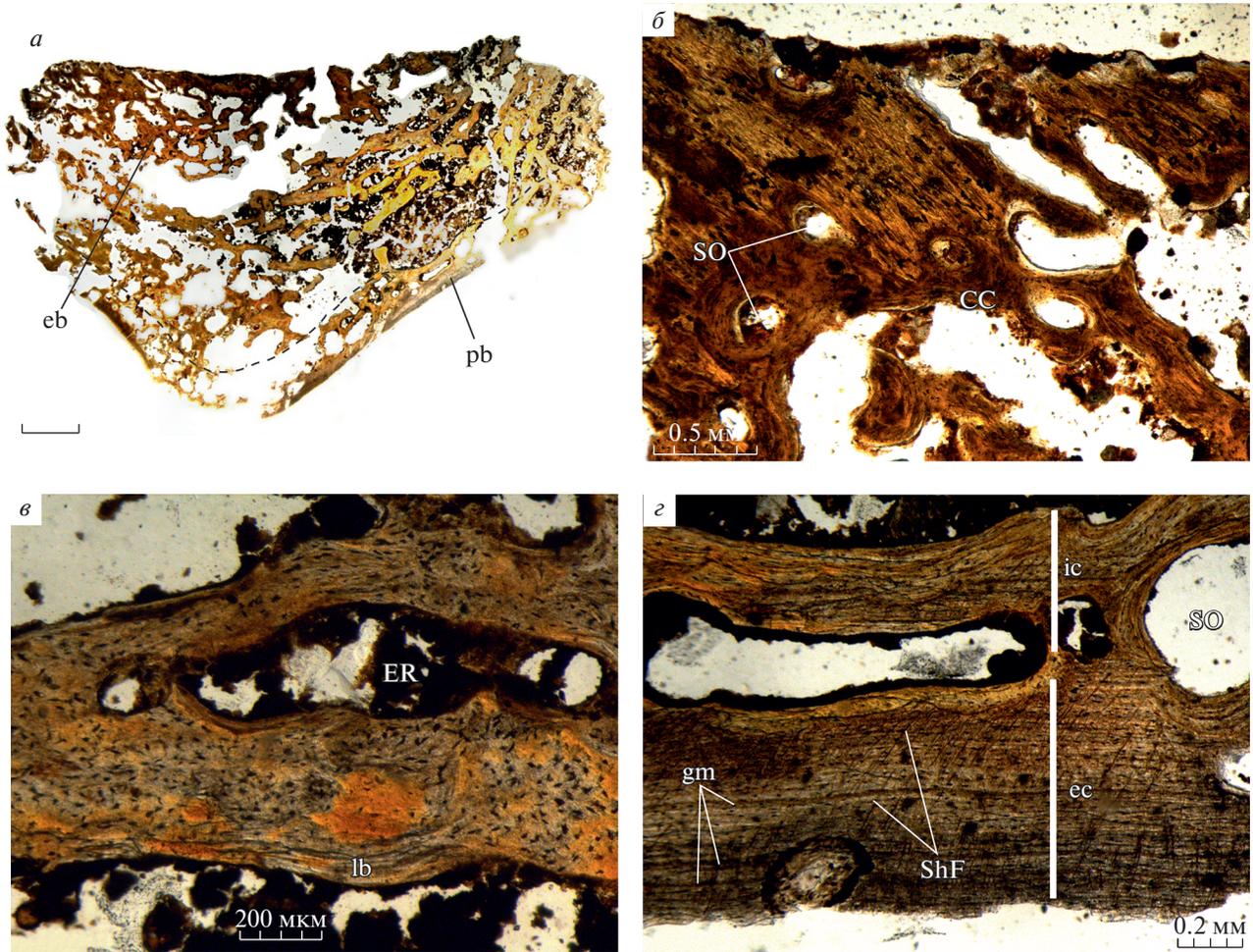


**Рис. 4.** *Dvinosaurus campbelli* Gubin, поперечный гистологический срез малого гипоцентра (экз. ПИН, № 4818/1458-1): *a* – общий микроанатомический вид среза; *б* – детали строения верхней эндохондральной части; *в* – детали строения средней эндохондральной части; *г* – детали строения нижней эндохондральной части. Обозначения: СС – кальцинированный хрящ; *eb* – эндохондральная кость; ER – эрозионные полости; *lb* – ламеллярная кость; PFB – параллельно-волокнистая кость; *tb* – трабекулы губчатой кости. Длина масштабной линейки на *a* 2 мм.

2019). Другой общей особенностью исполинских саламандр и *Dvinosaurus* является наличие сети продольно и косо ориентированных сосудов (Skutschas et al., 2019). Присутствие параллельно-волокнистого костного матрикса свидетельствует о сравнительно медленном росте [при быстром росте откладывается рыхлый костный матрикс (Amprino, 1947; Margerie et al., 2002)], который, судя по наличию ростовых меток, был циклическим. Медленный циклический рост характерен для пост-ювенильных стадий онтогенеза как хвостатых амфибий (современных и ископаемых), так и для различных *Temnospondyli* [напр., крупноразмерные метопозавриды *Metoposaurus* и *Du-tuitosaurus*, миниатюризированные диссорофоиды *Arateon* (Steyer et al., 2004; Sanchez et al., 2010; Konietzko-Meier, Sander, 2013)].

По количеству ростовых меток в кортексе *Dvinosaurus* превосходит всех известных *Temnospondyli* (Steyer et al., 2004; Mukherjee et al., 2010; San-

chez et al., 2010; Konietzko-Meier, Sander, 2013). Следует отметить, что зоны кортекса между ростовыми метками формируются в более благоприятных условиях, а сами ростовые метки, такие как аннулы и линии остановки роста, формируются при неблагоприятных условиях, когда рост животного и остеогенез сильно замедляется или прекращается полностью (Steyer et al., 2004). Не исключено, что *Dvinosaurus* в течение всей жизни многократно испытывал экологический стресс, что подтверждается наличием большого количества ростовых меток. Наличие большого количества ростовых меток (и узких зон между ними) также указывает на сезонность климата и, возможно, на частые смены благоприятных условий на неблагоприятные. Здесь нужно учитывать то, что по всем морфологическим и гистологическим (см. ниже) показателям *Dvinosaurus* были постоянноводными формами и находились в прямой зависимости от водной среды, в которой они оби-



**Рис. 5.** *Dvinosaurus campbelli* Gubin, поперечный гистологический срез крупного гипоцентра (экз. ПИН, № 4818/1487-1): *a* – общий микроанатомический вид среза; *б* – детали строения верхней эндохондральной части; *в* – детали строения средней эндохондральной части; *з* – детали строения периостального кортекса с ростовыми метками и волокнами Шарпея. Обозначения: CC – кальцинированный хрящ; eb – эндохондральная кость; ec – внешний кортекс; ic – внутренний кортекс; ER – эрозионные полости; gm – ростовые метки; lb – ламеллярная кость; pb – периостальный кортекс; ShF – волокна Шарпея; SO – вторичные остеоны. Длина масштабной линейки на *a* 2 мм.

тали. Изменения водного режима в сторону уменьшения площадей местообитания и, как следствие, кормовых площадей из-за засух, носивших, по-видимому, сезонный характер, могли влиять на активность *Dvinosaurus*, когда животные переживали неблагоприятный сезон в состоянии анабиоза. Циклический характер роста *Dvinosaurus* отражает климатическую сезонность, имевшую место в конце перми на территории Восточно-Европейской платформы (Kuleshov et al., 2019).

Морфологические особенности, являющиеся следствием неотенической природы *Dvinosaurus*, проявляются в строении черепа и элементов посткrania (Шишкин, 1973; Губин, 2004). К данным особенностям относятся: параболическая форма черепа крупноразмерных особей (ширина больше длины от кончика морды до затылочного

края); сохранение в дефинитивном состоянии широких желобов артериальных сосудов на *segotobranchialia*, указывающих на сохранение жаберной дыхательной функции; развитие *crista interenteripcondylaris* на плечевой кости вплоть до формирования энтепикондиллярного отверстия (Губин, 2004); неполная оксификация стенок передней части меккелева канала на зубной кости (Губин, 2004); частичное или полное неокостеневание эпифизарных частей плечевой и бедренной костей; неокостеневание костей автоподия; неокостеневание тазовых элементов (*pubis*, *ischium*). Таким образом, основной неотенической чертой является частичное или полное неокостеневание элементов скелета с сохранением на протяжении всей жизни хрящевой ткани. Исследование посткраниальных элементов скелета (*femur*, *hypocentrum*) на гистологическом уровне показы-

вает, что для *Dvinosaurus* также характерно наличие нерезорбированного хряща в костных элементах у крупноразмерных форм (в трабекулах медуллярной полости крупной бедренной кости и эндохондральной части гипоцентров). Наличие большого количества ростовых меток, значительно превосходящих число таковых у прочих *Temnospondyli*, чья гистология изучалась, может косвенно указывать на неотеничность *Dvinosaurus* (при условии, что все они или большинство формировались ежегодно, и их число соответствует количеству прожитых индивидуумом лет). Если проводить аналогию с современными хвостатыми амфибиями, то неотеническая личинка тигровой амбистомы *Ambystoma tigrinum* живет в 1.5 раза дольше, чем особь, полностью прошедшая метаморфоз, и ее максимальный возраст составляет 25 лет (Sever, Dineen, 1978). Среди постоянноводных неотеников, средняя продолжительность жизни европейского протей *Proteus anguinus* доходит до 68 лет (Bulog et al., 2000), а продолжительность жизни исполинских саламандр (в неволе), с которыми *Dvinosaurus* демонстрирует сходство в микроанатомическом/гистологическом строении бедренных костей, составляет 60 лет для *Andrias* и около 30 лет для *Surgitobranchus* (Browne et al., 2014). Определение индивидуальных возрастов (=скелетохронология) *Dvinosaurus* требует значительной выборки костей разновозрастных особей и может быть предметом будущего исследования.

*Dvinosaurus* были прекрасно адаптированы к водному образу жизни и относятся к гидробионтной (постоянноводной) группе экобиоморф (Ивахненко, 2001). Наличие гиобранхиальных окостенений жаберно-подъязычного аппарата с широкими желобами артериальных сосудов на *ceratobranchialia* у крупноразмерных особей (Sushkin, 1936; Bystrow, 1938; Шишкин, 1973) указывают на сохранение педоморфных черт на протяжении всей жизни. На черепной крыше и лабиальной стороне нижней челюсти отмечается хорошо развитая система каналов боковой линии (Шишкин, 1973; Губин, 2004), имеющая значение для постоянноводных форм. Конечности *Dvinosaurus* были не приспособлены к перемещению по суше и активному водному образу жизни. Суставные головки относительно коротких бедренных костей *D. campbelli* окостеневали плохо (Губин, 2004), что может свидетельствовать о малой нагрузке на задние конечности, которые могли быть приспособлены для маневрирования в водной среде. Проксимальный конец плечевой кости *D. primus* и *D. egregius* нес хрящевую гленодистальную головку, дистальные суставные поверхности также не окостеневали (Никитин, 1995). Подобное можно наблюдать и у *D. campbelli*. Элементы автоподия, вероятно, также не окостеневали — на наиболее полном скелете *D. primus* из местонахож-

дения Соколки (экз. ПИН, № 2005/41) при хорошо сохранившихся плечевой кости и костях предплечья, кости кисти отсутствуют. Помимо прочего, кости автоподия не найдены ни в одном из местонахождений, откуда известны остатки *Dvinosaurus*. Гистологическое исследование показывает, что кости конечностей *D. campbelli* (бедренная кость) утяжелены за счет утолщения периостелиального кортекса (пахиостоз), а также заполнения медуллярной полости массивными вторичными трабекулами, и имели соответствующее увеличение компактности кости (остеосклероз), характерное для постоянноводных форм среди тетрапод (Houssaye et al., 2016). С другой стороны, для *Dvinosaurus* характерны губчатые (остеопорозные) гипоцентры, сходные с таковыми у крупных водных *Temnospondyli* (Danto et al., 2016, 2017). Комбинация “облегченных” губчатых позвонков и одновременно “утяжеленных” пахиостеосклерозных костей конечностей не является уникальной чертой *Dvinosaurus* и ранее была обнаружена у хористодер (ископаемые водные диапсиды), морских ящеров-мозазавров и других водных тетрапод (Houssaye, 2013; Houssaye et al., 2016; Skutschas, Vitenko, 2017). Кроме этого, наличие двух различных микроанатомических специализаций скелета было обнаружено у базальной водной черепахи *Mesochelydia indet.* из нижнего мела Якутии; у этой черепахи было отмечено наличие сравнительно пористых облегченных элементов панциря и “утяжеленной” пахиостозной плечевой кости (Skutschas et al., 2020).

Описанные выше микроанатомические особенности бедренных костей с характерной пахиостозностью за счет плотного и толстого периостального кортекса, указывают на дополнительное увеличение костной массы, что связано с гидростатическим или гидродинамическим контролем плавучести, а также с плавательными способностями и скоростью передвижения. Это не противоречит данным по гистологии как современных, так и ископаемых представителей клады амниот, адаптированных к водному образу жизни (Houssaye et al., 2016). Относительно плоская крыша черепа с обращенными вверх орбитами создавали поле зрения, удобное для нападения на добычу из придонной части водоема. Наличие слабых и не приспособленных для активного плавания конечностей у *Dvinosaurus* согласуется с генеральным планом строения прочих *Temnospondyli* и их предполагаемой засадной стратегией (затаивание) во время охоты (Ивахненко, 2001).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амалицкий В.П. *Dvinosauridae* (Северо-Двинские раскопки проф. В.П. Амалицкого, вып. 1). Петроград, 1921. 20 с.

- Голубев В.К., Буланов В.В. Амфибии сундырского фаунистического комплекса пермских тетрапод Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2018. № 6. С. 50–62.
- Губин Ю.М. Новый двинозавр (Amphibia: Temnospondyli) из верхнетатарских отложений Среднего Поволжья // Палеонтол. журн. 2004. № 2. С. 72–80.
- Ивахненко М.Ф. Тетраподы Восточно-Европейского плакката — позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь, 2001. 200 с.
- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: Наука, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).
- Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринов Л.П. и др. Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 72–92.
- Миних М.Г., Миних А.В., Сенников А.Г. и др. Новые данные о представителях фауны позвоночных в вятском ярусе верхней перми бассейна Верхней Волги // Недр Поволжья и Прикаспия. 2015. № 82. С. 28–35.
- Никитин В.Б. К морфологии посткраниального скелета Dvinosaurus (Amphibia, Temnospondyli). 1. Структурное разнообразие передней конечности // Палеонтол. журн. 1995. № 3. С. 76–85.
- Сенников А.Г., Губин Ю.М., Голубев В.К. и др. Новый ориктоценоз водного сообщества позднепермских позвоночных Центральной России // Палеонтол. журн. 2003. № 4. С. 80–88.
- Шишкин М.А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 260 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 137).
- Шишкин М.А., Сенников А.Г., Голубев В.К. О статье Б.П. Вьюшкова “Местонахождение пермских наземных позвоночных в окрестностях г. Вязники” (комментарии к публикации) // Палеонтол. журн. 2018. № 2. С. 66–77.
- Amprino R. La structure du tissu osseux envisagée comme expression de differences dans la vitesse de l'acrosissement // Arch. Biol. 1947. V. 58. P. 315–330.
- Browne R.K., Li H., Wang Z. et al. The giant salamanders (Cryptobranchidae): Part B. Biogeography, ecology and reproduction // Amphibian and Reptile Conservation. 2014. V. 5. P. 30–50.
- Bulog B., Schlegel P. Biology and functional morphology of Proteus anguinus (Amphibia, Caudata) // Pflugers Arch. 2000. V. 439. P. 165–167.
- Bystrow A.P. Morphologische Untersuchungen der deckknochen des schädels der Wirbeltiere: Schädel der Stegocephalen // Acta Zool. 1935. V. 16. S. 65–77.
- Bystrow A.P. Dvinosaurus als neotenische Form der Stegocephalen // Acta Zool. 1938. V. 19. S. 209–295.
- Canoville A., Laurin M. Microanatomical diversity of the humerus and lifestyle in lissamphibians // Acta Zool. 2009. V. 90. P. 110–122.
- Canoville A., Zanno L., Zheng W., Schweitzer M.H. New data on the skeletal distribution, microstructure, and chemistry of medullary bone in Neornithes — paleobiological implications // 5th International Paleontological Congress; Paris. P., 2018. P. 912.
- Castanet J., Francillon-Vieillot H., de Ricqlès A. The skeletal histology of the amphibia // Amphibian Biology. Vol. V. Osteology / Eds. Heatwole H., Davies M. Chipping Norton: Surrey Beatty & Sons, 2003. P. 1598–1683.
- Danto M., Witzmann F., Fröbisch N.B. Vertebral development in Paleozoic and Mesozoic tetrapods revealed by paleohistological data // PLoS One. 2016. V. 11. P. 1–30.
- Danto M., Witzmann F., Pierce S.E., Fröbisch N.B. Intercentrum versus pleurocentrum growth in early tetrapods: A paleohistological approach // J. Morphol. 2017. V. 278. P. 1262–1283.
- De Margerie E., Cubo J., Castanet J. Bone typology and growth rate: testing and quantifying ‘Amprino’s rule’ in the mallard (Anas platyrhynchos) // C. R. Acad. Sci. Biol. 2002. V. 325. P. 221–230.
- Francillon-Vieillot H., de Buffrenil V., Castanet J. et al. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues // Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends. V. 1 / Ed. Carter J.G. N.Y.: Van Nostrand Reinhold, 1990. P. 471–530.
- Houssaye A. Palaeoecological and morphofunctional interpretation of bone mass increase: an example in Late Cretaceous shallow marine squamates // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 2013. V. 88. P. 117–139.
- Houssaye A., Sander P.M., Klein N. Adaptive patterns in aquatic amniote bone microanatomy—more complex than previously thought // Integr. and Compar. Biol. 2016. V. 56. № 2. P. 1–21.
- Konietzko-Meier D., Sander P.M. Long bone histology of Metoposaurus diagnosticus (Temnospondyli) from the Late Triassic of Krasiejów (Poland) and its paleobiological implications // J. Vertebr. Paleontol. 2013. V. 33. P. 1003–1018.
- Kuleshov V.N., Arefiev M.P., Pokrovsky B.G. Isotope characteristics ( $\delta^{13}C$ ,  $\delta^{18}O$ ) of continental carbonates from Permian–Triassic rocks in the Northeastern Russian Plate: Paleoclimatic and biotic reasons and chemostratigraphy // Lithol. and Miner. Resources. 2019. V. 54. P. 489–510.
- Mukherjee D., Ray S., Sengupta D.P. Preliminary observations on the bone microstructure, growth patterns, and life habits of some Triassic temnospondyls from India // J. Vertebr. Paleontol. 2010. V. 30. P. 78–93.
- Olson E.C. Community evolution and the origin of mammals // Ecology. 1966. V. 47. № 2. P. 291–302.
- Prondvai E., Stein K., de Ricqlès A. et al. Development-based revision of bone tissue classification: the importance of semantics for science // Biol. J. Linn. Soc. 2014. V. 112. P. 799–816.
- Sanchez S., de Ricqlès A., Schoch R.R. et al. Developmental plasticity of limb bone microstructural organization in Apaton: histological evidence of pedomorphic conditions in branchiosaurs // Evol. Devel. 2010. V. 12. P. 315–328.
- Schoch R.R. The evolution of major temnospondyl clades: an inclusive phylogenetic analysis // J. Syst. Palaeontol. 2013. V. 11. P. 673–705.
- Sever D.M., Dineen C.F. Reproductive ecology of the Tiger Salamander, Ambystoma tigrinum, in Northern Indiana // Proc. Ind. Acad. Sci. 1978. V. 87. P. 189–203.
- Skutschas P.P., Markova V.D., Kolchanov V.V. et al. Basal turtle material from the Lower Cretaceous of Yakutia (Rus-

sia) filling the gap in the Asian record // *Cret. Res.* 2020. V. 106. P. 1–14.

*Skutschas P.P., Saburov P.G., Boitsova E.A., Kolchanov V.V.* Ontogenetic changes in long-bone histology of the cryptobranchid *Eoscapherpeton asiaticum* (Amphibia:Caudata) from the Late Cretaceous of Uzbekistan // *C. R. Palevol.* 2019. V. 18. P. 306–316.

*Skutschas P.P., Vitenko D.D.* Early Cretaceous choristoderes (Diapsida, Choristodera) from Siberia, Russia // *Cret. Res.* 2017. V. 77. P. 79–92.

*Stein K., Prondvai E.* Rethinking the nature of fibrolamellar bone: an integrative biological revision of sauropod plexiform bone formation // *Biol. Rev.* 2014. V. 89. P. 24–47.

*Steyer J.S., Laurin M., Castanet J., De Ricqlès A.* First histological and skeletochronological data on temnospondyl growth: palaeoecological and palaeoclimatological implications // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2004. V. 206. P. 193–201.

*Sushkin P.P.* Notes on the pre-Jurassic Tetrapoda from the USSR. III. *Dvinosaurus amalitski*, a perennibranchiate stegocephalian from the Upper Permian of North Dvina // *Trav. Inst. Paléozool., Acad. Sci. USSR.* V. 5. P. 43–91.

## Histology of *Dvinosaurus campbelli* (Temnospondyli, Dvinosauria) from the Late Permian Locality Gorokhovets, Vladimir Region

A. V. Uliakhin, P. P. Skutschas, P. G. Saburov

The microanatomical and histological structure of the femur and hypocenters of the neotenic temnospondil amphibian *Dvinosaurus campbelli* from the Late Permian locality Gorokhovets, Vladimir Region, is described (Upper Vyatka, subzone *Chroniosuchus paradoxus* of the *Scutosaurus karpinskii* zone). The femoral *D. campbelli* is characterized by a “pachyostic” structure (dense thick periosteal cortex in the diaphysis) and a large number (about 57) of growth marks; for the hypocenter—“osteoporotic” structure. The neotenic nature of *D. campbelli* is confirmed by the presence of unresorbed cartilage in bone elements in large-sized forms. Microanatomical and morphological features indicate that *D. campbelli* was characterized by an ambush strategy (hiding) during the hunt.

**Keywords:** Temnospondyli, *Dvinosaurus*, neoteny, histology, Severodvinian, Upper Permian, Gorokhovets, Eastern Europe

УДК 567.6+568.1:551.761(4-11)

## РЕДКИЕ И ЭНДЕМИЧНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ В ТРИАСОВЫХ ТЕТРАПОДНЫХ СООБЩЕСТВАХ ОБЩЕГО СЫРТА (ВОСТОЧНАЯ ЕВРОПА)

© 2020 г. И. В. Новиков<sup>a, b, \*</sup>, А. Г. Сенников<sup>a, b, \*\*</sup>, А. В. Иванов<sup>c, \*\*\*</sup>

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

<sup>b</sup>Казанский федеральный университет, Казань, Россия

<sup>c</sup>Саратовский государственный технический университет им. Ю.А. Гагарина, Саратов, Россия

\*e-mail: inovik@paleo.ru

\*\*e-mail: sennikov@paleo.ru

\*\*\*e-mail: yashkovia@mail.ru

Поступила в редакцию 24.12.2019 г.

После доработки 21.01.2020 г.

Принята к публикации 21.01.2020 г.

Известная для территории Общего Сырта история смены раннетриасовых тетраподных сообществ включает восемь последовательных фаунистических комплексов, что по дробности выделяемых эволюционных этапов не имеет аналогов в мире. Доминирующими элементами в этих тетраподных сообществах являются темноспондильные амфибии, среди которых наиболее широкое распространение имеют три группы капитозавроморф – капитозавриды, бентозухиды и трематозавриды. Гораздо реже встречаются остатки рептилий. В статье приводятся краткие сведения о находках редких и эндемичных групп тетрапод, известных из нижнего триаса Общего Сырта. К ним относятся квонтасиды, лонхоринхиды, капитозавриды-селенокарины, ритидостеиды, плагиозавры, некоторые формы бентозухид и трематозаврид, реликтовые антракозавры-хрониозухии – из амфибий, а также эозавроптеригии, териодонты и отдельные роды проколофонов, пролацертилий и текодонтов – среди рептилий. Подчеркивается своеобразие систематического состава раннетриасовых тетраподных сообществ Общего Сырта и Южного Приуралья по отношению к таковому одновозрастных фаун наземных позвоночных более северных регионов Восточной Европы, и правомерность выделения этих двух районов в отдельный регион, характеризующийся особенностями зоогеографических связей.

*Ключевые слова:* Восточная Европа, возвышенность Общий Сырт, ранний триас, сообщества тетрапод

**DOI:** 10.31857/S0031031X20050128

Триасовые отложения возвышенности Общий Сырт представлены исключительно континентальными фациями, отнесены к нижнему отделу и хорошо охарактеризованы остатками наземных позвоночных, которые играют ведущую роль при расчленении и корреляции. Выявленная для этой территории история смены раннетриасовых тетраподных сообществ включает восемь последовательных фаунистических комплексов, что по дробности выделяемых эволюционных этапов не имеет аналогов в мире. Наиболее крупные этапы – фауны – обозначаются по доминирующим родам темноспондильных амфибий как (в восходящем порядке): Turilakosaurus (нижний инд, вохминский горизонт), Selenosara–Syrtosuchus (верхний инд, заплавненский горизонт), Benthosuchus (нижний оленек, рыбинский горизонт), Wetlugasaurus (нижний оленек, слудкинский и устьмыль-

ский горизонты) и Parotosuchus (верхний оленек, федоровский и гамский горизонты), в составе последних трех из которых выделяются по две группировки (Новиков, 2018).

Доминирующими элементами в этих тетраподных сообществах, как уже указывалось выше, являются темноспондильные амфибии, среди которых наиболее широкое распространение имеют три группы капитозавроморф – капитозавриды, бентозухиды и трематозавриды. Гораздо реже встречаются остатки рептилий. Планомерные комплексные экспедиционные исследования последних двадцати лет, проводимые авторами на триасовых отложениях Общего Сырта, а также переизучение всего имеющегося с этой территории материала по триасовым тетраподам позволили получить новые данные о присутствии здесь редких и эндемичных групп. Среди амфибий это

квонтасиды, лонхоринхиды, ритидостеиды, плагиозавры, капитозавриды-селенокарины и некоторые формы бентозухид и трематозаврид – из темноспондилов, а также реликтовые антракозавры-хрониозухии. Рептилийный материал в основном принадлежит проколофонам, текодонтам и пролацертилиям, среди которых также отмечены эндемичные и редкие формы. Вместе с ними были встречены единичные остатки териодонтов и такой экзотической для раннего триаса Восточной Европы группы, как эозавроптеригии. Ниже приводится краткая характеристика находок всех этих редких и эндемичных групп, а также обсуждается их роль в процессе восстановления тетраподного сообщества после позднепермского вымирания.

### ТЕМНОСПОНДИЛЬНЫЕ АМФИБИИ

*Квонтасиды* (Qantasidae). Это монотипичное семейство достоверно известно только из семи местонахождений<sup>1</sup> (Заплавное-Сосновое IV, Безымянный, Каменный Дол, Краснояр, Савельевка, Новая Таволжанка, Съезжая), приуроченных к заплавненскому, рыбинскому и слудкинскому горизонтам (Новиков, 2012а, 2018). Его типовой род (*Qantas*) по особенностям своей морфологии является выражением “архаического многообразия”, характерного для начального этапа дифференциации трематозавроидов. Мозаичность организации *Qantas* заключается в специфическом сочетании бентозухидных и трематозавридных черт (отмеченном из-за характера сохранности материала, главным образом, в строении нижней челюсти), к которым добавляется и ряд архаичных особенностей, необычных для триасовых *Temnospondyli* (присутствие шагрени и мелких зубов на всех короноидах и округлая форма оснований челюстных зубов) (Новиков, 2012а, 2018). Это своеобразие квонтасид выделяет их среди других трематозавроидов и затрудняет выяснение их родственных связей. Вероятно, предки этой группы довольно рано отделились от основного ствола трематозавроидов и развивались параллельно с другими группами надсемейства, показывая иной порядок преобразований в сторону трематозавридной организации. За пределами рассматриваемой территории к квонтасидам может относиться известный только по переднему концу морды монотипичный *Tirraturhinus* Nield, Damiani et Warren из низов триасового разреза Восточной Австралии (Nield et al., 2006).

*Лонхоринхиды* (*Lonchorhynchidae*) – наиболее aberrантная ветвь трематозавроидов, отличающаяся, в первую очередь, сильно удлиненным ростром и округлыми в сечении основаниями зубов.

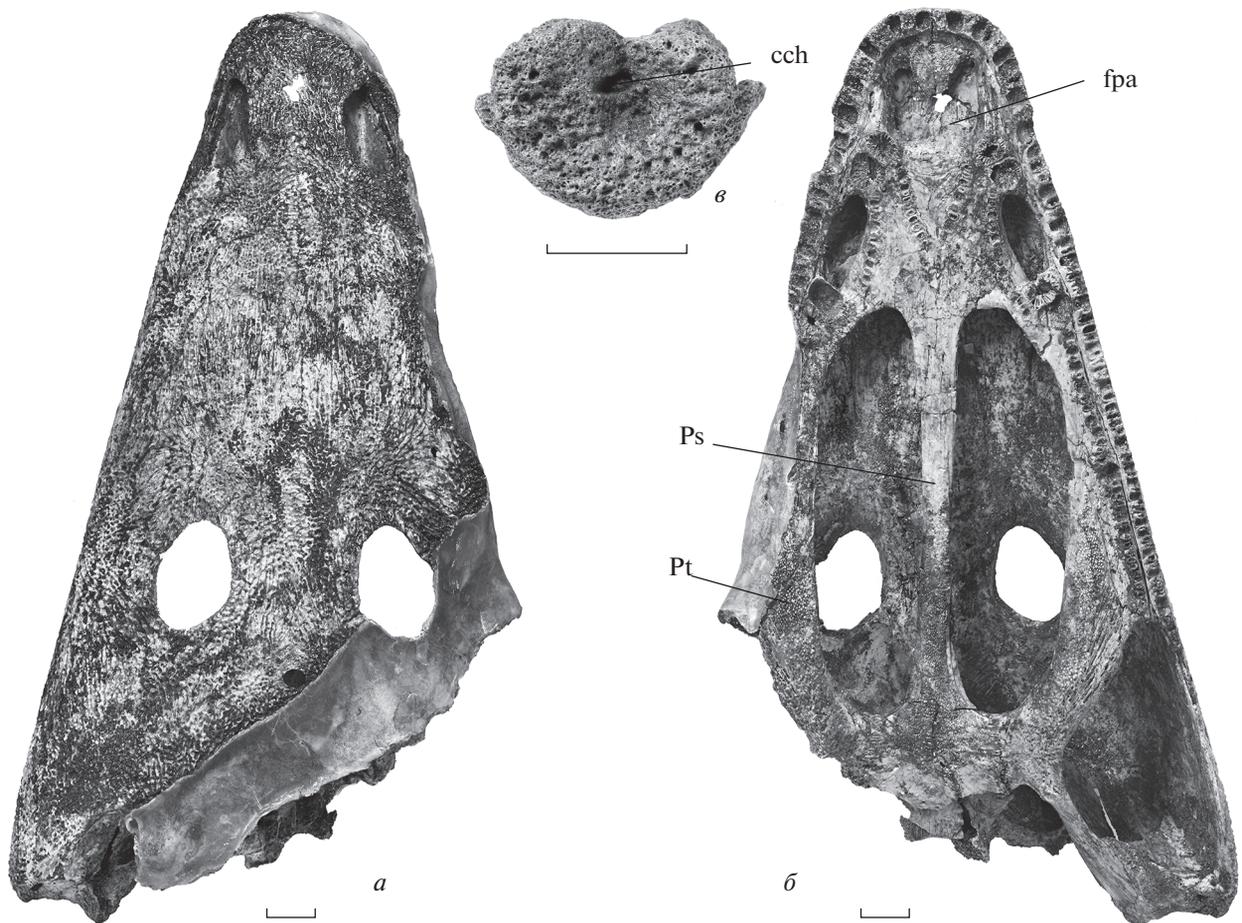
Эта космополитная группа уже при своем появлении в самом начале триаса показывает значительное систематическое разнообразие. В нижнем триасе за пределами Восточной Европы они известны из грисбахских отложений Индии, Восточной Австралии и Южной Африки, динера Пакистана, Восточной Гренландии и Австралии, а также из оленекских отложений Мадагаскара, Шпицбергена, Западной Австралии, Аризоны (США) и Южной Африки (см. Новиков, 2013, 2018). В среднем триасе фрагментарные находки лонхоринхид известны из анизия Индии, Канады и Алжира (Welles, 1993).

На территории Восточной Европы остатки лонхоринхид крайне редки и известны преимущественно (за исключением единственной находки в федоровском горизонте Московской синеклизы) из позднеиндских (заплавненский горизонт; местонахождения Заплавное-Березовое, Заплавное-Сосновое II, Никольское, Тупиковка) и раннеоленекских (рыбинский горизонт; местонахождение Мечеть I) отложений Общего Сырта (Новиков, 2013, 2018). Фрагментарный характер этих находок значительно затрудняет их определение ниже уровня семейства. Исключение составляет лишь материал из верхней части разреза местонахождения Никольское, относящейся к заплавненскому горизонту (см. Новиков, 2018). Изучение этого материала позволило М.А. Шишкину (2002) выделить новое подсемейство (первоначально – семейство) *Cosgriffiinae* с типовым родом (*Cosgriffius* Welles), описанным из верхов нижнего триаса Аризоны (Welles, 1993). При этом на основании сходства косгриффиид с палеозойскими архегозавроидами по архаичному типу сошников и наличию ложковидного расширения челюстного симфиза было высказано предположение о наличии между этими группами темноспондилов непосредственной родственной связи. Позднее, в результате новых сборов, отсюда же был описан фрагмент черепа лонхоринхида (экз. ПИН, № 4454/8), предположительно отнесенный к гренландскому роду *Stoschiosaurus* Säve-Söderbergh по строению заглазничной области (Новиков, 2018).

*Бентозухиды* (*Benthosuchidae*). Среди бентозухид несомненными эндемиками Общего Сырта являются сыртозухины и архаичный вид типового рода – *Benthosuchus gusevae* Novikov. Остатки представителей монотипичного подсемейства *Syrtosuchinae* широко распространены на территории Общего Сырта и известны более чем из 20 местонахождений, приуроченных преимущественно<sup>2</sup> к заплавненскому горизонту (Новиков, 2016, 2018). Для сыртозухин, как представителей

<sup>1</sup> Здесь и далее названия местонахождений даны по И.В. Новикову (2018).

<sup>2</sup> Остатки реликтовых сыртозухин отмечены в четырех местонахождениях раннерыбинского возраста (Новиков, 2018).



**Рис. 1.** Остатки раннетриасовых амфибий из нижнего триаса Оренбургской обл.: *a, б* – *Syrtosuchus* sp., экз. ПИН, № 4629/10, неполный череп: *a* – сверху, *б* – снизу; Бузулукский р-н, местонахождение Суриково II; заплавненский горизонт; *в* – *Melanopelta* sp., экз. ПИН, № 5497/27, тело туловищного позвонка спереди; Илекский р-н, местонахождение Дьяконов II; федоровский горизонт. Обозначения: *sch* – канал хорды, *fra* – foramen palatinum anterior, *Ps* – parasphenoidium, *Pt* – pterygoideum. Длина масштабной линейки 10 мм.

наиболее архаичных трематозавроидов, характерна слабая выраженность типично трематозавроидных признаков (напр., парности переднего небного отверстия, смещения супраорбитального канала на *lacrimalis*). С другой стороны, типовой род этого подсемейства (*Syrtosuchus* Novikov: рис. 1, *a, б*) по целому ряду признаков (мелкоячеистый характер покровного орнамента, строение и положение *crista obliqua*, слабое развитие системы боковой линии и др.) показывает значительное сходство с архаичными капитозавридами – селенокаринами, так же широко распространенными в одновозрастных отложениях Общего Сырта (см. ниже). Такая близость структурного плана может указывать на происхождение *Syrtosuchus* от селенокарин или наличие у них непосредственного общего предка.

*Venthosuchus gusevae* является ведущим элементом одноименной группировки фауны *Venthosuchus*, известной только на рассматриваемой

территории (местонахождения Алексеевка I, Алексеевка II, Безьянный, Глиный II, Каменный II, Каменный Дол, Каменный овраг, Красная Яруга II, Репный). Несмотря на то, что эта форма является уже представителем типичных бентозухид – бентозухин, она сохраняет ряд наиболее полно выраженных капитозавроидных черт (параболические очертания черепа, расширенные и уплощенные задние отростки сошников, расположение межхоанального зубного ряда в виде широкого клина, укороченный симфизный отдел нижней челюсти), подобно селенокаринам и другим ранним капитозавридам – ветлугазавринам, причем среди селенокарин этот вид наиболее близок с типовым родом (Новиков, 2012б, 2018). С другой стороны, *V. gusevae* также обнаруживает значительное сходство с появившимися несколько раньше сыртозухинами по таким признакам (помимо типично бентозухидных), как слабое развитие системы боковой линии, мелкоячеистый характер покровного орнамента, рас-

положение foramen chordae tympani близко к уровню наружного супраангулярного отверстия, постоянное присутствие зубов на передних короноидах, а также расширенные и уплощенные задние отростки сошников. Однако непосредственная филогенетическая преемственность *Syrtosuchus* и *Benthosuchus* представляется маловероятной, и обе ветви бентозухид — сыртозухины и бентозухины — могут иметь происхождение от общего капитозавроидного предка, морфотип которого близок к таковому *Selenosaga* (Новиков, 2018).

*Трематозавриды* (Trematosauridae). Это несомненно монофилетичное и лавразийское по происхождению семейство представлено в триасе Общего Сырта тремя подсемействами (*Thoosuchinae* Getmanov, *Platysteginae* Schoch et Milner и *Trematosaurinae* Watson), известными и из других регионов Восточной Европы. При этом тоозухин *Prothoosuchus* Getmanov и платистегин *Trematotegmen* Getmanov достоверно известны только на рассматриваемой территории. Остатки наиболее архаичного и раннего среди всех трематозаврид рода *Prothoosuchus* довольно редки, и известны из шести местонахождений (Корольки, Федоровка, Девятичный II, Каменный Яр — Сухушка, Новая Таволжанка, Корнеевка II), приуроченных к широкому стратиграфическому интервалу (от заплавненского до устьмыльского горизонтов). Специфическим для этого рода является присутствие ряда педоморфных черт (маленькие размеры; относительно крупные орбиты, расположенные на уровне середины длины черепа; приближенность пинеального отверстия к уровню задних краев орбит; наличие эктоптеригоидных клыков; вхождение наружных крыловидных костей в края межптеригоидных ям и др.) в сочетании со взрослыми (окаменевшие плевроцентры), и иллюстрирует влияние педоморфоза на формирование трематозаврового плана организации, впервые отмеченного М.А. Шишкиным и Т. Сулей (Shishkin, Sulej, 2009).

Монотипичный род *Trematotegmen*, впервые описанный из нижнего триаса Общего Сырта (Гетманов, 1982) и известный здесь<sup>3</sup> только из трех слудкинских по возрасту местонахождений (Кострикин Дол, Нижнеозерное II, Прокаевка), является среди платистегин наиболее продвинутым в сторону трематозавровой организации. Это выражается в более высоком затылке, строении *exoccipitale* (редукция нижнеушного отростка и его субпродольная ориентация), слабом развитии *crista falciformis*, вращении видиева канала в тело парасфеноида, и в особенностях системы боковой линии (полное развитие, очень широкие и

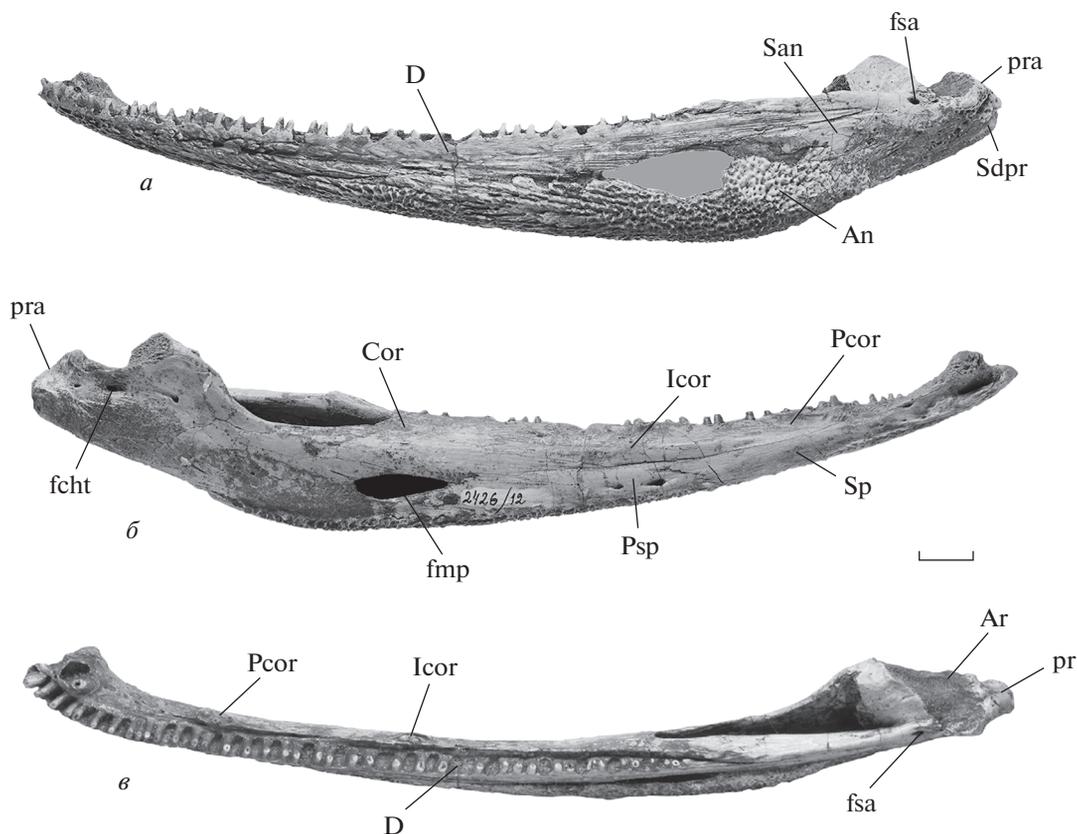
глубокие желобки, отсутствие *flexura lacrimalis*). Вместе с тем этот род обнаруживает ряд признаков (прежде всего, сильная укороченность костей постпариетального ряда), отличающих его как от остальных примитивных трематозаврид (тоозухин, платистегин *Angusaurus* Getmanov и *Platystega* Wiman), так и от собственно трематозаврин, и указывающих на его отклонение от магистрального пути становления трематозаврового морфотипа (Новиков, 2018).

*Селенокарины* (*Selenocarinae*) включают в себя позднеиндские роды *Selenosaga* Bjerring и *Samarabatrachus* Novikov, характеризующиеся наиболее примитивной морфологией среди капитозаврид, широко представленные в заплавненском горизонте Общего Сырта (обе формы) и известные по единичным находкам в верхнеиндском подъярусе Восточной Гренландии (*Selenosaga*) (Новиков, 2016). Ряд структурных особенностей этого подсемейства (общих или мозаично выступающих у того или иного из двух его родов) сближает его с древнейшими капитозавроморфами — ринезухидами, а также с другими палеозойскими темноспондилами. Так, оба рода селенокарин характеризуются рядом типично ринезухидных черт: слабое развитие преорбитального отдела черепной крыши, положение заднего края *supratemporale* каудальнее уровня вершины ушных вырезов, расположение вершин межптеригоидных окон у заднего края хоан, сильное развитие шагрени на небной поверхности, относительно длинная тимпанальная часть затылочного фланга *squamosum*, резкая выраженность *crista tympanica*, сильное окостенение *basioccipitale*. Следует также отметить присутствие у селенокарин такой архаичной черты, как наличие пре- и посторбитальных продольных валиков и бугров на дорсальной поверхности крыши черепа.

Кроме того, каждый из родов селенокарин дополнительно показывает и другие примитивные черты, необычные для триасовых капитозавроидов, в большинстве также разделяемые с ринезухидами и другими палеозойскими темноспондилами. Для рода *Selenosaga* этими чертами, дополнительно подчеркивающими мозаичный характер его морфотипа, являются: дорсолингвальная ориентировка поверхности костей короноидной серии, слабое развитие ретроартикулярного отростка нижней челюсти (рис. 2), участие *basioccipitale* в строении затылочного мышцелка, а также присутствие шагрени на небных костях и эктоптеригоидах (помимо парасфеноида и небных ветвей птеригоидов). Еще одним примитивным признаком, известным у *Selenosaga*, является прямойнейшее очертание вентрального контура нижней челюсти позади ангулярного изгиба (рис. 2, а, б).

К дополнительным плезиоморфным признакам ринезухидного уровня, наблюдаемым среди селенокарин у рода *Samarabatrachus*, относятся коленообразная форма слезного изгиба (*flexura*

<sup>3</sup> Присутствие типового вида (*Trematotegmen otschevi* Getmanov) также отмечено в одновозрастных отложениях на смежной территории Южного Приуралья (местонахождение Кон-Су III).



**Рис. 2.** *Selenocara rossica* Novikov, экз. ПИН, № 2426/12, левая ветвь нижней челюсти: *а* – с лабиальной стороны, *б* – с лингвальной стороны, *в* – сверху; Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Заплавное-Сосновое II; нижний триас, заплавненский горизонт. Обозначения: An – angulare, Ar – articulare, Cor – coronoideum, D – dentale, fcht – foramen supraangularis, fmp – foramen meckelianum posterior, fsa – foramen supraangularis, Icor – intercoronoideum, pra – processus retroarticularis, Psp – postspleniale, San – supraangulare, sdpr – sulcus depressorius, Sp – spleniale. Длина масштабной линейки 10 мм.

lacrimalis) инфраорбитального сенсорного канала (известна также у лидеккеринид) и наличие срединного разделенного промежутка между задними отделами сошников (*fodina vomeralis*), характерного также для большинства триасовых капитозавроидов, кроме ветлугазаврин.

С другой стороны, селенокарины резко противопоставляются наиболее ранним гондванским представителям семейства (род *Rewanobatrachus* Schoch et Milner) по строению *crista obliqua* восходящей пластины птеригоида (низко расположенный, полого ориентированный в затылочном плане, с округлым сечением верхнего края – у селенокарин<sup>4</sup> и высокий, заостренный и круто направленный – у *Rewanobatrachus*), подтверждая мнение ряда авторов (Очев, 1966; Małyńska, Shishkin, 1996) о наличии двух независимых ли-

ний в развитии капитозаврид – лавразийской и гондванской.

*Ритидостеиды* (*Rhytidosteidae*). Гондванские по происхождению, ритидостеиды представлены на территории Восточной Европы (Общий Сырт, Южное Приуралье и Прикаспий) только родом *Rhytidosteus* (Сенников, Новиков, 2012), описанным первоначально по единственному образцу из Южной Африки (*R. capensis*: Owen, 1884). В триасе Общего Сырта их присутствие в виде фрагментарных остатков отмечено только в двух местонахождениях яренского (позднеоленинского) возраста – Дьяконов I (*R. uralensis* Shishkin) и Дьяконов II (*Rhytidosteus* sp.) (Новиков, 2018). Широкое распространение остатков ритидостеид в отложениях прибрежно-морского генезиса может указывать на распространение *Rhytidosteus* из гондванских областей (Южная Африка) на территорию Восточной Европы через прибрежные биотопы вдоль северного побережья Тетиса (Шишкин, 2010; Новиков, 2018).

<sup>4</sup> Сходное с селенокаринами строение этой структуры отмечено у геологически одновозрастных (индских) лидеккеринид и трематозавроидов–сыртозухин, а также известно у ряда ювенильных форм среди других капитозавроидов (Shishkin, Rubidge, 2000).

*Плагиозавриды* (Plagiosauridae). Остатки плагиозавров, выделяющихся среди других групп темноспондилов, помимо особенностей морфологии черепа и плечевого пояса, также уникальным строением тел позвонков, в раннетриасовых тетраподных сообществах Восточной Европы редки, и известны, в основном, из яренских (позднеоленекских) отложений Московской и Мезенской синеклиз. В нижнем триасе более южных регионов до недавнего времени было известно лишь по одной их находке в Южном Приуралье и в бассейне р. Дон, причем все они с некоторой долей условности были отнесены к плагиостернину *Melanopelta* (Шишкин, 1967; Новиков, 2018). В 2017 г. была сделана первая находка остатков плагиозавров и в нижнем триасе Общего Сырта (местонахождение Дьяконов II). Она представляет собой слабо амфицельное и дорсовентрально уплощенное тело позвонка с хордальным каналом (экз. ПИН, № 5497/27: рис. 1, в). По своему строению этот образец обнаруживает значительно сходство с телом позвонка (экз. ПИН, № 2394/3), описанным Шишкиным (1967) из Южного Приуралья (местонахождения Кзыл-Сай II). Учитывая вероятные гондванские корни, ограниченность ареала распространения средне- и познетриасовых форм (Европа, Шпицберген, Гренландия, Таиланд), а также приуроченность многих местонахождений этого возраста к отложениям эпиконтинентальных морских бассейнов, вполне возможно расселение плагиозавров из Гондваны, как и в случае с ритидостеидами, через прибрежно-морские биотопы (Shishkin, 2007; Новиков, 2018).

### ХРОНИОЗУХИИ

Реликтовые антракозавры—хрониозухии в триасе Восточной Европы известны по редким находкам, в основном дермальных щитков (остеодерм) и позвонков, представителей семейства *Bystrowianidae* (Novikov, Shishkin, 2000; Шишкин и др., 2014; Новиков, 2018). Их присутствие задокументировано почти во всех (кроме слудкинского) выделяемых здесь региональных стратиграфических подразделениях, охватывающих интервал от нижеиндского подъяруса нижнего триаса (вохминский горизонт) до ладинского яруса среднего триаса (букобайский горизонт). За пределами Восточной Европы известен лишь один триасовый быстровианид (монотипичный род *Bystrowiella* Witzmann, Schoch et Maisch), описанный из нижнего кейпера Южной Германии (Witzmann et al., 2008).

В триасе Общего Сырта единичные находки быстровианид происходят из двух стратиграфических уровней — вохминского (местонахождения Алексеевка III, Перевозинка, Переволоцкое) и рыбинского (местонахождения Мечеть I, Ме-

четь II, Каменный Дол и Красная Яруга II) горизонтов. Все известные отсюда вохминские образцы условно (из-за отсутствия наиболее диагностичной части скелета — остеодерм) отнесены к роду *Axitectum* (*A. vjushkovi* Shishkin et Novikov и *Axitectum* sp.). Этот род, характеризующийся узкими, продольно вытянутыми щитками, впервые был описан из Московской синеклизы, где он встречается в шести местонахождениях, приуроченных к вохминскому (*A. vjushkovi*) и федоровскому (*A. georgi* Novikov et Shishkin) горизонтам (Novikov, Shishkin, 2000; Новиков, 2018). Материал по быстровианидам из рыбинских по возрасту местонахождений Общего Сырта представлен как щитками (местонахождения Мечеть I и Мечеть II), так и отдельными позвонками (местонахождения Каменный Дол и Красная Яруга II), при этом родовая принадлежность (*Dromotectum*) установлена только для остеодерм (*Dromotectum* sp. и *D. spinosum* Novikov et Shishkin)<sup>5</sup>. Последние имеют сильный сводообразный изгиб в поперечном сечении и незначительно расширены в плане. За пределами Общего Сырта представители рода *Dromotectum* (*D. abditum* Shishkin, Novikov et Fortuny) известны только из гамского горизонта бассейна р. Дон<sup>6</sup> (Шишкин и др., 2014).

### ПРОКОЛОФОНЫ

Проколофоны составляют обычный компонент триасовых тетраподных сообществ в северных регионах Восточной Европы (Московская, Мезенская и Печорская синеклизы, Северное Приуралье). Однако на территории Общего Сырта их находки единичны. Это в равной степени относится к обоим встреченным на территории Восточной Европы семействам — *Spondylolestidae* и *Procolophonidae*. Представители первого из этих семейств, характеризующегося недифференцированной зубной системой с простыми коническими зубами, достоверно известны по единичным находкам из трех вохминских местонахождений — Никольское (*Contritosaurus* sp.), Переволоцкое (*Contritosaurus* sp.) и Яблоновый Враг (*Phaanthosaurus* sp.), причем образцы из последнего местонахождения (см. Блом, 1968) в настоящее время утеряны. Предположительно спондилолестиды встречаются и в одновозрастном местонахождении Перевозинка, однако происходящий отсюда материал (посткраниальные остатки) не диагностичен. Более продви-

<sup>5</sup> Мнение (см. Novikov, Shishkin, 2000) о принадлежности к типовому виду рода позвонков быстровианид из местонахождений Красная Яруга II и Вахнево (Вологодская обл.), в настоящее время не поддерживается.

<sup>6</sup> Принадлежность к *Dromotectum* фрагмента щитка, описанного из верхней перми Китая (Liu et al., 2014) как особый вид *D. largum*, не может быть достоверно установлена из-за недостаточной сохранности оригинального материала (Новиков, 2018).

нутые проколофоны из семейства Procolophonidae (с дифференцированной на квазирезцы и двухвершинковые квазикоренные зубной системой) представлены двумя родами – широко распространенным в Восточной Европе как географически, так и стратиграфически (рыбинский – федоровский горизонты) родом *Tichvinskia* и эндемичным родом *Samaria*. Остатки *Tichvinskia* определены из трех местонахождений – Мечеть II, Мойка II (оба приурочены к рыбинскому горизонту) и Дьяконов II (федоровский горизонт). Из первого местонахождения происходят находки *T. cf. jugensis* Vjuschkov et Tchudinov (экз. ПИН, № 2424/2, фрагмент черепа), а также фрагмент сочлененного посткраниального скелета неопределимого проколофона (экз. ПИН, № 2424/41). Остатки *Tichvinskia* sp. из местонахождения Мойка II представлены фрагментами верхне- и нижнечелюстной костей и частью сочлененного посткраниального скелета (экз. ПИН, № 3890/5–7), вероятно, принадлежавшими одной особи (Новиков и др., 2017), а из местонахождения Дьяконов II – фрагментом нижней челюсти (экз. ПИН, № 5497/21).

Монотипичный род *Samaria*, впервые описанный из низов рыбинского горизонта<sup>7</sup> Общего Сырта (группировка *Benthosuchus gusevae*) является древнейшим представителем проколофонид в Восточной Европе. Несмотря на это, он уже показывает хорошо дифференцированную зубную систему и специфическую форму квазикоренных зубов (сильно расширены поперечно, с максимальной шириной на уровне нижней трети высоты). Помимо типового местонахождения, типовым видом рода *S. concinna* (Ivachnenko) известен (экз. ПИН, № 3892/2, нижнечелюстная кость) из верхней части рыбинского горизонта (группировка *Benthosuchus sushkini*; местонахождение Липовка).

### ЭОЗАВРОПТЕРИГИИ

Эта крайне редкая для триаса Восточной Европы группа до недавнего времени была известна по находкам из двух местонахождений (Сенников, 2001) – раннетриасового (позднеоленинского) Донская Лука (циматозаврид *Tanaisosaurus kalandadzei* Sennikov) и среднетриасового (ладинского) Большая Сыня II (пистоазаврид *Pistosaurus* sp.).

Остатки эозавроптеригий недавно установлены нами из двух раннеоленинских (рыбинский горизонт) местонахождений Общего Сырта. Так, среди материалов, собранных В.П. Твердохлебовым (Саратовский государственный ун-т) из ме-

стонахождения Нижнеозерное, был обнаружен коракоид ближе не определимой эозавроптеригии (экз. ПИН, № 4734/5; рис. 3, б), а из местонахождения Алексеевка II определена квадратная кость (экз. ПИН, № 4513/55; рис. 3, а), сходная с таковой *Tanaisosaurus kalandadzei* (Сенников, Новиков, 2014). Эти новые материалы, вероятно, представляют собой самые древние находки эозавроптеригий на территории Восточной Европы и в мире. Учитывая континентальное (аллювиальное) происхождение указанных местонахождений, можно предположить, что наиболее ранние эозавроптеригии обитали не только в прибрежных биотопах на морском мелководье, но могли заходить и в континентальные водоемы. Так как конечности эозавроптеригий были преобразованы в лапы [и это исключало возможность передвижения по суше (Сенников, 2001)], то они, вероятно, заселяли достаточно крупные, не пересыхающие водоемы, существовавшие, очевидно, в раннетриасовую эпоху на территории Общего Сырта. Последняя в это время представляла собой обширную сильно обводненную предгорную равнину, где имел место значительный сток с молодых Уральских гор (Мазарович, 1936; Блом, 1972).

### ПРОТОРОЗАВРЫ

Остатки проторозавров довольно многочисленны на Общем Сырте в стратиграфическом интервале от заплавненского до устьмыльского горизонта и представлены посткраниальными остатками (позвонки, кости конечностей) пролацертида *Microscnemus* – широко распространенной формы в разновозрастных отложениях других регионов Восточно-Европейской платформы и Южного Приуралья. При этом остатки *Microscnemus* из общесыртовского разреза существенно не отличаются от типовой серии *Microscnemus efremovi* F. von Huene (von Huene, 1940), поэтому можно предположить, что здесь представлен именно этот вид.

Находки более молодых триасовых проторозавров на Общем Сырте известны лишь из местонахождения Рассыпное (гамский горизонт, верхний оленек), откуда описан эндемичный пролацертид *Vitramimosaurus dzerzhinskii* Sennikov (Сенников, 2005; рис. 3, в). Эта форма является самым крупным проторозавром из триаса Восточной Европы, крупнее разновозрастного танистрофеида *Augustaburiania vatagini* Sennikov из местонахождения Донская Лука и даже среднетриасового (ладинского) пролацертида *Malutinisuchus gratus* Otschev из Северного и Южного Приуралья. Присутствие в разновозрастных (гамских), но разных по происхождению отложениях двух форм проторозавров (пролацертида *Vitramimosaurus dzerzhinskii* – в континентальных и тани-

<sup>7</sup> При первоописании (Новиков, 1991) стратиграфическое положение (слудкинский горизонт) единственного известного на тот момент экземпляра этого монотипичного рода было указано неверно.



Рис. 3. Остатки раннетриасовых рептилий: *a, б* — *Eosauropterygia* fam. indet.: *a* — экз. ПИН, № 4513/55, левая квадратная кость спереди; Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Алексеевка II; рыбинский горизонт; *б* — экз. ПИН, № 4734/5, левый коракоид сверху; Оренбургская обл., Илекский р-н, местонахождение Нижнеозерное; рыбинский горизонт; *в* — *Vritramimosaurus dzerzhinskii* Sennikov, голотип ПИН, № 951/72, шейный позвонок, вид слева; Оренбургская обл., Илекский р-н, местонахождение Рассыпная; гамский горизонт; *г* — *Chasmatosuchus rossicus* F. von Huene, лектотип ПИН, № 2252/381, два сочлененных переднеуловищных позвонка, вид справа; Вологодская обл., Никольский р-н, местонахождение Вахнево; рыбинский горизонт; *д* — *Chasmatosuchus* sp., экз. ПИН, № 3362/29, заднешейный—переднеуловищный позвонок, вид справа; Самарская обл., Тощий р-н, местонахождение Безымянный; рыбинский горизонт; *е* — *Tsylmosuchus jakovlevi* Sennikov, 1990, голотип ПИН, № 4332/1, шейный позвонок, вид справа; Республика Коми, Усть-Цилемский р-н, местонахождение Черепанка-III; устьмыльский горизонт; *ж, з* — *Tsylmosuchus samariensis* Sennikov, неполные шейные позвонки, вид справа: *ж* — голотип ПИН, № 2424/6, *з* — экз. ПИН, № 2424/7; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Мечеть II; рыбинский горизонт.

строфеида *Augustaburiania vatagini* — в прибрежно-морских) хорошо согласуется с различием их образа жизни — наземного для первой формы и полуводного — для второй.

### ТЕКОДОНТЫ

Остатки текодонтов обнаружены на территории Общего Сырта во множестве местонахождений. Они относятся к протерозухидам (*Proterosuchidae*), ранним рауизухидам (*Rauisuchidae*) и гондванским по происхождению эритрозухидам (*Erythrosuchidae*). Первая из этих групп представлена родом *Chasmatosuchus* F. von Huene, известным по изолированным позвонкам и костям конечностей из нескольких местонахождений заплывенского—устьмыльского возраста. Более точное (до вида) определение остатков известных отсюда представителей этого рода до сих пор не представляется возможным. В то же время, они обнаруживают ряд особенностей, отличающих их от таковых из более северных регионов (Московская, Мезенская и Печорская синеклизы; рис. 3, *г*). В первую очередь необходимо отметить в среднем более крупные размеры позвонков и костей конечностей общесыртовских хасматозухов (напр., позвонок из местонахождения Безымянный: экз. ПИН, № 3362/29; рис. 3, *д*). Остатки *Chasmatosuchus* из разных регионов Восточной Европы обнаруживают и некоторые различия в морфологии подвздошных костей. Для образцов из мечетинской группы местонахождений Общего Сырта (экз. ПИН, №№ 2424/44, 70 и др.) эти кости имеют более продвинутые черты строения, несколько сближающие их с таковыми эритрозухид, — более глубокая вертлужная впадина, несколько более протяженный и сильнее выступающий супраацетабулярный гребень, более обособленная дорсальная пластина подвздошной кости, отделенная от тела менее широкой шейкой, более развитый передний отросток дорсальной пластины, более выпуклый ее верхний край.

В противоположность этому, подвздошные кости представителей *Chasmatosuchus* из Мезенской синеклизы (напр., из местонахождения Родома I: экз. ПИН, № 3716/2) имеют более примитивный протерозухидный облик. Несмотря на

эти различия, отсутствие подвздошных костей в типовой серии единственного известного на сегодняшний день вида *Chasmatosuchus*<sup>8</sup> — *C. rossicus* — не позволяет отнести именно к этому виду или северный, или южный морфотип, как и выделить новый вид. Возможно, в будущем, с получением более массовой, разнообразной и представительной выборки остатков хасматозухов из различных регионов Восточной Европы, появится возможность разрешить вопрос о наличии в составе рода *Chasmatosuchus* одного (*C. rossicus*) или нескольких видов. К протерозухиям, вероятно, относится и мелкий архозавроморф *Exilisuchus tubercularis* Otschev, известный из местонахождения Каменный Яр (рыбинский горизонт) по неполной правой подвздошной кости (экз. ПИН, № 4197/61: Сенников, 2008). Эта форма, впервые описанная по единственному образцу (неполной левой подвздошной кости своеобразного строения) из нижнего триаса Южного Приуралья и отнесенная к протерозухиям условно (Очев, 1979; Сенников, 1995, 2008), является крайне редким элементом раннетриасовых тетраподных сообществ Общего Сырта и Южного Приуралья.

Рауизухиды представлены двумя родами — *Tsylmosuchus* (*T. samariensis* Sennikov из рыбинского горизонта и *T. jakovlevi* Sennikov из устьмыльского горизонта: Сенников, 1990, 1995, 2008) и *Jaikosuchus* [*J. magnus* (Otschev) из гамского горизонта: Сенников, 1995]. Типовой вид первого из этих родов (*T. jakovlevi*), широко распространенный в слудкинских и устьмыльских отложениях северных регионов Восточной Европы (Московская, Мезенская и Печорская синеклизы), на территории Общего Сырта известен только из устьмыльского горизонта (местонахождение Логачевка и Мансурово). Шейный позвонок из первого местонахождения (экз. ПИН, № 4196/2) отличается от аналогичных позвонков этого вида из северных регионов более сильно выступающим килем в виде одинарного вентрального гребня.

<sup>8</sup> *Chasmatosuchus parvus* F. von Huene, описанный Ф. фон Хюне (Huene, 1940) по изолированному переднему туловищному позвонку, впоследствии отнесен к пролацертиду *Microcnemus efremovi* F. von Huene, 1940 (Сенников, 1995).

*Tsylmosuchus samariensis* является эндемиком Общего Сырта и известен из ряда местонахождений [Мечеть II (голотип ПИН, № 2424/6; экз. ПИН, № 2424/7; рис. 3, ж, з), Каменный Дол, Каменный Яр, Безымянный и др.]. Этот вид, помимо других черт строения (см. Сенников, 1990), отличается от *Tsylmosuchus* sp. из одновозрастного местонахождения Вахнево и федоровского местонахождения Окуневское (Московская синеклиза), *T. jakovlevi* из слудкинского и усть-мыльского горизонтов Московской, Мезенской и Печорской синеклиз (рис. 3, е) и от *T. donensis* Sennikov из гамского горизонта Донской Луки более крупными размерами (Сенников, 1990, 1995, 2008). Здесь один из авторов (АГС) усматривает аналогию в различии размерных классов представителей как *Tsylmosuchus*, так и *Chasmatosuchus*, известных из южных (Общий Сырт и Южное Приуралье) и северных (Московская, Мезенская, Печорская синеклизы) регионов Восточной Европы.

Рауизухид *Jaikosuchus magnus* (Otschev) и ранний эритрозухид *Garjainia triplicostata* (F. von Huene) известны только из местонахождения Рассыпное гамского возраста, причем последняя форма представлена здесь целю скелетным материалом (рис. 4; Huene, 1960; Очев, 1979; Сенников, 1995, 2008). Помимо Общего Сырта, остатки этих двух родов встречены в местонахождениях федоровского и гамского возраста только в Южном Приуралье. При этом *Garjainia triplicostata* обнаруживает значительное сходство с *G. prima* Otschev, описанным из федоровского горизонта последнего региона.

## ТЕРИОДОНТЫ

Териодонты являются наиболее редкими элементами раннетриасовых тетраподных сообществ Восточной Европы. В нижнем триасе Общего Сырта они известны только из двух местонахождений, приуроченных к позднеоленекским отложениям. В первом из них (местонахождение Рассыпная) был найден череп тероцефала, описанный как *Silphedosuchus orenburgensis* Tatarinov (Татаринов, 1977; Ivakhnenko, 2011). Вторая находка этой группы была сделана авторами в 2011 г. на общесыртовском местонахождении Дьяконов II (верхи федоровского и низы гамского горизонтов). Она представляет собой фрагмент зубной кости (без зубов) мелкого териодонта (экз. ПИН, № 5497/26), ближе не определимого.

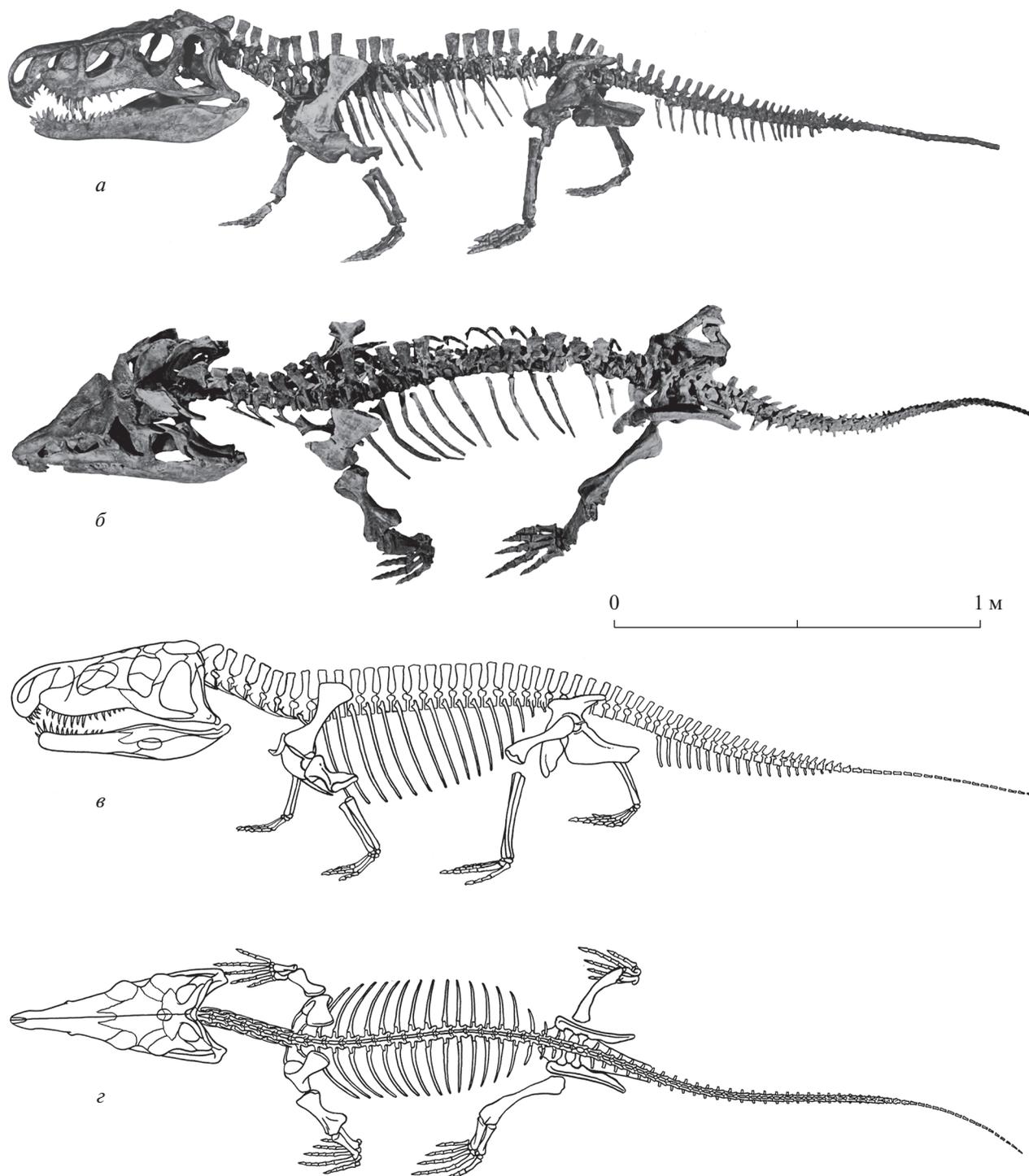
\* \* \*

Новые данные по раннетриасовым тетраподным сообществам Общего Сырта, с одной стороны, дополнительно подчеркивают их своеобразие и отличия от одновозрастных фаун более север-

ных районов Восточной Европы, с другой, — близость к тетраподным сообществам Южного Приуралья, а по отдельным элементам показывают сходство с триасовыми фаунами более удаленных регионов (Южная Африка, Восточная Гренландия, Австралия). Эти обстоятельства позволяют рассматривать Общий Сырт и Южное Приуралье в качестве особого (южноприуральского) биогеографического региона, характеризующегося особенностями зоогеографических связей (Шишкин и др., 2006; Новиков, 2018). На протяжении почти всего раннего триаса этот регион выделялся сохранением фаунистических связей с гондванскими областями. Так, в позднеиндском тетраподном сообществе Общего Сырта (фауна *Selenocara*–*Syrptosuchus*) отмечено присутствие ряда форм (древнейшие капитозавриды–селенокаринны *Selenocara* и *Samarabatrachus*), имеющих южногондванские родственные связи. Кроме того, именно к этому времени относится первое появление трематозавроида *Qantas*, обнаруживающего наибольшее сходство с плохо известным австралийским *Tigraturhinus* (Новиков, 2012a, 2018). Время существования фауны *Parotosuchus* характеризуется новой инвазией на территорию Восточной Европы тетраподных групп, имеющих гондванское происхождение (среди амфибий это ритидостеиды и, вероятно, плагиозавриды, а среди рептилий — эритрозухиды), причем присутствие ритидостеид и эритрозухид зафиксировано только в пределах южноприуральского биогеографического региона, где эти группы представлены общими с Южной Африкой родами — *Rhytidosteus* и *Garjainia*, соответственно.

Результаты изучения раннетриасовых тетраподных фаун Общего Сырта также позволили решить ряд вопросов по становлению, родственным связям и путям диверсификации основных групп амфибий на территории Восточной Европы. Проведенный недавно анализ всех имеющихся данных позволил сделать вывод о том, что территория Общего Сырта может рассматриваться в качестве центра происхождения трех близко родственных доминантных групп раннетриасовых темноспондиллов, представленных семействами *Capitosauridae*<sup>9</sup>, *Benthosuchidae* и *Trematosauridae* (Новиков, 2018). Основой для такого заключения, помимо сведений о наиболее древних находках представителей каждой из этих групп (*Selenocara* и *Samarabatrachus* — среди капитозавридов, *Syrptosuchus* — среди бентозухид и *Prothoosuchus* — среди трематозавридов), учитывался и тот факт, что именно Общий Сырт является областью максималь-

<sup>9</sup> В состав этого семейства мы вслед за Т. Марианской и М.А. Шишкиным (Maryńska, Shishkin, 1996) относим только представителей лавразиазской линии капитозавридов, включающих *Selenocarinae* Novikov, *Wetlugasaurinae* Sève-Söderbergh и *Parotosuchinae* Schoch et Werneburg.



**Рис. 4.** *Garjainia triplicostata* (F. von Huene): *a, б* – фотография собранного, частично реконструированного скелета (по лектотипу ПИН, № 951/ 59 и экз. ПИН, №№ 951/1–40, 54–60): *a* – вид слева, *б* – вид сверху; *в, г* – рисунок скелета: *в* – вид слева, *г* – вид сверху; Оренбургская обл., Илекский р-н, местонахождение Рассыпное; нижний триас, гамский горизонт.

ной структурной диверсификации (“архаического многообразия”: Шишкин, 2011) каждого из этих семейств.

В заключение следует отметить, что для территории Общего Сырта наибольшее таксономиче-

ское разнообразие триасовых тетрапод, так же как и наибольшее число их местонахождений и остатков, приходится на начало раннеолленекского времени – времени существования фауны *Wenthosuchus*. Местонахождения с фауной *Tupilako-*

saurus немногочисленны, что может быть связано с ограниченным распространением здесь отложенный раннеиндского возраста. В то же время, широко распространенные местонахождения фауны Wetlugasaurus (слудкинский горизонт) гораздо беднее рыбинских. Вероятно, это связано с наиболее благоприятными условиями для существования тетраподной биоты на территории Общего Сырта именно в рыбинское время, которое знаменуется максимумом раннеоленекской бореальной трансгрессии во всем северном полушарии (Lozovsky, 1989). Такие условия, предположительно, и были обусловлены гумидизацией климата, на что может указывать большая сероцветность рыбинских отложений по сравнению с выше- и нижележащими.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты №№ 17-04-00410 и 17-54-10013), Министерства образования и науки России (инициативный проект № 5.5177.2017/8.9.), за счет субсидии, выделенной Казанскому федеральному университету для выполнения государственного задания № 671-2020-0049 в сфере научной деятельности, а также в рамках государственной программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального университета среди ведущих мировых научно-образовательных центров и программы фундаментальных научных исследований Президиума РАН № 22 “Эволюция органического мира и планетарных процессов”. ИВН и АГС выражают благодарность ОАО “Оренбургэнерго” за всестороннюю поддержку проведения экспедиционных исследований, а также любителям-палеонтологам В.В. Константинову, А.В. Груздеву и членам Самарского палеонтологического общества за переданные материалы по тетраподам.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Блом Г.И. Каталог местонахождений фаунистических остатков в нижнетриасовых отложениях Среднего Поволжья и Прикамья. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1968. 376 с.
- Блом Г.И. Фации и палеогеография Московской синеклизы и Волжско-Камской антеклизы в раннетриасовую эпоху. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1972. 368 с.
- Гетманов С.Н. Лабиринтодонт из нижнего триаса Общего Сырта // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 103–108.
- Мазарович А.Н. Геологическое строение Заволжья между Куйбышевым и Оренбургом // Бюлл.МОИП, отд. геол. 1936. Т. 14. Вып. 6. С. 487–549.
- Новиков И.В. Новые данные по проколофонидам СССР // Палеонтол. журн. 1991. № 3. С. 73–85.
- Новиков И.В. Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 3. *Qantas samagensis* gen. et sp. nov. // Палеонтол. журн. 2012а. № 2. С. 68–77.
- Новиков И.В. Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 4. Род *Venthosuchus* Efremov, 1937 // Палеонтол. журн. 2012б. № 4. С. 68–79.
- Новиков И.В. Лонхоринхиды (*Amphibia*, *Temnospondyli*) в нижнем триасе Восточно-Европейской платформы // Проблемы геологии Европейской России: сб. науч. трудов Всерос. науч. конференции, посвящ. 130-летию со дня рождения проф. Бориса Александровича Можаровского. Саратов: СГТУ, 2013. С. 148–155.
- Новиков И.В. Новые темноспондилльные амфибии из базального триаса Общего Сырта (Восточная Европа) // Палеонтол. журн. 2016. № 3. С. 88–100.
- Новиков И.В. Раннетриасовые амфибии Восточной Европы: эволюция доминантных групп и особенности смены сообществ. М.: РАН, 2018. 358 с.
- Новиков И.В., Константинов В.В., Сенников А.Г. и др. Новые уникальные находки раннетриасовых тетрапод на Общем Сырте // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии: Сб. трудов Всерос. науч. конференции, посвящ. памяти проф. Виталия Георгиевича Очева / Ред. Иванов А.В., Новиков И.В., Яшков И.А. М.–Саратов: ПИН РАН – СГТУ – ООО “Кузница рекламы”, 2017. С. 70–74.
- Очев В.Г. Систематика и филогения капитозавроидных лабиринтодентов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1966. 184 с.
- Очев В.Г. Новые раннетриасовые архозавры с востока Европейской части СССР // Палеонтол. журн. 1979. № 1. С. 104–109.
- Сенников А.Г. Новые данные по рауизухидам Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1990. № 3. С. 3–16.
- Сенников А.Г. Ранние текодонты Восточной Европы. М.: Наука, 1995. 140 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 263).
- Сенников А.Г. Открытие примитивной завроптеригии из нижнего триаса Донской Луки и распространение триасовых морских рептилий в России // Палеонтол. журн. 2001. № 3. С. 76–85.
- Сенников А.Г. Новая специализированная пролацертилия (*Reptilia*: *Archosauromorpha*) из нижнего триаса Оренбургской области // Палеонтол. журн. 2005. № 2. С. 88–97.
- Сенников А.Г. Подкласс *Archosauromorpha* // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1 / Ред. Иващенко М.Ф., Курочкин Е.Н. М.: ГЕОС, 2008. С. 266–318.
- Сенников А.Г., Новиков И.В. О находках *Rhytidosteidae* (*Amphibia*, *Temnospondyli*) в нижнем триасе Восточной Европы и возможных пищевых адаптациях представителей этого семейства // Палеострат-2012. Годичн. собр. (науч.конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва (Москва, 30 января–1 февраля 2012 г.): тез. докл. / Ред. Алексеев А.С. М.: ПИН РАН, 2012. С. 60–61.
- Татаринов Л.П. Новый териодонт из нижнего триаса Оренбургской области // Палеонтол. журн. 1977. № 4. С. 86–90.
- Шишкин М.А. Плагиозавры в триасе СССР // Палеонтол. журн. 1967. № 1. С. 92–99.
- Шишкин М.А. О реликтах палеозойских архегозавроидов (*Amphibia*, *Temnospondyli*) в триасе Евразии // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Север-

- ной Евразии. IV Всерос. конф., г. Москва, 4–5 апреля 2002 г.: тез. докл. М.: ПИН РАН, 2002. С. 99.
- Шишкин М.А.* Начальная диверсификация амфибий после терминального пермского кризиса // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии: Матер. V Междунар. конф., посвящ. 150-летию со дня рождения В. П. Амалицкого (1860–1917) (Москва, 22–23 ноября 2010 г.). М.: ПИН РАН, 2010. С. 119–122.
- Шишкин М.А.* Амфибии-тупилакозавриды (Temnospondyli) в пионерных тетраподных сообществах раннего триаса: происхождение и вопрос об очаге экспансии // Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеобиогеография: Матер. конф., посвящ. 80-летию со дня рождения Виталия Георгиевича Очева (1931–2004) (6 декабря 2011 г., Москва). М.: ПИН РАН, 2011. С. 53–57.
- Шишкин М.А., Новиков И.В., Фортуну Ж.* Новые быстровианидные хронизухии (Amphibia, Anthracosauromorpha) из триаса России и особенности диверсификации Bystrowianidae // Палеонтол. журн. 2014. № 5. С. 60–71.
- Шишкин М.А., Сенников А.Г., Новиков И.В., Ильина Н.В.* Дифференциация тетраподных сообществ и некоторые особенности биотических событий в раннем триасе Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 3–12.
- Huene F. von.* Eine Reptilfauna aus der ältesten Trias Nordrusslands // N. Jb. Miner. etc. Abt. B. 1940. Beil.-Bd 84. S. 1–23.
- Huene F. von.* Ein grosser Pseudosuchier aus der Orenburger Trias // Palaeontogr. Abt. A. 1960. Bd 114. Lf. 1–4. S. 105–111.
- Ivakhnenko M.F.* Permian and Triassic theropods (Eutherapsida) of Eastern Europe // Paleontol. J. 2011. V. 45. № 9. P. 981–1144.
- Liu J., Xu L., Jia S-H. et al.* The Jijuan tetrapod fauna of the Upper Permian of China-2. Stratigraphy, taxonomical review, and correlation // *Vertebr. Palasiat.* 2014. V. 52. № 3. P. 328–339.
- Lozovsky V.R.* Some peculiarities of development of East European and North American platforms during Early Triassic // 28 Intern. Geol. Congr. Abstracts. 1989. V. 2. P. 329–330.
- Maryańska T., Shishkin M.A.* New Cyclotosaurid (Amphibia: Temnospondyli) from the Middle Triassic of Poland and some problems of interrelationships of capitosauroids // *Pr. Muzeum Ziemi.* 1996. № 43. P. 53–82.
- Nield C.M., Damiani R., Warren A.* A short-snouted trematosauroid (Tetrapoda, Temnospondyli) from the Early Triassic of Australia: the oldest known trematosaurine // *Alcheringa.* 2006. № 30. P. 263–271.
- Novikov I.V., Shishkin M.A.* Triassic Chroniosuchia (Amphibia, Anthracosauromorpha) and evolution of dermal thoracic scutes in the Bystrowianidae // *Paleontol. J.* 2000. V. 34. Suppl. 2. P. 165–178.
- Owen R.* On a labyrinthodont amphibian (*Rhytidosteus capensis*) from the Trias of the Orange Free State, Cape of Good Hope // *Quart. J. Geol. Soc. London.* 1884. V. 40. P. 333–339.
- Shishkin M.A.* Patterns of recovery of amphibian diversity in the Triassic // *Bull. New Mexico Mus. Natur. Hist.* 2007. № 41. P. 369–370.
- Shishkin M.A., Rubidge B.S.* A relict rhinesuchid (Amphibia: Temnospondyli) from the Lower Triassic of South Africa // *Palaeontology.* 2000. V. 43. № 4. P. 653–670.
- Shishkin M.A., Sulej T.* The Early Triassic temnospondyls of the Czatkowice 1 tetrapod assemblage // *Palaeontol. Pol.* 2009. V. 65. P. 31–77.
- Welles S.P.* A review of the lonchorhynchine trematosauroids (Labyrinthodontia), and a description of a new genus and species from the Lower Moenkopi Formation of Arizona // *PaleoBios.* 1993. V. 14. № 3. P. 1–24.
- Witzmann F., Schoch R.R., Maiseh M.W.* A relict basal tetrapod from the Middle Triassic of Germany // *Naturwiss.* 2008. № 95. S. 67–72.

## Rare and Endemic Elements in Triassic Tetrapod Assemblages of Obshchii Syrt Highland (Eastern Europe)

I. V. Novikov, A. G. Sennikov, A. V. Ivanov

The history of the change of the Early Triassic tetrapod communities known for the territory of Obshchii Syrt Highland includes eight successional faunal assemblages, which, in terms of the fractionality of the evolutionary stages distinguished, has no analogues in the world. Temnospondyl amphibians are the dominant elements in these tetrapod assemblages, among which the three most widely distributed groups are capitosauromorphs—capitosaurids, benthosuchids, and trematosaurids. Remains of reptiles are much less common. The article provides brief information about the findings of rare and endemic tetrapod groups known from the Lower Triassic of Obshchii Syrt Highland. These include qantasids, lonchorhynchids, capitosaurids-selenocarines, rhytidosteids, plagiosaurs and relict anthracosaurs-chroniosuchians—from amphibians, as well as eosauropterygians, theriodonts and some genera of procolophonids, prolacertiforms and thecodonts—among reptiles. The peculiarity of the systematic composition of the Early Triassic tetrapod communities of Obshchii Syrt Highland and South Cis-Urals with respect to that of the contemporary land vertebrate fauna of the more northern territories of Eastern Europe and the legitimacy of distinguishing these two areas into a distinct region characterized by specific zoogeographical connections are emphasized.

*Keywords:* Eastern Europe, Obshchii Syrt Highland, Early Triassic, tetrapod assemblages

УДК 551.782.23:568.28/.29:598.28/.29

## ИСКОПАЕМАЯ ОВСЯНКА *EMBERIZA SHAAMARICA* (AVES, EMBERIZIDAE) ИЗ ВЕРХНЕГО ПЛИОЦЕНА ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

© 2020 г. Е. С. Паластрова<sup>а</sup>, \*, Н. В. Зеленков<sup>а</sup>, \*\*

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

\*e-mail: e.palastrova@paleo.ru

\*\*e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 30.10.2019 г.

После доработки 24.01.2020 г.

Принята к публикации 29.01.2020 г.

Описаны новые материалы по “*Rhodospiza*” *shaamarica* Zelenkov et Kurochkin, 2012 из верхнего плиоцена местонахождений Шамар (Северная Монголия) и Береговая (Южное Забайкалье; Россия). Показано, что *R. shaamarica* следует относить к роду *Emberiza* семейства овсянковых (*Emberizidae*) – таким образом, это первый ископаемый вид овсянок для территории Азии. Отмечено морфологическое сходство *Emberiza shaamarica* comb. nov. и современных тростниковых овсянок *E. schoeniclus*. В статье анализируются палеонтологическая летопись и эволюционная история *Emberiza*. Проведена таксономическая ревизия ранее описанных ископаемых видов *Emberiza*.

**Ключевые слова:** неоген, плиоцен, Азия, Passeriformes, Emberizidae, морфология

**DOI:** 10.31857/S0031031X20060070

Овсянковые (Passeriformes, Emberizidae) – многочисленное семейство воробьиных птиц (Passeriformes), включающее 44 современных вида (del Hoyo, Collar, 2016). Его представители населяют различные ландшафты и климатические зоны, но многие виды приурочены к полуоткрытым или открытым местообитаниям (Коблик, 2001; Winkler et al., 2015; Рябицев и др., 2019). В современной фауне Азии овсянки весьма разнообразны: на территории Забайкалья и Прибайкалья в настоящее время встречается 18 видов овсянковых (Доржиев, 2011), на территории Северной Монголии – 12 (Цэвээнмядаг и др., 2005). По-видимому, овсянки и в прошлом были обычным компонентом различных континентальных авифаун, однако их эволюция остается очень слабо изученной. В частности, практически нет данных по разнообразию позднеплиоценовых овсянок.

В настоящей статье показано, что выюрок *Rhodospiza shaamarica* Zelenkov et Kurochkin, 2012, описанный из верхнего плиоцена Северной Монголии, в действительности относится к овсянковым – это первый ископаемый вид овсянок с территории Азии. Мы обсуждаем морфологию и экологию этого вида, а также анализируем палеонтологическую летопись семейства *Emberizidae*.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Статья основана на ревизии ранее описанных (Zelenkov, Kurochkin, 2012) и изучении новых

костных остатков, отнесенных нами к *Emberiza shaamarica* (Passeriformes: Emberizidae), из местонахождений Береговая и Шамар. Материал был получен для изучения от М.А. Ербаевой и В.С. Зажигина и хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН).

Местонахождение Береговая расположено на правом берегу р. Чикой (правый приток Селенги) в Бичурском р-не Республики Бурятия; местонахождение Шамар – на левом берегу р. Орхон около пос. Шамар (Селенгский Аймак) в Северной Монголии. Оба местонахождения относятся к верхнему плиоцену (Вангенгейм и др., 1966; Девяткин и др., 1989), однако Шамар (MN 16a) немного старше Береговой (MN 16b). Границы зон MN 16b и MN 16a рассматриваются нами в соответствии с хронологической шкалой, приведенной В.А. Вангенгейм и М.А. Певзнером (2005).

Для сравнения использовались остеологические коллекции Палеонтологического и Зоологического институтов РАН. Были изучены скелеты следующих современных видов: *Emberiza citrinella*, *E. cirrus*, *E. leucoccephala*, *E. bruniceps*, *E. calandra*, *E. hortulana*, *E. aureola*, *E. schoeniclus*, *E. tristrami*, *E. pusilla*, *E. rustica*, *E. godlewskii*, *E. cioides*, *E. stewarti*, *E. buchmanii*, *E. chrysophris*, *E. cia*, *E. elegans*, *E. flaviventris*, *E. fucata*, *E. jankowskii*, *E. melanocephala*, *E. pallasi*, *E. spodocephala* и *E. yessoensis*. Номенклатура скелета рассматривается в соответствии с руководством Н.В. Зеленкова (2015). Все виды овсянок рассматриваются нами в рамках одного ро-

да в соответствии с классификацией Х. дель Ойо и Н. Кольяр (del Hoyo, Collar, 2016).

### СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОСТЕОЛОГИЯ *EMBERIZIDAE*

Специальных работ, посвященных остеологии *Emberizidae*, нам не известно, поэтому здесь приведен обзор сравнительной остеологии представителей этого семейства. Овсянковые могут быть отличены от других мелких палеарктических семейств *Passeriformes* сходного размерного класса по основным диагностическим элементам скелета (отдельные признаки по выборочным элементам скелета также указаны в ряде работ: Jánosy, 1983; Moreno, 1985; Коблик, 1994; Пантелеев, 2004, 2005б). Ниже семейства воробьиных рассматриваются нами в “широком смысле” (*sensu lato*), если не указано иное. Так, *Sylviidae* s.l. включает в себя *Sylviidae* s.s. и недавно выделенные из него семейства *Phylloscopidae*, *Acrocephalidae* и *Locustellidae* (del Hoyo, Collar, 2016). *Muscicapidae* s.l. включает в себя *Muscicapinae* и *Saxicolinae*.

Коракоед *Emberizidae* отличается от такового большинства семейств воробьиных близкой размерной группы – *Fringillidae*, *Muscicapidae*, *Sylviidae* и *Alaudidae* – хорошо выраженным, треугольной формы прокоракоедным отростком (иногда его выступающая медиально вершина может быть сглажена, как у представителей родов *Zonotrichia*, *Melospiza* и *Plectrophenax*). При этом медиолатеральная ширина прокоракоедного отростка имеет внутривидовую вариабельность. От представителей *Alaudidae* коракоед *Emberizidae* надежно отличается отсутствием пневматического отверстия на акрокоракоедном отростке при виде с дорсальной стороны. От большинства *Fringillidae*, а также *Prunellidae*, *Sylviidae* и *Muscicapidae* коракоед отличается узкой вырезкой между крючком акрокоракоедного отростка и его “шейкой”; от *Motacillidae* – узкой и грациальной апикальной частью головки акрокоракоедного отростка; от *Ploceidae* и *Passeridae* – отсутствием бугра на головке акрокоракоедного отростка, от *Ploceidae* – также медиолатерально широкой апикальной частью этого отростка.

Плечевая кость *Emberizidae* хорошо отличается от таковой других воробьиных строением проксимальной части. От *Alaudidae*, *Ploceidae*, *Passeridae*, *Prunellidae*, *Muscicapidae* и *Sylviidae* надежно отличается наличием одной пневматической впадины, образованной слиянием вентральной и дорсальной впадинами, а также отсутствием в связи с этим дорсального гребня пневматической впадины (Jánosy, 1983; Moreno, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012). От этих же семейств и от некоторых *Motacillidae* (*Anthus trivialis*, *A. pratensis* и *A. godlewskii*) при виде с каудальной стороны отличается наличием продольного утол-

щения, идущего вдоль биципитального гребня, который у представителей *Motacillidae* к тому же удлинен вентрально. От *Sylviidae* и *Muscicapidae* проксимальная часть плечевой кости *Emberizidae* отличается длинным пекторальным гребнем, также у представителей первых двух семейств вентральная часть проксимального эпифиза сильнее выдается вентрально. Кроме этого, от *Muscicapidae* проксимальная часть плечевой кости *Emberizidae* отличается более широкой (проксимодистально) головкой; от большинства *Fringillidae* – широким костным мостиком, соединяющим вентральный бугорок и головку (Zelenkov, Kurochkin, 2012).

Дистальная часть плечевой кости *Emberizidae* отличается от таковой *Alaudidae* и *Passeridae* меньшей высотой дорсального надмышелка с отростком. Кроме этого, от *Alaudidae* отличается сильнее выдающимся дистально сгибаемым отростком, более широкой локтевой ямкой, а также в целом дорсовентрально вытянутым и проксимодистально более узким дистальным эпифизом. От *Muscicapidae* и *Sylviidae* дистальная часть плечевой кости отличается коротким сгибаемым отростком и меньшей высотой дорсального надмышелка с отростком; также у представителей этих семейств шире локтевая ямка. От *Motacillidae* дистальная часть плечевой кости *Emberizidae* отличается выраженным утолщением, идущим вдоль вентрального края отпечатка *m. pronator superficialis*; от некоторых представителей семейства (*Motacilla citreola*, *M. flava*, *Anthus campestris*, *A. pratensis*, *A. trivialis* и *A. richardi*) и от представителей *Ploceidae* и *Prunellidae* – более массивным дорсальным надмышелком с отростком, от *Prunellidae* – также вентрально выступающим сгибаемым отростком. От *Fringillidae* дистальная часть плечевой кости отличается более грацильным и зачастую дорсально изогнутым сгибаемым отростком.

Тарсометатарсус *Emberizidae* отличается от такового *Alaudidae* проксимодистально вытянутыми блоками метатарсалий III и IV, узким блоком метатарсалии IV и более грацильным и изогнутым блоком метатарсалии II. Кроме этого, при виде с дорсальной и вентральной сторон у *Emberizidae* на медиальной стенке блока метатарсалии II в его проксимальной части присутствует выраженный выступ (Пантелеев, 2004). В отличие от представителей *Fringillidae*, межблоковые вырезки у *Emberizidae* зачастую имеют одинаковую глубину (у *Fringillidae* латеральная межблоковая вырезка глубже); блоки метатарсалий II и IV у *Emberizidae*, как правило, имеют одинаковую длину, блок метатарсалии III не расширяется дистально. От представителей семейств *Muscicapidae* и *Sylviidae* тарсометатарсус *Emberizidae* отличается широкими межблоковыми вырезками и общей относительной массивностью дистального эпифиза; от *Sylviidae* – также узким блоком метатарсалии

III, меньшим размером блока метатарсалии II и ровной медиальной поверхностью стержня в дистальной части; от Motacillidae – большими размерами и относительной массивностью всех блоков метатарсалий и дистального эпифиза в целом; от Ploceidae и Passeridae – проксимодистально короткими межблоковыми вырезками; от Ploceidae – также широким блоком метатарсалии II; от Prunellidae – проксимодистально длинными блоками метатарсалий.

Традиционно семейство Emberizidae также включало в себя группу американских овсянок (Raymond, Paynter, 1970), которые сейчас выделяются в самостоятельное семейство Passerellidae (del Hoyo, Collar, 2016), а также роды Calcarius и Plectrophenax, которых в настоящее время относят к Calcariidae (Grapputo et al., 2001; Päckert et al., 2015; del Hoyo, Collar, 2016; Oliveros et al., 2019).

Коракويد Emberiza отличается от такового представителей семейств Passerellidae (Ammodramus, Zonotrichia и Melospiza) и Calcariidae (Calcarius, Plectrophenax) латерально ориентированной апикальной частью головки акрокоракоида, которая у Passerellidae и Calcariidae, в отличие от Emberizidae, ориентирована параллельно оси стержня. От представителей Ammodramus коракويد отличается массивным крючком акрокоракоидного отростка; от Plectrophenax и Zonotrichia – прямым и неизогнутым прокоракоидным отростком; от Plectrophenax – также узкой плечевой суставной поверхностью; от Zonotrichia – меньшим размером апикальной части головки акрокоракоида. От представителей Melospiza коракويد отличается массивной апикальной частью акрокоракоида, коротким крючком акрокоракоидного отростка, выраженной шейкой и массивной головкой акрокоракоида.

Плечевая кость Emberiza хорошо отличается от таковой рода Melospiza, у представителей которого дорсальная пневматическая впадина почти отсутствует, и в связи с этим присутствует костный мостик, соединяющий дорсальный гребень пневматической впадины и головку. Кроме этого, от Melospiza плечевая кость отличается менее глубокой вырезкой между сгибательным отростком и дорсальной триципитальной бороздой и латерально ориентированным сгибательным отростком, который у Melospiza ориентирован вентрально. От Zonotrichia плечевая кость отличается грацильным сгибательным отростком и массивным дорсальным надмышечковым отростком; от Calcarius, Plectrophenax и Ammodramus – меньшей высотой дорсального надмышечка с отростком и при виде с каудальной стороны узкой локтевой ямкой, которая у представителей названных родов шире в области сгибательного отростка. От Calcarius и Plectrophenax плечевая кость Emberiza отличается грацильным сгибательным отрост-

ком, от Calcarius – менее загнутым сгибательным отростком при виде с дистальной стороны, который у Calcarius сильно загнут вентрально, а также коротким дорсальным надмышечковым отростком при виде с дистальной стороны. От Ammodramus плечевая кость отличается широким дорсальным надмышечком с отростком.

Тарсометатарсус Emberiza отличается от такового Calcarius и Plectrophenax узкими межблоковыми вырезками и длинными суставными поверхностями блоков метатарсалий; от Zonotrichia – длинными латеральной межблоковой вырезкой и блоком метатарсалии II; от Melospiza – более широкой латеральной межблоковой вырезкой; от Ammodramus – длинным блоком метатарсалии II.

## О Т Р Я Д PASSERIFORMES

### СЕМЕЙСТВО EMBERIZIDAE VIGORS, 1825

#### Род Emberiza Linnaeus, 1758

Типовой вид – *Emberiza citrinella* L., 1758.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 44 современных вида (del Hoyo, Collar, 2016); *E. polgardiensis* Kessler, 2013 из верхнего миоцена Венгрии; *E. parva* Kessler, 2013, *E. gaspariki* Kessler, 2013 и *E. media* Kessler, 2013 из плиоцена Венгрии; *E. shaamarica* (Zelenkov et Kurochkin, 2012) из верхнего плиоцена Северной Монголии и Южного Забайкалья.

С р а в н е н и е. В семействе Emberizidae один род.

З а м е ч а н и я. В составе рода было описано несколько ископаемых видов, однако проведенная нами ревизия показала, что некоторые из них не могут быть отнесены к *Emberiza*. Голотип *E. pannonica* Kessler, 2013 из верхнего миоцена Венгрии не относится к овсянковым и, по-видимому, принадлежит Muscicapidae (см. ниже). *E. bartkoi* Kessler et Hír, 2012 из среднего миоцена Венгрии представлен недиагностичным материалом, позволяющим рассматривать этот таксон только как *nomen dubium*.

#### *Emberiza shaamarica* (Zelenkov et Kurochkin, 2012), comb. nov.

Табл. X, фиг. 6. (см. вклейку)

*Rhodospiza shaamarica*: Zelenkov, Kurochkin, 2012, с. 329, рис. 3: 24, 25; 5; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 256, рис. 88, табл. XXXVI, фиг. 24, 25.

Г о л о т и п – ПИН, № 3381/475, дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса; Северная Монголия, местонахождение Шамар; верхний плиоцен.

О п и с а н и е. В коракоиде крючок акрокоракоидного отростка короткий; прокоракоидный отросток крупный, выступает медиально относительно стержня, его основание краниокаудально удлинено; плечевая суставная поверхность ко-

**Таблица 1.** Измерения костей *Emberiza shaamarica* (Zelenkov et Kurochkin, 2012), comb. nov., в мм

<b>КОРАКОИД (<math>n = 1</math>)</b>	
Наименьшая поперечная ширина стержня	1.2
Наименьшая переднезадняя ширина стержня	1.4
Длина головки акрокоракоеидного отростка	2.7
Наименьшая ширина гленоидной губы	1.2
<b>ПЛЕЧЕВАЯ КОСТЬ (<math>n = 2</math>)</b>	
Наименьшая поперечная (дорсовентральная) ширина стержня	1.9
Наименьшая переднезадняя (краниокаудальная) ширина стержня	1.6–1.7
Наибольшая ширина дистального эпифиза	4.4–4.5
<b>ЛОКТЕВАЯ КОСТЬ (<math>n = 1</math>)</b>	
Наименьшая краниальная ширина стержня	1.9
Наименьшая поперечная ширина стержня	1.6
Наибольшая ширина дистального эпифиза	2.9
<b>ТАРСОМЕТАТАРСУС (<math>n = 3</math>)</b>	
Наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза	2.0–2.1
Наименьшая поперечная ширина стержня	0.8–1.0
Наименьшая переднезадняя ширина стержня	0.9–1.0
Наибольшая длина дистального эпифиза от наиболее дистального края foramen vasculare distale	1.6–1.7

роткая, ее краниальная вершина не заостренная; на акрокоракоеидном отростке присутствует пневматическая впадина небольшого размера. Локтевая ямка плечевой кости в вентральной части проксимодистально широкая, сгибательный отросток ориентирован дистально (его вершина не загнута дорсально). Пястный бугорок локтевой кости массивный. На латеральной поверхности дистального эпифиза тарсометатарсуса в месте перехода его в блок метатарсалии IV присутствует умеренно выраженный бугор; межблоковые вырезки широкие; при виде с дистальной стороны дистальный эпифиз медиолатерально вытянут, блок метатарсалии II ориентирован косо (его плантарный край наклонен латерально, дорсальный — медиально).

Вышеперечисленные признаки составляют диагноз вида.

**Размеры.** См. табл. 1.

**Сравнение** (табл. X, фиг. 1–7). По комплексу морфологических признаков *E. shaamarica* наиболее близок к группе видов, включающей современные *E. cirrus*, *E. stewarti*, *E. citrinella* и *E. leucosephala* (монофилия этой группы поддерживается молекулярно-генетическими данными; Päckert et al., 2015). Элементы скелета этих видов несут ряд признаков (см. ниже), в комплексе отличающий их от других представителей рода, но по отдельности эти признаки все же встречаются и у других представителей рода *Emberiza*. Кроме

того, прослеживается сходство между *E. shaamarica* и *E. schoeniclus*, особенно в строении тарсометатарсусов.

Коракоеид *E. shaamarica* характеризуется выдвинутым медиально относительно стержня прокоракоеидным отростком, немного выступающей медиально каудальной частью головки акрокоракоеидного отростка и относительно короткой гленоидной губой, в чем схож с *E. cirrus*, *E. stewarti*, *E. citrinella*, *E. leucosephala* и *E. schoeniclus*. От этих видов коракоеид *E. shaamarica* отличается краниокаудально длинным прокоракоеидным отростком. Кроме этого, от *E. cirrus* и *E. stewarti* коракоеид *E. shaamarica* отличается коротким и широким крючком; от *E. citrinella* и *E. leucosephala* — более короткой плечевой суставной поверхностью; от *E. schoeniclus* — меньшими абсолютными размерами. По-видимому, узкий и длинный крючок коракоеида *E. cirrus* и *E. stewarti* является плезиоморфной чертой, поскольку дивергенция этих видов произошла раньше, чем расхождение *E. citrinella* и *E. leucosephala* (Päckert et al., 2015). Примечательно, что у *E. shaamarica* присутствует небольшое пневматическое отверстие, что, в целом, не характерно для клады *Emberizoidea* (sensu Barker et al., 2015). Тем не менее, отверстие все же было нами найдено у некоторых представителей этой клады: *Piranga olivacea* и *Passerina caerulea* (Cardinalidae), едва заметное (рудиментарное) отверстие имеется также и у *Emberiza citrinella*. При этом у некоторых *Emberizoidea* наблюдается

предположительно переходное состояние: наличие характерного углубления на акрокоракоиде. Пневматическое отверстие, по-видимому, является примитивным признаком, который сохранился лишь у некоторых современных *Emberizidae*.

Плечевая кость *E. cirrus*, *E. stewarti*, *E. citrinella*, *E. leucosephala*, *E. schoeniclus* и *E. shaamarica* характеризуется проксимодистально широкой локтевой ямкой в ее вентральной части и относительно длинным и узким дорсальным надмышечковым отростком. При этом плечевая кость *E. citrinella*, *E. schoeniclus* и *E. shaamarica* имеет дистально ориентированный (не загнутый вентрально) и более грацильный сгибаемый отросток по сравнению с остальными *Emberiza* из рассматриваемой группы, чей отросток массивный и немного загнут вентрально. Кроме этого, плечевая кость *E. shaamarica* отличается от таковой *E. cirrus* длинным стержнем при сходных размерах дистального эпифиза; от *E. schoeniclus* — изогнутым длинным стержнем и коротким пекторальным гребнем.

Для локтевой кости характерна значительная вариабельность, что не позволяет выявить отличительные признаки, характеризующие рассматриваемую группу видов. Локтевая кость (экз. ПИН, № 2614/271) отнесена к *E. shaamarica* на основании морфологического и размерного сходства с *E. citrinella* и *E. leucosephala*. От *E. cirrus* и *E. stewarti* этот экземпляр отличается большим размером пястного бугорка.

Для тарсометатарсуса *E. cirrus*, *E. stewarti*, *E. citrinella*, *E. leucosephala*, *E. schoeniclus* и *E. shaamarica* характерен бугор на латеральной поверхности дистального эпифиза в месте перехода его в блок метатарсалии IV, относительно широкие межблоковые вырезки и медиолатерально расширенный дистальный эпифиз при виде с дистальной стороны. При этом тарсометатарсус *E. shaamarica* имеет специфически косо ориентированный (латерально наклоненный) блок метатарсалии II при виде с дистальной стороны, в чем сходен с тарсометатарсусом *E. schoeniclus*. Кроме этого, от *E. cirrus* тарсометатарсус *E. shaamarica* отличается грацильным блоком метатарсалии II и широкими межблоковыми вырезками; от *E. stewarti* — проксимодистально длинным блоком метатарсалии III; от *E. leucosephala* и *E. schoeniclus* — несколько более широкой медиальной межблоковой вырезкой и проксимодистально коротким блоком метатарсалии IV.

Помимо отмеченных выше морфологических особенностей *E. shaamarica* отличается от *E. cirrus* и *E. stewarti* большими абсолютными размерами. Также *E. shaamarica* надежно отличаются от многих не упомянутых выше представителей *Emberiza* по размерам: от *E. calandra* — отчетливо мень-

шими, от *E. pusilla*, *E. tristrami*, *E. cioides*, *E. aureola*, *E. elegans*, *E. pallasi*, *E. spodocephala* и *E. yessoensis* — большими.

**З а м е ч а н и я.** *Emberiza shaamarica* comb. nov. первоначально был описан как представитель рода *Rhodospiza* в составе семейства *Fringillidae* (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Проведенная нами ревизия показала, что этот вид следует относить к *Emberizidae* на основании типичной морфологии, характеризующей это семейство (см. выше). Кроме того, тарсометатарсус *E. shaamarica* отличается от *Rhodospiza* следующими признаками: блок метатарсалии II с дистальной стороны узкий и косо ориентирован, дистальный эпифиз медиолатерально сужен при виде с дистальной стороны и постепенно расширяется в дистальном направлении при виде с дорсальной стороны, дистальное сосудистое отверстие сдвинуто проксимальнее. У *Rhodospiza* дистальный эпифиз тарсометатарсуса расширен при виде с дистальной стороны, неявно расширяется дистально при виде с дорсальной стороны, дистальное питательное отверстие сдвинуто дистально (приближено к латеральной межблоковой вырезке), а блок метатарсалии II ориентирован в значительной степени менее наклонно (табл. X, фиг. 8).

Известен ряд находок ископаемых неогеновых *Emberizidae*. В частности, из верхнего плиоцена (MN 16) Испании описана отнесенная к *Emberiza citrinella* плечевая кость, имеющая наименьшие абсолютные размеры по сравнению с изученными современными экземплярами (Sanchez Marco, 2005). Так, наименьшая ширина стержня испанского экземпляра составляет 1.6 мм (у *E. shaamarica* — 1.7 и 1.9; у современных *E. citrinella* — в среднем 2.1). Не исключено, что эта близкая по возрасту испанская форма также может быть родственна *E. shaamarica*: плечевые кости обеих овсянок схожи морфологически.

Несколько ископаемых представителей *Emberiza* описаны из миоцена и плиоцена Венгрии, однако корректность отнесения отдельных видов к этому роду вызывает сомнения. Так, из среднего миоцена (MN 5) местонахождения Литке 2 по дистальному фрагменту плечевой кости и краниальному фрагменту лопатки описан *E. bartkoi* (Kessler, Hír, 2012). Крайняя фрагментированность материалов не позволяет уверенно диагностировать этот вид как представителя *Emberizidae*. Из верхнего миоцена (MN 13) местонахождения Полгарди 4 и 5 по плечевой и локтевой костям, карпометакарпусу и трем тибіотарсусам описан *E. rannonica* (Kessler, 2013). Голотип этого вида, плечевая кость, характеризуется признаками, позволяющими относить ее к *Muscicapidae* s. l.: головка своеобразно дорсовентрально вытянута, вентральный гребень пневматической впадины в краниальной части массивный. Отсутствие

**Таблица 2.** Сравнение размерных характеристик *E. shaamarica* и *E. media*

	<i>E. media</i>	<i>E. shaamarica</i> (экз. ПИН, №№ 2614/273, 274)
<b>ПЛЕЧЕВАЯ КОСТЬ</b>		
Ширина дистального эпифиза	4.7	4.4, 4.5
Наименьшая поперечная ширина стержня	1.8	1.9
Краниокаудальная высота дистального эпифиза	2.3	2.4
<b>ЛОКТЕВАЯ КОСТЬ</b>		
Ширина дистального эпифиза	3.2	2.9
Краниокаудальная высота дистального эпифиза	2.4	1.9

дорсальной пневматической впадины в особенности не позволяет относить эту кость к *Emberiza*. Дистальный эпифиз тибиотарсуса *E. pannonica* расширен медиолатерально и тем самым кажется прямоугольным, в то время как у *Emberiza* дистальный эпифиз имеет трапециевидную форму (дистальная вырезка между мышцелками составляет меньшее основание трапеции). Подобная форма дистального эпифиза тибиотарсуса, как у *E. pannonica*, в целом характерна для *Alaudidae*. Таким образом, *E. bartkoi* и *E. pannonica* нами из овсянковых исключаются.

Еще одна ископаемая овсянка из верхнего миоцена (MN 13) местонахождений Полгарди 4 и 5 — *E. polgardiensis*, известная по плечевым, локтевым костям, тибиотарсусам и тарсометатарсусам (Kessler, 2013). Голотип этого вида (полная плечевая кость) морфологически сходен с *Emberiza*, но отличается от *E. shaamarica* меньшими абсолютными размерами. Латеральный мышцелок тибиотарсуса *E. polgardiensis* ориентирован параллельно стержню, а у представителей *Emberiza* — обычно под углом, что ставит вопрос о корректности отнесения тибиотарсуса к этому роду и виду.

Из плиоцена (MN15–16) местонахождений Чарнота 2 и Беременд 26 описаны три ископаемые овсянки — *E. parva*, *E. gaspariki* и *E. media* (Kessler, 2013). При этом *E. parva* отличается от *E. shaamarica* значительно меньшими, а *E. gaspariki* — большими абсолютными размерами. *E. media* описана по плечевой и локтевой костям, которые имеют близкие к *E. shaamarica* размеры, но все же отличаются соотношением размерных характеристик (табл. 2).

**Материал.** Местонахождение Береговая: краниальная половина правого коракоида (экз. ПИН, № 2614/270). Местонахождение Шамар: левая (экз. ПИН, № 2614/273) и правая (экз. ПИН, № 2614/274) плечевые кости без проксимальных эпифизов; дистальный фрагмент левой локтевой кости (экз. ПИН, № 2614/271); два дистальных фрагмента левых (экз. ПИН, №№ 3381/476, 2614/272) и правого (голотип ПИН, № 3381/475) тарсометатарсусов.

## ОБСУЖДЕНИЕ

*Emberiza shaamarica* — первый ископаемый вид овсянок с территории Азии, а также первая достоверная находка рода в плиоценовой летописи этого региона. Остеологически *E. shaamarica* наиболее схож с представителями древней филогенетической группы, включающей *E. cirrus*, *E. stewarti*, *E. citrinella* и *E. leucosephala* (см. Сравнение). Дивергенция этой группы относительно других *Emberiza* датируется еще поздним миоценом (Päcker et al., 2015). Названные овсянки имеют похожие биотопические предпочтения и населяют полуоткрытые ландшафты: разреженные леса, опушки, степные колки, редколесья (Дементьев и др., 1954), что типично для подавляющего большинства представителей *Emberiza*, населяющих семиаридные и аридные, открытые и полуоткрытые ландшафты (Коблик, 2001, 2007). При этом примечательно, что тарсометатарсус *E. shaamarica* имеет специфически косо ориентированный блок метатарсалии II при виде с дистальной стороны. Такая необычная ориентация встречается редко у воробьиных птиц и у овсянок в частности. Среди изученных нами овсянковых косо ориентированный блок найден только у тростниковой (*E. schoeniclus*). Такая необычная для воробьиных птиц ориентация блока может быть связана с образом жизни птиц, что позволяет предполагать схожие экологические предпочтения для *E. shaamarica* и *E. schoeniclus*. Однако сходная морфология блока иногда встречается и среди других воробьиных — в частности, она обнаружена нами у некоторых вьюрковых (*Fringillidae*): королькового (*Serinus pusillus*) и мозамбикского (*S. mozambicus*) вьюрков, а также у американской овсянки *Melospiza georgiana* (*Passerellidae*). Это обстоятельство ставит под сомнение предположение о схожем образе жизни для *E. shaamarica* и *E. schoeniclus*. В то же время стоит отметить, что все перечисленные виды воробьиных имеют общую особенность — избегают сплошных лесных массивов, предпочитая полуоткрытые пространства с кустарничковой или злаковой растительностью (Дементьев и др., 1954; Clement, 2019).

Присутствие *E. shaamarica* в фауне местонахождений Береговая и Шамар соответствует представлениям о наличии полуоткрытых ландшафтов в регионе в эпоху позднего плиоцена. По сопутствующим фаунам млекопитающих и птиц Береговой и Шамара реконструируется мозаичный ландшафт: преобладание открытых пространств с примесью островных лесов (Erbajeva, Alexeeva, 1997). Показательно высокое разнообразие и обилие остатков обитателей открытых пространств: крупных и мелких млекопитающих (Вислобокова и др., 1993; Erbajeva, Alexeeva, 2000; Алексеева, 2005), а также птиц — чекана, нескольких видов жаворонков, перепела и страуса (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2010; Zelenkov, Kurochkin, 2012; Паластрова, Зеленков, 2020). Палеоклиматические данные также предполагают широкое распространение открытых ландшафтов и сокращение лесных сообществ в позднем плиоцене, что связано с перестройками природной среды Западного Забайкалья и прилегающих территорий (Зубаков, 1990; Demske et al., 2002; Зыкин, 2012).

**Эволюционная история *Emberiza*.** Сведения о разнообразии ископаемых овсянковых весьма скудны и отрывочны. Древнейшая несомненная (см. Замечания) ископаемая овсянка — *E. polgardiensis* из верхнего миоцена Венгрии (MN 13; Kessler, 2013). Достоверные находки овсянок (*Emberiza* sp.) также известны из верхнего миоцена местонахождений Павлодар (Северо-Восточный Казахстан; Курочкин, 1985) и Морская 2 (Ростовская обл.; Пантелеев, 2005а). Несколько таксонов ископаемых овсянок — *E. parva*, *E. gaspariki*, *E. media* — описано из плиоцена Венгрии (MN15–16; Kessler, 2013). Кроме этого, овсянки, отнесенные в основном к *Emberiza* sp., известны из нижнего плейстоцена различных местонахождений Европы (Jánossy, 1979; Voev, 1997, 2000; Mlíkovský, 2002; Sanchez Marco, 2005) и одна *Emberiza* sp. — из Ближнего Востока (Turberg, 1998). Некоторые из этих форм также могут представлять собой самостоятельные ископаемые виды.

Таким образом, палеонтологическая летопись свидетельствует о миоценовом происхождении овсянок и широком распространении группы в умеренных широтах Евразии уже в позднем миоцене. Это соответствует общим представлениям о времени формирования большинства современных родов птиц (Зеленков, 2014; Zelenkov, 2016) и молекулярно-генетическим данным, датирующим происхождение *Emberiza* средним миоценом (~13 млн л. н.; Päckert et al., 2015; Oliveros et al., 2019) и связывающим основные этапы дивергенции внутри рода с поздним миоценом (Päckert et al., 2015).

Согласно молекулярным данным (Barker et al., 2015; Oliveros et al., 2019), *Emberizidae* представля-

ют собой часть радиации крупной клады воробьиных птиц Нового Света *Emberizoidea* и, таким образом, несомненно, имеют американское происхождение (см. также Коблик, 2001). Е.А. Коблик (2001) предполагает существование в прошлом двух волн вселения представителей *Emberizidae* s.s. в Старый Свет: в среднем — позднем миоцене (ядро рода *Emberiza* — виды открытых пространств) и в плиоцене (таежные виды *Ocyris*, родственные некоторым североамериканским *Passerellidae*). Однако монофилия *Emberizidae* s.s. (в том числе, помещение *Ocyris* внутрь радиации остальных *Emberiza*; см. Barker et al., 2015; Päckert et al., 2015) и их исключительно старосветское распространение свидетельствуют о том, что дивергенция *Emberiza* происходила уже в Старом Свете — после проникновения общего предка в Евразию через Берингию на рубеже среднего и позднего миоцена или уже в позднем миоцене.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарности М.А. Ербаевой и В.С. Зажигину за сбор и передачу материалов, а также А.В. Пантелееву за предоставление доступа к сравнительной коллекции Зоологического музея РАН (С.-Петербург) и за замечания по тексту статьи. Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 18-34-00680.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Н.В. Эволюция природной среды Западного Забайкалья в позднем кайнозое (по данным фауны мелких млекопитающих). М.: ГЕОС, 2005. 141 с.
- Вангенгейм В.А., Певзнер М.А. Возраст границ и положение в магнитохронологической шкале русциния и нижнего виллафранка // Стратигр. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. №5. С. 78–95.
- Вангенгейм Э.А., Беляева Е.И., Гарутт В.Е. и др. Млекопитающие эоплейстоцена Западного Забайкалья. М.: Наука, 1966. 163 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 152).
- Вислобокова И.В., Ербаева М.А., Сотникова М.В. Ранневиллафранкский этап в развитии фауны млекопитающих Северной Евразии // Стратигр. Геол. корреляция. 1993. Т. 1. №5. С. 87–96.
- Девяткин Е.В., Малаева Е.М., Зажигин В.С. и др. Поздний кайнозой Монголии (стратиграфия и палеогеография). М.: Наука, 1989. 213 с.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Судилова А.М. и др. Птицы Советского Союза. Т. 5. М.: Сов. наука, 1954. 808 с.
- Доржиев Ц.З. Птицы Байкальской Сибири: систематический состав, характер пребывания и территориальное размещение // Байкал. зоол. журн. 2011. Вып. 6. С. 30–54.
- Зеленков Н.В. Этапы формирования современного таксономического разнообразия птиц (по данным палеонтологии) // Зоол. журн. 2014. Т. 93. № 10. С. 1173–1185.
- Зеленков Н.В. Номенклатура скелета птиц // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2015. С. 61–85.

- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.* Класс Aves // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2015. С. 86–290.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.* Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 3. Роды *Lophogallus* gen. nov. и *Syrmaticus* // Палеонтол. журн. 2010. № 3. С. 79–87.
- Зубаков В.А.* Глобальные климатические события неогена. Л.: Гидрометеиздат, 1990. 224 с.
- Зыкин В.С.* Стратиграфия и эволюция природной среды и климата в позднем кайнозое юга Западной Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во “Гео”, 2012. 487 с.
- Коблик Е.А.* Сравнительный анализ типов неба палеарктических овсянок рода *Emberiza* // Современная орнитология / Ред. Курочкин Е.Н. М.: Наука, 1994. С. 7–30.
- Коблик Е.А.* Разнообразие птиц. Часть 4 (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). М.: Изд-во МГУ, 2001. 384 с.
- Коблик Е.А.* Таксономическая ревизия рода *Emberiza sensu lato* L. (Emberizidae, Aves). Комментарии к списку птиц Российской Федерации // Орнитология. 2007. Вып. 34. С. 141–162.
- Курочкин Е.Н.* Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 120 с.
- Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Ископаемый вид *Egophila* и другие жаворонки (Aves, Alaudidae) из верхнего плиоцена долины реки Селенга (Центральная Азия) // Палеонтол. журн. 2020. № 2. С. 94–110.
- Пантелеев А.В.* Основные признаки для определения дистальных частей цевок воробьиных птиц // Рус. орнитол. журн. 2004. Т. 13. Вып. 275. С. 961–965.
- Пантелеев А.В.* Изучение миоценовых птиц юга Европейской России // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий. Матер. междунар. конф. Ростов-на-Дону: Южный научн. центр, 2005а. С. 73–74.
- Пантелеев А.В.* Определение семейств воробьиных птиц по дистальной части локтевой кости // Рус. орнитол. журн. 2005б. Т. 14. Вып. 304. С. 1033–1038.
- Рябицев В.К., Абдулназаров А.Г., Белялов О.В. и др.* Птицы Средней Азии: справочник-определитель: в 2 т. / Ред. Рябицев В.К. М.: Екатеринбург: Кабинетный ученый, 2019. 392 с.
- Цэвээнмядаг Н., Болд А., Болдбаатар Ш., Майнжаргал Г.* Хэнтийн уулархаг мужийн шувуу лавлах бичиг / Ред. Болд А. Улаанбаатар, 2005. 128 с.
- Barker F.K., Burns K.J., Klicka J. et al.* New insights into New World biogeography: An integrated view from the phylogeny of blackbirds, cardinals, sparrows, tanagers, warblers, and allies // *Auk*. 2015. V. 132. № 2. P. 333–348.
- Boev Z.N.* *Chauvireria balcanica* gen. n., sp. n. (Phasianidae – Galliformes) from the Middle Villafranchian of Western Bulgaria // *Geol. Balcan.* 1997. V. 27. № 3–4. P. 69–78.
- Boev Z.N.* Neogene avifaunas of Bulgaria // *Vertebr. Palasiat.* 2000. V. 38. P. 2–3.
- Clement P.* Yellow-fronted Canary (*Crithagra mozambica*), 2019 // *Handbook of the Birds of the World Alive* / Eds. del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. et al. Barcelona: Lynx Edicions (retrieved from <https://www.hbw.com/node/61308> on 28 October 2019).
- del Hoyo J., Collar N.G.* HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. Vol. 2: Passerines. Barcelona: Lynx Edicions, 2016. 1013 p.
- Demske D., Mohr B., Oberhänsli H.* Late Pliocene vegetation and climate of the Lake Baikal region, southern East Siberia, reconstructed from palynological data // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2002. V. 184. P. 107–129.
- Erbajeva M.A., Alexeeva N.V.* Neogene mammalian sequence of the Eastern Siberia // *Mem. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier.* 1997. V. 21. P. 241–258.
- Erbajeva M.A., Alexeeva N.V.* Pliocene and Pleistocene biostratigraphic succession of Transbaikalia with emphasis on small mammals // *Quatern. Intern.* 2000. V. 68. P. 67–75.
- Grapputo A., Pilastro A., Baker A.J., Marin G.* Molecular evidence for phylogenetic relationships among buntings and American sparrows (Emberizidae) // *J. Avian Biol.* 2001. V. 32. № 2. P. 95–101.
- Jánossy D.* Humeri of central european smaller Passeriformes // *Fragm. Mineral. Palaeontol.* 1983. V. 11. P. 85–112.
- Jánossy D.* Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin. IV. Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes, Passeriformes // *Aquila.* 1979. V. 85. P. 11–39.
- Kessler E.* Neogene songbirds (Aves, Passeriformes) from Hungary // *Hantkeniana.* 2013. V. 8. P. 37–149.
- Kessler E., Hír J.* The avifauna in North Hungary during the Miocene. Part II // *Földt. Közl.* 2012. V. 142. № 2. P. 149–168.
- Mlíkovský J.* *Cenozoic Birds of the World. Part 1: Europe.* Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
- Moreno E.* Clave osteologica para la identificación de los Passeriformes Ibericos. I. Aegithalidae, Remizidae, Rariidae, Emberizidae, Passeridae, Frigillidae, Alaudidae // *Ardeola.* 1985. V. 32. № 2. P. 295–377.
- Oliveros C.H., Field D.J., Ksepka D.T. et al.* Earth history and the passerine superradiation // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2019. V. 116. № 16. P. 7916–7925.
- Päckert M., Sun Y.-H., Strutzenberger P. et al.* Phylogenetic relationships of endemic bunting species (Aves, Passeriformes, Emberizidae, Emberiza) from the eastern Qinghai-Tibet Plateau // *Vertebr. Zool.* 2015. V. 65. № 1. P. 135–150.
- Raymond A., Paynter J.R.* Check-List of Birds of the World. Vol. XIII: A Continuation of the Work of James L. Peters. Cambridge, Mass.: Museum of Compar. Zool., 1970. 443 p.
- Sanchez Marco A.* Aves del plioceno superior de la meseta sur ibérica: una asociación ornítica aparentemente cuaternaria // *Rev. Esp. Paleontol.* 2005. V. 20. № 2. P. 143–157.
- Tyrberg T.* Pleistocene Birds of the Palearctic: A Catalogue. Cambridge, Mass: Nuttall Ornithol. Club, 1998.
- Winkler D.W., Billerman S.M., Lovette I.J.* *Bird Families of the World: An Invitation to the Spectacular Diversity of Birds.* Barselona: Lynx Edicions, 2015. 600 p.
- Zelenkov N.V.* Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the Neogene fossil record of Asian birds // *Paleontol. J.* 2016. V. 50. P. 1421–1433.
- Zelenkov N.V., Kurochkin E.N.* The first representative Pliocene assemblages of passerine birds in Asia (Northern Mongolia and Russian Transbaikalia) // *Geobios.* 2012. V. 45. P. 323–334.

## Объяснение к таблице X

Костные остатки *Emberiza shaamarica* (Zelenkov et Kurochkin, 2012), comb. nov. в сравнении с современными представителями *Emberiza* и *Rhodospiza*.

Фиг. 1. *Emberiza aureola*, современный: 1а – коракоид с вентральной стороны; 1б – коракоид с дорсальной стороны; 1г – плечевая кость с каудальной стороны; 1е – локтевая кость с вентрокаудальной стороны; 1ж – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 1з – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 2. *Emberiza stewarti*, современный: 2а – коракоид с вентральной стороны; 2б – коракоид с дорсальной стороны; 2г – плечевая кость с каудальной стороны; 2ж – тарсометатарсус с дорсальной стороны.

Фиг. 3. *Emberiza cirrus*, современный: 3в – коракоид с латеральной стороны; 3е – локтевая кость с вентрокаудальной стороны; 3з – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 4. *Emberiza schoeniclus*, современный: 4а – коракоид с вентральной стороны; 4б – коракоид с дорсальной стороны; 4г – плечевая кость с каудальной стороны; 4ж – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 4з – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 5. *Emberiza citrinella*, современный: 5а – коракоид с вентральной стороны; 5б – коракоид с дорсальной стороны; 5в – коракоид с латеральной стороны; 5г – плечевая кость с каудальной стороны; 5е – локтевая кость с вентрокаудальной стороны; 5ж – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 5з – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 6. *Emberiza shaamarica*, верхний плиоцен Северной Монголии (экз. ПИН, №№ 2614/271–274, 3381/475, 476) и Забайкалья (экз. ПИН, № 2614/270): 6а–6в – коракоид, экз. ПИН, № 2614/270: 6а – с вентральной стороны, 6б – с дорсальной стороны, 6в – с латеральной стороны; 6г, 6д – плечевая кость, экз. ПИН, № 2614/274: 6г – с каудальной стороны, 6д – с краниальной стороны; 6е – экз. ПИН, № 2614/271, локтевая кость с вентрокаудальной стороны; 5ж, 5з – тарсометатарсус, голотип ПИН, № 3381/47: 5ж – с дорсальной стороны, 5з – с дистальной стороны.

Фиг. 7. *Emberiza leucoserphala*, современный: 7а – коракоид с вентральной стороны; 7б – коракоид с дорсальной стороны; 7в – коракоид с латеральной стороны; 7г – плечевая кость с каудальной стороны; 7е – локтевая кость с вентрокаудальной стороны; 7ж – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 7з – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 8. *Rhodospiza obsoleta*, современный: 8ж – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 8з – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Обозначения: сар – головка акрокоракоидного отростка; col – шейка акрокоракоидного отростка.

## The Fossil Bunting *Emberiza shaamarica* (Aves, Emberizidae) from the Upper Pliocene of Central Asia

E. S. Palastrova, N. V. Zelenkov

New fossil bones of *Rhodospiza shaamarica* Zelenkov et Kurochkin, 2012 from the Upper Pliocene localities of Shaamar (Northern Mongolia) and Beregovaya (South Transbaikalia; Russia) are described. It is revealed that *R. shaamarica* indeed belongs to *Emberiza* of the family Emberizidae—it is the first fossil species of buntings known for Asia. Morphological similarity of *E. shaamarica* with modern Common Reed bunting *E. schoeniclus* is noted. The fossil record and evolutionary history of *Emberiza* is reviewed and analyzed. A taxonomical revision of the previously described fossil species of *Emberiza* is conducted.

**Keywords:** Neogene, Pliocene, Asia, Passeriformes, Emberizidae, morphology

УДК 569.735.5:551.781.43(470.311)

## НОВЫЙ ПОДВИД ЕВРОПЕЙСКОГО ВОДЯНОГО БУЙВОЛА (ARTIODACTYLA, BOVIDAE) ИЗ ВЕРХНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА РУССКОЙ РАВНИНЫ

© 2020 г. И. А. Вислобокова<sup>а</sup>, \*, К. К. Тарасенко<sup>а</sup>, А. В. Лопатин<sup>а</sup>

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

\*e-mail: ivisl@paleo.ru

Поступила в редакцию 04.03.2020 г.

После доработки 06.03.2020 г.

Принята к публикации 06.03.2020 г.

Новый подвид европейского ископаемого буйвола *Bubalus murrensis extremus* описан по почти полному черепу из верхнеплейстоценовых отложений у с. Лукерьино около г. Коломны (Московская обл.). Его возраст (около 12.8 тыс. л. н.) соответствует межстадиальному потеплению аллерёд. Вид был известен только из среднего и низов верхнего плейстоцена Европы. Новые данные позволили уточнить диагноз вида и его распространение.

**Ключевые слова:** *Bubalus murrensis extremus*, Bovidae, поздний плейстоцен, аллерёд, Московская область, Коломна, Лукерьино, Русская равнина

**DOI:** 10.31857/S0031031X20060112

### ВВЕДЕНИЕ

Присутствие буйволов рода *Bubalus* в плейстоцене Европы известно с конца XIX в. (Rüttimeyer, 1878), но находки их ископаемых остатков в этом регионе до сих пор чрезвычайно редки. В Западной Европе найдены только неполные черепа с роговыми стержнями и несколько фрагментов роговых стержней из межледниковых отложений среднего и, возможно, низов верхнего плейстоцена, в основном, в Рейнской области Германии, но единичные находки известны из Нидерландов, Италии, Франции, Греции и Румынии (Berckhemer, 1927, 1928; Schertz, 1937; Franzen, Koenigswald, 1979; Neuferr, Igel, 1983; Rădulescu, Samson, 1985; Koenigswald, 1986, 2011; Dam et al., 1997; Schreiber, Munk, 2002; Pushkina, 2007; Anzidei et al., 2012; Masini, 2013; Koenigswald et al., 2019). Все остатки принадлежат вымершему европейскому буйволу *Bubalus murrensis* (Berckhemer, 1927). В России ископаемые остатки *Bubalus* были представлены лишь фрагментом рогового стержня из нижнего плейстоцена карьера Цимбал Таманского п-ова (Бурчак-Абрамович, 1952; Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980) и фрагментом пястной кости из верхнепалеолитической стоянки Пещера Географического Общества в Приморье (Оводов, 2005).

Впервые присутствие *Bubalus murrensis* на территории России было установлено лишь в 2019 г. (Вислобокова и др., 2020). Уникальный по сохранности практически полный череп взрослого буйвола этого вида был обнаружен нами среди фондовых материалов Коломенского краеведческого музея (ККМ). Этот череп был найден в 1939 г. у с. Лукерьино (Коломенский городской округ, Московская обл.) на р. Коломенке, правом притоке р. Москвы (бассейн р. Волги), в 4.5 км к западу от г. Коломны. Его калиброванный возраст – около 12.8 тыс. л.н., определен на основе радиоуглеродного анализа (<sup>14</sup>C) костного коллагена (Вислобокова и др., 2020). Он соответствует последнему межстадиальному потеплению аллерёд позднего плейстоцена.

Изучение этого образца позволило получить новые сведения о строении черепа *Bubalus murrensis* и уточнить видовой диагноз. Морфологические особенности и абсолютный возраст черепа свидетельствуют о том, что буйвол из Лукерьино – представитель самой поздней популяции этого вида, которую мы здесь выделяем в новый подвид. В настоящей статье приведен уточненный диагноз вида, дано описание нового подвида, а также рассмотрены его адаптации и родственные связи.

## О Т Р Я Д ARTIODACTYLA

## СЕМЕЙСТВО BOVIDAE GRAY, 1821

## ПОДСЕМЕЙСТВО BOVINAE GRAY, 1821

## Т р и б а Bovini Gray, 1821

Род *Bubalus* Hamilton-Smith, 1827Подрод *Bubalus* Hamilton-Smith, 1827*Bubalus (Bubalus) murrensis* (Berckheimer, 1927)

*Buffelus murrensis*: Berckheimer, 1927, с. 146, рис. 3, 5 (сверху), табл. 4; 1928, с. 64, рис. 1–3.

*Buffelus wankeli*: Schertz, 1937, с. 57, табл. 3, фиг. 2, табл. 4, рис. 1–6.

*Bubalus murrensis*: Franzen, Koenigswald, 1979, с. 253, рис. 1–7, табл. 1, фиг. 1–3; Koenigswald, 1986, с. 312; Koenigswald et al., 2019, с. 85, рис. 1, 4, 5.

Типовой подвид — *Bubalus (Bubalus) murrensis murrensis* (Berckheimer, 1927), средний — верхний плейстоцен Европы, гольштейн — эем, MIS 11, MIS 9 и MIS 5e.

**О п и с а н и е** (уточненный диагноз, см. также Berckheimer, 1927, 1928). Размеры крупные. Крыша черепа уплощенная или очень слабо выпуклая, часто ругозистая вплоть до надглазничных отверстий. Теменная кость длинная; ее теменная часть образует тупой угол с лобной поверхностью; выйная часть уплощенная или слабовогнутая. Поверхность затылка под затылочным гребнем сильновогнутая, затылочные мышелки выступают назад. Лицевой отдел сравнительно короткий, широкий и низкий. Основания роговых стержней лежат в плоскости лба или близкой к ней и расходятся назад под углом  $110^{\circ}$ – $130^{\circ}$ . Роговые стержни слабоизогнутые и образуют дугу с направленными в стороны, назад и вверх концами; наибольший размах между концами. Стержни короткие, широкие, уплощенные, с тремя килями, плавно суживаются по дуге к концам, лежат в одной плоскости или немного развернуты наружу. Передняя поверхность самая узкая, изогнута наружу. Сечение роговых стержней субтреугольное, на концах может быть округленным.

**С о с т а в** вида. Помимо типового подвида, *B. (B.) murrensis extremus* subsp. nov. из верхов верхнего плейстоцена Европы.

**С р а в н е н и е**. Отличается от всех остальных видов подрода *Bubalus* формой и положением роговых стержней, а также особенностями строения черепа; от *B. arnee* (Kerr, 1792), в частности, — более высокой постановкой оснований рогов на черепе, строением затылочно-теменной части и затылка, более коротким, широким и низким лицевым отделом.

**З а м е ч а н и я**. Ф. Беркхемер (Berckheimer, 1927, 1928) выделил вид по почти полному мозговому отделу черепа с роговыми стержнями из Штейнгейма на р. Мурр (Германия) и показал, что строение сошника, соединение алисфеноида с височной частью теменной кости и форма роговых стержней свидетельствуют о родстве этого

вида с азиатскими буйволами. Первоначально вид был отнесен к роду азиатских буйволов *Buffelus Rüttimeyer*, 1865, младшему синониму рода *Bubalus* Hamilton-Smith, 1827 (Pilgrim, 1937, 1939; Hooijer, 1958), который в настоящее время включает всех ископаемых и современных азиатских буйволов. *B. murrensis* отличался от других видов азиатских буйволов тупым углом между плоскостью лба и теменной костью, сильным развитием затылочного гребня, почти полным слиянием верхней поверхности роговых стержней с плоскостью лба, менее широкой дугой, образуемой рогами, менее изогнутыми роговыми стержнями и некоторыми деталями их строения (Berckheimer, 1927, 1928). Э. Шертс (Schertz, 1937) по неполному черепу с частично сохранившимся лицевым отделом из Шёнебека на р. Эльбе (Германия) выделил другой вид, *Buffelus wankeli*. Диагноз этого вида включал следующие признаки: плоский лоб, близко сидящие роговые стержни, верхняя и нижняя поверхности которых вогнуты; узкоэллиптическое сечение в верхней трети и выпуклый передний верхний край в проксимальной части (Schertz, 1937). Кроме того, Шертс сравнил некоторые детали строения черепа буйвола из Шёнебека и современных представителей рода *Bubalus*, в частности, медианный профиль черепа от *nasion* до *linea puchae* и поперечный профиль носовой полости, и подтвердил принадлежность европейских форм к азиатской группе. Д. Францен и В. фон Кёнигсвальд на основании изучения материалов из местонахождений бассейна Верхнего Рейна ревизовали ископаемых буйволов Германии и отнесли их всех к одному виду *B. murrensis*, отметив при этом изменчивость формы сечения роговых стержней, а также медианного профиля черепа у этого вида (Franzen, Koenigswald, 1979, рис. 1–3, 6, 7). Недавний обзор всех находок *B. murrensis* в Европе, в том числе около 20 фрагментов черепов из бассейна Верхнего Рейна, подтвердил значительную изменчивость вида в положении рогов на черепе, их размерах и углах расхождения (Koenigswald et al., 2019, табл. 1, фиг. 1, 4, 5). Наши данные и фотографии голотипа и образцов, присланные из музеев естественной истории Штутгарта (SMNS) и Майнца (NHMMZ), позволили выяснить изменчивость важных признаков строения черепа (уплощенность или слабая вздутость крыши, степень наклона и длина выйной части теменной кости).

**Р а с п р о с т р а н е н и е**. Средний — верхний плейстоцен Европы.

*Bubalus (Bubalus) murrensis murrensis* (Berckheimer, 1927)

Голотип — Государственный музей естественной истории, г. Штутгарт, SMNS, № 15790, часть черепа с роговыми стержнями, изображен Беркхемером (Berckheimer, 1927, табл. 4, фиг. 1–3);

Германия, местонахождение Штейнгейм на р. Мурр около Штутгарта; средний плейстоцен, гольтштейн, MIS 11 или MIS 9, “антиквусовые слои” (“antiquus-Schotter”).

**Описание.** Размеры крупные. Роговые стержни лежат в одной плоскости (в плоскости лба или близкой к ней).

**Размеры** в мм. Длина роговых стержней по выпуклому краю (L) – до 650; размах – до 1000; продольный (DAP) и поперечный (DT) диаметры основания роговых стержней – 130–173 и 82–140.

**Голотип:** длина мозгового отдела – ок. 430; высота затылка – 100; наибольшая ширина затылка – ок. 260; ширина черепа у заднего края орбит – 230; длина роговых стержней по выпуклому краю (L) – 460 и 510; размах – 840; продольный (DAP) и поперечный (DT) диаметры основания правого рогового стержня – 13.3 и 9.3 (по Verckhemer, 1927); индексы: DAP/L – 26, DAP/DT – 143.

**Распространение.** Средний – низы верхнего плейстоцена Европы.

**Материал.** Кроме голотипа, неполные черепа и фрагменты роговых стержней из музеев естественной истории Майнца, Билефельда, Карлсруэ, Мюнстера и других коллекций (см. Koenigswald et al., 2019).

***Bubalus (Bubalus) murrensis extremus* Vislobokova, Tarasenko et Lopatin, subsp. nov.**

Табл. XI, XII (см. вклейку)

*Bubalus murrensis*: Вислобокова и др., 2020, с. 125, рис. 1.

**Название подвида** *extremus* *лат.* – крайний, самый дальний, последний; указывает на область распространения этого животного по отношению к основному известному ареалу вида.

**Голотип** – ККМ, № 23, череп с правым роговым стержнем и основанием левого стержня, с неполными зубными рядами, включающими правые P4–M3 и левые M1–M3; Россия, Московская обл., Лукерьино на р. Коломенке (бассейн р. Волги); верхи верхнего плейстоцена.

**Описание.** Крыша черепа уплощенная, слабовыпуклая в межроговой части, длинная и широкая; ее длина от акрокранион до nasion превосходит ширину в сужении за орбитами. Лобно-носовой шов лежит на уровне линии, соединяющей передние края орбит; в средней части он округлен. Теменная кость длинная; длина *planum parietale* чуть меньше 1/4 длины крыши черепа от акрокранион до nasion, а длина *planum nuchale* равна примерно 2/3 высоты затылочной поверхности от *opisthokranion* до *lambda*. *Planum parietale* треугольная, слабовыпуклая, лежит под углом 135° к лобной поверхности. *Planum nuchale* трапециевидной формы, слабовогнутая. Угол между *planum parietale* и *planum nuchale* около 130°. Вогнутая линия перегиба между *planum parietale* и

*planum nuchale* переходит в задний киль рогового стержня. В середине лобной поверхности на уровне заднего края орбит присутствует слабо выраженный впадина; между ней и *sulci supraorbitales* лежат косые, слабо вздутые валики. От *foramen supraorbitale* к латеральному отростку носовой кости идет широкий сосудистый желоб, лобная кость между ним и слезнолобным швом сильно вздута. Линия медианного профиля от *nasion* до *linea nuchae* в целом похожа на таковую экземпляра из Шёнебека (см. Schertz, 1937, с. 65, рис. 3, В.в.), с наибольшим подъемом в межроговой области, выраженным перегибом между лобной и затылочной поверхностями и вогнутой *planum nuchale*. Вогнутость *planum nuchale* видна и на черепе из Вольфсхелена Рейнского бассейна (см. Koenigswald, 1986, рис. 1b, 3), а также экз. NHMMZ, № PW 1983/103 и PW 1995/65 из Аеха. Как и у голотипа вида, ругозистость оснований роговых стержней и крыши черепа протягивается вплоть до надглазничных отверстий, перекрытых сверху.

Затылок широкий, его наибольшая ширина в области мастоидных отростков, *processus mastoidei*, почти в 2.5 раза превосходит высоту от *opisthion* до *lambda*. Как и у голотипа вида, поверхность затылочной кости под затылочным гребнем и выйной линией вогнута сильно и затем переходит в наклонную по направлению к выступающим назад затылочным мышцелкам, сравнительно небольшим и косо поставленным. Затылочное предбугорье, *protuberantia occipitalis externa*, короткое. Ямки для столбиковой части выйной связки по бокам от него широкие. Яремные отростки, *processus jugulares*, довольно короткие, сильно утолщенные, заостренные к концам и слабо загнутые медиально; их концы в сечении субокруглые. Почти всю вентральную поверхность яремного отростка занимает углубление (для *m. digastricus*) с нависающим острым латеральным краем, который антеромедиально переходит в хорошо выраженный гребень у *sutura occipitomastoidea*. Этот гребень разделяет борозды для *n. facialis* и сосудов, выходящих из *foramen stylomastoideum*; одна из них направляется на яремный отросток, а другая на мастоидный отросток. Такое же строение хорошо заметно на образце из Полледары (Италия) (Anzidei et al., 2012, рис. 9).

*Basioccipitale* удлиненное, почти треугольной формы, с парными крупными *tubercula muscularia* и небольшими, узкими и низкими *tubercula pharyngeae*. Угол между осями *basioccipitale* и *basisphenoideum*, как и у буйвола из Штейнгейма, меньше, чем у *B. arnee*. *Foramen ovale* большое, сужено кзади. Основание *processus pterygoideus* широкое, нижний край отростка плавно наклонен вперед (в отличие от такового у *B. arnee*). Область прикрепления *m. pterygoideus lateralis et medialis* обширная.

Височные ямки, *fossae temporales*, длинные, с заметно выгнутым назад задним краем. Они сильно углублены у затылочного гребня и под височной линией теменной кости, а также над височным гребнем, что говорит о хорошем развитии *m. temporalis*. *Linea temporalis* утолщенная, нависает над *fossa temporalis*, слита с *crista occipitalis*, проходит под основанием рогового стержня и затем продолжается гребнем скулового отростка лобной кости. Внутренние стенки *fossae temporales* слабо наклонены внутрь. Как и у голотипа вида, дорсальный отросток крыла клиновидной кости (алисфеноида) позади крыловидного гребня (*crista pterygoidea*) соединяется с височной пластинкой теменной кости, *planum temporale*. Характерные особенности соединения костей в этой области хорошо видны и на черепе молодого буйвола, экз. NHMMZ, № PW 2004/54.

Барабанная часть височной кости, *pars tympanica*, по положению и размерам барабанного пузыря, *bulla tympanica*, и наружного слухового прохода, *meatus acusticus externus*, соответствуют структурам, частично сохранившимся у голотипа вида. *Bullae* крупные, удлиненные, слабоизогнутые, с перегородками (*septi bullae*); они довольно сильно вздуты в медиальной части (на уровне и впереди *vagina processus styloidei*), с двумя мышечными отростками, *processus musculares*; один из них, крупный и уплощенный, находится на переднем конце *bulla*, а другой, небольшой и заостренный, у латерального края *bulla*. *Vagina processus styloidei* большая, круглая. *Meatus acusticus externus* чуть короче *bulla*; он сильно уплощен, немного скошен назад и образует с продольной осью черепа угол около  $80^\circ$ .

Суставная поверхность скулового отростка височной кости, *facies articularis*, широкая; нижнечелюстная ямка, *fossa mandibularis*, обширная. Такое строение позволяет боковые и переднезадние движения нижней челюсти.

Орбиты, как и на черепе из Шёнебека, слабо выступающие, открываются в стороны и немного вперед. Ось орбиты (между центром *aditus orbitae* и центром *foramen orbitotundum*) образует с продольной осью черепа угол около  $40^\circ$ , а переднезадняя ось орбиты образует с продольной осью черепа угол около  $20^\circ$  (примерно как и у голотипа вида). Подглазничный край, *margo infraorbitalis*, выступает сильнее, чем надглазничный, *margo supraorbitalis*; вентральная стенка, *ragies ventralis*, образованная скуловой костью, широкая.

Лицевой отдел относительно короткий, низкий и широкий. Расстояние от нижнего края орбиты до края альвеолы М3 чуть больше длины М1–М3. Лицевой гребень, *crista facialis*, впереди *margo infraorbitalis* резкий. Мощная шероховатость для *m. masseter* протягивается от *crista facialis* через широкий подглазничный край, образо-

ванный *os zygomaticum*, к концу ее *processus temporalis* на скуловой дуге. Низкий и широкий *tuber faciale* расположен на уровне Р3 и Р4. Подглазничное отверстие, *foramen infraorbitale*, небольшое, лежит на уровне переднего края Р2. Верхнечелюстной бугор, *tuber maxillae*, позади М3 хорошо развит. Слезные кости длинные и узкие. Носовые кости, *ossa nasalia*, широкие, уплощенные и утолщенные, расширены спереди (на уровне носорезцовой вырезки, *incisura nasoincisiva*) немного больше, чем сзади. На переднем конце *ossa nasalia* несут по два примерно равных по ширине отростка (их концы обломаны) и дополнительные боковые лопасти. Резцовые кости, *ossa incisiva*, имеют на передненаружном крае небольшие лопастеобразные выросты, обычно хорошо развитые у травоядных (грассифагов). Носовой отросток резцовой кости, *processus nasalis*, длинный, протягивается примерно до половины длины носовой кости и заострен на конце. Костное небо, *palatum osseum*, широкое и длинное; его задний край (точка *staphylion*) лежит позади линии, соединяющей задние края зубных рядов (на расстоянии чуть больше длины М3). Полость носа, *cavum nasi*, низкая и широкая. Поперечный профиль носовой полости и костного входа в нос, *apertura nasi ossea*, близки к таковым черепа из Шёнебека (см. Schertz, 1937, рис. 6, табл. 3, фиг. 2). Хоаны широкие и сравнительно низкие, расширены книзу (крылья развернуты наружу). Как у всех представителей *Vubalus*, они полностью разделены сошником, сращенным со всеми костями *palatum osseum*. Сзади *vomer* соединяется с *laminae horizontales* небных костей и с вентральной поверхностью *basisphenoideum*.

Основания роговых стержней расходятся в плоскости лобных костей под углом около  $120^\circ$  и почти слиты с ними. Правый роговой стержень слабоизогнутый, короткий и широкий, с тремя килями, слабо сужен к концу. Он направлен назад и в сторону, немного развернут наружу и в средней части опущен примерно до уровня скуловой дуги. У него узкая передняя и широкие, уплощенные, частично слабоогнутые нижняя и верхняя поверхности; сечение субтреугольное. Индекс рогового стержня близок к таковому голотипа вида, но стержень менее сужен к заднему килю и почти в два раза короче. Конец рогового стержня притуплен, как и у голотипа; его меньшая часть обломана и, вероятно, он мог быть чуть заострен у заднего края. На некоторых образцах из музеев Европы концы роговых стержней реставрированы как сильно заостренные, возможно, по аналогии с современными буйволами.

Щечные зубы довольно мелкие, слабо сужены к жевательной поверхности. Коронки моляров сравнительно узкие (их длина больше ширины), с округленными параконом и метаконом, тонкими парастилем и метастилем, сравнительно слабым

мезостилем и крупным энтостилем. На М1 и М2 энтостиль образует длинную петлю, концы которой сливаются с эмалью лингвальных полулуний. На М3 энтостиль лишь немного затронут стиранием, парастиль отогнут вперед, а метастиль сильно развит и отогнут назад. Долинки сложной конфигурации, с частично складчатой эмалью. Мощный цемент покрывал почти всю буккальную поверхность зубов. На лингвальной поверхности он, по-видимому, был развит слабее.

Размеры в мм, индексы в %. Череп: основная длина (basion—prosthion) — 460; длина мозгового отдела (basion—nasion) — 242; длина лицевого отдела (nasion—prosthion) — 261.5, наибольшая ширина затылка (otion—otion) — 216; высота затылка — 126 (basion—lambda), 87 (opisthion—lambda); длина крыши черепа (akrokranion—nasion) — 201; длина planum parietale теменной кости (akrokranion—bregma) — 46; длина planum nuchale теменной кости (lambda—akrokranion) — 54; наименьшая ширина между височными впадинами (euryon—euryon) — 105; ширина затылочных мышечков — 90; ширина в сужении за орбитами — 176, ширина у заднего края орбит (ectorbitale—ectorbitale) — 210.5, ширина у переднего края орбит — 155; ширина у tuber faciale — 143.5; ширина на уровне носорезцовой вырезки — 95; длина носовой кости (nasion—rhinion) — чуть больше 171; ширина неба между P2 — 78 (с щелью), между M3 — 86; длина неба (prosthion—staphylion) — ок. 312; длина костного входа в нос (rhinion—prosthion) — 90; его ширина и высота на уровне носорезцовой вырезки — 65 × 50; ширина и высота хоан — 49 × 56. Индексы: лобный (ect—ect/akrokranion—nasion) — 104.73; затылка (opisthion—lambda/otion—otion) — 38.43; длины planum nuchale (lambda—akrokranion/opisthion—lambda) — 62.07; длины лицевого отдела (nasion—prosthion/basion—prosthion) — 56.85.

Правый роговой стержень: L — ок. 300; диаметры основания (DAP × DT) — 90 × 53; вычисленное расстояние между концами роговых стержней — ок. 440. Индексы: DAP/L — 30, DAP/DT — 170.

Длина зубных рядов: P2—M3 — 136 и P2—P4 — 57 (правый, по альвеолам); длина M1—M3 — 80 (правый) и 80.8 (левый); длина и ширина (L × W) зубов: P4 — 17 × 17, M1 — 25 × 23, M2 — 26.8 × 21, M3 — 29.4 × 18 (правые); M1 — 26 × 22.5, M2 — 26 × 20.5, M3 — 30 × 18.5 (левые).

С р а в н е н и е. От типового подвида отличается меньшими размерами черепа и роговых стержней, более короткой выйной частью теменной кости, а также некоторым опусканием и разворотом роговых стержней наружу.

З а м е ч а н и я. Положение роговых стержней у буйволов зависит от степени пневматизации костей крыши черепа и особенностей лобного синуса, а также от биомеханики системы “черепа—рога”.

Оно меняется в онтогенезе и филогенезе. Размеры лобного синуса у представителей семейства Bovidae коррелируют с размерами лобной кости и зависят от количества костей, доступных для пневматизации в соответствии с механическими нагрузками (Farke, 2010). Особенности развития лобного синуса и пневматизации костей черепа у *Bubalus murrensis* требуют особого изучения, но связанные с ними признаки морфологии черепа важны для филогении и систематики буйволов.

У *B. murrensis murrensis* положение роговых стержней относительно крыши черепа, степень уплощенности крыши черепа, а также угол наклона и длина planum nuchale были переменными. Значительная внутривидовая изменчивость выявляется на материалах из Аеха (Германия). Так, у экз. NHMMZ, № PW 1995/65 основания роговых стержней широко расставлены, как у голотипа, но в отличие от него слегка отклонены вниз, крыша черепа между рогами слабовыпуклая. У экз. NHMMZ, № PW 1983/103 роговые стержни сближены, крыша черепа уплощенная (слабовогнутая). При этом в целом у *B. murrensis murrensis* роговые стержни были не отклонены или слабо отклонены от плоскости лба, а длина и наклон planum nuchale больше, чем у *B. murrensis extremus subsp. nov.*

Положение роговых стержней и особенности затылочно-теменной части черепа у *B. murrensis extremus subsp. nov.* отражают более высокую стадию эволюционного развития по сравнению с *B. murrensis murrensis*. Этот подвид, вероятно, был поздним дериватом от общей с *B. murrensis murrensis* линии, в основании которой стоял *B. platyceros* Lydekker, 1877 (= *B. sivalensis* Rüttimeyer, 1878) из нижнего плейстоцена Верхних Сиваликов Индии. Морфология черепа из Лукерьино подтверждает выявленное ранее (см. Berckhemer, 1927, 1928; Pilgrim, 1947; Koenigswald, 1986) наибольшее сходство *B. murrensis* с *B. platyceros*. Тип постановки рогов и значительная длина planum parietale теменной кости свидетельствуют о более раннем ответвлении линии *B. platyceros* — *B. murrensis* от общего ствола, по сравнению с линией *B. agnee*. Особенности пневматизации черепа в значительной мере обусловлены положением роговых стержней у предковых форм. В линии *B. platyceros* — *B. murrensis* (с исходным положением оснований роговых стержней в плоскости лба и их направлением назад и в стороны) межроговая часть черепа остается почти плоской, а затылочная и теменная кости подверглись сильной пневматизации. В линии *B. palaeoindicus* — *B. agnee* (с исходным положением оснований роговых стержней ниже плоскости лба и их направлением больше в стороны) шло большее усиление лобного синуса в межроговой части крыши черепа при меньшей пневматизации костей затылка (см. Alsafy et al., 2013, рис. 12d).

В отличие от *V. agnee*, эволюция *V. murrensis* была связана, в основном, с южными районами Западной Палеарктики и протекала в русле фаунистических преобразований на этих территориях (с общим трендом глобального понижения температуры). Помимо биомеханических закономерностей, в эволюционных изменениях черепа, рогов и зубной системы проявились и экологические аспекты, связанные с адаптацией к среде обитания. Форма и постановка рогов, хорошее прямое и боковое зрение и хороший слух указывают на то, что *V. murrensis extremus subsp. nov.* мог быть обитателем разреженных лесов или экотонных на границах лесов и более открытых пространств по краям водоемов. Сравнительно небольшой объем носовой полости, как у *V. murrensis murrensis*, характеризует его как довольно теплолюбивую форму, но более широкие, чем у *V. agnee*, хоаны говорят об адаптации к умеренному климату. Судя по довольно короткому лицевому отделу при мощном развитии жевательных мышц, относительно небольшой высоте верхней челюсти, особенностям зубной системы и резцовой кости, *V. murrensis extremus subsp. nov.*, скорее всего, был смешанным, в большей мере приспособленным к браунингу, но также с выраженными адаптациями к грейзингу. Особенности строения затылка (выступление затылочных мышц назад, слабое затылочное предбугорье) также говорят о режиме питания, не связанном с постоянным опусканием и подъемом головы, характерным для грейзеров. Характер мест прикрепления связок и мышц на затылке и основании черепа предполагает, что по положению головы и движениям этот буйвол был ближе к браузерам. В его рацион, наряду с водной и околоводной растительностью, могли входить листва и ветви древесных и кустарниковых растений, а также травы.

М а т е р и а л. Голотип.

\* \* \*

Находка практически полного черепа *Bubalus murrensis* в России представляет особую ценность для уточнения морфологии и родственных связей ископаемых европейских буйволов. Морфологические особенности и остеометрические данные черепа из Лукерьино позволили выделить новый подвид европейского водяного буйвола, обитавшего в конце плейстоцена на Восточно-Европейской (Русской) равнине во время последнего крупного глобального потепления позднего плейстоцена.

Несмотря на значительный прогресс в изучении исторического развития буйволов рода *Bubalus* в последнее десятилетие, картина их филогенетических связей и путей расселения по-прежнему остается недостаточно ясной и требует

дальнейшего изучения, но ее анализ выходит за рамки нашей статьи. Полученные нами данные могут быть полезны для дальнейшего ее уточнения.

Авторы благодарны сотрудникам ККМ за возможность изучения черепа буйвола из Лукерьино и Э.П. Зазовской за помощь в определении его абсолютного возраста, проф. В. фон Кёнигсвальду, д-ру Р. Циглеру и д-ру М. Айглсторфер за предоставленные материалы и фотографии *V. murrensis*, а также проф. А. Листеру за обсуждение находки. Радиоуглеродное датирование образцов проведено ЦКП “Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии” Института географии РАН и центра изотопных исследований Университета Джорджии (Атланта, США).

Работа частично выполнена за счет средств Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов”, при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект 18-74-10081 “Эволюция сообществ позвоночных в позднем кайнозое Восточной Европы”).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурчак-Абрамович Н.И.* Находка ископаемого буйвола (*Bubalus* sp.) на Кавказе // Изв. АН АзССР. 1952. № 2. С. 63–75.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Векуа А.К.* Палеобиологическая история позднекайнозойских быков Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1980. 104 с.
- Вислобокова И.А., Тарасенко К.К., Лопатин А.В.* Первая находка европейского буйвола *Bubalus murrensis* (*Artiodactyla*, *Bovidae*) в плейстоцене Русской Равнины // Докл. Акад. наук. 2020. Т. 491. С. 125–129.
- Оводов Н.Д.* Буйвол (*Bubalus* sp.) в палеолите Приморья на фоне палеофаунистических идей // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Часть I. Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2005. С. 173–180.
- Alsafy M.A.M., El-Gendy S.A.A., El Sharaby A.A.* Anatomic reference for computed tomography of paranasal sinuses and their communication in the Egyptian buffalo (*Bubalus bubalis*) // Anat. Histol. Embryol. 2013. V. 42. P. 220–231.
- Anzidei A.P., Bulgarelli G.M., Catalano P. et al.* Ongoing research at the late Middle Pleistocene site of La Polledrara di Cekanibbio (central Italy), with emphasis on human–elephant relationships // Quatern. Intern. 2012. V. 255. P. 171–187.
- Berckhemer F.* *Buffelus murrensis* n. sp. Ein diluvialer Büffelschädel von Steinheim a.d. Murr // Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ. 1927. Bd 83. S. 146–158.
- Berckhemer F.* Ein Büffelfund aus den diluvialen Schottern von Steinheim a. d. Murr // Paläontol. Z. 1928. Bd 10. S. 64–67.
- Dam I. van, Mol D., Vos J. de, Reumer J.W.F.* De eerste vondts van de Europese waterbuffel, *Bubalus murrensis* (Berckhemer, 1927) in Nederland // Cranium. 1997. V. 14. P. 49–54.
- Farke A.D.* Evolution and functional morphology of the frontal sinuses in Bovidae (Mammalia: Artiodactyla), and

- implications for the evolution of cranial pneumaticity // Zool. J. Linn. Soc. 2010. V. 159. P. 988–1014.
- Franzen J.L., Koenigswald W. von. Erste Funde vom Wasserbüffel (*Bubalus murrensis*) aus pleistozänen Schottern des nördlichen Oberrhein-Grabens // Senckenb. Lethaea. 1979. V. 60. № 1/3. S. 253–263.
- Hooijer D.A. Fossil Bovidae from the Malay Archipelago and the Punjab // Zool. Verh. Museum Leiden. 1958. V. 38. P. 1–112.
- Koenigswald W. von. Beziehungen des pleistozänen Wasserbüffels (*Bubalus murrensis*) aus Europa zu den asiatischen Wasserbüffeln // Z. Säugetierkunde. 1986. Bd 51. S. 312–323.
- Koenigswald W. von. Mammalian faunas from the interglacial periods in Central Europe and their stratigraphic correlation // The climate of past interglacials / Eds F. Sirocco, M. Claussen, M.F. Sanchez Goci, T. Litt. Amsterdam: Elsevier, 2006. P. 445–454.
- Koenigswald W. von. Discontinuities in the faunal assemblages and early human populations of Central and Western Europe during the Middle and Late Pleistocene // Continuity and discontinuity in the peopling of Europe: one hundred fifty years of Neanderthal study / Eds Condemi S., Weniger G.-C. Dordrecht: Springer, 2011. P. 101–112.
- Koenigswald W. von, Schwermann A.H., Keiter M., Menger F. First evidence of Pleistocene *Bubalus murrensis* in France and the stratigraphic occurrences of *Bubalus* in Europe // Quatern. Intern. 2019. V. 522. P. 85–93.
- Masini F., Palombo M.R., Rozzi R. A reappraisal of the Early to Middle Pleistocene Italian Bovidae // Quatern. Intern. 2013. V. 288. P. 45–62.
- Neuferr F.O., Igel W. Ein Wasserbüffel-Fund aus pleistozänen Schottern bei Eich (nördlicher Oberrheingraben) // Mainzer Naturwiss. Arch. 1983. Bd 21. S. 187–197.
- Pilgrim G.E. Siwalik antelopes and oxen in the American Museum of Natural History // Bull. Amer. Museum Natur. Hist. 1937. V. 72. P. 729–874.
- Pilgrim G.E. The fossil Bovidae of India // Mem. Geol. Surv. Ind. N. S. 1939. V. 26. № 1. P. 1–356.
- Pilgrim G.E. The evolution of the buffaloes, oxen, sheep, and goats // J. Linn. Soc. Zool. 1947. V. 41. P. 272–286.
- Pushkina D. The Pleistocene easternmost distribution in Eurasia of the species associated with the Eemian *Palaeoloxodon antiquus* assemblage // Mammal Rev. 2007. V. 37. P. 224–245.
- Rădulescu C., Samson P. Pliocene and Pleistocene mammalian biostratigraphy in Southeastern Transylvania (Romania) // Trav. Inst. Spéol. “Emile Racovitza”. 1985. V. 24. P. 85–95.
- Rüttimeyer L. Überreste von Buffeln (*Bubalus*) aus quartären Ablagerungen in Europe // Verhandl. D. Naturf. Ges. Basel. 1878. Bd 6. P. 320–322.
- Schertz E. Ein neuer Wasserbüffel aus dem Diluvium Mitteldeutschlands (*Buffelus wanckeli* nov. spec.) // Paläontol. Z. 1937. Bd 19. S. 57–72.
- Schreiber H.D., Munk W. Ein Schädelfragment von *Bubalus murrensis* (Berckhemer, 1927 (Mammalia, Bovinae)) aus dem Pleistozän von Bruchsal-Büchenau (NO-Karlsruhe, Baden-Württemberg) // N. Jb. Geol. Paläontol. Mh. 2002. V. 12. P. 737–748.

#### Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–7. *Bubalus murrensis extremus* subsp. nov., голотип ККМ, № 23: череп с латеральной (1, 2), дорсальной (3, 4), вентральной (5) и затылочной (6, 7) сторон; Россия, Московская обл., с. Лукерьино на р. Коломенке близ Коломны; верхний плейстоцен. Масштабная линейка 5 см.

#### Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–9. *Bubalus murrensis extremus* subsp. nov., голотип ККМ, № 23: 1, 2 – основание черепа; 3 – череп спереди; 4 – хоаны; 5–7 – роstralная часть черепа с латеральной (5), дорсальной (6) и вентральной (7) сторон; 8 – правый зубной ряд P4–M3 с буккальной (8а), лингвальной (8б) и окклюзиальной (8в) сторон; 9 – левый зубной ряд M1–M3 с окклюзиальной стороны; Россия, Московская обл., с. Лукерьино на р. Коломенке близ Коломны; верхний плейстоцен. Масштабная линейка 2.5 см.

## The New Subspecies of European Water Buffalo (*Artiodactyla*, Bovidae) from the Upper Pleistocene of the Russian Plain

I. A. Vislobokova, K. K. Tarasenko, A. V. Lopatin

The new subspecies of the European fossil water buffalo, *Bubalus murrensis extremus*, is described by the almost complete skull from the Upper Pleistocene deposits at the Lukerino village near the city of Kolomna (Moscow Region). The fossil refers to the Allerød interstadial (its age is 12800 cal. kyr). The species was known only from the Middle and early Late Pleistocene of Europe. The diagnosis and distribution of the species have been clarified.

**Keywords:** *Bubalus murrensis extremus*, Bovidae, Upper Pleistocene, Allerød, Moscow Region, Kolomna, Lukerino, Russian Plain

УДК 561.371.39+551.734.3(571.17)

## НОВЫЕ ДАННЫЕ О СТРОЕНИИ СТЕРИЛЬНЫХ И ФЕРТИЛЬНЫХ СТРУКТУР, СПОР *in situ* SVALBARDIA OSMANICA PETROSJAN ET RADCZENKO (АРХЕОПТЕРИСОВЫЕ) ИЗ ЖИВЕТА КУЗБАССА, РОССИЯ

© 2020 г. А. Л. Юрина<sup>a, \*</sup>, О. А. Орлова<sup>a, b, \*\*</sup>, М. Г. Раскатова<sup>c, \*\*\*</sup>

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

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

<sup>c</sup>Воронежский государственный университет, Воронеж, Россия

\*e-mail: flora.paleo@mail.ru

\*\*e-mail: oowood@mail.ru

\*\*\*e-mail: mgraskatova@yandex.ru

Поступила в редакцию 08.10.2019 г.

После доработки 13.12.2019 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

Проведено дополнительное изучение *Svalbardia osmanica* Petrosjan et Radczenko из отложений изылинской свиты среднего девона Кузбасса на основе коллекции типового материала (ЦНИГР музей им. Ф.Н. Чернышева). Дан расширенный диагноз *S. osmanica*, включающий новые данные по морфологии и анатомии стерильных частей растения, а также его фертильных структур и спор *in situ* из микроспорангиев. Изученные в работе дисперсные споры из материнских пород, вмещающих растение, указывают на живецкий возраст изылинской свиты.

**Ключевые слова:** археоптерисовые, *Svalbardia*, средний девон, живец, морфология, анатомия, инситные микроспоры, Кузбасс

**DOI:** 10.31857/S0031031X20060124

### ВВЕДЕНИЕ

Род *Svalbardia*, характерный компонент среднедевонских флор, был установлен О. Хёгом (Høeg, 1942) из верхней части среднедевонских или самой нижней части верхнедевонских отложений архипелага Шпицберген. В качестве типового вида он указал *S. polymorpha*. Долгое время этот геологический интервал возраста типового вида отмечался во всех публикациях, связанных с родом *Svalbardia* (Петросян, Радченко, 1960; Лепехина и др., 1962; Carluccio et al., 1966; Stockmans, 1968; Chaloner, 1972; Matten, 1981; Meyen, 1987; Jurina, Raskatova, 2012 и др.). Х.-И. Швайтцер (Schweitzer, 1999) изучил стратиграфическое положение *S. polymorpha* в формации Плантерюгген (Planteryggen) Шпицбергена из местонахождений, откуда Хёг описал этот вид, и на основании данных по споровым комплексам откорректировал возраст типового вида как среднепозднеживецкий.

Род *Svalbardia* в настоящее время отмечается, в основном, в живецких отложениях среднего девона (местонахождения на Шпицбергене, в Шотландии, Германии, Бельгии, Латвии и России),

реже во франских отложениях верхнего девона (местонахождения в США и в России), а также в нерасчлененном верхнем девоне (местонахождения в Канаде и на Украине). В род включают более 10 видов: *S. polymorpha* Høeg, 1942; *S. osmanica* Petrosjan et Radczenko, 1960; *S. boyi* Kräusel et Weyland, 1960; *S. avelinesiana* Stockmans, 1968; *S. scotica* Chaloner, 1972; *S. banksii* Matten, 1981; *S. fissilis* (Schmalhausen) Matten, 1981; *S. furcuhasta* (Krassilov, Raskatova et Istchenko) Jurina, 2014; *S. acuta* (Tschirkova-Zaleskaya) O. Orlova, Jurina et Snigirevsky, 2016; *S. kuzbassica* (S. Stepanov) Jurina, O. Orlova et Raskatova, 2016 (Юрина и др., 2016a); *S. sphenophyllifolia* (Lesquereux) Jurina et O. Orlova, comb. nov. и др. Основные признаки рода *Svalbardia* и его видов, дискуссия относительно его статуса, анализ публикаций по всем ранее установленным видам рода и его находкам были освещены ранее (Jurina, Raskatova, 2012, 2014).

Сравнительно хорошо изучено строение листовой пластинки представителей этого рода. Анатомическая структура осей и других частей растения ранее была не установлена. Высказывалось предположение (Carluccio et al., 1966), что

петрификации *Actinopodium nathorstii* Нюег, 1942, найденные в одном местонахождении со *Svalbardia polymorpha* на Шпицбергене, являются анатомической структурой осей конечных ветвей *S. polymorpha*. Однако органическая связь петрификаций *Actinopodium* с вегетативными или фертильными осями *Svalbardia* до сих пор не доказана. За более чем 70-летнюю историю изучения рода *Svalbardia* осталось много невыясненных вопросов. Это связано, прежде всего, с не совсем удовлетворительной сохранностью ископаемого материала *Svalbardia* и довольно редкими его находками.

Целью настоящей работы является повторное изучение морфологического строения стерильных и фертильных структур *S. osmanica*, описание первых для этого вида находок инситных микроспор из микроспорангиев, установление соответствия последних таксону дисперсных миоспор, а также исследование анатомических особенностей осей, прежде не описанных. Поскольку для большинства видов рода *Svalbardia* споры из спорангиев неизвестны, обнаружение спор *in situ* еще у одного вида этого рода позволит подойти к решению проблемы родственных связей, как в пределах самого рода, так и с другими родами семейства *Archaeopteridaceae*.

Авторы выражают искреннюю признательность А.Р. Соколову и Н.М. Кадлецу (ЦНИГР музей им. Ф.Н. Чернышева, С.-Петербург) за предоставленную возможность изучить коллекцию; Л.Г. Перегоедову (СНИИГиМС, г. Новосибирск), Я.М. Гутаку (ИГДиГ, г. Новокузнецк), В.А. Антоновой (СибГИУ, г. Новокузнецк), С.А. Родыгину (ТГУ, г. Томск) за консультации по стратиграфии девона Кузбасса; Е.А. Жегалло и Р.А. Ракитову (ПИН РАН, г. Москва) за помощь в работе со сканирующим электронным микроскопом (СЭМ). Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-04-00498).

## МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И ТЕРМИНОЛОГИЯ

Материалом для данной работы послужила типовая коллекция *Svalbardia osmanica*, хранящаяся в ЦНИГР музее им. Ф.Н. Чернышева (колл. № 9258), впервые описанная Н.М. Петросян и Г.П. Радченко (1960) из девонских отложений западных окраин Кузбасса. Благодаря любезности сотрудников музея, мы ознакомились с типовым материалом колл. № 9258 в самом музее, а также два экземпляра (№ 83/9258 и 97/9258), представленные отпечатками стерильных и фертильных частей растения, получили во временное пользование для детального исследования. Эти экземпляры были изучены с помощью СЭМ ТЕСКАН в режиме низкого вакуума в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), затем некоторые фрагменты древесины фертильных и сте-

рительных осей были смонтированы на столик для СЭМ, напылены золотом и изучены в СЭМ в режиме высокого вакуума.

Далее из спороносной ветви экз. № 97/9258 были извлечены инситные микроспоры. Споры извлекались в участках с разрушенной стенкой спорангиев по методике, описанной нами ранее (Jurina, Raskatova, 2014). В результате из четырех извлеченных спорангиев единичные тетрады и отдельные микроспоры были обнаружены только в двух. Кроме того, из окружающей ветвь породы методом современной мацерации карбонатно-терригенных пород (Раевская, Шурекова, 2011) был получен палинокомплекс, содержащий многочисленные миоспоры. Установленные инситные и дисперсные споры были изучены в СЭМ в ПИН РАН, а также в оптическом световом микроскопе LM POLAM-312 в Воронежском государственном ун-те (ВГУ).

В статье уточнена терминология для стерильных и фертильных структур некоторых археоптерисовых. До 60-х годов прошлого столетия при описании стерильных образований археоптерисовых использовались термины: вайя, перо, перышко. Исследования строения первичной сосудистой системы элементов “вайи” рода *Archaeopteris* (Dawson, Stur, 1875 (Ци, 2011) показали, что анатомия рахисов и перьев подобна анатомическому строению стебля (Carluccio et al., 1966). Было предложено вместо терминов “вайя, перо и перышко” употреблять термин “лист и его составляющие”. Поскольку *Archaeopteris* и *Svalbardia* представляют одну эволюционную группу, в данной работе мы следуем при описании рекомендованной Л. Карллуччо и соавторами терминологии.

Единой терминологии в описании элементов фертильной системы у исследователей не наблюдается. По-разному называются форма системы и составляющие ее элементы. Чаще всего употребляются термины: фертильные перья, части, ветви. Для общей характеристики фертильной системы археоптерисовых мы предлагаем использовать термин “стробилоподобная структура” (Юрина и др., 2016б), предложенный С.В. Мейеном (1987; Meyen, 1987). В содержание этого термина Мейен вкладывал понятие как о спороносной структуре, собранной в рыхлую группу, являющуюся переходной к плотным, хорошо оформленным стробилам. В стробилоподобной структуре нами различаются элементы: ось структуры; спорофилл и характер окончания спорофилла (простое или разветвленное); расположение спорангиев на определенной стороне спорофилла и тип расположения (одиночный или групповой). Не у всех археоптеридных спороносная структура выделяется как единая цельная. Иногда спорофиллы со спорангиями располагаются между стерильными образованиями (листьями на оси), т.е. фертильными зонами на стерильной структуре.

## ВОЗРАСТ ВМЕЩАЮЩИХ ОТЛОЖЕНИЙ

Исследованное нами растение *Svalbardia osmanica* происходит из отложений изылинской свиты девона, широко развитой на западных окраинах Кузнецкого бассейна. В действующих по настоящее время “Постановлениях ...” (1994) зафиксирован живетский возраст свиты. Остановимся на биостратиграфическом анализе макрофлоры и комплекса миоспор, позволяющем интерпретировать возраст вмещающих отложений изылинской свиты.

Петросян (Типовые разрезы..., 1992) привела комплекс флоры изылинской свиты Кузбасса в составе девяти видов: *Svalbardia polymorpha* Нøeg, *S. osmanica* Radcz. et Petros., *Archaeopteris sibirica* Zal., *A. fissilis* Schmalh., *A. kuzbassica* S. Step., *Dimeripteris gracilis* Schmalh., *Moresnetia zaleskyi* Stockm., *Condomophyton gracile* Radcz. et Petros. и *Platyphyllum* sp. (принадлежность к родам дана по Петросян). Она сопоставляла этот комплекс флоры с гауйским комплексом растений Прибалтики, пашийским комплексом Русской платформы и яранским комплексом Тимано-Печорской области и сделала вывод о раннефранском возрасте флоры изылинской свиты. Отметим, что в настоящее время гауйские, пашийские и яранские отложения относятся к живетскому ярусу.

По нашему мнению, общий комплекс флоры изылинской свиты характеризуется большим разнообразием видов рода *Svalbardia* (*S. polymorpha*, *S. osmanica*, *S. sphenophyllifolia*, *S. fissilis*, *S. kuzbassica*), а представители рода *Archaeopteris* отсутствуют (Юрина и др., 2016а). Род *Svalbardia* является важным компонентом V комплексной родовой зоны *Svalbardia*, охватывающей большую часть живета (Banks, 1980). Эта зона часто используется для расчленения отложений по макрофлоре (Fairon-Demaret, 1986; Юрина, 1988; Снигиревский, 1997; Антонова, 2007; Gradstein et al., 2012; Гутак, Антонова, 2016). Флора изылинской свиты хорошо сопоставляется с комплексом флоры зоны *Svalbardia*, отвечающим второй половине живета.

Большое значение для определения возраста изылинской свиты имеют миоспоровые комплексы, установленные как прежними исследованиями Е.В. Чибриковой (Типовые разрезы..., 1992), так и нами. Чибрикова привела комплекс миоспор из нескольких местонахождений изылинской свиты, включающий в себя следующие 17 видов: *Geminospora rugosa* (Naum.) Obukh., *G. micromanifesta* (Naum.) Owens, *G. micromanifesta* (Naum.) Owens var. *microspinosa* Tschibr., *G. notata* (Naum.) Obukh., *G. notata* (Naum.) Obukh. var. *asper* Tschibr., *G. nalivkinii* (Naum.) Obukh., *Aneurospora greggsii* (McGregor) Streel, *Ancyrospora incisa* (Naum.) M. Rask. et Obukh., *A. simplex* Guannel, *A. cf. fidus* (Naum.) Obukh., *Archaeotriletes heteromerus* Nadl., *Emphanizono-*

*triletes naumovae* Oshurk., *Membrabaculisporis radiatus* (Naum.) Arch., *Stenozonotriletes conformis* Naum., *Ambitisporites definitus* (Naum.) Oshurk., *Verrucosisporites evlanensis* (Naum.) Obukh., *Retusotriletes communis* Naum., *R. raisae* Tschibr. Список таксонов приведен по морфологической классификации М.В. Ошурковой (2003). Чибрикова не рассматривала стратиграфическую приуроченность и процентный состав видов, монографически их не описывала и не изображала, а только кратко отметила, что миоспоровый комплекс изылинской свиты по составу сходен с пашийско-тиманским комплексом Европейской части России. Важное ее замечание касалось присутствия в изылинском комплексе зонального вида *Ancyrospora incisa*, отмечающегося в основании этой свиты.

Нами выделен миоспоровый комплекс из отложений изылинской свиты местонахождения Осман, содержащих макрофлору. Ранее миоспоры из этого местонахождения не указывались. Выявленный комплекс дисперсных миоспор имеет много общих форм с комплексом, приводимым Чибриковой (Типовые разрезы..., 1992), но отличается бóльшим видовым разнообразием и присутствием стратиграфически важных видов, не отмеченных ранее, а именно: *Geminospora micromanifesta* (Naum.) Owens var. *limbatus* Tschibr., *Reticulatisporites retiformis* (Naum.) Obukh., *Archaeozonotriletes variabilis* Naum., *Ancyrospora cf. melvillensis* Owens. Отметим также встреченные нами, но не упоминаемые Чибриковой, виды: *Punctatisporites pullatus* (Naum.) Pashk., *Calamospora simplicissima* (Naum.) Oshurk., *Cyclogranisporites rotundus* (Naum.) Oshurk., *Apiculiretusispora? hastata* (Nadl.) Oshurk., *Hymenozonotriletes connatus* (Nadl.) Oshurk., *Hystricosporites elongatus* (Nadl.) Oshurk. и *Contagisporites optivus* (Tschibr.) Owens (табл. XIII, фиг. 3; см. вклейку). Таким образом, общее число видов миоспор изылинской свиты возросло до 31. В выделенном нами комплексе миоспор преобладают виды рода *Geminospora*, такие как *G. micromanifesta* (18%) (табл. XIII, фиг. 5), *G. micromanifesta* var. *limbatus* (6%) (табл. XIII, фиг. 7), *G. rugosa* (8%), *G. notata* (4%) и *G. sp.* (4%) (рис. 1, е, ж). Кроме того, представители этого рода часто встречаются в тетрадах (табл. XIII, фиг. 4). Также доминантным в комплексе отмечен вид *Ancyrospora incisa* (15%) (табл. XIII, фиг. 8), который является видом-индексом подзоны *Ancyrospora incisa*–*Geminospora micromanifesta* (IM), установленной для пашийского горизонта Восточно-Европейской платформы (Avkhimovich et al., 1993), т.е., биомаркером верхней части живетского яруса. По современным представлениям (Соболев, Евдокимова, 2008), пашийский горизонт коррелируют с верхнеживетским подъярусом. Типичными для уровня подзоны IM также являются миоспоры: *Aneurospora greggsii* (табл. XIII, фиг. 6), *Ancyrospora simplex*

(рис. 1, з) и *A. cf. fidus*, присутствующие в комплексе спор изылинской свиты. Все вышеперечисленные особенности позволяют сопоставить комплекс миоспор изылинской свиты с комплексами миоспор живетского пашийского горизонта центральных районов Восточно-Европейской платформы (Avkhimovich et al., 1993), а также с живетским гауйским комплексом формации Лодэ Латвии (Jurina, Raskatova, 2012). Среди отличий можно отметить присутствие в изылинской свите видов, не отмечаемых в комплексах подзоны IM, характеризующихся значительными размерами и крупными выростами: *Hymenozonotriteles connatus* (Nadl.) Oshurk. и *Hystricosporites elongatus* (Nadl.) Oshurk.

### СПОРЫ *in situ* ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА SVALBARDIA

Изучение спор из репродуктивных структур растений является одним из важнейших направлений исследования девонских растений. Потребность в подобном рода работ связана со многими аспектами. Прежде всего, наиболее остро стоит вопрос о таксономической идентификации великого множества родов и видов дисперсных девонских спор со спорами, изученными из репродуктивных органов растений. Также исследование инситу спор является дополнительным звеном в установлении родственных связей растений. Настоящая работа представляет некоторый шаг к решению этих проблем. Среди известных видов рода *Svalbardia* фертильные структуры описаны у семи: *S. polymorpha*, *S. osmanica*, *S. fissilis*, *S. furcuhasta*, *S. scotica*, *S. sphenophyllifolia* и *S. kuzbassica* (Høeg, 1942; Balme, 1995; Раскатова, 1995; Снигиревский, Снигиревская, 2008; Jurina, Raskatova, 2012, 2014; Orlova et al., 2016 и др.). У *S. polymorpha*, *S. furcuhasta*, *S. fissilis* и *S. osmanica* споры извлечены из спорангиев растения, характеризующегося органической связью репродуктивной и вегетативной систем. Для этих видов установлены микроспоры, соответствующие роду *Geminospora* дисперсных спор, но разным его видам: *G. micromanifesta* (Naum.) Owens (у *Svalbardia polymorpha* и *S. osmanica* — описаны впервые в данной статье), *Geminospora lemurata* Balme emend. Playford (у *Svalbardia furcuhasta* и *S. fissilis*) и *Geminospora rugosa* (Naum.) Obukh. (у *Svalbardia fissilis*). Мегаспоры *Contagiosporites optivus* (Tschibr.) Owens и *Biharisporites macromanifestus* (Naum.) Owens выявлены в мегаспорангиях только у *Svalbardia furcuhasta* и у *S. fissilis*.

Для свальбардий, у которых связь генеративных и вегетативных органов отсутствует (Медяник, 1982; Jurina, Raskatova, 2012), установлено, что микроспоры близки роду дисперсных миоспор *Geminospora*, мегаспоры — двум родам, *Biharisporites* и *Contagiosporites*.

### СИСТЕМАТИКА

#### К Л А С С PROGYMNOSPERMOPSIDA П О Р Я Д О К ARCHAEOPTERIDALES

#### Род *Svalbardia* Høeg, 1942

*Svalbardia osmanica* Petrosjan et Radczenko, emend. Jurina, O. Orlova et M. Raskatova

Табл. XIII, фиг. 1, 2; табл. XIV, фиг. 1–10 (см. вклейку)

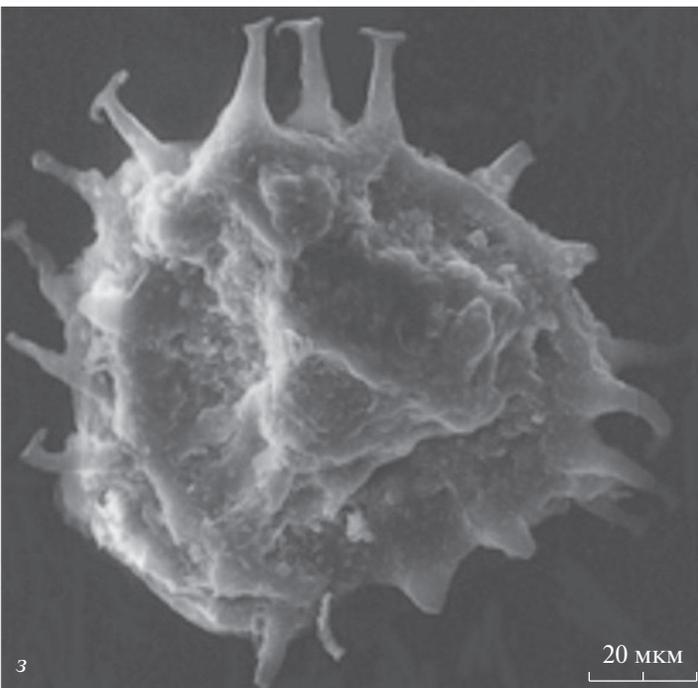
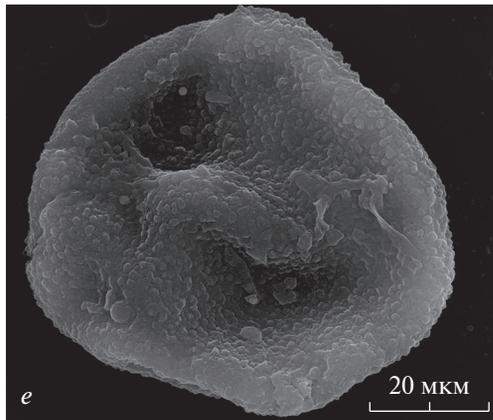
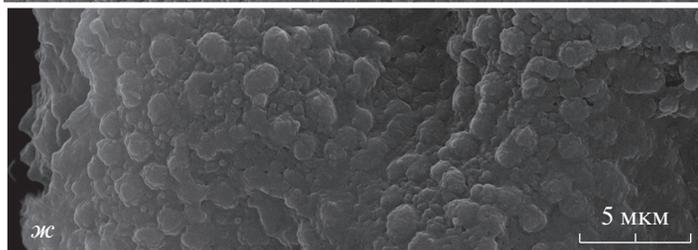
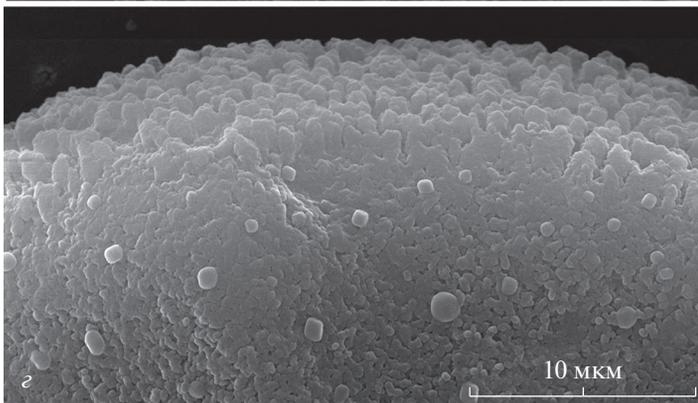
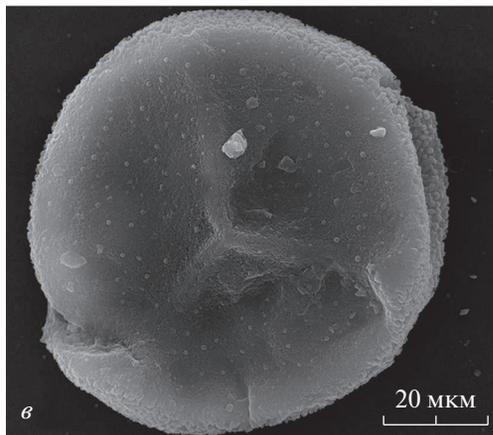
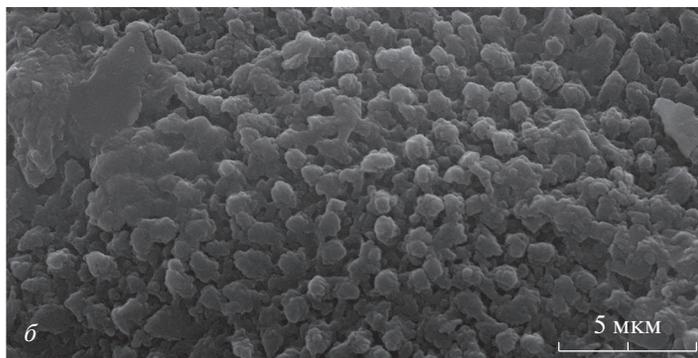
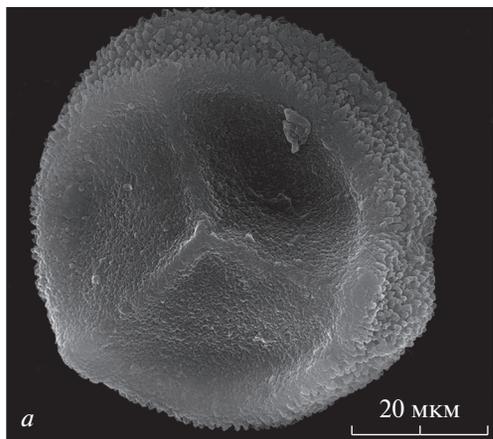
*Svalbardia osmanica*: Петросян, Радченко, 1960, с. 43, табл. 9, фиг. 4–7; Лепехина и др., 1962, с. 135, табл. XXIII, фиг. 2–8.

*Archaeopteris osmanica*: Степанов, 1966, с. 111, табл. I, фиг. 1, 2, табл. II, фиг. 1–4, табл. III, фиг. 1, 3, табл. IV, фиг. 1, 2, 4, 6, табл. VI, фиг. 1, 2; 1975, с. 72, табл. XLV, фиг. 2–4, табл. XLVI, фиг. 1–3, табл. XLVII, фиг. 1–7.

Г о л о т и п — ЦНИГР музей им. Ф. Н. Чернышева № 14/9258 (150/9258; Каталог..., 1996), отпечаток участка побега; Кузнецкий бассейн, прав. берег р. Кондомы, в 0.5 км севернее ст. Осман; средний девон, живетский ярус, изылинская свита; Петросян, Радченко, 1960, табл. 9, фиг. 4.

*Diagnosis emended.* Sterile structure consists of the longitudinally ribbed axes with the leaves helically attached to the axes. Leaves obliquus wedge-shaped, deeply dissected to eight linear, slightly curved segments, unequal in width and placed on different planes. Fertile structure is of cone-like type, longitudinally rectangular, with truncate apex. Loosely arranged sporophylls are decussate; sickle-shaped upward; terminated by simple or dichotomously divided sterile ends. Fusiform sporangia placed in clusters or singly on the upper side of the sporophylls. Sporangia are sessile or attached by thin pedicel. Terminate axes of fertile and sterile structures are with scalariform tracheids of primary xylem. Secondary xylem is with uni-multiseriate porosity on radial walls of tracheids.

О п и с а н и е (рис. 1, а–д). Сохранившиеся отпечатки представлены фрагментами стерильных и фертильных структур (табл. XIII, фиг. 1, 2). У стерильных структур (табл. XIII, фиг. 2) наблюдаются стержни как с прикрепленными к ним листовыми пластинками (табл. XIV, фиг. 2), так и только с их основаниями (табл. XIV, фиг. 3). Стержни прямые, толщиной 1–3 мм, с отчетливыми продольными ребрами до 0.5 мм ширины. Листья отходят от стержня под острым углом 10°–30° и располагаются спирально через неравные промежутки длиной 3–12 мм. Листовая пластинка (табл. XIV, фиг. 2) клиновидной формы длиной 10–15 мм, состоит из дихотомирующих два, чаще четыре раза глубоко рассеченных неравных по длине восьми сегментов. Преобладают сегменты шириной 2–3 мм. Сегменты линейные, слегка изогнутые, располагающиеся в разных плоскостях, так как на отпечатках наблюдается то полная ширина сегмента, то только почти нитевидная. Основание листовой пластинки представлено узким низбегающим черешком длиной до 4–7 мм.



На осях стерильной и фертильной структуры (табл. XIV, фиг. 4–10) фрагментарно сохранились некоторые элементы первичной и вторичной ксилем. Первичная ксилема сложена очень узкими длинными трахеидами с лестничными окаймленными порами (табл. XIV, фиг. 4, 6, 8, 10). Трахеиды в сечении полигональные, диаметром 10–16 мкм, в среднем 12 мкм. Окаймления пор радиальных стенок трахеид шириной 6–8 мкм, высотой до 4 мкм; апертуры пор радиальных стенок трахеид шириной 4–5 мкм, высотой 1 мкм. Трахеиды различной, в основном, фрагментарной сохранности, представлены как внутренними слепками трахеид и камер пор, так и в виде их отпечатков наружной поверхности с очертаниями апертур и окаймлений. Клетки сердцевинны не сохранились.

Вторичная ксилема (табл. XIV, фиг. 7) сохранилась крайне фрагментарно и представлена частично разрушенными, относительно узкими и длинными трахеидами со скошенными концами. Диаметр трахеид вторичной ксилемы варьирует в радиальном измерении от 15 до 30 мкм. Трахеиды вторичной ксилемы по форме полигональные, с одно-многорядной поровостью на радиальных стенках. Поры округлые, иногда округло-шестиугольные, диаметром 8–12 мкм. Когортоидная поровость на радиальных стенках трахеид не выявлена. Сердцевинные лучи и характер поровости полей перекреста не сохранились.

Стробилоподобная структура (табл. XIII, фиг. 1) продольно прямоугольного очертания длиной 30–45 мм и шириной 10–13 мм. Она состоит из супротивно расположенных спорофиллов. Стробилоподобная структура рыхлая. Ее ось относительно широкая, 1.5–2.0 мм шириной, продольно ребристая, подобно оси стерильной структуры. Спорофиллы отходят от оси под почти прямым углом и затем резко изгибаются вверх, приобретая почти параллельное оси стробила положение. Верхушка спорофилла дихотомически ветвится на тонкие короткие окончания, редко верхушка неразветвленная. На горизонтальной верхней части спорофилла наблюдаются веретеновидные прямостоящие с заостренной верхушкой спорангии 1.5–2.0 мм длиной, 0.4–0.5 мм шириной, расположенные группами от двух до шести спорангиев на одном спорофилле (табл. XIV, фиг. 1). Размеры спорангиев на разных спорофиллах приблизительно равны, одни спорангии

сидячие, другие прикрепляются к спорофиллу тонкой ножкой.

Инситные микроспоры (рис. 1, а) радиальные, трехлучевые, каватные, округло-треугольные, 60–70 мкм в экваториальном диаметре. Щель разверзания простая с возвышающимся апексом (до 3 мкм), лучи щели прямые, длина лучей составляет полную длину радиуса центрального тела. На концах лучей наблюдается треугольное утолщение экзины (от 2 до 4 мкм). Слой экзины расслаивается в районе экватора и дистальной полусферы. Интэксина тонкая, образует отчетливое центральное тело округлого очертания. Экзоэксина толстая (до 7–8 мкм) особенно на дистальной стороне, окружает центральное тело и в районе экватора формирует узкую плотную зону. На проксимальной поверхности происходит утолщение экзины (до 2–4 мкм). Скульптура экзины дистальной и экваториальной частей споры представлена удлиненными бугорками, диаметр основания которых 1.0–1.2 мкм, высота – 1.0–1.8–2.5 мкм (рис. 1, б). Вершина бугорков плоская или округлая; иногда бугорки сменяются булавами с более или менее отчетливыми округлыми головками, расположенными в верхней части тонких стержней. Скульптурные элементы иногда соединены по два и образуют выросты с верхней суженной частью в виде мелких сосочков или округлых структур размером 0.3–0.5 мкм. Скульптура экзины проксимальной стороны мелкозернистая. В зоне перехода к экваториальной части наблюдается изменение характера скульптуры экзоэксины, выражающееся в разрастании тонкого зернистого слоя в бугорки (рис. 1, д). Микроспора, извлеченная из другого спорангия того же экземпляра, при общем морфологическом подобии с вышеописанными микроспорами, несет дополнительную скульптуру экзины проксимальной поверхности, которая представлена редко расположенными круглыми бугорками размером от 0.5 до 1.2 мкм (рис. 1, в, г). Инситные мегаспоры в спорангиях не обнаружены.

С р а в н е н и е. *S. osmanica* отличается от других видов этого рода строением листовой пластинки, которая рассечена на более широкие (до 5 мм) сегменты. Ширина сегментов у *S. banksii* и *S. furcuhasta* не более 1 мм, у *S. polymorpha* и *S. fissilis* сегменты нитевидные. Кроме того, для *S. osmanica* характерен длинный избегающий черешок у листовой пластинки, а для *S. polymor-*

**Рис. 1.** Микроспоры, извлеченные из микроспорангиев *Svalbardia osmanica* Petrosjan et Radczenko, emend. Jurina et al., и некоторые миоспоры из окружающей ветвь *S. osmanica* породы, СЭМ: а–д – *Geminospora micromanifesta* (Naum.) Owens, экз. № 97/9258: а, б, д – инситная микроспора, извлеченная из спорангия 1: а, д – проксимальная и экваториальная стороны; б – скульптура экваториальной поверхности; в, г – инситная микроспора, извлеченная из спорангия 2: в – проксимальная сторона; г – скульптура проксимальной и экваториальной поверхностей; е, ж – *Geminospora* sp., экз. № Kz-D-So-ins 2016: е – миоспора, дистальная сторона; ж – миоспора, скульптура дистальной поверхности; з – *Ancuspora simplex* Guennel, экз. № Kz-D-So-dsp 2016, миоспора, проксимальная сторона; Кузнецкий бассейн, прав. берег р. Кондомы, в 0.5 км севернее ст. Осман; средний девон, живецкий ярус, изылинская свита.

pha и *S. banksii* – короткий прямостоячий. По размерам листовой пластинки, числу сегментов в ней и неравной их длине *S. osmanica* имеет наибольшее сходство с *S. fissilis*, от которого отличается, прежде всего, формой сегментов листа: сегменты *S. osmanica* линейные, а у *S. fissilis* щетинковидные.

Инсцитные микроспоры *S. osmanica* имеют сходство с микроспорами из спорангиев *S. polymorpha*, но отличаются более отчетливым развитием кавы и присутствием более выраженной скульптуры экзоэскины проксимальной стороны. Также описанные нами микроспоры имеют большое сходство с микроспорами из спорангиев *S. furcihasta* по типу строения спор (трилетные, каватные, зонатные). Отличие состоит в больших размерах микроспор из спорангиев *S. osmanica*, в больших размерах их кавы, в разной длине лучей щели и различных размерах скульптурных элементов экзоэскины дистальной поверхности.

**З а м е ч а н и я.** Ряд морфологических признаков изученных микроспор, таких как характер утолщения эскины, ее расслоение на интэскину и экзоэскину и тип скульптуры экваториальной стороны и дистальной полусферы позволяют сопоставить их с дисперсными миоспорами *Geminospora micromanifesta* (Naum.) Owens. Подобный тип микроспор был ранее установлен у *Svalbardia polymorpha*.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Средний девон (живет) Алтае-Саянской горной области: местонахождения на прав. берегу р. Кондомы и р. Курундус; верхний девон Северного Тимана: верховья р. Сула (по сборам Л.С. Коссового, 1955 из: Петросян, Радченко, 1960).

**М а т е р и а л.** Более 20 экз. удовлетворительной сохранности, представленных отпечатками вегетативной и фертильной системы (колл. № 9258), из которых два экз. хорошей и удовлетворительной сохранности изучались детально с помощью СМ, СЭМ и с выделением инсцитных спор.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Дополнительное комплексное изучение типового материала *S. osmanica* дало возможность подойти к решению вопросов, не обсуждаемых ранее, и сделать следующие выводы.

1. Терминология морфологического описания стерильных и фертильных структур растения уточнена. Для описания стерильной системы предложен термин лист и его составляющие, вместо ранее широко употребляемых терминов вайя, перо и перышко; в описании фертильной системы используется понятие стробилоподобная структура. Эти термины впервые включены в расширенный диагноз *S. osmanica*.

2. Впервые изучено анатомическое строение фертильных и стерильных осей *S. osmanica*, в результате чего показано, что трахеиды первичной ксилемы очень узкие, с лестничными утолщениями стенок; вторичная ксилема представлена узкими трахеидами с одно-многорядной поровостью радиальных стенок. К сожалению, нами не установлена когортонидная поровость, характерная для представителей археоптерисовых рода *Callixylon* (*Archaeopteris*). Скорее всего, это связано с сохранностью и крайней фрагментарностью изученного материала.

3. В спорангиях стробилоподобной структуры *S. osmanica* установлены микроспорангии, содержащие микроспоры, идентичные дисперсным миоспорам *Geminospora micromanifesta*. Взаимное расположение мега- и микроспорангиев на растении и их отличительные признаки (размеры, форма, количество спор в спорангиях) не выявлены. Эта проблема касается не только *S. osmanica*, но также других видов этого рода.

4. На сравнительно ограниченном материале показано, что микроспоры видов рода *Svalbardia* (*S. polymorpha*, *S. furcihasta*, *S. osmanica* и, возможно, *S. fissilis*) идентичны разным видам дисперсных спор *Geminospora*: *G. micromanifesta*, *G. lemurata* и *G. rugosa*; мегаспоры схожи с дисперсными мегаспорами *Contagisporites optivus* (*Svalbardia furcihasta*) и, возможно, с дисперсными мегаспорами *Biharisporites macromanifestus* (*Svalbardia fissilis*).

5. Сделан вывод о живетском возрасте изысканной свиты Кузбасса: данные по макрофлоре свидетельствуют о второй половине живетского века, так как комплекс дисперсных миоспор сходен с комплексом миоспор верхнего живета. Пока не найдено решение вопроса палеогеографического значения находок свальбардий.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонова В.А. Флора сергиевской свиты (поздний девон) Кузбасса // Вестн. Томск. гос. ун-та. Науки о Земле. 2007. № 304. С. 195–198.
- Гутак Я.М., Антонова В.А. Корреляция средне-верхне-девонских отложений Кузнецкого прогиба (западная часть Алтае-Саянской складчатой области) // Матер. Межведомств. совещ. “Общая стратиграфическая шкала и методические проблемы разработки региональных стратиграфических шкал России”. СПб.: ВСЕГЕИ, 2016. С. 58–60.
- Каталог голотипов видов фауны и флоры, хранящихся в ЦНИГР музее. Вып. 3. Палеозой, мезозой, кайнозой. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 1996. 354 с.
- Лепехина В.Г., Петросян Н.М., Радченко Г.П. Важнейшие девонские растения Алтае-Саянской горной области // Матер. к флостратиграфии девонских отложений Алтае-Саянской горной обл. Л., 1962. С. 61–188 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 70).

- Медяник С.И. Спороношение нижнефранского *Archaeopteris* из Южного Тимана // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 121–127.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Ошуркова М.В. Морфология, классификация и описания форма-родов миоспор позднего палеозоя. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2003. 377 с.
- Петросян Н.М., Радченко Г.П. Новый вид свальбардии // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Ч. I. М.: Наука, 1960. С. 43–45.
- Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 27 [Текст]. СПб.: ВСЕГЕИ, 1994. 67 с.
- Раевская Е.Г., Шурекова О.В. Современные технологии и оборудование в обработке карбонатно-терригенных пород для палинологического анализа // Проблемы современной палинологии. Матер. XIII Росс. палинол. конф. Т. 1. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2011. С. 103–107.
- Раскатова М.Г. Споры *Tanaitis* (археоптеридные) и дисперсные миоспоры зоны *Contagisporites optivus* – *Spelaotriletes krestovnikovii* // Палинология в России. Статьи рос. палинологов к IX Междунар. палинологическому конгрессу в Хьюстоне, Техас. Ч. 1. М., 1995. С. 60–69.
- Снигиревский С.М. Позднедевонская флора Северного Тимана. Автореф. дисс. ... канд. геол.-мин. наук. СПб., 1997. 16 с.
- Снигиревский С.М., Снигиревская Н.С. Некоторые новые данные о девонских спорах *in situ* и комментарии к номенклатуре дисперсных спор // Палинология: стратиграфия и геоэкология. Сб. научн. тр. XII Всеросс. палинол. конф. (29.09–4.10.2008 г., СПб.). Т. 1. СПб.: ВНИГРИ, 2008. С. 108–115.
- Соболев Н.Н., Евдокимова И.О. Девонская система // Постановления Межведомств. стратигр. ком-та России. Вып. 38 / Ред. Жамойда А.И., Петров О.В. СПб.: ВСЕГЕИ, 2008. С. 52–60.
- Степанов С.А. О флоре *Archaeopteris* с окраин Кузбасса // Тр. ТГУ. Сер. геол. 1966. Т. 184. С. 106–116.
- Степанов С.А. Фитостратиграфия опорных разрезов девона окраин Кузбасса. Новосибирск: Западно-Сибирское книжн. изд-во, 1975. 152 с. (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 211).
- Типовые разрезы пограничных отложений среднего и верхнего девона, франского и фаменских ярусов окраин Кузнецкого бассейна // Матер. V выездной сессии комиссии МСК по девонской системе, Кузбасс, 16–29 июля 1991 г. / Ред. Краснов В.И., Ржонницкая М.А., Гутак Я.М. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1992. 136 с.
- Ци В. Правильное указание автора для позднедевонского рода *Archaeopteris* (*Progymnospermopsida*) // Палеонтол. журн. 2011. № 3. С. 106–108.
- Юрина А.Л. Флора среднего и позднего девона Северной Евразии. М.: Наука, 1988. 176 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 227).
- Юрина А.Л., Орлова О.А., Раскатова М.Г. О возрасте изылинской свиты (западная окраина Кузнецкого бассейна) по палеоботаническим данным (макрофлоре и миоспорам) // Матер. межведомственного совещ. “Общая стратиграфическая шкала и методические проблемы разработки региональных стратиграфических шкал России”. СПб.: ВСЕГЕИ, 2016а. С. 190–192.
- Юрина А.Л., Орлова О.А., Снигиревский С.М. Об особенностях строения фертильных структур некоторых средне–позднедевонских археоптерисовых // Палеострат–2016. Годичн. собр. секции палеонтол. МОИП и Московского отд. Палеонтол. об-ва. М.: ПИН РАН, 2016б. С. 88.
- Avkhimovitch V.I., Tchibrikova E.V., Obukhovskaya T.G. et al. Middle and Upper Devonian miospore zonation of Eastern Europe // Bull. Centre Rech. Explor.-Production Elf Aquitaine. 1993. V. 17. P. 79–147.
- Balme B.E. Fossil *in situ* spores and pollen grains: an annotated catalogue // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. V. 87. P. 81–323.
- Banks H.P. Floral assemblages in the Silurian-Devonian // Biostratigraphy of fossil plants. Stroudsburg: Dowden, 1980. P. 1–24.
- Carluccio L.M., Hueber F.M., Banks H.P. *Archaeopteris macilenta*, anatomy and morphology of its frond // Amer. J. Bot. 1966. V. 53. № 7. P. 719–730.
- Chaloner W.G. Devonian plants from Fair Isle, Scotland // Rev. Palaeobot. Palynol. 1972. V. 14. P. 49–61.
- Fairon-Demaret M. Some uppermost Devonian megaflores: a stratigraphical review // Ann. Soc. Géol. Belg. 1986. V. 109. P. 43–48.
- Gradstein F.M., Ogg J.G., Schmitz M.D., Ogg G.M. The Geologic Time Scale. Amsterdam: Elsevier, 2012. 1176 p.
- Høeg O.A. The Downtonian and Devonian flora of Spitzbergen // Norg. Svalb. Ishavs-Undersøk. 1942. V. 83. 228 p.
- Jurina A., Raskatova M. New data on the Devonian plant and miospores from the Lode Formation, Latvia // Sci. Pap. Univ. Latvia. Earth and Environm. Sci. 2012. V. 783. P. 46–56.
- Jurina A., Raskatova M. Svalbardia from Givetian of Central Russia (Voronezh Region): leaf morphology and spores from sporangium // Palaeobotanist. 2014. V. 63. P. 99–112.
- Kräusel R., Weyland H. Die neue Pflanzen aus dem Devon // Palaeontogr. Abt. B. 1960. Bd 107. S. 65–82.
- Matten L.C. Svalbardia banksii sp. nov. from the Upper Devonian (Frasnian) of New York State // Amer. J. Bot. 1981. V. 68. № 10. P. 1383–1391.
- Meyen S.V. Fundamentals of Palaeobotany. L.–N. Y.: Chapman and Hall, 1987. 432 p.
- Orlova O.A., Jurina A.L., Snigirevsky S.M. Late Devonian plant communities of North Russia // Rev. Palaeobot. Palynol. 2016. V. 224. P. 94–107.
- Schweitzer H.-J. Die Devonfloren Spitzbergens // Palaeontogr. Abt. B. 1999. Bd 252. S. 1–122.
- Stockmans F. Végétaux Mésodévoniens récoltés aux confins du Massif du Brabant (Belgique) // Mém. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg. 1968. V. 159. P. 1–49.

## Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1, 2. *Svalbardia osmanica* Petrosjan et Radczenko, emend. Jurina et al.: 1 – экз. № 97/9258, общий вид стробилоподобной структуры; 2 – экз. № 83/9258, общий вид фрагмента стерильного побега. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 3–8. Миоспоры, выделенные из породы вокруг фертильных ветвей экз. № 97/9258 (СМ): 3 – *Contagisporites ortivus* (Tschibr.) Owens, экз. № Kz-D-So-dsp, 2016, дисперсная мегаспора, вид с проксимальной стороны; 4, 5 – *Geminospora micromanifesta* (Naum.) Owens, экз. № Kz-D-So-dsp, 2016: 4 – тетрада микроспор; 5 – миоспора, вид с проксимальной стороны; 6 – *Aneurospora greggsii* (McGregor) Streel, экз. № Kz-D-So-dsp, 2016, миоспора, вид с проксимальной стороны; 7 – *Geminospora micromanifesta* (Naum.) Owens var. *limbatus* Tschibr., экз. № Kz-D-So-dsp, 2016, миоспора, вид с проксимальной стороны; 8 – *Ancyrospora incisa* (Naum.) M. Rask. et Obukh., экз. № Kz-D-So-dsp, 2016, миоспора, вид с проксимальной стороны.

Кузнецкий бассейн, прав. берег р. Кондомы, в 0.5 км севернее ст. Осман; средний девон, живетский ярус, изылинская свита.

## Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1–10. *Svalbardia osmanica* Petrosjan et Radczenko, emend. Jurina et al., СЭМ: 1, 9 – экз. № 97/9258: 1 – фрагмент стробилоподобной структуры, видны веретеновидные спорангии с заостренной верхушкой; 9 – часть оси стробилоподобной структуры с частично сохранившимся внутренним строением; 2–8, 10 – экз. № 83/9258: 2 – часть оси с листом, ветвящимся дважды на сегменты; 3 – участок стерильной оси, где сохранились только основания листьев; 4 – частично разрушенные полигональные трахеиды первичной ксилемы; 5 – общий вид фрагмента изученной древесины оси стерильной структуры; 6 – фрагмент первичной ксилемы, в центральной части сохранилась трахеида с окаймленными порами; 7 – трахеида вторичной ксилемы (в центре) с частично сохранившейся многорядной поровостью радиальных стенок; 8, 10 – полуразрушенные трахеиды первичной ксилемы с лестничными утолщениями на стенках; Кузнецкий бассейн, прав. берег р. Кондомы, в 0.5 км севернее ст. Осман; средний девон, живетский ярус, изылинская свита.

## New Data on the Sterile and Fertile Structures, in Situ Spores of *Svalbardia osmanica* Petrosjan et Radczenko (Archaeopteridales) from the Givetian of Kuzbass, Russia

A. L. Jurina, O. A. Orlova, M. G. Raskatova

Re-studying of *Svalbardia osmanica* Petrosjan et Radczenko from the Middle Devonian deposits (Izyly Formation) of Kuzbass is done based on the collection of the type material (CNIGR-museum, Saint-Petersburg). Emended diagnosis of *S. osmanica* including a new data on morphology and anatomy of sterile plant fragments and its fertile structures with in situ spores from the microsporangia is given. Studied dispersal spores from the deposits included *S. osmanica* indicates on the Givetian Age of the Izyly Formation.

**Keywords:** *Svalbardia*, *Geminospora*, Middle Devonian, Russia, Kuzbass, cone-like structure, microspores, anatomy