СОДЕРЖАНИЕ

Номер 5, 2021

Псевдоколонии силурийских pyro3 Microplasma schmidti Dybowski из Эстонии: морфология и происхождение	
Е.С. Казанцева	3
Микроструктура трубок кембрийских зоопроблематик семейства Hyolithellidae	
Ю. Е. Демиденко	10
Новые находки раннетриасовых представителей подотрядов Ussuritina и Paraceltitina (Ammonoidea) в Южном Приморье	
О. П. Смышляева, Ю. Д. Захаров	23
К системе и филогении Beyrichitidae (Ammonoidea, средний триас)	
А. Г. Константинов	30
Аммониты рязанского яруса Русской платформы: род Pronjaites Sasonova	
B. B. Mumma	42
Новый род Kislovodskoceras (Ammonoidea: Desmoceratidae) из среднего апта окрестностей Кисловодска (Северный Кавказ)	
К. С. Полковой	49
Биминеральный скелет Acoscinopleura crassa (Bryozoa, Cheilostomata) из маастрихта Германии, выявленный с помощью рентгеновской микротомографии	
А. В. Пахневич	58
Некоторые остракоды сядайской свиты (силур) Полярного Урала	
Л. М. Мельникова, А. Н. Плотицын, И. Д. Соболев, И. В. Викентьев	66
Ручейники (Insecta: Trichoptera) из верхнемезозойского местонахождения Черновские Копи (Забайкалье). Часть 2: Личиночные домики	
И. Д. Сукачева, Д. В. Василенко	73
Древнейший представитель надсемейства Hagloidea (Orthoptera) из верхней перми России и замечания о кузнечикоподобных формах из палеозоя	
А. В. Горохов	79
Палеобиогеографический анализ комплексов сеноманских эласмобранхий (Chondrichthyes, Elasmobranchii)	
А. В. Бирюков	86
Миоценовые пищухи рода Bellatona (Lagomorpha, Mammalia) из Долины Озер, Центральная Монголия	
М. А. Ербаева, Б. Баярмаа	98
Ископаемые организмы редкинского горизонта верхнего венда северо-запада Русской плиты (Ленинградская область)	
Е. Ю. Голубкова, И. М. Бобровский, Е. А. Кушим, Ю. В. Плоткина	107

Хроника

Международная научно-образовательная конференция "Триггерные факторы эволюции органического мира"

О. П. Тельнова

Contents

_

115

No. 5, 2021

=

Chronicle	
E. Yu. Golubkova, I. M. Bobrovskiy, E. A. Kushim, Yu. V. Plotkina	107
Fossil Organisms of the Redkino Regonal Stage of the Upper Vendian of North-West of the Russian Plate (Leningrad Region)	
M. A. Erbajeva, B. Bayarmaa	98
Miocene Ochotonids of the Genus Bellatona (Lagomorpha, Mammalia) from Mongolia	
A. V. Biriukov	86
Paleobiogeographic Analysis of the Assemblages of the Cenomanian Elasmobranchs (Chondrichthyes, Elasmobranchii)	
and the Remarks about Katydid-Like Forms from Paleozoic <i>A. V. Gorochov</i>	79
An Oldest Representative of the Superfamily Hagloidea (Orthoptera) from Upper Permian	15
I D Sukacheva D V Vasilenko	73
Caddisflies (Insecta, Trichoptera) from the Upper Mesozoic Chernovskie Kopi Locality (Transbaikalia): Part 2, Larval Cases	
L. M. Melnikova, A. N. Plotitsyn, I. D. Sobolev, I. V. Vikentev	66
Some Ostracodes of the Svadai Formation (Silurian) of the Polar Urals	
A. V. Pakhnevich	58
Bimineral Skeleton of <i>Acoscinopleura crassa</i> (Bryozoa, Cheilostomata) from Maastricht of Germany, Identified by X-ray Micromography	
K. S. Polkovoy	49
A New Genus <i>Kislovodskoceras</i> (Desmoceratidae, Ammonoidea) from the Middle Aptian of the Vicinity of Kislovodsk (Northern Caucasus)	
V. V. Mitta	42
Ammonites of the Ryazanian Stage of the Russian Platform: Genus Pronjaites Sasonova	
<i>A. G. Konstantinov</i>	30
New Findings of Early Triassic Representatives of Suborders Ussuritina and Paraceltitina (Ammonoidea) from South Primorye O. P. Smyshlyaeva, Y. D. Zakharov Tech. S. Michiel, C. Michiel, C. Michiel, C. Michiel, T. Michiel, T. Michiel, T. Michiel, T. Michiel, T. Michiel, C.	23
Microstructure of Tubes of the Cambrian Zooproblematics of the Family Hyolithellidae Yu. E. Demidenko	10
E. S. Kazantseva	3
Pseudo-Colonies of Silurian Rugoses <i>Microplasma schmidti</i> Dybowski from Estonia: Morphology and Origin	

International Scientific and Educational Conference "Trigger Factors of the Evolution of the Organic World" *O. P. Telnova* УДК 563.61

ПСЕВДОКОЛОНИИ СИЛУРИЙСКИХ РУГОЗ MICROPLASMA SCHMIDTI DYBOWSKI ИЗ ЭСТОНИИ: МОРФОЛОГИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ

© 2021 г. Е.С.Казанцева*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия *e-mail: kazantseva@paleo.ru

Поступила в редакцию 18.11.2020 г. После доработки 10.12.2020 г. Принята к публикации 05.02.2021 г.

Кратко описан Microplasma schmidti Dybowski, 1874 (Rugosa: Stauriida: Cystiphyllidae). Вид характеризуется примитивным септальным аппаратом, диссепиментами, занимающими центральную зону кораллитов, и частой встречаемостью псевдоколоний. На материале из коллекции Таллинского технического университета из венлока Эстонии (разрез Сепайс, региоярус Джаагараху) описан механизм формирования псевдоколоний путем регенеративного почкования материнского кораллита и рассмотрены основные причины их возникновения.

Ключевые слова: Rugosa, Microplasma schmidti, морфаллаксис, регенерация, псевдоколониальность, регенеративное почкование, сростки, параколонии, силур, Эстония, Сепайс, Джаагараху **DOI:** 10.31857/S0031031X2105007X

введение

В рамках проекта по изучению коллекции ругоз Таллинского технического ун-та (ТТУ) изучен материал, представленный Microplasma schmidti Dybowski, 1874 из местонахождения Сепайс (Эстония, побережье Балтийского моря).

Род Microplasma Dybowski, 1873 представлен одиночными и колониальными кораллитами с многочисленными диссепиментами, заполняющими срединную зону. Он входит в состав семейства Cystiphyllidae Milne-Edwards et Haime, 1850, представленного одиночными и колониальными ругозами с широким и сильно развитым диссепиментарием. В свою очередь, семейство было выделено в составе обширного отряда Stauriida, описанного А. Верриллом (Verrill, 1865) и впервые присоединенного к ругозам в "Treatise..." (Hill, 1981). Отряд объединяет большое число палеозойских (преимушественно пермских и каменноугольных) семейств с толстой эпитекой и септами двух порядков. В некоторых классификациях отряд упразднен (Scrutton, 1997).

Особенность вида Microplasma schmidti Dybowski, 1874 — частая встречаемость псевдоколониальности и сростков, образованных путем разрастания эпитек нескольких кораллитов. Их происхождение и особенности морфогенеза, а также сопровождающие их другие морфогенетические процессы были детально изучены при исследовании тонких шлифов и пришлифовок. Обсуждению полученных новых данных посвящена настоящая статья. Описание многочисленных псевдоколоний и ложных псевдоколоний у ругоз M. schmidti предваряется кратким описанием типичных экземпляров.

МАТЕРИАЛ И МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ

Изучена часть коллекции ругоз Таллинского технического ун-та, представленная многочисленными экземплярами Microplasma schmidti, coбранными на местонахождении Сепайс (региоярус Джаагараху, силур, венлок) на северо-западном берегу о. Сааремаа Балтийского моря (рис. 1). Свита представлена последовательной сменой нескольких толщ (по: Nestor et al., 2001). В нижней части свиты с мощностью до 8 м залегает светло-серый, массивный, пятнистый известковый доломит с обильным количеством табулят. В средней части маломощная (около 1 м) порода, пористая, с реликтовым биомикритическим строением. Базальная часть мощностью 3-4 м содержит многочисленные скелеты табулят и строматопороидей и сменяется на продолжительную толщу (до 7 м) доломитового известняка средней или большой толщины, состоящего из нескольких осадочных циклитов. Нижняя часть представлена мелкозернистыми, часто биотурбированными, глинистыми вкраплениями с небольшим количеством пирита. Верхняя часть известняками от изменчивого до хорошо отсортированного, пиритизированного, мелкозернистого. Скелетный материал состоит в основном



Рис. 1. Географическое положение изученного материала, показанное на фрагменте карты Эстонии. С – разрез Сепайс. Цветами обозначены отложения: зеленый – ордовикские, желтый – силурийские, коричневый – девонские.

из фрагментов кораллов, строматопороидей и двустворчатых моллюсков. Исследуемый материал был отобран из этого интервала. Выше залегают биомикритные известняки с волнистыми прослойками (толщиной 1-5 см) и более мощными слоями (до 50 см) известнякового или глинистого мергеля. В породе содержатся пиритизированные скелетные частицы пельматозойных иглокожих, брахиопод, трилобитов; норы и спорадически пиритизированные литокласты. Общая мощность пачки до 18 м. Она заканчивается продолжительным (21.3 м) чередованием шиклов верхних слоев известняков и мергелевых пластов. Характерны норы, пиритизированные по периферии. Кровля свиты представлена биомикритовыми известняками с тонкими прослоями мергеля. Этот интервал является самым известковым в формации и протягивается примерно на 7 м.

Имеющиеся в коллекции экземпляры отличаются очень хорошей сохранностью скелетов. Материал представлен кораллитами разных стадий развития, преимущественно взрослыми формами, одиночными или псевдоколониальными.

МЕТОДИКА

Хорошая сохранность большинства кораллов позволила успешно применить классическую методику шлифования. Экземпляры фотографировались камерой Nikon D800 с объективом 60 мм сериями с изменением резкости на одном объекте. Полученные серии фотографий были скомпонованы в программе Helicon Focus 6.2.2 и преобразованы в рабочий формат изображений. Шлифы делались сериями из нескольких поперечных и одного продольного. Продольные шлифы проводились строго перпендикулярно осевой части скелета коралла по линии наименьшей кривизны (Сошкина, 1952). Шлифование образцов производилось в несколько этапов. Вначале делались распилы с помощью закрепленного вертикально распиловочного диска. Далее поверхность полировалась на полировочных дисках на аппарате шлифования с помощью двух порошков разной гранулярной размерности. Окончательная полировка поверхности происходила на стекле с применением наиболее тонкого порошка. Готовая пришлифовка подвергалась сушке с помощью грелки Struers и крепилась с помошью растопленного канадского бальзама к предварительно заматированному стеклу. После окончательного затвердевания бальзама не прикрепленная к стеклу часть спила стачивалась на диске до удовлетворительной толщины и окончательно полировалась на стекле.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ О Т Р Я Д STAURIIDA ПОДОТРЯД CYSTIPHYLLINA семейство cystiphyllidae milne-edwards ет наіме, 1850

Род Microplasma Dybowski, 1873

Microplasma: Dybowski, 1873, с. 340; McLean, 1976, с. 10. Pseudomicroplasma: Сошкина, 1949, с. 53. Cystiplasma: Taylor, 1951, с. 195.

Nardoplasma: Спасский и др., 1974, с. 171.

Типовой вид – Microplasma gotlandicum Dybowski, 1874, по определению Р. Ведекинда (Wedekind, 1927); силур, готланд Швейцарии.

Д и а г н о з. Узкие цилиндрические кораллы, формирующие фацеллоидные колонии или одиночные. Продольный срез заполнен двумя, тремя или четырьмя рядами диссепиментов или днищами (Merriam, 1973).

Состав. Кроме типового, еще 13 видов: M. caespitosum (Schluter, 1882), M. devonica Soshkina, 1937, M. fasciculatum Swartz, 1913, M. flabelliforme Wang, 1948, M. fongi Yoh, 1937, M. fractum Schluter, 1882, M. gotlandica Dybowski, 1874, M. hadron McLean, 1976, M. lovenianum Dybowski, 1874, M. orientalis Ivanovsky, 1974, M. parallelum Etheridge, 1899, M. ronense Mansuy, 1913, M. schlueteri Wedekind, 1922 из силура-девона Урала, Таймыра, США и Балтики.

Сравнение. Сходен с родом Cystiphyllum Lonsdale, 1839 внутренним строением диссепиментов и днищ, но отличен отсутствием на них септальных шипов.

З а м е ч а н и я. В работе Р. МакЛина (McLean, 1976) предлагается объединить большое количество девонских представителей родов Pseudomicroplasma Soshkina, 1949 и Cystiphyllum с родом Microplasma, однако указаны не все необходимые основания для объединения родов.

Microplasma schmidti Dybowski, 1874

Табл. I, фиг. 1-5 (см. вклейку)

Microplasma schmidti: Dybowski, 1874, с. 97, табл. 5-3, фиг. 3a-b; Волкова, Латыпов, 1979, с. 20, табл. 10, фиг. 1a, b; Johannessen, 1874, с. 9.

Microplasma lovenianum: White, 1966, с. 149, табл. 22-3, фиг. 11.

Лектотип — экз., изображенный в: Dybowski, 1874, табл. 5-3, фиг. 3а-b (место хранения неизвестно); о-в Готланд; верхний силур.

Описание (рис. 3; 4; 5, *a*, б). Одиночные и одиночно-ветвящиеся, многочисленно-почкующиеся кораллы с короткими иглообразными шипиками септ, беспорядочно отходящими от стенки и поверхности диссепиментов. Кораллиты цилиндрические, с неглубокой чашкой. Тонкая ребристая эпитека. Септальный аппарат представлен короткими, тонкими, иглообразными шипиками, реже отходящими от внешней стенки, чаще – от поверхности диссепиментов. Днища крупные и пологие, представлены сильно вогнутыми пластинами, примерно одинаковыми по длине, часто наблюдаются в центральной зоне кораллитов и на поперечных срезах. Диссепименты – вздутые, крупные пузыри, занимающие центральную зону кораллитов и ориентированные радиально вдоль внешней стенки.

Сравнение. Строение скелетных элементов сходно с таковым М. gotlandica Dybowski, 1874, но обилие тонких шипиков септ на диссепиментах свойственно только М. schmidti.

З а м е ч а н и я. Для вида характерно большое количество эпитекальных выростов, регенеративных почек, эпитекальных перешейков, способствующих образованию сложных агрегатов (сростков). Статистически нередки псевдоколонии.

Распространение. Венлок Готланда и Балтики, нижний девон Якутии.

Материал. 31 экз. из разреза Сепайс (о. Сааремаа, Эстония), региярус Джаагараху (силур, венлок, гомерский и шейнвудский яруса).

ИСПОЛЬЗУЕМАЯ ТЕРМИНОЛОГИЯ

Для удобства дальнейшего описания встречаемых у ругоз процессов следующие термины требуют уточнения.

Зачастую встречающиеся у ругоз сростки, образованные в результате разрастания эпитеки, разделены на сростки конкурирующие (где наблюдается подавление одного кораллита другим, или доминирующим в сростке, что часто сопровождается эпиморфозом в зоне повреждения кораллитов, образованной их соприкосновением; и сростки взаимовыгодные, образованные в результате намеренного и взаимно благоприятного срастания ругоз путем образования эпитекальных выростов и перешейков. Зачастую такие сростки визуально сходны с колониями и псевдоколониями, но отличаются в обоих случаях происхождением кораллитов в результате полового размножения. Предполагается отнесение этих сростков к рангу ложных псевдоколоний (рис. 2, *a*), где кораллиты растут рядом и создают видимость возникновения в результате почкования, но расположены автономно и образованы в результате близкого оседания личинок одного вида кораллов.

Настоящая колония (рис. 2, в), которую порой довольно сложно отличить на ископаемом материале от сростка и множественно-почкующегося индивида, должна рассматриваться как результат генетически запрограммированного процесса бесполого размножения, идущего по определенной схеме (истинная колония). Ложные колонии, в свою очередь, развиваются неупорядоченно, их образование чаще происходило в результате поврежлений и последующей регенерации скелета (Кузьмичева, 1988). Такие ложные колонии описаны как псевдоколонии (рис. 2, б) – кластеры индивидуальных кораллитов одного вида, растущих рядом и возникших в результате регенеративного почкования одиночного материнского кораллита (по: Fedorowski, 1971, 1978).

Возникающие в результате вегетативного почкования почки могут быть разделены на несколько основных типов, в соответствии с положением плоскостей их симметрии (проходящих через главную и противоположную септы) относительно таковой у материнского кораллита. Отличаются от вегетативной почки, характерной для колониальных ругоз, способом возникновения и дальнейшим развитием: дубликатная — почка, плоскость симметрии которой параллельна плоскости материнского кораллита; реверсивная почка, плоскость симметрии которой перпендикулярна таковой у материнского кораллита; сег-



Рис. 2. Взаимное существование кораллитов, где: *а* – ложная псевдоколония, *б* – псевдоколония, *в* – истинная колония. Обозначения: nc1-4 – плоскости симметрии кораллитов согласно порядку их появления; псм – плоскость симетрии материнского кораллита.

ментная — почка, плоскость симметрии которой параллельна наиболее выраженным септам материнского кораллита в сегменте, где она была сформирована. В некоторых случаях встречаются реверсивные сегментные почки, у которых плоскость симметрии перпендикулярна септам, на которых они образованы (Казанцева, 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Множественное почкование нередко встречается у Microplasma schmidti и выражено в частом формировании регенеративных почек в чашечке. О регенеративном происхождении почек свидетельствует их хаотичное расположение друг относительно друга, взаимная конкуренция и предшествующая строительству почек частичная гибель материнского кораллита, где поврежденная часть обособляется стенкой, как это было, например, описано у Bothrophyllum conicum Trd. из карбона (Rozhnov, 2014; Kazantseva, Rozhnov, 2018). Септальный аппарат у Microplasma schmidti примитивный и выражен в небольших шипиках на поверхности диссепиментов, поэтому изучение плоскостей симметрии недоступно, и определение типа регенеративной почки (дубликатная, реверсивная, сегментная) может быть неточным.

Формирование многократного почкования у M. schmidti зачастую сопровождается срастанием эпитеки автономных кораллитов, где сильно развитые эпитекальные перешейки создают видимость соединительной структуры, но на самом деле являются сплошными отростками без соединительной ткани. Регенеративное почкование путем морфаллаксиса у этого вида начинается с обособления стенки вдоль ряда наиболее полных диссепиментов. Разделенные пополам, они начинают ориентироваться вдоль поверхности эпитеки до формирования упорядоченной структуры (рис. 3). О высокой роли материнского кораллита в росте почек свидетельствует частично сохранившаяся ориентированность диссепиментов материнского кораллита на ранних сталиях роста почек. На более поздних стадиях роста почек развивается ориентированность диссепиментов по окружности к центру, наблюдаются короткие шипы септ, а стенка между кораллитами утолщается, и они обособляются друг от друга. У каждой из почек формируется собственная стенка, и дальнейший рост почек направлен на полное обособление друг от друга. В случаях, когда кораллит формирует всего одну почку, на более взрослых стадиях роста она начинает обособляться и развивается автономно от материнского кораллита, зачастую обуславливая его отклонение в сторону. Такие почки, образованные одновременно в чашке материнского кораллита. при параллельном росте сушествуют в условиях взаимной конкуренции и сильно деформируются из-за подавления более развитыми и крупными почками. В зоне подавления стенка зачастую расширена, форма и положение диссепиментов соответ-



Рис. 3. Microplasma schmidti Dybowski, 1874, экз. ТТУ, № GIT 397-2019: *а*, *б* – поперечные срезы; Эстония, о-в Сааремаа, местонахождение Сепайс; силур, венлок, гомерский и шейнвудский яруса, региоярус Джаагараху.



Рис. 4. Microplasma schmidti Dybowski, 1874, экз. ТТУ, № GIT 397-1978: *а* – поперечный срез, *б* – схема взаимного расположения почек (п1-7) и материнского кораллита (мк); Эстония, о-в Сааремаа, местонахождение Сепайс; силур, венлок, гомерский и шейнвудский яруса, региоярус Джаагараху.

ствует повреждению и отклоняется от нормального. В редких случаях больших размеров достигает только половина из новообразованных почек (рис. 4), чаще всего – одна или две.

Ругозы вида M. schmidti (рис. 5, a, δ) встречаются в разрезе преимущественно в одиночной модификации. В то же время, на такую статистику может повлиять частое отнесение псевдоколониальных представителей вида к Acervularia ananas (Linnaeus, 1758) (рис. 5, e, e). Множественные псевдоколонии с частыми регенеративными почками в чашке при отсутствии изготовленных шлифов визуально схожи с колониальными A. ananas, характерным колониальным представителем ругоз венлока, в частности, в разрезе Сепайс. Наибольшей разницей между этими двумя видами можно обозначить истинную колониальность A. ananas, наличие у вида внутренней стенки, а также простую и хаотичную схему строения септального аппарата у Microplasma schmidti.

Несмотря на очевидное отнесение многих представителей М. schmidti к псевдоколониям, в некоторых случаях среди них встречаются сростки двух и более индивидуальных одиночных или псевдоколониальных одиночных кораллитов, образованных половым путем и растущих рядом. На некоторых стадиях их эпитека сливается полностью, периодически – с образованием эпитекальных перешейков; на более поздних стадиях кораллиты расходятся и не соприкасаются друг с другом. В данном случае наблюдается формирование ложных псевдоколоний, определение которых основано на половом происхождении поселившихся рядом кораллитов.

Важным вопросом в понимании процессов формирования псевдоколоний и ложных псевдоколоний является установление причин их возникновения. Любые регенерационные процессы у ругоз возникали в связи с неблагоприятной средой обитания, и зачастую это связано с грунтом



Рис. 5. Силурийские ругозы: a, δ – Microplasma schmidti Dybowski, 1874, экз. ТТУ, № GIT 397-1978: a – общий вид, δ – поперечный срез; a, ϵ – Асегvularia ananas (Linnaeus, 1758), экз. ТТУ, № GIT 397-1969: a – общий вид, ϵ – поперечный срез; Эстония, о-в Сааремаа, местонахождение Сепайс; венлок, гомерский и шейнвудский яруса, региоярус Джаагараху.

или ограничением в пространстве для расселения. Второй наиболее распространенной причиной формирования псевдоколоний может служить резкая смена условий обитания, для которой характерно массовое стремление к формированию новых особей или омоложению взрослых кораллитов. На это указывает большое количество ювенильных особей, встреченных совместно с псевдоколониями одиночных ругоз, или увеличение числа утерянных (недоразвитых) структур у колониальных (Fedorowski, 1978) как результат массового вегетативного почкования с целью спасения колонии и увеличения шансов на выживаемость.

Третьей, вероятно, ключевой причиной возникновения псевдоколониальности становится склонность определенных видов к формированию регенеративных почек. Однозначное отнесение таких таксонов к протоколониальным [промежуточной форме роста между одиночным существованием и колониальным (Fedorowski, Ogar, 2013)] невозможно, поскольку далеко не все представители вида или рода соответствуют тому или иному типу существования. Тем не менее, внутри отряда Stauriida для многих родов, в том числе Microplasma, Bothrophyllum, Gshelia, Paliphyllum и др., регенерационное почкование широко распространено и не зависит от палеогеографического положения области распространения рода.

* * *

Автор благодарит С.В. Рожнова (ПИН РАН) за ценную помощь в написании и редактировании статьи, С.В. Багирова (ПИН РАН) за проведенные сеансы фотографирования в фотолаборатории ПИН РАН. За предоставленный материал автор выражает благодарность У. Тоом и Д. Кальо (Таллинский технический ун-т). Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 19-34-90003 и проекта Российского научного фонда, № 19-14-00346.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волкова К.Н., Латыпов Ю.Я. Раннедевонские ругозы и мшанки Селенняхского кряжа. Новосибирск: Наука, 1976. 71 с. (Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. Вып. 287).

Казанцева Е.С. Регенерация и колониальность палеозойских кораллов ругоз: реконструкция и терминология // Бюлл. МОИП. Сер. геол. 2019. Т. 94. № 3. С. 37– 45.

Кузьмичева Е.А. Основные особенности функциональной морфологии колониальных организмов // Современная палеонтология. Т. 1 / Ред. Меннер В.В., Макридин В.П. М.: Недра, 1988. С. 123–139.

Сошкина Е.Д. Девонские кораллы Rugosa Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 160 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 15. Вып. 4).

Сошкина Е.Д. Подкласс Tetracoralla. Четырехлучевые кораллы (Rugosa). Общая часть // Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви / Ред. Соколов Б.С. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 286–305.

Спасский Н.Я., Кравцов А.Г., Цыганко В.С. Колониальные цистиморфы // Древние Cnidaria. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1974. С. 170–172.

Dybowski W.N. Beschreibung eniger neuen aus Nordatnerica slammenden devonischen Art der Zoantaria rugosa // Зап. Имп. Минер. об-ва. 1873. V. 8. Р. 153–160.

Dybowski W.N. Monographie der Zoantharia sclerodermata rugosa aus der Silurformation Estlands, Nord-Livlands and der Insel Gotland // Archiv Naturk. Liv-, Ehst- und Kurlands. Ser. 1. 1873–1874. Bd 5. P. 257–414.

Fedorowski J. Aulophyllidae (Tetracoralla) from the Upper Viséan of Sudetes and Holy Cross Mountains // Palaeontol. Pol. 1971. V. 24. 137 p.

Fedorowski J. Some aspects of coloniality in rugose corals // Palaeontology. 1978. V. 21. P. 177–224.

Fedorowski J., Ogar V. Early Bashkirian Rugosa (Anthozoa) from the Donets Basin, Ukraine. Part 4. Cordibia, a new protocolonial genus // Acta Geol. Pol. 2013. V. 63. № 3. P. 297–314.

Hill D. Coelenterata / Cnidaria // Rugosa & Tabulata corals / Ed. Teichert C. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 1981. 762 p. (Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt F. Suppl. 1).

Johannessen W. Silurian dissepimentate cystiphyllid rugose corals from Baltoscandia. Doctor sci. thesis. Bergen Univ., 1998. P. 1-34.

Kazantseva E.S., Rozhnov S.V. From regeneration to coloniality: multiple buds in the solitary coral Bothrophyllum conicum Trautschold, 1879 (Rugosa) in the Carboniferous of the Moscow Basin // Paleontol. J. 2018. V. 52. № 14. P. 1710–1722.

McLean R.F. Middle Devonian cystiphyllid corals from the Hume Formation, Northwestern Canada // Bull. Geol. Surv. Canada. 1976. V. 274. 80 p.

Merriam C.W. Middle Devonian Rugose Corals of the Central Great Basin // Geol. Surv. Wash. Prof. Pap. 1973. V. 799. 53 p.

Nestor H., Einasto R., Nestor V. et al. Description of the type section, cyclity, and correlation of the Riksu formation (Wenlock, Estonia) // Proc. Estonian Acad. Sci. Geol. 2001. V. 50. № 5. P. 149–173.

Rozhnov S.V. Bilateral symmetry in ontogeny and regeneration of solitary Rugosa (Cnidaria; Paleozoic) // Paleontol. J. 2014. V. 48. № 11. P. 1183–1193.

Scrutton C.T. The Paleozoic corals, I: Origins and Relationships // Proc. Yourkshire Geol. Soc. 1997. V. 51. P. 177–208.

Taylor P.W. The Plymouth limestone // Trans. Roy. Geol. Soc. Cornwall. 1951. V. 18. P. 148–159.

Verrill A.E. Classification of polyps (extract condensed from Synopsis of the Polyps and Corals of the North Pacific Exploring Expedition under Commodore C. Ringgold and Captain John Rodgers, U.S.N. // Communications of the Essex Institute. 1865. V. 4. 235 p.

Wedekind R. Die Zoantharia Rugosa von Gotland (bes. Nordgotland) nebst Bemerkungen zur Biostratigraphie des Gotlandium // Sver. Geol. Unders. 1927. V. 19. S. 1–94.

White D.E. The Silurian Rugose coral Microplasma lovenianum Dybowski from Monmouthshire // Palaeontology. 1966. V. 9. Pt 1. P. 148–151.

Объяснение к таблице І

Фиг. 1–5. Microplasma schmidti Dybowski, 1874: 1 – экз. ТТУ, № GIT 397-2019: 1а – поперечный срез, ×5; 16 – общий вид, ×1.6; 2 – экз. ТТУ, № GIT 397-1903, поперечный срез, ×5.6; 3 – экз. ТТУ, № GIT 397-2151, поперечный срез, ×5.2; 4 – экз. ТТУ, № GIT 397-2019, общий вид, ×1.4; 5 – экз. ТТУ, № GIT 397-2002, общий вид, ×1.2; Эстония, о-в Сааремаа, местонахождение Сепайс; силур, венлок, гомерский и шейнвудский яруса, региоярус Джаагараху.

Pseudo-Colonies of Silurian Rugoses *Microplasma schmidti* Dybowski from Estonia: Morphology and Origin

E. S. Kazantseva

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

Microplasma schmidti Dybowski, 1874 (Rugosa: Stauriida: Cystiphyllidae) is shortly described. It is characterized by a primitive septum zone, dissepiments that occupy the central corallite zone and the frequent occurrence of pseudocolonies. Based on the material from the collection of the Tallinn University of Technology from the Wenlock of Estonia (Sepise cross section, Jaagarahu stage), the mechanism of the pseudocolonies formation by regenerative budding of the maternal corallite is described and the main reasons of its appearance are observed.

Keywords: Rugosa, Microplasma schmidti, morphallaxis, regeneration, pseudocoloniality, regenerative budding, aggregates, paracolonies, Silurian, Estonia, Sepise, Jaagarahu УДК 56.016.3:551.732.257.012.3

МИКРОСТРУКТУРА ТРУБОК КЕМБРИЙСКИХ ЗООПРОБЛЕМАТИК СЕМЕЙСТВА HYOLITHELLIDAE

© 2021 г. Ю. Е. Демиденко*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия *e-mail: juliad@paleo.ru Поступила в редакцию 25.12.2020 г. После доработки 15.01.2021 г. Принята к публикации 15.01.2021 г.

Исследована микроструктура стенки трубок представителей рода Hyolithellus из типовых разрезов томмотского и ботомского ярусов нижнего кембрия Сибирской платформы (рр. Лена, Алдан, Синяя). Показано ее трехслойное строение. Впервые описана микроструктура наружного и внутреннего слоев трубок хиолительминтов.

Ключевые слова: кембрий, зоопроблематики, микроструктура, морфология, систематическое положение, Сибирская платформа, Hyolithellus

DOI: 10.31857/S0031031X21050032

введение

Хиолительминты (отряд Hyolithelmintida Fisher, 1962) — вымершая группа беспозвоночных неясного систематического положения. Таксономическое разнообразие хиолительминтов представлено двумя семействами и менее чем 20 родами, известными из отложений позднего венда – карбона Европы, Азии, Северной Америки, Австралии и Антарктиды. В ископаемом состоянии сохраняется наружный скелет из фосфата кальция – это открытые с обеих сторон конические трубки с округлым (сем. Hyolithellidae) или овальным (сем. Torellellidae) поперечным сечением. Трубки хиолительминтов прямые или изогнутые в одной или нескольких плоскостях, длиной до 15-20 мм, диаметром от 0.2-0.5 до 1-2 мм, с углом расширения 1°-10°. Наружная поверхность трубок с концентрическими линиями роста, поперечными или продольными ребрами, иногда гладкая; внутренняя поверхность трубок гладкая.

Систематическое положение хиолительминтов — предмет дискуссий (табл. 1), что вызвано довольно простым строением скелета и отсутствием однозначных диагностических признаков, по которым группу можно было бы отнести к определенным типам или классам многоклеточных. Чаще всего хиолительминтов помещают в тип кольчатых червей и относят к седентарным полихетам (Fisher, 1962; Есакова, Жегалло, 1996; Demidenko, 2019) на основе внешнего сходства морфологии трубки, однако разный химический состав скелета (у седентарных полихет это карбонат кальция, у хиолительминтов — фосфат кальция) делает этот выбор систематического места для хиолительминтов весьма условным.

Ранее нами были изучены представители семейства Torellellidae, рассмотрены морфологические особенности их скелета и сделано предположение об их принадлежности к полихетам (Demidenko, 2019). Было показано наличие трех слоев в структуре стенки трубки. Детальная уль-

Таблица	1.	Варианты	систематического	положения
хиолител	ьм	интов		

Таксон	Литература
Конулярии	Barrande, 1867; Bouček, 1939
Аннелиды	Matthew, 1885; Walcott, 1911; Cobbold, Pocock, 1934; Poulsen, 1942; Fisher, 1962; Григорьева, Жегалло, 1979; Григорьева, 1980; Есакова, Жегалло, 1996; Skovsted, Peel, 2011; Demidenko, 2019
Хиолиты	Сысоев, 1962
Проблематики	Розанов, Миссаржевский, 1966; Мешкова, 1969; Poulsen, 1970; Bengtson et al., 1990
Погонофоры	Poulsen, 1963; Southward, 1971
Кишечнополостные	Миссаржевский, 1989; Bis- choff, 1989; van Iten et al., 1992; Zhu et al., 2000; Vinn, 2006
Нематоды	Новожилова, 2010

траструктура была выявлена в среднем слое, который состоит из многочисленных ламелл, сложенных разнонаправленными фибрами, создающими шахматный рисунок. Наружный и внутренний слои тореллеллид не удалось изучить с такой степенью детальности. Ниже приводятся результаты исследования микроструктуры представителей другого семейства хиолительминтов семейства Hyolithellidae.

Изученный материал хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), колл. №№ 5083, 5279.

МИКРОСТРУКТУРА ТРУБОК HYOLITHELLIDAE

Самое первое исследование микроструктуры трубок представителей семейства было проведено у вида Hyolithellus micans Billings, 1871 из нижнекембрийских глауконитовых песчаников Комли (Англия). В стенке трубки установлено присутствие двух слоев: толстого (15 мкм) внутреннего гранулированного слоя со следами параллельной слоистости и тонкого (3 мкм) наружного слоя, состоящего из апатитовых призм (Hurst, Hewitt, 1977). Позднее Р. Хьюит посчитал наружный слой перекристаллизованным (Hewitt, 1980, с. 663).

При изучении хиолительминтов H. tenuis Missarzhevsky, 1966 из томмотских отложений Сибирской платформы также было обнаружено два слоя (Григорьева, Жегалло, 1979). Внутренний слой представлен пластинами, ориентированными параллельно поверхностям трубки, внешний слой косо расположенными загибающимися пластинами шевронной формы. Был сделан вывод о том, что хиолительминты по строению стенки трубки ближе к полихетам, нежели к погонофорам, стенка трубки которых толщиной 1.0-1.3 мкм состоит из пластин, параллельных поверхностям трубки. Для сравнения был изучен современный Spirorbis sp. с побережья Бретани (Григорьева, Жегалло, 1979, рис. 1, ∂), трубка которого состоит из трех слоев: наружный и внутренний толщиной по 2 мкм каждый, а также средний слой, толщиной 100-130 мкм, по строению аналогичный наружному слою хиолительминтов. При этом отмечено, что трубки Spirorbis и Hyolithellus отличаются по химическому составу. Рентгено-структурный анализ хиолительминтов показал, что их трубки состоят из франколита - богатой углеродом разновидности фторапатита (Есакова, Жегалло, 1996).

С. Бенгтсон усомнился в наличии внешнего слоя у Hyolithellus, ссылаясь на неубедительность приведенного авторами изображения (Bengtson et al., 1990, с. 187). При изучении H. cf. micans из отложений нижнего кембрия Южной Австралии он отметил, что трубки слоистые, имеют фосфатный состав и стенку толщиной 4—30 мкм, состоящую из тонких ламин, параллельных поверхности и сложенных параллельными фибрами диаметром 0.05–0.1 мкм; при этом соседние ламеллы имеют различные направления фиброзности (Bengtson et al., 1990, фиг. 124D).

К. Сковстед и Дж. Пил при изучении трубок рода Hyolithellus из нижнекембрийских илистых доломитов Северной Гренландии (Aftenstjernesø Fm) впервые отметили прижизненное захоронение этих широко распространенных кембрийских ископаемых (Skovsted, Peel, 2011). Большая часть экземпляров из изученной выборки ориентирована узким концом трубок вниз (при нормальном залегании вмещающего слоя). Разнообразие в направлении линий нарастания объясняется активной регулировкой животным своего роста путем достижения вертикального положения трубки по отношению к поверхности осадка. Увеличение толщины трубки по направлению к зауженному концу сдвигает центр масс вниз и обеспечивает большую устойчивость в осадке. На протяжении всего онтогенеза трубка оставалась открытой с обоих концов. Авторы предположили, что хиолиты – это кольчатые черви, фильтровавшие воду через осадок.

Нами изучена микроструктура трубок Нуоlithellus vladimirovae Missarzhevsky, 1966 и H. tenuis Missarzhevsky, 1966, происходящих из разреза руч. Быдьянгая в среднем течение р. Лены, Сибирская платформа. Интервал разреза, из которого отобраны ископаемые, литологически и фаунистически коррелируется со слоем 10 разреза Исить стратотипом зоны Dokidocyathus regularis томмотского яруса нижнего кембрия (Розанов и др., 1969: Путеводитель ..., 1973; Ярусное расчленение ..., 1984; Варламов и др., 2008). Также изучены трубки Hyolithellus sp. из подошвы суннагинской пачки разреза Васькина протока, р. Алдан, Сибирская платформа (томмотский ярус, зона Nochoroicvathus sunnaginicus) и III пачки переходной свиты в низовьях р. Синяя, Сибирская платформа (ботомский ярус, зона Bergeroniellus micmacciformis–Erbiella).

Микроструктурное исследование с помощью сканирующего электронного микроскопа показало трехслойное строение стенки трубок у представителей семейства Hyolithellidae. Подобное трехслойное строение стенки трубок у хиолительминтов семейства Torellellidae было установлено ранее для Torellella gracilenta Esakova, 1996 из томмотского яруса Сибирской платформы (Demidenko, 2019).

Наружный слой трубок Hyolithellus состоит из ламин, сформированных плотно расположенными гексагональными призмами высотой от 3 до 5.5-6.5 мкм, толщиной 2-3 мкм (рис. 3, 6; 4, ∞ ; $6, \infty$, 3). Подобная микроструктура называется фавозитной, поэтому наружный слой можно так-



Рис. 1. Микроструктура стенки трубки Hyolithellus sp., экз. ПИН, № 5279/5307: a – поперечное сечение трубки; $\delta - e$ – строение среднего слоя: δ , e – продольные структуры среднего слоя, s–d – поперечные структуры среднего слоя; Сибирская платформа, р. Лена, разрез Быдьянгая; нижний кембрий, томмотский ярус, зона D. regularis.

же именовать фавозитным. Этот слой в виде тонкой пленки покрывает мощный средний слой, превышающий его по толщине во много раз. Встречаются экземпляры, на наружном слое которых видна трещиноватость (рис. 3, *в*, *г*; 4, *в*), сквозь эти трещины можно четко увидеть гексагональные призмы фавозитной микроструктуры. Часто фавозитный слой присутствует фрагмен-



Рис. 2. Микроструктура стенки трубки Hyolithellus sp., экз. ПИН, № 5083/5105: *а* – обломок трубки, *б* – увеличенный фрагмент; *в* – фрагмент трубки изнутри, видны бакулы среднего слоя, *г* – увеличенный фрагмент; *д* – увеличенный фрагмент; *д* – увеличенный фрагмент; *д* – увеличенный фрагмент; *д* – увеличенный фрагмент, *д* – увеличенный фрагмент, *д* – увеличенный фрагмент, *д* – увеличенный фрагмент, *д* – увеличенный фрагмент; *д* – уве



Рис. 3. Микроструктура стенки трубки Hyolithellus sp., экз. ПИН, № 5083/5172: *a* – общий вид трубки, *б*–*e* – строение наружного слоя трубки: *б* – видны гексагональные призмы, слагающие фавозитную микроструктуру наружного слоя; увеличенный фрагмент; *в*, *е* – залегающий на среднем слое трещиноватый наружный слой, сложенный гексагональными призмами; *д*, *е* – наружный и средний слои: *д* – наружный и средний слои, *е* – виден преимущественно средний слой; Сибирская платформа, р. Алдан, разрез Васькина протока; нижний кембрий, томмотский ярус, зона N. sunnaginicus.

МИКРОСТРУКТУРА ТРУБОК КЕМБРИЙСКИХ ЗООПРОБЛЕМАТИК



Рис. 4. Микроструктура стенки трубки Hyolithellus sp.: *a*, *ж* – экз. ПИН, № 5083/5205: *a* – общий вид трубки, *ж* – наружный фавозитный слой, сложенный гексагональными призмами; видны наружный и средний слои; *б*–*е*, *з* – экз. ПИН, № 5083/5179: *б* – общий вид трубки, *в*–*е*, *з* – наружный слой, сложенный гексагональными призмами: *в* – трещиноватость наружного слоя; Сибирская платформа, р. Алдан, разрез Васькина протока; нижний кембрий, томмотский ярус, зона N. sunnaginicus.



Рис. 5. Микроструктура стенки трубки Hyolithellus sp.: *a*, *ж*, *з*, *к* − экз. ПИН, № 5083/5192: *a* − общий вид трубки, *ж*, *з*, *к* − увеличенные фрагменты среднего ламеллярного слоя: вверху видны ламины, состоящие из параллельных ламелл, ниже − соединенные между собой вертикальные столбики ламелл в разрезе, полости между вертикальными столбиками − несохранившиеся горизонтальные ламеллы; *б*, *u* − экз. ПИН, № 5083/5202: *б* − общий вид трубки, *u* − вертикальные заостренные столбики ламелл среднего ламеллярного слоя; *в*-*e* − экз. ПИН, № 5083/5188: *e* − общий вид трубки, *u* − вертикальные столбики ламелл среднего ламеллярного слоя; *с*-*e* − экз. ПИН, № 5083/5188: *e* − общий вид трубки, *e*-*e* − залегающие вдоль вертикальные столбики ламелл среднего ламеллярного слоя; Сибирская платформа, р. Алдан, разрез Васькина протока; нижний кембрий, томмотский ярус, зона N. sunnaginicus.



Рис. 6. Микроструктура стенки трубки Hyolithellus sp.: $a, \delta, \partial, e - эк3$. ПИН, № 5083/5170: $a - общий вид трубки, <math>\delta - увеличенный фрагмент устьевой части, <math>\partial, e - фрагменты трубки изнутри, виден внутренний слой; <math>e, \infty, 3 - эк3$. ПИН, № 5083/5209: $e - общий вид трубки, \omega, 3 - увеличенные фрагменты фавозитного наружного слоя, состоящего из гексагональных призм; <math>e, u, \kappa - эк3$. ПИН, № 5083/5228: $e - общий вид трубки, u, \kappa - увеличенные фрагменты среднего ламеллярного слоя; Сибирская платформа, р. Алдан, разрез Васькина протока; нижний кембрий, томмотский ярус, зона N. sunnaginicus.$





ДЕМИДЕНКО

Объяснение к таблице II

Фиг. 1–3. Hyolithellus vladimirovae Missarzhevsky, 1966: 1 – экз. ПИН, № 5279/5353: 1а – общий вид обломанной трубки; 16 – увеличенный фрагмент устьевой части обломанной трубки; 2 – экз. ПИН, № 5279/5340: 2а – общий вид трубки; 26 – поперечный скол трубки: видны наружный и средний слои; Сибирская платформа, разрез Быдьянгая; нижний кембрий, томмотский ярус, зона D. regularis; 3 – экз. ПИН, № 5279/5513: За – обломанная часть трубки изнутри; 36–3д – многослойная структура среднего слоя стенки трубки; Сибирская платформа, разрез по р. Синей; нижний кембрий, ботомский ярус, зона Bergeroniellus micmacciformis–Erbiella, III пачка, 4 слой.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1, 2. Hyolithellus tenuis Missarzhevsky, 1966: 1 – экз. ПИН, № 5279/5358: 1а – общий вид трубки; 1б – увеличенный фрагмент начальной части трубки; 1в – продольный скол начальной части трубки; 1г – фрагмент трубки: видна слоистость среднего слоя с разнонаправленной фиброзностью; 2 – экз. ПИН, № 5279/5361: 2а – общий вид трубки; 2б–2г – увеличенные фрагменты трубки: видна слоистость среднего слоя с разнонаправленой частоть среднего слоя с разнонаправленной частоть среднего слоя с разнонаправленной и биброзностью; 2 – экз. ПИН, № 5279/5361: 2а – общий вид трубки; 2б–2г – увеличенные фрагменты трубки: видна слоистость среднего слоя с разнонаправленной фиброзностью и, возможно, фрагменты ?наружного слоя; Сибирская платформа, разрез Быдьянгая; нижний кембрий, томмотский ярус, зона D. regularis.

Фиг. 3. Hyolithellus vladimirovae Missarzhevsky, 1966, экз. ПИН, № 5279/5523: За – общий вид трубки; Зб, Зв – многослойная структура среднего слоя стенки трубки; Сибирская платформа, разрез по р. Синей; нижний кембрий, ботомский ярус, зона Bergeroniellus micmacciformis – Erbiella, III пачка, 5 слой.

тарно (рис. 3, ∂ , e) или не сохраняется, и мы видим сразу внешнюю поверхность среднего слоя.

Максимальный по толщине средний слой мощностью 30-50 мкм состоит из нескольких (3-9?) слойков (табл. II, фиг. 3б-3д, табл. III, фиг. 36, 3в; рис. 1, $\delta - \epsilon$, e; 2, ∂ ; 5, \mathcal{M}), которые, в свою очередь, состоят из многочисленных пластин – ламелл. Каждая ламелла состоит из фибр (рис. 6, u, κ), причем у соседних ламелл наблюдается разнонаправленная фиброзность (рис. 6, и). Для среднего слоя представителей рода Hyolithellus подобная ламеллярная микроструктура выявлена впервые. Она представлена чередованием многочисленных ламелл с характерными рисунками из фибр на наружных поверхностях: ламелла с продольной струйчатостью сменяется ламеллой с поперечной струйчатостью (рис. 6, и). Таким образом формируется "шахматный" рисунок среднего слоя. Это отчетливо видно на фрагментах наружной скульптуры двух и более соседних подстилающей и налегающей ламелл (табл. III, фиг. 16, 1г, 26–2г; рис. 6, *u*). На поперечных сколах трубки между ламеллами можно наблюдать остатки органического слоя или пустоты, если этот слой отсутствует. Когда поперечные фибры разрушаются, на их месте можно наблюдать полости или зияния, которые ошибочно можно принять за крупные поровые отверстия. Продольные фибры обычно сохраняются лучше поперечных (рис. 5, ж, з, к). Вывод о том, что соседние ламеллы у хиолительминтов могут иметь различные направления фиброзности, совпадает с данными Бенгтсона, полученными при изучении H. cf. micans, и данными, полученными при изучении рода Torellella (Demidenko, 2019).

Внутренний слой является аналогом наружного слоя: пористый, обладает фавозитной микроструктурой, сложенной гексагональными призмами, и сферулитовой наружной поверхностью, однако является меньшим по толщине – 2–3 мкм (рис. 6, ∂ , *e*). Когда сохранность материала неудовлетворительная, мы можем наблюдать так называемую вертикальную столбчатую отдельность наружного и внутреннего слоев, оставшуюся от вертикально расположенных гексагональных призм. Сохраняется внутренний слой редко, вероятно, в силу своей небольшой толщины. Обычно мы видим ламеллярную слоистость среднего слоя без присутствия наружного и внутреннего слоев.

Как показали предыдущие исследования, обычно главными составляющими подобных трубок и других SSF являются кальций и фосфор (Ушатинская, 2018; Demidenko, 2019). Вероятнее всего, наружный и внутренний слои трубки раковины представляли собой при жизни животного тонкие органо-фосфатные слои, которые после его смерти попадали в условия с повышенным содержанием кислорода, повышенной щелочностью и с присутствием бактерий. ускоряющих процессы разложения и замещения. Такие условия способствовали частичному переходу в растворимое состояние ионов фосфора и кальция из мягких тел и из раковин организмов, и дальнейшему осаждению их в виде минерального апатита, замещающего первичные структуры. Уникальная сохранность при захоронении позволяет нам наблюдать все три слоя раковины трубки с детально сохранившейся микроструктурой. Примером этому могут служить сохранившиеся пластины среднего слоя, сформированные соединением вертикальных столбиков ламелл, которые мы можем наблюдать на сколе (рис. 5, \mathcal{M} , 3, κ). Такая сохранность наблюдается, когда происходит быстрая, почти мгновенная фосфатизация.

Основываясь на изучении микроструктуры стенки раковины представителей двух семейств отряда Hyolithelmintida – Hyolithellidae в данной статье и Torellellidae ранее (Demidenko, 2019), можно предположить, что микроструктура хиолительминтов, скорее всего, является родовым признаком, а не признаком более высоких рангов (класс, тип). Данный вывод получен, исходя из характерной для каждого семейства отличающейся друг от друга микроструктуры наружного и внутреннего слоев, в то время как строение среднего слоя является схожим. Для подтверждения этого заключения требуется более детальное изучение наружного и внутреннего слоев представителей семейства Torellellidae.

Проведенное изучение трубок хиолительминтов семейства Hyolithellidae не противоречит их интерпретации как "домиков" сидячих полихет. Это подтверждается сходством в общей форме трубок с радиальной симметрией и наличием трех слоев стенки различной мощности — фавозитного наружного слоя, ламеллярного среднего слоя и идентичного наружному внутреннего фавозитного слоя. У современных полихет также наблюдается трехслойное строение раковинной трубки со слоями схожей толщины.

* * *

Автор благодарен Н.В. Есаковой за материал из разреза Васькина протока, р. Алдан (сборы 1981 г.), П.Ю. Пархаеву за предоставленные образцы пород с р. Синей (сборы 2009 г.), Р.А. Ракитову за помощь при работе на СЭМ Теscan Vega III кабинета приборной аналитики ПИН РАН. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-04-01027а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Варламов А.И., Розанов А.Ю., Хоментовский В.В. и др. Кембрий Сибирской платформы. Книга 1: Алдано-Ленский регион. М.: ПИН РАН, 2008. 300 с.

Григорьева Н.В. К вопросу об исследовании микроструктуры хиолительминтов // Палеонтология и стратиграфия: доклады советских геологов к XXVI Междунар. геол. конгр. М.: Наука, 1980. С. 49–55.

Григорьева Н.В., Жегалло Е.А. К исследованию микроструктур некоторых томмотских ископаемых // Палеонтол. журн. 1979. № 2. С. 142–144.

Есакова Н.В., Жегалло Е.А. Биостратиграфия и фауна нижнего кембрия Монголии. М.: Наука, 1996. 216 с. (Тр. Совм. Росс.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 46).

Мешкова Н.П. К вопросу о палеонтологической характеристике нижнекембрийских отложений Сибирской платформы // Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 158–174.

Миссаржевский В.В. Древнейшие скелетные окаменелости и стратиграфия пограничных толщ докембрия и кембрия. М.: Наука, 1989. 237 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 443).

Новожилова Н.В. Новые данные по морфологии и систематическому положению хиолительминтов (кембрийские проблематичные организмы) // Палеонтол. журн. 2010. № 2. С. 6–9.

Путеводитель экскурсии по рекам Алдану и Лене: (Международная экскурсия по проблеме границы кембрия и докембрия). М.; Якутск: ВИЭМС, 1973. 118 с.

Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В. Биостратиграфия и фауна нижних горизонтов кембрия. М.: Наука, 1966. 144 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 148).

Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В., Волкова Н.А. и др. Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. М.: Наука, 1969. 380 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 206).

Сысоев В.А. Хиолиты кембрия северного склона Алданского щита. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 66 с.

Ушатинская Г.Т. Сохранение минерализованных мягких тканей и их отпечатков в раковинах древних фосфатных брахиопод // Палеонтол. журн. 2018. № 5. С. 23–27.

Ярусное расчленение нижнего кембрия. Стратиграфия / Ред. Розанов А.Ю., Соколов Б.С. М.: Наука, 1984. 184 с.

Barrande J. Système Silurien du centre de la Bohême. 1: Recherches paléontologiques. V. 3: Classe des Mollusques, Ordre des Pteropodes. Prague, 1867. 179 p.

Bengtson S., Conway Morris S., Cooper B. et al. Early Cambrian fossils from South Australia // Mem. Assoc. Austral. Palaeontol. 1990. \mathbb{N} 9. P. 1–364.

Bischoff C.G.O. Byroniida new order from early Palaeozoic strata of eastern Australia (Cnidaria, thecate scyphopolyps) // Senkenb. Lethaea. 1989. V. 59. P. 275–327.

Bouček B. Conularida // Handbuch der Paläozoologie. Bd 2A / Ed. Schindewolf O.H. Berlin: Verl. Gebrüder Borntraeger, 1939. S. 113–131.

Cobbold E.S., Pocock R.W. The Cambrian area of Rushton (Shropshire) // Phil. Trans. Roy. Soc. London B. 1934. V. 223. P. 305–411.

Demidenko Yu.E. Morphology, systematic position, and stratigraphic distribution of Hyolithelmintida Fisher, 1962 – Torellella gracilenta Esakova, 1996 // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 7. P. 676–688.

Fisher D.W. Small conoidal shells of uncertain affinities // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt W. Miscellanea. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1962. P. 98–143.

Hewitt R.A. Microstructural contrasts between some sedimentary francolites // J. Geol. Soc. London. 1980. № 137. P. 661–667.

Hurst J.M., Hewitt R.A. Tubular problematica from the type Caradoc (Ordovician) of England // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1977. Bd 153. № 2. S. 147–169.

Matthew G.F. Notice of a new genus of Pteropods from the Saint John Group (Cambrian) // Amer. J. Sci. Arts. Ser. 3. 1885. V. 25. № 178. P. 105–111.

Poulsen C. Some hitherto unknown fossils from the Exsulans limestone of Bornholm // Medd. Dan. Geol. Fören. 1942. V. 10. № 2. P. 212–235.

Poulsen C. The lower Cambrian from Slagelse. 1. Western Sealand // Geol. Surv. Senm. Ser. 2. 1970. V. 93. P. 18–20.

Poulsen V. Notes on Hyolithellus Billings, 1871. Class Pogonophora Johanson, 1937 // Biol. Medd. Dan. Vidensk. Selsk. 1963. V. 23. P. 1–15.

Skovsted C.B., Peel J.S. Hyolithellus in life position from the Lower Cambrian of North Greenland // J. Paleontol. 2011. V. 85. № 1. P. 37–47.

Southward E. Recent researches on the Pogonophora // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1971. V. 9. P. 193–220.

van Iten H., Cox R.S., Mapes R.H. New data on the morphology of Sphenothallus Hall: Implications for its affinities // Lethaia. 1992. V. 25. P. 135–144.

Vinn O. Possible cnidarian affinities of Torellella (Hyolithelminthes, Upper Cambrian, Estonia) // Paläontol. Z. 2006. Bd 80. № 4. P. 384–389.

Walcott C.D. Cambrian geology and paleontology. Middle Cambrian annelids // Smithson. Misc. Coll. 1911. V. 57. N_{2} 5. P. 109–144.

Zhu M.Y., van Iten H., Cox R.S. et al. Occurrence of Byronia Matthew and Sphenothallus Hall in the Lower Cambrian of China // Paläontol. Z. 2000. Bd 74. P. 227–238.

Microstructure of Tubes of the Cambrian Zooproblematics of the Family Hyolithellidae

Yu. E. Demidenko

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

The microstructure of tubes of the genus *Hyolithellus* from the stratotype sections of the Tommotian and Botomian stages of the Lower Cambrian of the Siberian Platform (Lena, Aldan, Sinyaya rivers) are studied. The three-layer structure of the tube walls is discovered. The microstructure of the outer and inner layers of hyolithelminte tubes is described for the first time.

Keywords: Cambrian, zooproblemtica, microstructure, morphology, systematic position, Siberian Platform, *Hyolithellus*

УДК 564.533.3:551.761.1(571.63)

НОВЫЕ НАХОДКИ РАННЕТРИАСОВЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДОТРЯДОВ USSURITINA И PARACELTITINA (AMMONOIDEA) В ЮЖНОМ ПРИМОРЬЕ

© 2021 г. О. П. Смышляева^{*a*, *}, Ю. Д. Захаров^{*a*, **}

^аДальневосточный геологический институт ДВО РАН, Владивосток, Россия *e-mail: olgasmysh@mail.ru **e-mail: yurizakh@mail.ru Поступила в редакцию 25.01.2021 г. После доработки 04.02.2021 г. Принята к публикации 15.02.2021 г.

Описаны новые таксоны семейств Galfettitidae (Pseudogalfettites sakhnoi gen. et sp. nov., Galfettites orientalis sp. nov.) и Palaeophyllitidae (Palaeophyllites mishkini sp. nov., Artyomites antiquus gen. et sp. nov.), а также Xenoceltitidae (Glyptophiceras mirum sp. nov.) на основе материала из оленекского яруса нижнего триаса Южного Приморья. Надсемейство Ussuritoidea Hyatt (подотряд Ussuritina, отряд Phylloceratida) предлагается рассматривать в объеме семейств Galfettitidae Brühwiler et Bucher, Flemingitidae Hyatt, Palaeophyllitidae Popow и Ussuritidae Hyatt.

Ключевые слова: Ussuritina, Paraceltitina, Ammonoidea, нижний триас, оленекский ярус, Южное Приморье

DOI: 10.31857/S0031031X21050147

Основной целью настоящей статьи является описание новых таксонов раннетриасовых аммоноидей, принадлежащих преимущественно к надсемейству Ussuritoidea Hyatt подотряда Ussuritina Zakharov et Moussavi Abnavi (отряд Phylloceratida Arkell). В Южном Приморье раннетриасовые аммоноидеи надсемейства Ussuritoidea представлены тремя семействами: Flemingitidae Hvatt (Flemingites, Euflemingites, Pseudoflemingites, Rohillites, Guangxiceras: Кипарисова, 1961; Захаров, 1968; Смышляева, Захаров, 2013, 2015), Galfettitidae Brühwiler et Bucher (Pseudogalfettites, Galfettites; данные публикуются в предлагаемой статье) и Palaeophyllitidae Popow (Palaeophyllites, Artyomites: Захаров, Смышляева, 2016; по Artyomites данные публикуются впервые).

Род Galfettites был установлен на материале из нижнего триаса (слои с Owenites koeneni) Южного Китая и первоначально рассматривался в составе семейства Flemingitidae (Brayard, Bucher, 2008). Впоследствии на основании изучения коллекционного материала из Омана (Brühwiler et al., 2012а) было выделено самостоятельное семейство Galfettitidae, в котором род Galfettites стал номинативным. В нижнем триасе Южного Приморья представители семейства Galfettitidae до сих пор не были известны. В предлагаемой статье они описываются впервые. По более ранним представлениям Ю.Д. Захарова и Н. Моуссави Абнави

(Zakharov, Moussavi Abnavi, 2013), древнейшими представителями отряда Phylloceratida, получившего широкое развитие в юрское и меловое время, являются аммоноидеи из раннетриасовых семейств Flemingitidae и Palaeophyllitidae надсемейства Ussuritoidea. Полученный новый материал из Южного Приморья подтверждает данные, свидетельствующие о том, что наиболее продвинутые представители семейства Galfettitidae (род Galfettites) имеют морфологические черты [филлоидные (головковидные) боковые седла лопастной линии], свойственные представителям Ussuritoidea (Bravard, Bucher, 2008; Brühwiler et al., 2012а). На этом основании предлагается включить в состав надсемейства Ussuritoidea семейство Galfettitidae. Таким образом, надсемейство Ussuritoidea предлагается принимать в объеме четырех семейств: Galfettitidae, Flemingitidae, Palaeophyllitidae и Ussuritidae, в отличие от более ранних представлений (Zakharov, Moussavi Abnavi, 2013). В результате изучения новых находок сделан вывод, что наиболее примитивные представители семейства Galfettitidae (род Pseudogalfettites) являются древнейшими представителями подотряда Ussuritina (отряд Phylloceratida).

Материалом для настоящей работы послужила коллекция раннеоленекских аммоноидей, собранная авторами в карьере "Строительные материалы и детали" (СМИД) и в верховьях р. Каме-

нушки в Южном Приморье. Эта коллекция включает в себя: 1) Pseudogalfettites sakhnoi gen. et sp. nov. (пять экз. из разреза Восточный СМИД, четыре из которых происходят из отложениий зоны Anasibirites nevolini, и один – из зоны Shimanskyites shimanskyi); 2) Galfettites orientalis sp. nov. (три экз. из разреза Западный СМИД, верхняя часть зоны Mesohedenstroemia bosphorensis); 3) Palaeophyllites mishkini sp. nov. (два экз. из разреза Каменушка-1, верхняя часть зоны Neocolumbites insignis); 4) Artyomites antiquus gen. et sp. nov. (один экз. из разреза Восточный СМИД, зона Мезоhedenstroemia bosphorensis); 5) Glyptophiceras mirum sp. nov. (один экз. из разреза Восточный СМИД, зона Anasibirites nevolini). Коллекция хранится в Музее Дальневосточного геологического ин-та ДВО РАН (ДВГИ), Владивосток, под № 840.

Авторы благодарны Т.Б. Леоновой (ПИН РАН, Москва) за ценные замечания и редакторскую правку, существенно улучшившую статью, и А.М. Попову (ДВГИ ДВО РАН) за помощь при сборах аммоноидей в бассейне р. Каменушка и в районе г. Артем летом 2016–2017 гг.

Работа выполнена частично при поддержке гранта РФФИ (проект № 18-05-00023).

ОТРЯД PHYLLOCERATIDA ПОДОТРЯД USSURITINA НАДСЕМЕЙСТВО USSURITOIDEA НУАТТ, 1900

СЕМЕЙСТВО GALFETTITIDAE BRÜHWILER ET BUCHER, 2012

Род Pseudogalfettites Smyshlyaeva et Zakharov, gen. nov.

Название p o g a - по внешнему сходству с родом Galfettites.

Типовой вид – Pseudogalfettites sakhnoi sp. nov.

Д и а г н о з. Раковина платиконовая, эволютная, с широкой уплощенной вентральной стороной. Лопастная линия цератитовая, с отсутствием отчетливо выраженной филлоидности у боковых седел.

Видовой состав. Р. sakhnoi sp. nov. и Pseudogalfettites sp. indet. (=?Galfettites sp. indet.; Brühwiler et al., 2012b, с. 137, рис. 15 AO-BI) из нижнего подъяруса оленекского яруса нижнего триаса Южного Приморья и Центральных Гималаев.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого по внешней морфологии раковины рода Galfettites Bryard et Bucher (Bryard, Bucher, 2008, с. 48), новый род отличается более широкой вентральной стороной раковины, более выраженной ее уплощенностью, более простой рассеченностью лопастей лопастной линии и отсутствием отчетливо выраженной филлоидности у боковых седел.

Замечания. Представитель семейства Galfettitidae, обнаруженный в слоях с Nammalites pilatoides Соляного кряжа, был описан в открытой номенклатуре [Galfettites cf. omani Brühwiler et Bucher (Brühwiler et al., 2012с, с. 63, рис. 40 N)] из-за фрагментарности материала и отсутствия сведений по лопастной линии. Представители Galfettitidae из слоев с Nammalites pilatoides Центральных Гималаев и слоя с Owenites koeneni Омана, определенные, соответственно, как Galfettites omani Brühwiler et Bucher (Brühwiler et al., 2012b, с. 137 рис. 17 A-AD) и Galfettidae gen. indet. (Brühwiler et al., 2012a, с. 29, табл. 16, фиг. 2), отличаются от типового вида рода Galfettites (G. simplicitatus Brayard et Bucher), известного из слоев с Owenites koeneni Южного Китая (Brayard, Bucher, 2008, с. 48, табл. 21, фиг. 1–2) и Омана (Brühwiler et al., 2012a, с. 26, табл. 15, фиг. 1-4, табл. 16, фиг. 1), а также слоев с Owenites Тимора (Jattiot et al., 2020, с. 17, табл. 7, фиг. A–I), значительно менее выраженной филлоидностью боковых седел лопастной линии. Не исключено, что и эти упомянутые представители семейства Galfettitidae также относятся к роду Pseudogalfettites.

Pseudogalfettites sakhnoi Smyshlyaeva et Zakharov, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 4-8 (см. вклейку)

Название вида – в честь геолога В.Г. Сахно.

Голотип – ДВГИ, № 200/840; Южное Приморье, разрез Восточный СМИД (окрестности г. Артема); нижний триас, нижний подъярус оленекского яруса, зона Anasibirites nevolini.

Ф о р м а. Раковина платиконовая, эволютная, с широкой и уплощенной вентральной стороной (табл. IV, фиг. 4г), круто округленными вентральными перегибами и слабовыпуклыми и почти параллельными боковыми сторонами. Умбиликальная стенка низкая, с округленным краем.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
Голотип ДВГИ, 200/840	26.5	11.0	6.0	11.0	0.42	0.23	0.42
ДВГИ, 201/840	11.5	3.5	3.0	5.5	0.3	0.26	0.48
ДВГИ, 202/840	14.8	5.0	_	7.0	0.34	-	0.47
ДВГИ, 203/840	9.0	2.8	_	4.0	0.31	-	0.44
ДВГИ, 204/840	12.5	4.0	_	6.3	0.32	-	0.5

Скульптура. Боковые стороны молодых оборотов раковины имеют радиальные складки, затухающие у вентрального перегиба, поверхность наружного оборота гладкая.

Лопастная линия (рис. 1, a, δ). Вентральная лопасть разделена низким срединным седлом на две ветви, не имеющие зазубренности в



Рис. 1. Лопастные линии представителей семейства Galfettitidae: a, δ – Pseudogalfettites sakhnoi sp. nov.: a – голотип ДВГИ, № 200/840 при B = 6.3 мм, δ – экз. ДВГИ, № 201/840 при B = 4.0 мм; a – Galfettites orientalis sp. nov., голотип ДВГИ, № 189/840 при B = 8.1 мм; c – поперечное сечение раковины G. orientalis sp. nov. Масштабная линейка 5 мм.

основании. Второе боковое седло несколько ниже первого, третье седло низкое. Все боковые седла имеют округленные вершины. Боковая лопасть (L) глубокая, с зазубренным основанием. Лопасть U¹, имеющая извилистое основание, мельче и уже лопасти L. Лопасть U², также имеющая извилистое основание, вдвое мельче лопасти U¹.

С р а в н е н и е. От близкого по форме раковины и строению лопастной линии Pseudogalfettites

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 5 2021

sp. indet. (=?Galfettites sp. indet.; Brühwiler et al., 2012b, c. 137, рис. 15 AO-BI) из нижнеоленекских слоев с Brayardites compressus Центральных Гималаев (разрезы Лосар и Мад) новый вид отличается большей эволютностью раковины и более высоким первым боковым седлом лопастной линии.

Распространение. Нижний подъярус оленекского яруса (зоны Anasibirites nevolini и Shimanskyites shimanskyi) Южного Приморья.

Материал. Пять экз. из восточной части карьера СМИД (разрез Восточный СМИД), отложений зон Anasibirites nevolini [№ 200/840 (пол. № 2-3), ДВГИ, № 203/840 (пол. № 4-5), ДВГИ, № 201/840 (пол. № 5-1), ДВГИ, № 202/840 (пол. № 5-2b)] и Shimanskyites shimanskyi [ДВГИ, № 204/840 (пол. № 741-2017а)]. В зоне Anasibirites nevolini они были встречены в ассоциации с Prosphingitoides ovalis (Kiparisova). Submeekoceras? subhydaspis (Kiparisova), Anasibirites? simanenkoi Zakharov et Smyshlyaeva и Glyptophiceras mirum sp. nov.; в перекрывающей ее зоне Shimanskyites shimanskyi – в ассоциации с Shimanskyites shimanskyi Zakharov et Smyshlyaeva, Parussuria semenovi Zakharov, Ussurijuvenites popovi Smyshlyaeva et Zakharov и Mianvaliites sp.

Род Galfettites Brayard et Bucher, 2008

Galfettites orientalis Smyshlyaeva et Zakharov, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1-3

Название вида orientalis лат. – восточный.

Голотип – ДВГИ, № 189/840; Южное Приморье, разрез Западный СМИД (окрестности г. Артема); нижний триас, нижний подъярус оленекского яруса, верхняя часть зоны Mesohedenstroemia bosphorensis, слои с Euflemingites prynadai.

Ф о р м а. Раковина платиконовая ближе к оксиконовой, эволютная, с узкой и слегка уплощенной вентральной стороной (табл. IV, фиг. 3г) и слабовыпуклыми, почти параллельными боковыми сторонами. Форма вентральной стороны молодых оборотов округленная (рис. 1, *г*). Умбиликальная стенка низкая, отвесная, с округленным краем.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
Голотип ДВГИ, 189/840	30.2	10.7	5.5	12.2	0.35	0.18	0.0
ДВГИ, 190/840	21.5	8.0	?4.0	7.6	0.37	?0.19	0.35
ДВГИ, 192/840	20.6	9.2	4.0	7.4	0.45	0.19	0.36

Скульптура боковых сторон раковины представлена слабо выраженными, часто расположенными радиальными ребрами, изогнутыми в сторону устья вблизи вентрального перегиба.

Лопастная линия (рис. 1, g). Вентральная лопасть разделена низким срединным седлом на две относительно узкие ветви. Боковые седла имеют отчетливо выраженную филлоидность. Нижние части стенок второго и третьего седел несут глубокую асимметричную зазубренность. Боковая лопасть (L) несколько глубже вентральной лопасти. Лопасть U¹ несколько мельче, но шире лопасти L, последующая лопасть (U²) вдвое мель-

че лопасти U¹. Все лопасти имеют грубую зазубренность в основании.

С р а в н е н и е. От G. simplicitatus Brayard et Bucher, типового вида рода Galfettites из слоев с Owenites koeneni Южного Китая (Brayard, Bucher, 2008, с. 48, табл. 21, фиг. 1–2), новый вид отличается несколько большей шириной раковины, иной формой сечения наружного оборота (менее сужающегося в привентральной части раковины) (рис. 1, ϵ), более выраженной филлоидностью седел лопастной линии и отсутствием заостренности вершин у второго и третьего седел, а также менее глубокой лопастью U¹.

От наиболее близкого по строению лопастной линии G. kyrae Brühwiler et Bucher из нижнеоленекских слоев с Owenites koeneni Омана (Brühwiler et al., 2012a, с. 27, табл. 16, фиг. 3–5) новый вид отличается большей эволютностью раковины, более узкой ее вентральной стороной, более низкой умбиликальной стенкой, более выраженной филлоидностью седел лопастной линии и менее глубокой лопастью L.

От G. omani Brühwiler et Bucher из нижнеоленекских слоев с Nammalites pilatoides Омана (Brühwiler et al., 2012a, с. 27, табл. 14, фиг. 6–8) новый вид отличается большей эволютностью раковины, значительно более выраженной филлоидностью седел лопастной линии, асимметричной формой второго седла.

Материал. Три экз. [ДВГИ, №№ 189/840, 192/840 (пол. №. Sh-1), 190/840 (пол. №. 741-50к)] из типового местонахождения.

СЕМЕЙСТВО РАLAEOPHYLLITIDAE POPOW, 1958

Род Palaeophyllites Welter, 1922

Palaeophyllites mishkini Smyshlyaeva et Zakharov, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 10, 11

Название вида – в честь геолога М.А. Мишкина.

Голотип — ДВГИ, № 187/840; Южное Приморье, разрез Каменушка-1; нижний триас, верхний подъярус оленекского яруса, зона Neocolumbites insignis, слои с Inyoceras singularis.

Ф о р м а. Раковина оксиконовая, эволютная, с округленной вентральной стороной и с уплощенными субпараллельными боковыми сторонами. Умбиликус широкий, с округленным краем и низкой умбиликальной стенкой.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
Голотип ДВГИ,	76.7	28.4	10.0	27.2	0.37	0.13	0.35
187/840	57.4	22.2	9.8	20.9	0.39	0.17	0.36
ДВГИ, 188/840	29.6	11.9	6.2	10.5	0.4	0.21	0.35



Рис. 2. Лопастные линии представителей семейств Palaeophyllitidae и Xenoceltitidae: *a* – Artyomites antiquus sp. nov., голотип ДВГИ, № 164/840 при B = 34.0 мм; δ – Palaeophyllites mishkini sp. nov., голотип ДВГИ, № 187/840 при B = 27.2 мм; e – Glyptophyceras mirum sp. nov., голотип ДВГИ, № 205/840 при B = 11.5 мм. Масштабная линейка 5 мм.

Скульптура. Боковые стороны раковины несут едва уловимые узкие складки, затухающие у вентрального перегиба.

Лопастная линия (рис. 2, δ). Вентральная лопасть разделена низким срединным седлом на две широкие сильно зазубренные ветви (V₁). Первое и второе боковые седла филлоидные, нижние части их боковых стенок зазубрены. Боковая лопасть (L) значительно глубже вентральной лопасти. Умбиликальная лопасть U¹ по ши-

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 5 2021

рине и глубине соответствует лопасти L, последующая лопасть (U²) плохо индивидуализирована. Все лопасти имеют крупные зубцы в основании.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого по строению лопастной линии и типу скульптуры Р. admirandus Zakharov et Smyshlyaeva из верхнего подъяруса оленекского яруса Южного Приморья (Захаров, Смышляева, 2016, с. 26, табл. IV, фиг. 3) новый вид отличается меньшей эволютностью раковины и более узкой вентральной стороной. Материал. Два экз. [голотип и ДВГИ, № 188/840 (пол. № 955-7с)], были найдены в верхней части слоев с Inyoceras singularis разреза Каменушка-1.

Род Artyomites Smyshlyaeva et Zakharov, gen. nov.

Название рода-от г. Артема.

Типовой вид – Artyomites antiquus gen. et sp. nov.

Д и а г н о з. Раковина оксиконовая, умеренно эволютная, с узкоокругленной вентральной стороной. Поверхность раковины гладкая. Лопастная линия аммонитовая. Второе боковое седло выше первого и третьего. Боковая лопасть глубокая и широкая.

Видовой состав. Типовой вид из нижнего подъяруса оленекского яруса (зона Mesohedenstroemia bosphorensis) Южного Приморья

Сравнение. От наиболее близкого по внешней морфологии рода Anaxenaspis Kiparisova (Кипарисова, 1956, с. 76) отличается несколько меньшей эволютностью раковины и аммонитовой лопастной линией.

Artyomites antiquus Smyshlyaeva et Zakharov, sp. nov. Табл. IV, фиг. 12

Название вида antiquus *лат.* – древний.

Голотип — ДВГИ, № 164/840; Южное Приморье, восточная часть карьера СМИД в окрестностях г. Артема; нижний триас, нижний подъярус оленекского яруса, зона Mesohedenstroemia bosphorensis, верхняя часть слоев с Euflemingites prynadai.

Форма. Раковина оксиконовая, умеренно эволютная, с узкоокругленной вентральной стороной и слегка выпуклыми боковыми сторонами. Умбиликальная стенка низкая, отвесная, с округленным краем; умбиликус умеренно широкий.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
Голотип ДВГИ, 164/840	90.2	37.2	15.8	27.3	0.41	0.18	0.30

Скульптура. Раковина гладкая, но на боковых сторонах видны следы спиральной струйчатости.

Лопастная линия (рис. 2, *a*) аммонитовая. Вентральная лопасть разделена высоким срединным седлом на две широкие ветви. Второе боковое седло, асимметричное и имеющее заостренную вершину, выше первого. Третье боковое седло мелкое, головковидное. Боковая лопасть (L) широкая и глубокая. Лопасть U¹ несколько мельче и уже лопасти L. Последующая лопасть (U²) плохо индивидуализирована. Основания всех лопастей и стенки седел лопастной линии существенно расчленены, вершина второго седла рассечена.

Материал. Голотип.

ОТРЯД CERATITIDA

ПОДОТРЯД PARACELTITINA

НАДСЕМЕЙСТВО XENODISCOIDEA FRECH, 1902

СЕМЕЙСТВО XENOCELTITIDAE SPATH, 1930 Род Glyptophiceras Spath, 1930

Glyptophiceras mirum Smyshlyaeva et Zakharov, sp. nov. Табл. IV, фиг. 9

Название вида от mirus *лат.* – удивительный.

Голотип – ДВГИ, № 205/840; Южное Приморье, восточная часть карьера СМИД в окрестностях г. Артема; нижний триас, нижний подъярус оленекского яруса, зона Anasibirites nevolini.

Форма. Раковина платиконовая, эволютная, с округленной вентральной стороной и слегка выпуклыми боковыми сторонами. Умбиликус широкий, с низкой умбиликальной стенкой, умбиликальные перегибы круго округленные.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
Голотип ДВГИ, 205/840	31.8	11.9	9.0	13.7	0.37	0.28	0.43

С к у л ь п т у р а. На боковых сторонах раковины видны широкие, округленно-уплощенные ребра, исчезающие у вентрального перегиба.

Лопастная линия (рис. 2, e). Вентральная лопасть разделена высоким срединным седлом на две сильно зазубренные в основании ветви (V₁). Вершины боковых седел лопастной линии имеют округленную форму. Второе боковое седло несколько выше первого. Третье боковое седло слабо индивидуализировано. Боковая лопасть (L) глубокая и широкая, зазубренная в основании. Умбиликальная лопасть (U¹) короткая, зазубренная в основании.

С р а в н е н и е. От близкого по степени эволютности раковины G. sinuatum (Waagen) (Brühwiler et al., 2012с, с. 34, рис. 24 АН-АD, 26 А-Т) из нижнеоленекских слоев с Glyptophiceras sinuatum верхнего цератитового известняка Соляного кряжа новый вид отличается несколько большей ее шириной, менее индивидуализированной лопастью U¹ лопастной линии, значительной зазубренностью оснований ветвей вентральной лопасти, а также менее индивидуализированным третьим боковым седлом.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Захаров Ю.Д. Биостратиграфия и аммоноидеи нижнего триаса Южного Приморья. М.: Наука, 1968. 175 с.

Захаров Ю.Д., Смышляева О.П. Новые среднеоленекские (раннетриасовые) аммоноидеи Южного Приморья // Палеонтол. журн. 2016. № 3. С. 21–28.

Кипарисова Л.Д. Надсемейство Otoceratacea Hyatt, 1900; надсемейство Meekoceratacea Waagen, 1895 // Материалы по палеонтологии. Новые семейства и роды. Палеонтология. М., 1956. С. 77–79 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Вып. 12).

Кипарисова Л.Д. Палеонтологическое обоснование стратиграфии триасовых отложений Приморского края. Ч. 1. Головоногие моллюски. Л., 1961. С. 1–278 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 48).

Смышляева О.П., Захаров Ю.Д. Новые представители семейства Flemingitidae (Ammonoidea) из нижнего триаса Южного Приморья // Палеонтол. журн. 2013. № 3. С. 16–24.

Смышляева О.П., Захаров Ю.Д. Некоторые новые представители аммоноидей из нижнего триаса Южного Приморья // Палеонтол. журн. 2015. № 2. С. 3–13.

Brayard A., Bucher H. Smithian (Early Triassic) ammonoid faunas from northwestern Guangxi (South China): taxonomy and biochronology // Fossils and Strata. 2008. № 55. P. 1–179.

Brühwiler T., Bucher H., Goudemand N., Galfetti T. Smithian (Early Triassic) ammonoid faunas from Exotic Blocks from Oman: taxonomy and biochronology // Palaeontogr. Abr. A. 2012a. V. 296. P. 3–107.

Brühwiler T., Bucher H., Krystyn L. Middle and late Smithian (Early Triassic) ammonoids from Spiti, India // Spec. Pap. Palaeontol. 2012b. № 88. P. 115–174.

Brühwiler T., Bucher H., Ware D. et al. Smithian (Early Triassic) ammonoids from the Salt Range, Pakistan // Spec. Pap. Palaeontol. 2012c. № 88. P. 1–114.

Jattiot R., Bucher H., Brayard A. Smithian (Early Triassic) ammonoid faunas from Timor: taxonomy and biochronology // Palaeontogr. Abr. A. 2020. V. 317. P. 1–137.

Zakharov Y.D., Moussavi Abnavi N. The ammonoid recovery after the end-Permian mass extinction: evidence from the Iran-Transcaucasia area, Siberia, Primorye, and Kazakhstan // Acta Palaeontol. Pol. 2013. V. 58. P. 127–147.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–3. Galfettites orientalis sp. nov.: 1 – голотип ДВГИ, № 189/840: 1a, 16 – сбоку, 1в – с вентральной стороны, 1г – со стороны устья; 2 – экз. ДВГИ, № 190/840, сбоку; 3 – экз. ДВГИ, № 192/840: 3а – сбоку, 36 – с вентральной стороны, 3в – со стороны устья, 3г – деталь фиг. 3в; Западный СМИД; нижний подъярус оленекского яруса, зона Mesoheden-stroemia bosphorensis, слои с Euflemingites prynadai

Фиг. 4–8. Pseudogalfettites sakhnoi sp. nov.: 4 – голотип ДВГИ, № 200/840: 4а – сбоку, 4б – с вентральной стороны, 4в – со стороны устья, 4г – деталь фиг. 4в; 5 – экз. ДВГИ, № 201/840, сбоку; 6 – экз. ДВГИ, № 202/840, сбоку; 7 – экз. ДВГИ, № 203/840, сбоку; Восточный СМИД; нижний подъярус оленекского яруса, зона Anasibirites nevolini; 8 – экз. ДВГИ, № 204/840, сбоку; Восточный СМИД; нижний подъярус оленекского яруса, зона Shimanskyites shimanskyi. Фиг. 9. Glyptophiceras mirum sp. nov., голотип ДВГИ, №205/840: 9а – сбоку, 9б – со стороны устья, 9в – с вентральной стороны; Восточный СМИД; нижний подъярус оленекского яруса, зона Shimanskyites shimanskyi.

Фиг. 10, 11. Palaeophyllites mishkini sp. nov.: 10 – голотип ДВГИ, № 187/840: 10а – сбоку, 10б – с вентральной стороны; 11 – экз. ДВГИ, № 188/840, сбоку; Каменушка-1; верхний подъярус оленекского яруса, зона Neocolumbites insignis, слои с Inyoceras singularis.

Фиг. 12. Artyomites antiquus sp. nov., голотип ДВГИ, № 164/840: 12а, 126 – сбоку, 12в – со стороны устья, 12г – с вентральной стороны; Восточный СМИД; нижний подъярус оленекского яруса, зона Mesohedenstroemia bosphorensis, слои с Euflemingites prynadai.

Все изображения в натуральную величину, кроме фиг. 3г (×5) и 4г (×3).

New Findings of Early Triassic Representatives of Suborders Ussuritina and Paraceltitina (Ammonoidea) from South Primorye

O. P. Smyshlyaeva¹, Y. D. Zakharov¹

¹Far East Geological Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

New taxa of the families Galfettitidae (*Pseudogalfettites sakhnoi* gen. et sp. nov, *Galfettites orientalis* sp. nov.), Palaeophyllitidae (*Palaeophyllites mishkini* sp. nov., *Artyomites antiquus* gen. et sp. nov.) and Xenoceltitidae (*Glyptophiceras mirum* sp. nov.) from Lower Triassic (Olenekian) of South Primorye are described. The superfamily Ussuritoidea Hyatt (suborder Ussuritina Zakharov, order Phylloceratida Arkell) is proposed to be considered in the composition of families Galfettitidae Brühwiler et Bucher, Flemingitidae Hyatt, Palaeophyllitidae Popow and Ussuritidae Hyatt.

Keywords: Ussuritina, Paraceltitina, Ammonoidea, Lower Triassic, Olenekian Stage, South Primorye

УДК 564.53:551.761.2

К СИСТЕМЕ И ФИЛОГЕНИИ ВЕУRICHITIDAE (AMMONOIDEA, СРЕДНИЙ ТРИАС)

© 2021 г. А. Г. Константинов*

Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, Россия *e-mail: KonstantinovAG@ipgg.sbras.ru Поступила в редакцию 23.11.2020 г. После доработки 15.12.2020 г.

Принята к публикации 12.01.2021 г.

Рассмотрены история выделения семейства Beyrichitidae (Ammonoidea) и взгляды различных авторов на его систему. Приведены морфологическая характеристика бейрихитид, их состав и распространение, обоснован семейственный статус этой группы среднетриасовых аммоноидей. Проведен анализ филогенетических связей аммоноидей семейства Beyrichitidae, рассмотрены две линии в эволюции бореальных позднеанизийских бейрихитид, выделенных на основе изучения морфогенеза основных структур раковины и анализа хроно- и хорологических данных. В составе Beyrichitidae выделено новое подсемейство Frechitinae subfam. nov.

Ключевые слова: система, филогения, Ammonoidea, Beyrichitidae, средний триас **DOI:** 10.31857/S0031031X21050081

введение

С изучением триасовых аммоноидей, имеющих первостепенное значение для разработки детальной биостратиграфической шкалы триасовой системы (Tozer, 1971, 1981; Дагис и др., 1979, 1996; Шевырев, 1986, 1990; Balini et al., 2010; Jenks et al., 2015), связан целый ряд задач и проблем. Среди них в первую очередь можно выделить выявление таксономического состава, стратиграфического распространения и закономерностей географической дифференциации группы. Корректное решение этих задач невозможно без разработки вопросов филогении и систематики триасовых аммоноидей, построения их естественной (филогенетической) классификации, основанной на родстве групп, так как, так или иначе, при их биостратиграфическом и палеобиогеографическом анализе рассматриваются состав и распространение таксонов во времени и в пространстве. Данные, полученные в результате онто-филогенетических исследований аммоноидей, имеют не только прикладное значение для разработки и палеонтологического обоснования детальных зональных шкал триасовых отложений, но и необходимы для выявления закономерностей эволюции и истории развития аммоноидей, как составной части биоты морских беспозвоночных в триасовом периоде.

Настоящая статья посвящена анализу филогенетических связей аммоноидей семейства Beyrichitidae, широко распространенных в средне- и верхнеанизийских отложениях бореальных и тетических регионов, обладающих высокими темпами эволюции и имеющих большое значение для детальной биостратиграфии среднего и, особенно, верхнего анизийского подъярусов.

СЕМЕЙСТВО ВЕУRICHITIDAE: МОРФОЛОГИЯ, СОСТАВ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Beyrichitidae Семейство было выделено Л. Спатом (Spath, 1934) для своеобразной группы анизийских аммоноидей, обладающей в различной степени инволютной дискоконовой раковиной с умеренно и сильно объемлющими оборотами, скульптурой из сигмоидально изогнутых одиночных и раздваивающихся ребер или складок на боковых сторонах, субаммонитовой лопастной линией с зазубренными лопастями и гофрированными седлами. В состав семейства первоначально были включены следующие роды: Beyrichites Waagen, 1895 с подродами Beyrichites s. str. и Gangadharites Diener, 1916; Nicomedites Toula, 1896; Hollandites Diener, 1905; Philippites Diener, 1905 и Gymnotoceras Hyatt, 1877. Эти аммоноидеи распространены в средне- и верхнеанизийских отложениях преимущественно Тетической палеобиогеографической области: Альп, Балканского п-ова, Малой Азии, Гималаев, Японии и Невады. Только для одного рода, Gymnotoceras, наряду с видами, известными в верхнем анизии Невады [G. blakei (Gabb, 1864), G. meeki (Mojsisovics, 1888), G. russelli Smith, 1914, G. wemplei Smith, 1914], были установлены виды [G. laqueatum (Lindstroem, 1865), G. geminatum (Mojsisovics, 1886)] в бореальных регионах – на о-ве Шпицберген.

Б. Каммел (Kummel, 1952; Arkell et al., 1957) принял семейство Beyrichitidae в том же объеме, что и Спат (Spath, 1934). Несколько позднее Ю.Н. Попов и Л.Д. Кипарисова (Попов и др., 1958; Попов, 1961; Кипарисова, 1961) уточнили диагноз семейства и расширили его состав, включив в него род Frechites Smith, 1932 на том основании, что лопастная линия у этого рода также субаммонитовая с рассеченными или зазубренными седлами, а молодые обороты с килем на вентральной стороне мало отличаются от таковых рода Gymnotoceras.

Ф. Мак-Лерн (McLearn, 1966) описал род Anagymnotoceras McLearn, 1966 и включил в него виды, описанные ранее в составе рода Gymnotoceras в широком смысле (McLearn, 1946, 1948), не имеющие киля на вентральной стороне и происходящие из среднего анизия, зоны Anagymnotoceras varium Британской Колумбии.

Несколько позднее А.А. Шевырев (1968) в первом варианте предложенной им системы триасовых аммоноидей отнес к семейству Beyrichitidae, наряду с родами Beyrichites, Nicomedites, Hollandites, Philippites и Gymnotoceras, роды Frechites и Anagymnotoceras. Три года спустя Э. Тозер (Tozer, 1971) понизил статус бейрихитид до подсемейства Beyrichitinae Spath, 1934 семейства Ceratitidae Mojsisovics, 1879 и расширил его состав за счет признания самостоятельности родового статуса Gangadharites и включения родов Salterites Diener, 1907 и Arctogymnites Popow, 1961. Последний род, имеющий дискоконовую инволютную взрослую раковину и сложно рассеченную лопастную линию аммонитового типа, отнесенный его автором (Попов, 1961) к семейству Gymnitidae Waagen, 1895, рассматривался Тозером в составе бейрихитин условно.

С начала 80-х гг. прошлого века и до настоящего времени в составе рассматриваемой группы аммоноидей было установлено свыше полутора десятка новых родов из средне- и верхнеанизийских отложений Невады (Silberling, Nichols, 1982; Bucher, 1988, 1992a, b; Monnet, Bucher, 2005), севера Средней Сибири (Константинов, 1987), запада Малой Азии (Fantini Sestini, 1990), Центрального Ирана (Krystyn, Tatzreiter, 1991), Альп (Tatzreiter, Balini, 1993) и Британской Колумбии (Tozer, 1994; Ji, Bucher, 2018).

Одни авторы вслед за Спатом (Spath, 1934) рассматривают бейрихитид в качестве семейства (Kummel, 1952; Arkell et al., 1957; Попов и др., 1958; Попов, 1961; Кипарисова, 1961; Шевырев, 1968, 1986, 1995; McLearn, 1969; Бычков и др., 1976; Корчинская, 1982; Аркадьев, Вавилов, 1984; Константинов, 1987, 1991а, б; Arkadiev, Vavilov, 1989; Fantini Sestini, 1990; Вавилов, 1992), другие (Tozer, 1971, 1981, 1994; Bucher, 1988, 1992a, b; Krystyn, Tatzreiter, 1991; Tatzreiter, Balini, 1993; Monnet, Bucher, 2005; Ji, Bucher, 2018) понижают статус этой группы аммоноидей до подсемейства Веуrichitinae в составе семейства Ceratitidae.

Изучение автором средне- и позднеанизийских представителей Beyrichitidae севера Средней Сибири и северо-востока Азии (Дагис, Константинов, 1986; Константинов, 1987, 1990, 1991а, б) показало, что аммоноидеи этой группы обладают рядом общих признаков, соответствующих семейственному рангу, что позволяет рассматривать их в качестве семейства Beyrichitidae.

Бейрихитиды характеризуются общим типом формы раковины, скульптуры и лопастной линии. Раковина у аммоноидей этой группы, как правило, дискоконовая, в различной степени инволютная, с умеренно и сильно объемлющими оборотами, быстро нарастающими в высоту. Скульптура на боковых сторонах состоит из сигмоидально изогнутых ребер или складок, одиночных и раздваивающихся вблизи умбиликального края с образованием бугорков или вздутий в приумбиликальной части ребер (часто) и в привентральных концах ребер (реже). Вентральная сторона обычно выпуклая, от узко- до широко округленной, иногда уплощенная, отделенная от боковых сторон вентральным краем, часто со срединным вентральным килем, который хорошо выражен у молодых форм и исчезает с ростом. Бейрихитилы имеют субаммонитовую лопастную линию с зазубренными основаниями лопастей и гофрированными сторонами и вершинами седел; дорсальная лопасть у них двураздельная в основании, со слабо зазубренными стенками. У некоторых родов, таких как Arctogymnites, лопастная линия сложная, аммонитового типа. В онтогенезе лопастная линия у всех изученных родов бейрихитид развивается по единой схеме, которая в интерпретации различных авторов имеет следующий вид: VL:ID → \rightarrow (V₁V₁)LU¹I₂:I₁(D₁D₁) (Константинов, 1987. 1991а, б) или (V₁V₁)LU¹I_v.I_d(D₁D₁) (Аркадьев, 1982; Аркадьев, Вавилов, 1984; Arkadiev, Vavilov, 1989).

С учетом этих черт морфологии я включаю в состав семейства Beyrichitidae следующие роды: Pseudohollandites Krystyn et Tatzreiter, 1991; Hollandites (=Salterites); Anagymnotoceras (=Eogymnotoceras Bucher, 1988; Aghdarbandites Krystyn et Tatzreiter, 1991); Nicomedites (=Osmanites Toula, 1896; Solimanites Toula, 1896; Mohamedites Toula, 1896); Kocaelia Fantini Sestini, 1990 (=Semibeyrichites Krystyn et Tatzreiter, 1991); Beyrichites; Gangadharites; Philippites; Favreticeras Bucher, 1992; Guexites Bucher, 1992; Nicholsites Bucher, 1992; Billingsites Monnet et Bucher, 2005; Chiratites Monnet et Bucher, 2005; Schreverites Tatzreiter et Balini, 1993; Gymnotoceras (=Eofrechites Ji et Bucher, 2018); Frechitoides Konstantinov, 1987; Frechites; Parafrechites Silberling et Nichols, 1982; Pleurofrechites Tozer, 1994; Tuchodiceras Tozer, 1994 и Arctogymnites. Род Dixeiceras Monnet et Bucher, 2005, отнесенный авторами (Monnet, Bucher, 2005) к бейрихитинам, имеет цератитовую лопастную линию с гладкими вершинами седел, и поэтому, на мой взгляд, должен рассматриваться в составе Ceratitidae. К цератитидам относится, скорее всего, также и род Serpianites Rieber, 1973, установленный в составе комплекса аммоноидей из пограничной битуминозной зоны верхнего анизия Тессинских Альп и описанный в составе этого семейства Г. Рибером (Rieber, 1973). Хотя некоторые исследователи без каких-либо комментариев и обоснования включают род Serpianites в Beyrichitidae (Шевырев, 1986) или в Bevrichitinae (Tozer, 1981; Balini, Marchesi, 2018), я отношу его к цератитидам, к которым он близок по своей скульптуре и форме раковины.

Таким образом, в составе Beyrichitidae в настоящее время установлено более 20 родов, имеющих широкое географическое распространение, среди которых может быть выделено несколько морфологических групп более низкого ранга. Рассмотрение их приведено ниже в анализе филогенических связей семейства Beyrichitidae.

К СИСТЕМЕ И ФИЛОГЕНИИ BEYRICHITIDAE

Несмотря на высокие темпы эволюции и частую встречаемость бейрихитид в средне- и верхнеанизийских отложениях различных регионов мира, филогения этой группы изучена недостаточно. В настоящее время нет единого мнения в вопросе о происхождении Beyrichitidae. Первоначально Спат (Spath, 1934) при выделении этого семейства рассматривал его в качестве группировки родов, переходной между Meekoceratidae в широком смысле и более поздними Ceratitidae, связывая ее возникновение с "примитивной ветвью, которая произвела как Paranoritidae и более поздние Meekoceratidae и Arctoceratitidae, так и более специализированные и, следовательно, короткоживущие ответвления, такие как Proptychitidae и Procarnitidae" (Spath, 1934: с. 406). Позднее в качестве предковых групп для бейрихитид разными авторами считались Dieneroceratidae (Kummel, 1952; Kummel in: Arkell et al., 1957), Danubitidae (Шевырев, 1968; Захаров, 1978) и Acrochordiceratidae (Tozer, 1971, 1981; Аркадьев, Вавилов, 1984; Вавилов, 1989, 1992).

Также недостаточно изучены филогенетические взаимоотношения на уровне видов и родов внутри семейства Beyrichitidae. Только в последнее время были выявлены филогенетические связи древнейших бейрихитид Тетической области, изученные на материале из низов среднего анизия Малой Азии (Balini, Marchesi, 2018). На основании данных стратиграфического распространения и закономерного изменения морфологических признаков была выделена филолиния Nicomedites \rightarrow Kocaelia toulai (Arthaber), в которой происходит усложнение лопастной линии, заключающееся в углублении вентральной лопасти, увеличении рассеченности лопастей и стенок седел, а также смещении скульптуры взрослых стадий предков на ювенильные стадии потомков. Намечена также и вторая предполагаемая филолиния, "Hollandites" asseretoi Fantini Sestini → \rightarrow Aghdarbandites. объединяюшая формы. скульптированные ребрами с одним-тремя находящимися на них бугорками.

Сравнительно лучше изучены филогенетические взаимоотношения отдельных видов и родов Beyrichitidae Северной Америки и Бореальной области. В работах Н. Сильберлинга (Silberling, 1962; Silberling, Nichols, 1982) описаны постепенные переходы между видами Gymnotoceras, Frechites и Parafrechites, встречающимися на разных стратиграфических уровнях в верхнем анизии Невады: Gymnotoceras rotelliforme Meek \rightarrow \rightarrow G. blakei; Frechites nevadanus (Mojsisovics) \rightarrow \rightarrow Parafrechites meeki (Mojsisovics). Tosep (Tozer, 1971) на материале из анизийского яруса Британской Колумбии установил филогенетический ряд Nicomedites \rightarrow Gymnotoceras \rightarrow Frechites. Однако, по мнению автора (Константинов, 1991а, с. 42), "принятие в качестве предкового для бореальных родов Gymnotoceras и Frechites рода Nicomedites, который в основном известен из тетических регионов, в частности, Малой Азии (Toula, 1896; Assereto, 1972, 1974), мало обосновано". Х. Бухер (Bucher, 1988) вероятным предком рода Gymnotoceras считает род Eogymnotoceras, распространенный в слоях с Augastaceras escheri и с Platycuccoceras praebalatonensis зоны Nevadisculites taylori, a также в низах зоны Balatonites shoshonensis Heвады. Следует отметить, что типовой вид рода Еоgymnotoceras, E. thompsoni Bucher, 1988, xapakteризуется значительной изменчивостью, затрагивающей, в том числе, и диагностический признак, отличающий этот род от Anagymnotoceras - наличие срединного киля на вентральной стороне. У некоторых вариантов E. thompsoni срединный вентральный киль отсутствует. С другой стороны, второй вид рода Eogymnotoceras. установленный в среднем анизии Невады, Е. transiens Bucher, 1988, по данным его автора (Bucher, 1988), связан постепенным переходом с родом Gymnotoceras в низах зоны shoshonensis, где оба рода встречаются совместно. Учитывая вышесказанное, род Еоgymnotoceras, как было уже отмечено нами ранее (Константинов, 1991а), трудно диагностируем

из-за близости типового вида Е. thompsoni к роду Anagymnotoceras, в частности, к А. spivaki (McLearn, 1946). Вероятно, правильно было бы считать Eogymnotoceras подродом рода Anagymnotoceras. Поэтому в качестве предка рода Gymnotoceras нами (Константинов, 1991а) был принят род Anagymnotoceras, широко распространенный в среднеанизийских отложениях Британской Колумбии (McLearn, 1966, 1969; Tozer, 1994), Невады (Silberling, Tozer, 1968; Bucher, 1988), Свальбарда (Корчинская, 1982), севера Средней Сибири и северовостока Азии (Константинов, 1990).

Исходной предковой группой для всех бейрихитид позднего анизия и ладина, известных как в разрезах Бореальной области, так и в экотонных разрезах Невады, на наш взгляд, мог послужить вид Gymnotoceras rotelliforme, распространенный в одноименной зоне верхнего анизия Невады (Silberling, Nichols, 1982) и севера Средней Сибири (Дагис, Константинов, 1986; Константинов, 1991б). G. rotelliforme характеризуется значительной индивидуальной изменчивостью, заключающейся в вариациях относительной высоты оборота, ширины умбиликуса, формы поперечного сечения оборотов и скульптуры. С одной стороны, формы, близкие к голотипу вида, имеют гладкую инволютную раковину, с другой стороны, грубоскульптированные формы – полуэволютную раковину с ребрами, раздваивающимися от приумбиликальных вздутий.

На основе изучения морфогенеза основных структур раковины и анализа хронологических и хорологических данных в развитии бореальных позднеанизийских бейрихитил выделено две линии (Константинов, 1991а). Одна из них берет начало от вариантов Gymnotoceras rotelliforme с гладкой раковиной и включает G. rotelliforme \rightarrow \rightarrow G. blakei \rightarrow Arctogymnites sonini Popow \rightarrow \rightarrow A. spektori Archipov (рис. 1). Древнейший представитель филолинии G. rotelliforme имеет инволютную дискоконовую раковину со слабыми складкообразными ребрами на всех стадиях роста (табл. V, фиг. 1; см. вклейку). От G. rotelliforme в конце фазы rotelliforme произошли типичные Gymnotoceras, такие как типовой вид рода G. blakei и G. deleeni (McLearn), имеющие инволютную дискоконовую раковину, слабый вентральный киль и сигмоидально изогнутые ребра на боковых сторонах, сглаживающиеся в конце фрагмокона и на жилой камере (табл. V, фиг. 2-4; табл. 1). Кроме того, по сравнению с предковым видом (рис. 2, a, δ), его лопастная линия более сложно рассечена, с сильным развитием вторичных зубцов, образующихся по первичным в основаниях лопастей (рис. 2, в). К группе видов G. blakei, вероятно, принадлежат также G. yuati (Skwarko, 1973) из зоны Paraceratites trinodosus Новой Гвинеи (Skwarko, 1973), а также G. smithi Tozer, 1994 из зоны Eogymnotoceras (=Gymnotocегаѕ) deleeni Британской Колумбии (Tozer, 1994). Тенденция все более ранней утраты скульптуры в индивидуальном морфогенезе потомков и, повидимому, коррелятивно связанное с этим усложнение лопастной линии, получила свое развитие у непосредственного потомка G. blakei – эндемичного сибирского рода Arctogymnites (рис. 2, e-e), появившегося в зоне nevadanus, перекрывающей зону rotelliforme, и представленного последовательными видами A. sonini (табл. V, фиг. 7, 8; табл. VI, фиг. 2; см. вклейку) и A. spektori (табл. VI, фиг. 1). Кроме того, в этой филолинии раковина становилась все более инволютной, дисковидной, а вентральная сторона – более узкой.

Развитие ранних представителей филолинии G. rotelliforme \rightarrow G. blakei \rightarrow Arctogymnites sonini \rightarrow \rightarrow A. spektori проходило в палеобассейнах северовостока Азии и Невады. В конце позднего анизия ареал этой группы аммоноидей сократился до палеоакваторий северо-востока Азии, где был распространен род Arctogymnites. Эти своеобразные и, по-видимому, узкоспециализированные аммоноидеи, обладающие на поздних стадиях роста гладкой инволютной дискоконовой раковиной со сложной лопастной линией аммонитового типа, были выделены М.Н. Вавиловым (1992) в подсемейство Arctogymnitinae Vavilov, 1992, включающие единственный род Arctogymnites.

Вторая линия, исходной формой для которой были грубоскульптированные варианты Gymnotoceras rotelliforme, объединяет следующие формы: G. rotelliforme \rightarrow G. olenekense \rightarrow Frechitoides \rightarrow \rightarrow Frechites \rightarrow Parafrechites. Вероятная тесная родственная связь грубоскульптированных вариантов Gymnotoceras rotelliforme и сменяющего его в разрезах севера Средней Сибири G. olenekense (табл. V, фиг. 5, 6) подчеркивается наличием у этих видов слабого срединного киля на вентральной стороне внутренних оборотов (табл. V, фиг. 5в), сглаживающегося с ростом, а также сходным морфогенезом поперечного сечения оборотов от поперечно-овального и округлого на ранних стадиях развития, до округленно-овального, вытянутого в высоту и округленно-трапециевидного на поздних. Срединный вентральный киль на ранних оборотах присутствует также у рода Frechitoides, являющегося потомком G. olenekense, отделившегося от него в палеобассейнах севера Средней Сибири в начале последующей фазы Frechites nevadanus. В палеоакваториях Британской Колумбии в одновозрастных отложениях известны находки Frechitoides liardensis (McLearn, 1946). близкого к F. carinatus Konstantinov, 1987 (Константинов, 1991б). Сближает Gymnotoceras olenekense и Frechitoides и относительно слабая рассеченность лопастной линии с волнистыми сторонами и вершинами седел (рис. 3, a, δ). От Frechitoides, имеющих на средних стадиях роста ребра, раздваивающиеся от приумбиликальных бугорков,



Рис. 1. Схема филогении позднеанизийских и раннеладинских Beyrichitidae Бореальной области. Обозначения: 1-4 -подсемейство Beyrichitinae: 1 -род Anagymnotoceras; 2 -Gymnotoceras rotelliforme; 3 -Gymnotoceras blakei; 4 -Gymnotoceras olenekense; 5, 6 -подсемейство Arctogymnitinae: 5 -Arctogymnites sonini; 6 -Arctogymnites spektori; 7-11 -подсемейство Frechitinae subfam. nov.: 7 -род Frechitoides; 8 -род Frechites; 9 -род Parafrechites; 10 -род Pleurofrechites; 11 -род Tuchodiceras. Сокращения: С.-В. А. – северо-восток Азии; H - Невада; Б.К. – Британская Колумбия. Распространение таксонов: a -эндемики северо-востока Азии; $\delta -$ бореальные формы; a -космополитные формы; a -формы, распространенные в Бореальной области и в экотонных разрезах Северной Америки; d -формы, распространенные в экотонных разрезах Северной Америки.

КОНСТАНТИНОВ



Рис. 2. Лопастные линии Gymnotoceras rotelliforme, G. blakei и некоторых Arctogymnitinae: a, δ – Gymnotoceras rotelliforme: a – экз. ЦСГМ № 81/811, при B = 14 мм; нижнее течение р. Лены, о-в Таас-Арыы; верхний анизий, зона rotelliforme; δ – экз. ЦСГМ № 118/811, при Ш = 12.4 мм, B = 19.1 мм; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, пос. Ыстаннах-Хочо; возраст тот же; e – G. blakei, экз. ЦСГМ № 63/811, при Ш = 15 мм, B = 30.5 мм; местонахождение то же; верхний анизий, зона rotelliforme, подзона olenekense; e, ∂ – Arctogymnites sonini: e – экз. ЦСГМ № 203/811, при Ш = 9.8 мм, B = 16 мм (5 оборотов); местонахождение то же; верхний анизий, зона nevadanus, подзона dzeginense; ∂ – экз. ЦСГМ № 202/811, при Ш = 14.3 мм, B = 26.5 мм; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, мыс Улахан-Крест; верхний анизий, зона nevadanus, подзона dzeginense; e – А. spektori, экз. ЦСГМ № 214/811, при Ш = 18 мм, B = 40 мм; нижнее течение р. Лены, мыс Чекуровский; нижний ладин, зона oleshkoi.



Рис. 3. Лопастные линии Gymnotoceras olenekense и некоторых Frechitinae subfam. nov.: *a* – Gymnotoceras olenekense, голотип ЦСГМ № 1/774, при Ш = 11.3 мм, B = 9.4 мм; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, мыс Улахан-Крест; верхний анизий, зона rotelliforme, подзона olenekense; δ – Frechitoides carinatus, экз. ЦСГМ № 28/805, при Ш = 15.1 мм, B = 22 мм; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, руч. Стан-Хая-Юрэгэ; верхний анизий, зона ne-vadanus, подзона dzeginense; e – Frechites nevadanus, экз. ЦСГМ № 14.3 мм, B = 13.4 мм; Сверный Хараулах, бассейн р. Кенгдей, руч. Артист-Агатын-Юрэгэ; верхний анизий, зона nevadanus; e – Parafrechites sublaqueatus, экз. ЦСГМ № 22/811, при Ш = 10.4 мм, B = 15.9 мм (5.5 оборотов); местонахождение то же; верхний анизий, зона nevadanus, подзона sublaqueatus.

вздутые вентральные концы ребер, трапециевидное сечение оборота и отчетливый вентральный киль (табл. VI, фиг. 3, 4), произошли первые Frechites (табл. VI, фиг. 5), доминировавшие в комплексе аммоноидей подзоны nevadanus зоны nevadanus севера Сибири. Встречающийся в вышележащих отложениях северо-востока Азии и Невады род Parafrechites по морфологическим и хорологическим данным можно связать только с родом Frechites (Константинов, 1991a, с. 45): "Морфология внутренних оборотов Frechites с частыми сигмоидальными ребрами и вентральным килем наблюдается у Parafrechites на всех стадиях морфогенеза" (табл. VI, фиг. 8). В то же время, стадии скульптуры с двумя рядами бугорков, характерной для взрослых Frechites, у Parafrechites нет, но у некоторых видов, например, у P. meeki (табл. VI, фиг. 6), P. sublaqueatus (Bytschkov) (табл. VI, фиг. 7) в конце фрагмокона наблюдаются вздутия ребер на умбиликальном и вентральном крае, которые только у крайних форм Р. meeki могут иметь вид бугорков. Лопастные линии Frechites и Parafrechites практически неотличимы (рис. 3, e, z).

Основным звеном эволюции в линии Gymnotoceras rotelliforme \rightarrow G. olenekense \rightarrow Frechitoides \rightarrow \rightarrow Frechites \rightarrow Parafrechites было сохранение на поздних стадиях морфогенеза потомков признаков ранних стадий развития предков и некоторое упрощение лопастной линии, заключавшееся в сокращении числа индивидуальных лопастей во внешней части оборота и в более позднем заложении в онтогенезе лопастей I¹ и I² (табл. 2).

В настоящее время приведенная выше схема филогенетических связей бореальных позднеанизийских бейрихитид, предложенная ранее (Константинов, 1991а), может быть дополнена с учетом данных по самым молодым бейрихитидам Британской Колумбии и Невады. Тозер (Тоzer, 1994) описал из верхов верхнего анизия и нижней части ладина этого региона два рода бейрихитид — Pleurofrechites и Tuchodiceras. Pleurofrechites, известный в зоне Frechites chischa и зоне Eoprotrchyceras matutinum Британской Колумбии, а также в
К СИСТЕМЕ И ФИЛОГЕНИИ BEYRICHITIDAE

Вид	1-ая стадия	2-ая стадия	3-я стадия	4-ая стадия	5-ая стадия
Anagymnotoceras helle (McLearn)	1-3.5	3.5-5 (p.)	5-5.5	более 5.5	?
Gymnotoceras infla- tum Konstantinov	1-2.5	2.5-3 (p.)	4-5	5-6.5 (п.)	более 6.5
G. rotelliforme Meek	1	2-3 (p.)	4-ый	5-ый и 6-ой об. (п.)	более 6 (на ж.к.)
G. blakei (Gabb)	1-2	3-3.75 (p.)	3.75-4 (п.)	5-ый и 6-ой об. (п.)	при различном Д
Arctogymnites sonini Popow	1-1.5	1.5-2 (p.)	3-4.5 (п.)	_	5-7
Frechitoides migayi (Kiparisova)	1–2	3-4 (c.)	Сглаживание ребер: 5–5.25	5.25–7	Ж.К.
F. olenekensis Konstantinov	1–2	3-4 (c.)	Сглаживание ребер: 5-ый об.	6–7	Ж.К.
F. carinatus Konstantinov	1–2	3 (c.)	-	4-5	конец ж.к.
Frechites nevadanus (Mojsisovics)	1.5-2	3-4 (п. с.)	5-ый об.	конец 5-го-7	_
Parafrechites meeki (Mojsisovics)	1-3	3-3.5 (c.)	5-5.75	конец 6-го об.	более 6 (на ж.к.)
P. sublaqueatus (Bytschkov)	1-3	3-3.5 (c.)	5-5.75	конец 6-го об.	более 6 (на ж.к.)

Таблица 1. Возрастная изменчивость скульптуры у некоторых позднеанизийских Beyrichitidae севера Сибири

Примечания: Стадии: 1-я стадия — раковина гладкая; 2-я стадия — простые радиальные ребра: прямые редко расставленные (р.) или частые сигмоидально изогнутые (с.); 3-я стадия — чередование основных ребер, вздутых около умбиликального края и более коротких дополнительных; 4-я стадия — чередование ребер, раздваивающихся от приумбиликальных вздутий и коротких дополнительных; 5-я стадия — простые ребра или сглаживание раковины. Цифрами обозначены номера оборотов. Сокращения: об. — оборот; ж.к. — жилая камера; Д — диаметр раковины; п. — параболическая скульптура (бугорки); — стадия отсутствует; ? — нет данных.

Таблица 2. Возникнов	ение элементов лопа	астной линии в	онтогенезе	некоторых п	озднеанизийских	Beyrichitidae
севера Сибири (по: Кс	онстантинов, 1991а, о	с дополнениям	и)			

Вид	(V ₁ V ₁)LID	Образование U ¹	Деление I на I ₁ и I ₂ ; D двузубчатая	Образование I ¹	Образование I ²	Возникновение зубцов на седле I ² /I ¹
Gymnotoceras blakei (Gabb)	1.5 об.	1.75 об.	конец 2-го об.	начало 4-го об.	3.5 об.	конец 4-го— 5-ый об.
Arctogymnites sonini Popow	конец 1-го– начало 2-го	1.5 об.	начало 3-го об.	начало 4-го об.	3.5 об.	более 3.5 об.
A. spektori Archipov	конец 1-го– начало 2-го	1.5 об.	начало 3-го об.	2.75—3 об.	3.5 об.	более 3.5 об.
Frechitoides migayi (Kiparisova)	?	?	начало 3-го об.	?	?	?
Frechites neva- danus (Mojsisovics)	?	?	2.5 об.	3.5 об.	4.25 об.	конец 5-го об.
Parafrechites sublaqueatus (Bytschkov)	1.5 об.	1.75 об.	На 3-ем об.	3.5 об.	начало 5-го об.	далее с ростом

Примечания: цифрами обозначены номера оборотов; об. – оборот; ? – нет данных.

зоне Eoprotrchyceras subasperum Невады, по характеру ребристости, наличию вентрального киля на внутренних оборотах, сглаживанию ребер на жилой камере и субаммонитовой лопастной линии со слабо гофрированным седлом V/L очень близок к роду Parafrechites и отличается от него уплощенной вентральной стороной и субтрапециевидным поперечным сечением оборотов, вытянутым в высоту. Тозер (Tozer, 1994, с. 122) считает вероятным связующим звеном между типичными Frechites и типичными Pleurofrechites вид Frechites occidentalis (Smith, 1914) из верхнего анизия Невады, однако отсутствие у рода Pleurofrechites вздутий и бугорков на ребрах позволяет нам предположить, что предковым видом для Pleurofrechites мог послужить род Parafrechites, в частности, вид Р. dunni (Smith, 1914), для которого характерны уплощенная вентральная сторона и раннее исчезновение ребер в онтогенезе (Silberling, Nichols, 1982). Род Tuchodiceras из вышележащих отложений зоны Tuchodiceras poseidon Британской Колумбии отличается от Pleurofrechites не только отсутствием вентрального киля на всех стадиях роста, что было отмечено Тозером (Tozer, 1994), но и, как я считаю, более ранним сглаживанием ребер в онтогенезе. Лопастные линии этих родов (Tozer, 1967, рис. 23; 1994, рис. 49а, 50с) по форме и числу лопастей и седел на внешней стороне оборота сходны с таковой рода Parafrechites, но отличаются тем, что у них гофрирована только вершина седла V/L. Последнее обстоятельство хорошо укладывается в общую тенденцию упрощения лопастной линии, выявленную в ряду предшествующих предковых форм (рис. 3). Эти роды, несомненно, находятся в тесных генетических взаимоотношениях между собой, что следует из морфологических и хронологических данных, и происходят от рода Parafrechites, являясь конечными членами филолинии Frechitoides \rightarrow Frechites \rightarrow Parafrechites \rightarrow Pleurofrechites \rightarrow Tuchodiceras.

Зарождение этой филолинии произошло в бореальных палеобассейнах севера Средней Сибири, что подтверждается как ареалом предкового вида G. olenekense, так и максимальным в этом регионе видовым разнообразием последующего рода Frechitoides. Кроме севера Средней Сибири, где известно три вида этого рода (Константинов, 1987), Frechitoides установлен также в верхнем анизии о-ва Зап. Шпицберген и Британской Колумбии и представлен видами F. migayi (Kiparisova. 1968) (Корчинская, 1997) и F. liardensis, соответственно. Роды Frechites и Parafrechites из более молодых верхнеанизийских отложений были распространены не только по всей Бореальной области (Tozer, 1967, 1994; Корчинская, 1982, 1997, 2007; Константинов, 1991б; Ji, Bucher, 2018), но также и в зоне палеобиогеографического экотона в Неваде (Silberling, Nichols, 1982). Ареал рода Pleurofrechites существенно сократился и охватывает палеоакватории Невады и Британской Колумбии (Tozer, 1994), в то время как конечный член филолинии – род Tuchodiceras – установлен только в разрезах Британской Колумбии (Tozer, 1994).

Таким образом, роды Frechitoides, Frechites, Parafrechites, Pleurofrechites и Tuchodiceras представляют собой, несомненно, гомогенную группировку родственных форм, существовавшую во второй половине позднего анизия и в начале ладина преимущественно в палеобассейнах Бореальной области. Аммоноидеи этой группы объединяет общность морфогенеза формы раковины, скульптуры (табл. 1) и лопастной линии (табл. 2). Такая четкая морфологическая и биогеографическая обособленность этих аммоноидей позволяет выделить их в самостоятельное подсемейство Frechitinae subfam. nov. в составе семейства Beyrichitidae Spath, 1934. Ниже приведено его описание.

О Т Р Я Д CERATITIDA ПОДОТРЯД CERATITINA Н А Д С Е М Е Й С Т В О CERATITACEAE MOJSISOVICS, 1879

СЕМЕЙСТВО BEYRICHITIDAE SPATH, 1934 ПОДСЕМЕЙСТВО FRECHITINAE KONSTANTINOV, SUBFAM. NOV.

Диагноз. Раковины средних размеров, дискоконовые или платиконовые уплощенные и средней толщины, умеренно инволютные, с сильно объемлющими оборотами. Поперечное сечение оборота на поздних стадиях роста округленно-прямоугольное или округленно-трапециевидное, вытянутое в высоту. Вентральная сторона полого выпуклая или уплощенная, на внутренних оборотах с морфологически обособленным срединным вентральным килем, сглаживающимся с ростом. На боковых сторонах чередование сигмоидально изогнутых ребер, основных и более коротких дополнительных, берущих начало от середины боковых сторон. Иногда на поздних стадиях роста ребра отходят по два или по три от продолговатых приумбиликальных бугорков или вздутий основных ребер. Лопастная линия субаммонитовая с зазубренными основаниями лопастей и гофрированными стенками и вершинами седел, ее генетическая формула $(V_1V_1)LU^1I_2:I^1I_1(D_1D_1).$

Родовой состав. Пять родов: Frechitoides из верхнего анизия, зоны nevadanus, подзоны dzeginense севера Средней Сибири; зоны deleeni Британской Колумбии, зоны laqueatus о-ва Зап. Шпицберген; Frechites из верхнего анизия, зон meeki и оссidentalis Невады; зоны chischa Британской Колумбии и Арктической Канады; зоны nevadanus севера Средней Сибири и северо-востока России; зоны laqueatus Свальбарда; слоев с Frechites nevadanus Земли Франца-Иосифа; Parafrechites из верхнего анизия, зоны meeki Невады и Британской Колумбии; зоны nevadanus, подзон nevadanus и sublaqueatus севера Средней Сибири и северо-востока России; зоны laqueatus Свальбарда; Pleurofrechites из верхнего анизия, зоны chischa Британской Колумбии; нижнего ладина, зоны subasperum Невады, зоны matutinum Британской Колумбии и Альберты; Tuchodiceras из нижней части верхнего ладина, зоны poseidon Британской Колумбии.

С р а в н е н и е. От Arctogymnitinae новое подсемейство отличается платиконовой или дискоконовой раковиной ме́ньших размеров, формой поперечного сечения оборотов с полого выпуклой или уплощенной вентральной стороной, наличием морфологически обособленного срединного вентрального киля и образованием двойных или тройных пучков ребер, отходящих от приумбиликальных вздутий или бугорков. Кроме того, выделяемое подсемейство отличается субаммонитовой лопастной линией с извилистыми, а не зазубренными стенками и вершинами седел, ме́ньшим числом индивидуализированных лопастей.

От Beyrichitinae с инволютной дискоконовой раковиной и узкой выпуклой или уплощенной вентральной стороной (роды Nicomedites, Kocaelia, Beyrichites, Gangadharites, Philippites, Schreyerites, Gymnotoceras) новое подсемейство отличается ме́ньшим числом индивидуализированных лопастей, отсутствием вторичных зубцов, рассекающих первичные зубцы в основаниях лопастей, формой поперечного сечения оборотов, наличием морфологически обособленного срединного вентрального киля, вздутий и бугорков на ребрах.

От Beyrichitinae с умеренно инволютной и эволютной раковиной с широкой пологовыпуклой или уплощенной боковой стороной, с бугорками или вздутиями на ребрах (роды Pseudohollandites, Hollandites, Anagymnotoceras, Favreticeras, Guexites, Nicholsites, Billingsites, Chiratites) фрехитины отличаются наличием срединного вентрального киля.

Работа выполнена при поддержке ФНИ № 0331-2019-0004.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аркадьев В.В. Стратиграфия и аммоноидеи среднего триаса северного Верхоянья: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. Л., 1982. 26 с.

Аркадьев В.В., Вавилов М.Н. Внутреннее строение и онтогенез позднеанизийских Beyrichitidae (Ammonoidea) Средней Сибири // Палеонтол. журн. 1984. № 4. С. 63–72.

Бычков Ю.М., Дагис А.С., Ефимова А.Ф., Полуботко И.В. Атлас триасовой фауны и флоры Северо-Востока СССР. М.: Недра, 1976. 267 с.

Вавилов М.Н. Филогения среднетриасовых аммоноидей и биостратиграфическая схема среднего триаса Бореальной области // Методические аспекты стратиграфических исследований в нефтегазоносных бассейнах. Л.: ВНИГРИ, 1989. С. 112–122.

Вавилов М.Н. Стратиграфия и аммоноидеи среднетриасовых отложений Северо-Восточной Азии. М.: Недра, 1992. 234 с.

Дагис А.С., Архипов Ю.В., Бычков Ю.М. Стратиграфия триасовой системы Северо-Востока Азии. М.: Наука, 1979. 244 с.

Дагис А.С., Дагис А.А., Ермакова С.П. и др. Триасовая фауна Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1996. 232 с.

Дагис А.С., Константинов А.Г. Инфразональная схема верхнего анизия севера Сибири // Биостратиграфия мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1986. С. 48–57.

Захаров Ю.Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. М.: Наука, 1978. 224 с.

Кипарисова Л.Д. Палеонтологическое обоснование стратиграфии триасовых отложений Приморского края. Ч. І. Головоногие моллюски // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1961. Т. 48. С. 1–278.

Константинов А.Г. Новый род среднетриасовых аммоноидей севера Средней Сибири // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987. С. 70–81.

Константинов А.Г. Первые находки рода Anagymnotoceras (Ammonoidea) в триасовых отложениях Северо-Востока Азии // Триас Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. С. 67–73.

Константинов А.Г. Филогенетические связи бореальных позднеанизийских Beyrichitidae // Биостратиграфия и палеонтология триаса Сибири. Новосибирск: Изд-во ОИГГиМ СО РАН, 1991а. С. 40–49.

Константинов А.Г. Биостратиграфия и аммоноидеи верхнего анизия севера Сибири. Новосибирск: Наука, 1991б. 160 с.

Корчинская М.В. Объяснительная записка к стратиграфической схеме мезозоя (триас) Свальбарда. Л.: ПГО "Севморгеология", 1982. 99 с.

Корчинская М.В. Некоторые виды двустворок и аммоноидей из триасовых отложений Свальбарда // Стратиграфия и палеонтология Российской Арктики. СПб.: ВНИИОкеангеология, 1997. С. 93–107.

Корчинская М.В. Новые находки триасовых аммоноидей на архипелаге Земля Франца-Иосифа (острова Гофмана, Земля Александры, Солсбери) // Матер. по фанерозою полярных областей и центральной части Срединно-Атлантического хребта. Фауна, флора и биостратиграфия. СПб.: ВНИИОкеангеология, 2007. С. 67–88 (Тр. НИИГА– ВНИИОкеангеология. Т. 211).

Попов Ю.Н. Триасовые аммоноидеи Северо-Востока СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1961. 179 с.

Попов Ю.Н., Кипарисова Л.Д., Робинсон В.Н. Надсемейство Ceratitaceae // Основы палеонтологии. Моллюски – головоногие. П. Аммоноидеи (цератиты и аммониты). Внутреннераковинные. Приложение: кониконхии. М.: Гос. научн.-техн. изд-во лит-ры по геол. и охране недр, 1958. С. 33–39.

Шевырев А.А. Триасовые аммоноидеи Юга СССР. М.: Наука, 1968. 272 с.

Шевырев А.А. Триасовые аммоноидеи. М.: Наука, 1986. 184 с.

Шевырев А.А. Аммоноидеи и хроностратиграфия триаса. М.: Наука, 1990. 179 с.

Шевырев А.А. Триасовые аммониты Северо-Западного Кавказа. М.: Наука, 1995. 174 с.

Arkadiev V.V., Vavilov M.N. Anisian-Ladinian boundary in Boreal region based on Ammonoidea // Palaeontogr. Abt. A. 1989. Bd 207. Lfg. 1–3. P. 49–78.

Arkell W.J., Kummel B., Wright C.W. Mesozoic ammonoidea // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. L: Mollusca 4. N.Y., Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1957. P. 80–437.

Assereto R. Notes on the Anisian biostratigraphy of the Gebze area (Kokaeli peninsula, Turkey) // Z. Dtsch. geol. Ges. 1972. Bd 123. H. 2. S. 435–444.

Assereto R. Aegean and Bithynian: Proposal for two new Anisian substages // Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. Wien, N.Y.: Springer, 1974. S. 23–39 (Schr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss. Bd 2).

Balini M., Lucas S.G., Jenks J.F., Spielmann J.A. Triassic ammonoid biostratigraphy: an overview // Geol. Soc. London Spec. Publ. 2010. V. 334. P. 221–262.

Balini M., Marchesi R. Taxonomic revision, stratigraphic significance and phylogeny of the Bithynian ammonoid genus Kocaelia Fantini Sestini, 1990 (Anisian, Middle Triassic) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2018. Bd 289. H. 1. S. 43–75.

Bucher H. A new Middle Anisian (Middle Triassic) ammonoid zone from northwestern Nevada (USA) // Ecl. Geol. Helv. 1988. V. 81. № 3. P. 723–762.

Bucher H. Ammonoids of the Shoshonensis Zone (Middle Anisian, Middle Triassic) from northwestern Nevada (USA) // Jb. Geol. B.-A. 1992a. Bd 135. H. 2. S. 425–465.

Bucher H. Ammonoids of the Hyatti Zone and the Anisian transgression in the Triassic Star Peak Group, northwestern Nevada, USA // Palaeontogr. Abt. A. 1992b. Bd 223. Lfg. 4–6. P. 137–166.

Fantini Sestini N. Kocaelia gen. n. (family Beyrichitidae) from Middle Anisian // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 1990. V. 95. № 4. P. 343–350.

Jenks J.F., Monnet C., Balini M. et al. Biostratigraphy of Triassic Ammonoids // Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography / Eds. Klug C., Korn D., De Beats K. et al. Dordrecht: Springer, 2015. P. 329–388 (Topics in Geobiology. V. 44).

Ji C., Bucher H. Anisian (Middle Triassic) ammonoids from British Columbia (Canada): biochronological and paleobiogeographical implications // Pap. Palaeontol. 2018. V. 4. Pt. 4. P. 623–642.

Krystyn L., Tatzreiter F. Middle Triassic Ammonoids from Aghdarband (NE-Iran) and their paleobiogeographical significance // Abh. Geol. B.-A. Wien. 1991. Bd 38. S. 139–163.

Kummel B. A classification of the Triassic ammonoids // J. Paleontol. 1952. V. 26. № 5. P. 847–853.

McLearn F.H. Additional new Middle Triassic species from northeastern British Columbia. Supplement to Appendix II // Geol. Surv. Canada. 1946. Pap. 46–1. P. 3–4.

McLearn F.H. A Middle Triassic (Anisian) fauna in Halfway, Sikanni Chief and Tetsa Valleys, northeastern British Columbia // Geol. Surv. Canada. 1948. Pap. 46–1 (2nd ed.). 20 p. (Supplement 3 p., 11 pl.).

McLearn F.H. Anagymnotoceras: a new Middle Triassic (Anisian) ammonoid genus from northeastern British Columbia // Geol. Surv. Canada. 1966. Pap. 66-56. P. 1–3.

McLearn F.H. Middle Triassic (Anisian) ammonoids from northeastern British Columbia and Ellesmere Island // Bull. Geol. Surv. Canada. 1969. № 170. P. 1–90.

Monnet C., Bucher H. New Middle and Late Anisian (Middle Triassic) ammonoid faunas from northwestern Nevada (USA): taxonomy and biochronology // Foss. Strat. 2005. N_{P} 52. P. 1–121.

Rieber H. Cephalopoden aus der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz) // Schweiz. Palaeontol. Abh. 1973. Bd 93. S. 1–96.

Silberling N.J. Stratigraphic distribution of Middle Triassic ammonites at Fossil Hill, Humboldt Range, Nevada // J. Paleontol. 1962. V. 36. № 1. P. 153–160.

Silberling N.J., Nichols K.M. Middle Triassic molluscan fossils of biostratigraphic significance from the Humboldt Range, northwestern Nevada // USA Geol. Surv. Prof. Pap. 1982. № 1207. P. 1–77.

Silberling N.J., Tozer E.T. Biostratigraphic classification of the marine Triassic in North America // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1968. \mathbb{N} 110. P. 1–63.

Skwarko S.K. Middle and Upper Triassic Mollusca from Yuat river, Eastern New Guinea // Bull. Dep. Nat. Develop. Bur. Miner. Resour., Geol. and Geophys. 1973. № 126. P. 27–50.

Spath L.F. The Ammonoidea of the Trias // Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Pt 4. L.: Oxford Univ. Press, 1934. 521 p.

Tatzreiter F, Balini M. The new genus Schreyerites and its type species Ceratites abichi Mojsisovics, 1882 (Ammonoidea, Anisian, Middle Triassic) // Atti Tic. Sci. Terra. 1993. V. 36. P. 1–10.

Toula F. Eine Muschelkalkfauna am Golfe von Ismid in Kleinasien // Beitr. Paläontol. Geol. Österr.-Ungarns Orients. 1896. Bd 10. H. 4. S. 153–191.

Tozer E.T. A standard for Triassic time // Bull. Geol. Surv. Canada. 1967. № 156. P. 1–103.

Tozer E.T. Triassic time and ammonoids: Problems and proposals // Can. J. Earth Sci. 1971. V. 8. № 8. P. 989–1031.

Tozer E.T. Triassic Ammonoidea: Classification, evolution and relationship with Permian and Jurassic forms // The Ammonoidea. L., N.Y.: Acad. Press, 1981. P. 65–100 (Syst. Assoc. Spec. V. № 18).

Tozer E.T. Canadian Triassic Ammonoid Faunas // Bull. Geol. Surv. Canada. 1994. № 467. P. 1–663.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 5 2021

40

К СИСТЕМЕ И ФИЛОГЕНИИ BEYRICHITIDAE

Объяснение к таблице V

Во всех случаях: а – раковина сбоку, б – с устья, в – с вентральной стороны; размеры натуральные. Коллекция изображенных аммоноидей хранится в Монографическом отделе Центрального Сибирского геологического музея (ЦСГМ) в Ин-те геологии и минералогии СО РАН (г. Новосибирск) под № 774 и № 811. Схема местонахождений аммоноидей приведена в работе А.Г. Константинова (19916).

Фиг. 1. Gymnotoceras rotelliforme Meek, экз. ЦСГМ № 103/811; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, пос. Ыстаннах-Хочо; верхний анизий, зона rotelliforme.

Фиг. 2–4. Gymnotoceras blakei (Gabb): 2 – экз. ЦСГМ № 65/811; дельта р. Лены, Оленекская протока, руч. Таас-Крест; 3 – экз. ЦСГМ № 66/811; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, мыс Улахан-Крест; 4 – экз. ЦСГМ № 59/811; местонахождение то же; все – верхний анизий, зона rotelliforme, подзона olenekense.

Фиг. 5, 6. Gymnotoceras olenekense Dagys et Konstantinov: 5 – голотип ЦСГМ № 1/774; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, мыс Улахан-Крест; 6 – экз. ЦСГМ № 119/811; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, руч. Стан-Хая-Юрэгэ; оба – верхний анизий, зона rotelliforme, подзона olenekense.

Фиг. 7, 8. Arctogymnites sonini Popow: 7 – экз. ЦСГМ № 198/811; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, пос. Ыстаннах-Хочо; 8 – экз. ЦСГМ № 199/811; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, мыс Улахан-Крест; оба – верхний анизий, зона nevadanus, подзона dzeginense.

Объяснение к таблице VI

Во всех случаях: а – раковина сбоку, б – с устья, в – с вентральной стороны; размеры натуральные. Коллекция изображенных аммоноидей хранится в Монографическом отделе Центрального Сибирского геологического музея (ЦСГМ) в Ин-те геологии и минералогии СО РАН (г. Новосибирск) под № 805 и № 811.

Фиг. 1. Arctogymnites spektori Archipov, экз. ЦСГМ № 214/811; нижнее течение р. Лены, мыс Чекуровский; нижний ладин, зона oleshkoi.

Фиг. 2. Arctogymnites sonini Popow, экз. ЦСГМ № 199/811; местонахождение и возраст см. табл. V, фиг. 8.

Фиг. 3, 4. Frechitoides olenekensis Konstantinov: 3 – экз. ЦСГМ № 22/805; 4 – голотип ЦСГМ № 20/805; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, мыс Улахан-Крест; верхний анизий, зона nevadanus, подзона dzeginense.

Фиг. 5. Frechites chischeformis Konstantinov, голотип № 162/811; Северный Хараулах, бассейн р. Кенгдей, руч. Артист-Агатын-Юрэгэ; верхний анизий, зона nevadanus, подзона dzeginense.

Фиг. 6. Parafrechites meeki (Mojsisovics), экз. ЦСГМ № 37/811; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, пос. Ыстаннах-Хочо; верхний анизий, зона nevadanus, подзона sublaqueatus.

Фиг. 7. Parafrechites sublaqueatus (Bytschkov), экз. ЦСГМ № 12/811; Северный Хараулах, бассейн р. Кенгдей, руч. Артист-Агатын-Юрэгэ; верхний анизий, зона nevadanus, подзона sublaqueatus.

Фиг. 8. Parafrechites evolutus Konstantinov, экз. ЦСГМ № 51/811; местонахождение и возраст те же.

To the System and Phylogeny of the Beyrichitidae (Ammonoidea, Middle Triassic)

A. G. Konstantinov

Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

The history of establishment of the family Beyrichitidae (Ammonoidea) and the views of various authors on its system are considered. Morphological characteristics of beyrichitids, their composition and distribution are given, the family status of this group of Middle Triassic ammonoids is substantiated. The analysis of the phylogenetic relationships of ammonoids of the family Beyrichitidae is carried out, two lineages in the evolution of the Boreal Late Anisian beyrichitids, isolated on the basis of the study of the morphogenesis of the main shell structures and the analysis of chrono- and chorological data, are considered. A new subfamily Frechitinae subfam nov. was identified in the Beyrichitidae.

Keywords: system, phylogeny, Beyrichitidae, Ammonoidea, Middle Triassic

УДК 551.763.1:564.53(470.3)

АММОНИТЫ РЯЗАНСКОГО ЯРУСА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ: РОД PRONJAITES SASONOVA

© 2021 г. В. В. Митта^{*a*, *b*, *}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия ^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия *e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 21.12.2020 г. После доработки 28.12.2020 г. Принята к публикации 30.12.2020 г.

На основе изучения типовых серий и новых сборов аммонитов из типового района обсуждаются виды Olcostephanus bidevexus Bogoslowsky, 1896 и O. suprasubditus Bogoslowsky, 1896, установленные в рязанском горизонте [=ярусе] бассейна р. Оки. Оба вида, характеризующие среднюю часть рязанского яруса (соответственно, нижнюю и верхнюю части зоны Spasskensis), отнесены к роду Pronjaites Sasonova, 1971, с типовым видом Olcostephanus bidevexus Bogoslowsky, 1896. Из верхней части нижележащей зоны Rjasanensis описан Pronjaites yolkinensis sp. nov. Единственный экземпляр, отнесенный к роду Pronjaites в открытой номенклатуре, обнаружен в верхней зоне рязанского яруса Tzikwinianus. Приведен уточненный диагноз рода Pronjaites.

Ключевые слова: Ammonoidea, Craspeditidae, Tolliinae, Pronjaites, нижний мел, рязанский ярус, Русская платформа

DOI: 10.31857/S0031031X2105010X

введение

В конце XIX в. в среднем течении р. Оки было установлено существование бореально-тетического экотона, образовавшегося в начале раннего мела на территории центральных районов европейской части России. Здесь на короткое время соединились проливами Бореальный бассейн и акватории северо-западной части океана Тетис. Таксоны аммонитов как бореального, так и тетического происхождения, встреченные совместно в одних и тех же интервалах геологического разреза, были впервые описаны из бассейна р. Оки на территории современной Рязанской обл. С.Н. Никитиным (1888) и Н.А. Богословским (1896). По мере становления системы аммоноидей многие открытые основоположниками виды послужили типовыми видами новых родов, таких как Riasanites Spath, 1923; Pronjaites Sasonova, 1971; Peregrinoceras Sasonova, 1971; Externiceras Sasonova, 1971; Gerassimovia Schulgina, 1985. К настоящему времени назрела необходимость ревизии видового состава этих родов на современном уровне. Это особенно актуально в связи с важностью указанных таксонов для расчленения рязанского яруса Русской платформы и сопоставления его подразделений с пограничными отложениями юры и мела других регионов.

Аммониты бореального происхождения рязанского яруса Русской платформы описывались мною в ряде статей (Митта, 2004, 2005, 2007, 2021; Митта, Ша, 2011; Mitta, 2017, и др.). Также были ревизованы систематический состав и стратиграфическое распространение родов Praesurites Mesezhnikov et Alekseev, 1983 и Hectoroceras Spath, 1947 (Митта, 2019а, б), пересекающих в этом регионе границу волжского и рязанского ярусов (юры и мела). В данной работе обсуждаются представители рода Pronjaites, по новым данным, распространенные во всех трех зонах рязанского яруса Московской и Рязанской областей.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ И МАТЕРИАЛ

Основой для работы послужили сборы автора в карьере № 10 Лопатинского фосфоритного рудника в Воскресенском р-не Московской обл. и в обнажении по правому берегу р. Оки ниже дер. Никитино в Спасском р-не Рязанской обл. (рис. 1). Кроме того, изучались музейные коллекции, прежде всего, оригиналы к монографическим работам Н.А. Богословского (1896) и И.Г. Сазоновой (1971), хранящиеся в Центральном научно-исследовательском геолого-разведочном музее им. Ф.Н. Чернышева в Санкт-Петербурге (ЦНИГР музей). Использован также экз. (№ 856) из коллекции П.А. Герасимова, хранящийся в фонде его имени в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН). В ПИН РАН хранятся и аммониты из сборов автора к данной работе (колл. № 3990).

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Род Pronjaites с типовым видом Olcostephanus bidevexus Bogoslowsky, 1896 был установлен Сазоновой (1971) как монотипический. Впрочем, условно к нему был отнесен еще один вид, Pronjaites nikitinoensis, описанный по неполной раковине около 40 мм в диаметре (Сазонова, 1971, с. 56, табл. IX, фиг. 5).

Первичный диагноз рода представляет собой краткое описание вида Р. bidevexus, который был установлен изначально по нескольким кускам фрагмоконов и внутренним оборотам относительно целого экземпляра (Богословский, 1896, табл. III, фиг. 1–4; здесь, рис. 2). Как отличия нового рода от Surites spasskensis (Nikitin) и близких к нему видов (т.е., рода Surites Sasonov, 1951), Сазонова указала иную форму сечения оборотов и отсутствие языковидного изгиба ребер на вентральной стороне. В филогенетических схемах Сазоновой (1971, рис. 4; 1977, рис. 11) Pronjaites показан как предковый для позднерязанских Peregrinoceras Sasonova, 1971.

В качестве лектотипа типового вида Сазонова (1971, с. 54) предложила небольшой экземпляр, изображенный Богословским на табл. III, фиг. 1 (здесь, рис. 2 в, г). Однако Д. Донован (Donovan, 1964, с. 27) ранее уже обозначил как лектотип экземпляр, представленный частью более крупного фрагмокона, изображенного Богословским на табл. III, фиг. 3 (здесь, рис. 2, *a*, *б*).

Вид bidevexus в разные годы относился к родам Subcraspedites Spath, 1923 (Spath, 1947; Герасимов, 1971) и Borealites Klimova, 1969 (Wright et al., 1996; Klein, 2006), это было сделано без переизучения типового материала и достаточно условно. По результатам недавней ревизии сибирских Borealites и родственных групп Craspeditidae (Игольников, 2014, 2019) самостоятельность и родовой ранг Pronjaites не оспариваются.

Вид Olcostephanus suprasubditus Bogoslowsky, 1896 описан (Богословский, 1896, с. 47, табл. I, фиг. 1–4) на материале гораздо лучшей сохранности. Взрослый экземпляр с жилой камерой (Богословский, 1896, табл. I, фиг. 1; здесь: табл. VII, фиг. 2, см. вклейку) обозначен Н.И. Шульгиной (19726, с. 145) в качестве лектотипа. Сазоновой (1971, с. 37) этот вид переописан в составе рода Surites.

В последующем вид suprasubditus указывался из других бореальных районов. Из обнажений на



Рис. 1. Схема расположения местонахождений с Pronjaites yolkinensis sp. nov.: 1 – карьер № 10 Лопатинского фосфоритного рудника, 2 – с. Бол. Свистово.

р. Боярке (север Средней Сибири) описаны многочисленные находки Subcraspedites (Borealites) suprasubditus (Шульгина, 19726, с. 145, табл. V, фиг. 1, 2; табл. VI, фиг. 3–6; рис. 10, фиг. 5; рис. 12, фиг. 8). Недавно эти аммониты были переописаны А.Е. Игольниковым (2014) как новый вид Воrealites (Borealites) schulginae. В синонимию вида schulginae Игольников включил и аммонит из Сибири, определенный Е.С. Ершовой (1972, с. 85, табл. I, фиг. 1) как Subcraspedites (Borealites) сf. suprasubditus. Вид suprasubditus рассматривается Игольниковым также в составе Borealites (Borealites).

Из рязанского яруса (песчаников Спилсби) востока Англии Р. Кейси описал новый подвид Surites (Bojarkia) suprasubditus pavlovi (Casey, 1973). За пределами России, кроме того, вид suprasubditus указывался в открытой номенклатуре из Канады (Eletzky, 1973) и Восточной Гренландии (Surlyk, 1973).

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенностью обсуждаемых видов является их исключительная редкость, даже в типовом районе. После работы Богословского (1896) из Рязанской обл. была опубликована лишь одна находка "Surites" suprasubditus (Сазонова, 1971, табл. IV, фиг. 2). В моих коллекциях, собиравшихся на протяжении нескольких десятилетий, вид suprasubditus представлен небольшим числом неполно сохранившихся экземпляров (табл. VIII, фиг. 3, 4; см. вклейку). МИТТА



Рис. 2. Pronjaites bidevexus (Bogoslowsky, 1896), фрагмоконы: a, δ – лектотип ЦНИГР музей № 13/623: a – сбоку, δ – с вентральной стороны; a, ϵ – паралектотип ЦНИГР музей № 10/623: a – сбоку, e – с устья; ∂, e – паралектотип ЦНИГР музей № 10/623: a – сбоку, e – с вентральной стороны; Рязанская обл., a–e – Воскресенское на р. Проне, ∂, e – Михеи на р. Пожве; рязанский ярус, зона Spasskensis.

При изучении оригиналов к работе Богословского я обратил внимание на фрагментарно сохранившуюся часть внутренних оборотов одного из паралектотипов вида suprasubditus, показанную на рисунках (Богословский, 1896, табл. І, фиг. 2) лишь сбоку. При высоте оборота около 12 мм его сечение высокое эллипсоидальное с узкой вентральной стороной, ребра трехраздельные с изогнутой задней ветвью (табл. VII, фиг. 1). По форме и скульптуре этот фрагмент оказался очень близок к паралектотипу вида Olcostephanus bidevexus сходного размера (рис. 2, в, г). Сравнение экземпляров типовой серии O. bidevexus c аммонитами из моей коллекции, определявшимися ранее как Pronjaites bidevexus (Митта, 2005), выявило их явное различие на видовом уровне.

Дальнейшее изучение всего имевшегося в моем распоряжении материала показало, что виды "Olcostephanus" bidevexus и "O." suprasubditus различаются крайне мало и должны относиться к одному роду Pronjaites. Аммониты, определявшиеся ранее в списках Герасимовым (1971) и мною (Митта, 2005) как P. bidevexus, описываются ниже как P. yolkinensis sp. nov.

Подвид Surites (Bojarkia) suprasubditus pavlovi, установленный Кейси по взрослой раковине (Casey, 1973, с. 252, табл. 9, фиг. 1), существенно отличается от среднерусских suprasubditus гораздо более частыми первичными ребрами и едва ли относится к роду Pronjaites. Фрагмент жилой камеры аммонита, изображенный Ф. Сурликом из зоны Hectoroceras kochi Восточной Гренландии как "Subcraspedites" (=Borealites) aff. suprasubditus (Bogoslowsky) (Surlyk, 1973, с. 91, табл. 1, фиг. 3), судя по особенностям скульптуры, скорее должен относиться к роду Pseudocraspedites Casey et al., 1977. К этому же роду или к роду Craspedites Pavlow, 1892 может относиться аммонит со сходными сильно вздутыми первичными ребрами, изображенный Ю.А. Елецким (Eletzky, 1973, табл. 6, фиг. 1) из низов берриаса Арктической Канады как Craspedites (Subcraspedites) aff. suprasubditus (Bogoslowsky).

Все экземпляры вида Pronjaites volkinensis sp. поу. в моей коллекции найдены в одном местонахождении – в карьере № 10 Лопатинского фосфоритного рудника. Описание геологического разреза этого местонахождения опубликовано ранее (Митта, 2005). Находки Р. yolkinensis приурочены к слоям 8в и 9а (по уточненным данным, относящимся к зоне Surites spasskensis). Судя по сохранности (черные фосфоритовые ядра с вкраплениями оолитов: табл. VIII, фиг. 1, 2), эти аммониты, скорее всего, переотложены из зоны Riasanites rjasanensis, для которой в Московской обл. характерны песчанистые фосфориты и песчаники с оолитами. Экземпляр P. yolkinensis из колл. Герасимова (рис. 3), с частично сохранившейся раковиной, также выполнен фосфоритом песчанисто-



Рис. 3. Pronjaites yolkinensis sp. nov., экз. ПИН, фонд П.А. Герасимова, № 856, фрагмокон: *а*, *в* – сбоку, *б* – с устья; Рязанская обл., Бол. Свистово на р. Проне; рязанский ярус, зона Rjasanensis; сб. П.А. Герасимова, 1929 г.

го типа с оолитами (описание разреза Свистово¹ см. в: Герасимов, 1971, с. 432; Митта, 2014, с. 85).

Типовая серия вида Р. bidevexus представлена ядрами (иногда с остатками перламутра) в желтовато-буром фосфоритовом песчанике; эта порода характерна в разрезах рязанского яруса южно-рязанского типа (Mitta, 2017) для верхов зоны Rjasanensis—низов зоны Spasskensis.

Единственный экземпляр Р. suprasubditus, происходящий из Московской обл. (табл. VIII, фиг. 4), найден в подошве зоны Surites tzikwinianus (слой 96 по: Митта, 2005), и представлен окатанным ядром в фосфорите глинистого типа – очевидно, переотложенным из зоны Spasskensis. Типовая серия этого вида представлена ядрами в сером глауконитовом песчанике (как и моя находка в типовом районе: табл. VIII, фиг. 3), характерном в разрезах южно-рязанского типа для верхов зоны Spasskensis. Следовательно, виды Р. yolkinensis, P. bidevexus и P. suprasubditus характеризуют три последовательных стратиграфических интервала и, скорее всего, связаны отношениями "предок-потомок".

Из зоны Tzikwinianus карьера № 10 Лопатинского рудника (слой 96 по: Митта, 2005) происходит аммонит, представленный ядром в фосфорите глинистого типа (рис. 4). Это внутренние обороты крупной раковины, с уцелевшим фрагментом следующего оборота. Несмотря на посредственную сохранность, по форме раковины и скульптуре этот аммонит можно отнести к роду Pronjaites вероятно, одному из следующих видов в филолинии yolkinensis → bidevexus → suprasubditus. Ниже приводятся уточненная характеристика рода и описание нового вида.

ОПИСАНИЕ АММОНИТОВ НАДСЕМЕЙСТВО PERISPHINCTOIDEA STEINMANN, 1890

СЕМЕЙСТВО CRASPEDITIDAE SPATH, 1924 ПОДСЕМЕЙСТВО TOLLIINAE SPATH, 1952

Род Pronjaites Sasonova, 1971

Pronjaites: Сазонова, 1971, с. 54; Шульгина, 1985, с. 120. Subcraspedites (Pronjaites): Шульгина, 1972a, с. 123.

Типовой вид – Olcostephanus bidevexus Bogoslowsky, 1896.

Д и а г н о з. Раковина уплощенная или средней толщины, сечение высокоовальное, на ранних стадиях онтогенеза с узкой вентральной стороной. Пупок от умеренно узкого до умеренно широкого. Пупковая стенка крутая, перегиб округлый; к концу жилой камеры пупковая стенка становится более пологой.

Скульптура представлена рельефными субрадиальными первичными ребрами, около середины боков разделяющимися на три—четыре слабее выраженные и изогнутые вперед ветви. Изгиб вторичных ребер на узкой вентральной стороне выражен слабо. С возрастом связь вторичных ре-

¹ Из местонахождения Свистово на Проне происходит лектотип одного из старейших таксонов аммонитов, описанных из рязанского яруса – Riasanites swistowianus (Nikitin, 1888).



Рис. 4. Pronjaites sp., экз. ПИН, № 3990/489, фрагмокон: a – сбоку, δ – с вентральной стороны; Московская обл., карьер № 10 Лопатинского фосфоритного рудника; рязанский ярус, зона Tzikwinianus; сб. автора, 2000 г.

бер с первичными умбональными ослабевает, коэффициент ветвления увеличивается до 5–6.

С р а в н е н и е. От большинства представителей Tolliinae описываемый род хорошо отличается молодыми (Д 40–60 мм) оборотами, обладающими высоким сечением с узкой вентральной стороной и скульптурой с бо́льшим коэффициентом ветвления ребер.

Видовой состав. Три вида: P. yolkinensis sp. nov. из верхов зоны Rjasanensis, P. bidevexus (Bogoslowsky, 1896) из нижней части зоны Spasskensis, и P. suprasubditus (Bogoslowsky, 1896) из верхней части зоны Spasskensis бассейна р. Оки. Кроме того, единичная находка Pronjaites sp. происходит из зоны Tzikwinianus.

З а м е ч а н и я. Вид "Р." nikitinoensis Sasonova, 1971, установленный по неполному экземпляру около 40 мм в диаметре, вполне определенно не относится к описываемому роду.

Автором рода было указано широкое географическое распространение Pronjaites — Русская платформа в бассейнах Оки, Унжи, Суры, вплоть до северо-восточной части Прикаспийской синеклизы и бассейна Печоры. Анализ литературных данных и осмотр музейных коллекций, а также мои собственные наблюдения позволяют утверждать, что достоверные данные о находках представителей Pronjaites на Русской платформе за пределами Московской и Рязанской областей отсутствуют.

Pronjaites yolkinensis Mitta, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1, 2

Название вида по с. Елкино, близ которого расположено типовое местонахождение.

Голотип – ПИН, 3990/488; Московская обл., Воскресенский р-н, карьер № 10 Лопатинского фосфоритного рудника; рязанский ярус, из гальки в подошве зоны Spasskensis.

О п и с а н и е (рис. 3). Материал представлен исключительно фрагмоконами, самый крупный экземпляр достигает 95 мм в диаметре. Раковина уплощенная, с высоким сечением с узкой, но округлой вентральной стороной, с возрастом немного расширяющейся. Почти плоские на ранних стадиях боковые поверхности с возрастом $(\mathcal{J} > 40-50 \text{ мм})$ становятся более выпуклыми. Пупок умеренно узкий, мелкий; пупковая стенка крутая, перегиб округлый.

Скульптура представлена сильными субрадиальными первичными ребрами, около середины боков разделяющимися на три—четыре слабее выраженные и слегка изогнутые вперед ветви. Изгиб вторичных ребер на узкой вентральной стороне выражен слабо.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
856	74	34	19	15.3	0.46	0.26	0.21
3990/488, голотип	64	28	~18	15.6	0.44	0.28	0.24
3990/499	60	27	~16	14	0.45	0.27	0.23

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 5 2021

С р а в н е н и е. От других видов рода хорошо отличается уплощенными оборотами с узкой вентральной стороной, более узким пупком и бо́льшим коэффициентом ветвления ребер на молодых оборотах.

З а м е ч а н и я. Все экземпляры из моей коллекции показывают признаки переотложения. Помимо посредственной сохранности, об этом обычно свидетельствует и матрикс — аммониты представлены черными фосфоритовыми ядрами, обычными для зоны Spasskensis Московской обл., но на одной из боковых сторон часто сохраняются остатки желтовато-серого оолитового песчаника зоны Rjasanensis.

Материал. Пять экз. из типового местонахождения; один экз. из колл. П.А. Герасимова, с. Бол. Свистово, Михайловский р-н Рязанской обл.; все – рязанский ярус, кровля зоны Rjasanensis – подошва зоны Spasskensis.

* * *

В полевых работах на разрезах бассейна р. Оки в Рязанской и Московской обл. в течение нескольких десятилетий принимали участие многие мои друзья и коллеги. Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН РАН). Автор искренне благодарен всем, кто способствовал подготовке этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богословский Н.А. Рязанский горизонт. Фауна, стратиграфические отношения и вероятный возраст этого горизонта // Матер. для геол. России. 1897. Т. 18. С. 1– 148 (отд. отт. 1896).

Герасимов П.А. Меловая система. Нижний отдел // Геология СССР. Т. IV. Центр Европейской части СССР. Геологическое описание. М.: Недра, 1971. С. 425–445.

Ершова Е.С. Некоторые берриасские аммониты острова Шпицберген // Мезозойские отложения Свальбарда. Л.: НИИГА, 1972. С. 82–89.

Игольников А.Е. Новые виды рода Borealites Klimova (Ammonitida, Craspeditidae) из бореального берриаса Сибири // Палеонтол. журн. 2014. № 3. С. 40–48.

Игольников А.Е. Берриасские (рязанские) аммониты (краспедиты и филлоцератиды) севера Восточной Сибири: морфология, систематика и биостратиграфические выводы. Дис. ... канд. геол.-мин. наук. Новосибирск: ИНГГ СО РАН, 2019. 217 с.

Митта В.В. О последовательности комплексов аммонитов в пограничных отложениях юры и мела Московской синеклизы // Палеонтол. журн. 2004. № 5. С. 17–24.

Митта В.В. Новые данные о возрасте подошвы рязанского яруса // Стратигр. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. № 5. С. 51–59.

Митта В.В. Аммонитовые комплексы базальной части рязанского яруса (нижний мел) Центральной России // Стратигр. Геол. корреляция. 2007. Т. 15. № 2. С. 80–92.

Митта В.В. О литостратиграфических подразделениях рязанского яруса центральных районов Русской платформы // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Саратов: СГТУ, 2014. С. 82–91.

Мита В.В. Craspeditidae (Ammonoidea) Русской платформы на рубеже юры и мела. І. Род Praesurites Mesezhnikov et Alekseev // Палеонтол. журн. 2019а. № 5. С. 39–49.

Мита В.В. Craspeditidae (Ammonoidea) Русской платформы на рубеже юры и мела. II. Род Hectoroceras Spath // Палеонтол. журн. 2019б. № 6. С. 44–54.

Митта В.В. О видах-индексах зон стандартной шкалы рязанского яруса Русской платформы // Палеонтол. журн. 2021. № 3. С. 40–48.

Митта В.В., Ша Ингенг. Особенности распространения аммонитов Центральной России на рубеже юры и мела // Палеонтол. журн. 2011. № 4. С. 26–34.

Никитин С.Н. Следы мелового периода в Центральной России // Тр. Геол. ком. 1888. Т. 5. № 2. 205 с.

Сазонова И.Г. Берриасские и нижневаланжинские аммониты Русской платформы // Тр. ВНИГНИ. 1971. Вып. 110. С. 3–110.

Сазонова И.Г. Аммониты пограничных слоев юрской и меловой систем Русской платформы. М.: Недра, 1977. 97 с. (Тр. ВНИГНИ. Вып. 185).

Шульгина Н.И. Обзор аммонитов Бореального пояса // Граница юры и мела и берриасский ярус в Бореальном поясе. Новосибирск: Наука, 1972а. С. 117–137.

Шульгина Н.И. Аммониты севера Средней Сибири // Граница юры и мела и берриасский ярус в Бореальном поясе. Новосибирск: Наука, 19726. С. 137–175.

Шульгина И.И. Бореальные бассейны на рубеже юры и мела. Л.: Недра, 1985. 163 с.

Casey R. The ammonite succession at the Jurassic–Cretaceous boundary in eastern England // The Boreal Lower Cretaceous / Eds. Casey R., Rawson P.F. L., 1973. P. 193–266 (Geol. J. Spec. Iss. № 5).

Donovan D.T. Stratigraphy and ammonite fauna of the Volgian and Berriasian rocks of East Greenland // Medd. Grønland. 1964. V. 154. \mathbb{N} 4. P. 1–34.

Eletzky J.A. Biochronology of the marine boreal latest Jurassic, Berriasian and Valanginian in Canada // The Boreal Lower Cretaceous / Eds. Casey R., Rawson P.F. L., 1973. P. 41–80 (Geol. J. Spec. Iss. № 5).

Klein J. Lower Cretaceous ammonites II. Perisphinctaceae II: Polyptichitidae // Fossilium catalogus I: Animalia. Leiden: Backhuys Publ., 2006. P. 1–186.

Mitta V.V. The Ryazanian (basal Lower Cretaceous) standard zonation: state of knowledge and potential for correlation with the Berriasian primary standard // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2017. V. 286/2. P. 141–157.

Spath L.F. Additional observations on the invertebrates (chiefly ammonites) of the Jurassic and Cretaceous of East Greenland. 1. The Hectoroceras fauna of S.W. Jameson-Land // Medd. Grønland. 1947. V. 132. № 3. P. 1–69.

Surlyk F. The Jurassic-Cretaceous boundary in Jameson Land, East Greenland // The Boreal Lower Cretaceous / Eds. Casey R., Rawson P.F. L., 1973. P. 81–100 (Geol. J. Spec. Iss. № 5).

Wright C.W., Callomon J.H., Howarth M.K. Cretaceous Ammonoidea // Treatise on invertebrate paleontology. Pt. L.

Mollusca 4. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 1996. 362 p.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1, 2. Pronjaites suprasubditus (Bogoslowsky, 1896): 1 – паралектотип ЦНИГР музей № 2/623: 1а – сбоку, 16 – с устья; 2 – лектотип ЦНИГР музей № 5/623: 2а – сбоку, 26 – с вентральной стороны; Рязанская обл., берег р. Оки у дер. Щатрище; рязанский ярус, кровля зоны Surites spasskensis.

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1, 2 Pronjaites yolkinensis sp. nov.: 1 – экз. ПИН, № 3990/490, фрагмокон, сбоку; 2 – голотип ПИН, № 3990/488, фрагмокон: 2а – сбоку, 2б – с устья; Московская обл., Воскресенский р-н, карьер № 10 Лопатинского фосфоритного рудника; рязанский ярус, подошва зоны Spasskensis.

Фиг. 3, 4. Pronjaites suprasubditus (Bogoslowsky, 1896): 3 – экз. ПИН, № 3990/491, сбоку; Рязанская обл., берег р. Оки ниже дер. Никитино; 4 – экз. ПИН, № 3990/495, фрагмокон: 4а – сбоку, 4б – с устья; Московская обл., Лопатинский фосфоритный рудник, карьер № 10; оба – рязанский ярус, кровля зоны Surites spasskensis. Все – сборы автора, 2000 г.

Ammonites of the Ryazanian Stage of the Russian Platform: Genus *Pronjaites* Sasonova

V. V. Mitta^{1,2}

¹Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия ²Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия

The ammonite species *Olcostephanus bidevexus* Bogoslowsky, 1896 and *O. suprasubditus* Bogoslowsky, 1896 established in the Ryazanian horizon [=stage] of the Oka River basin are discussed based on study of their type series and new collections from the type locality. Both species characterize the middle part of the Ryazanian Stage (respectively, the lower and upper parts of the Spasskensis Zone) and are attributed to the genus *Pronjaites* Sasonova, 1971, with the type species *Olcostephanus bidevexus* Bogoslowsky, 1896. The new species *Pronjaites yolkinensis* sp. nov. is described from the uppermost lower Rjasanensis Zone. A single specimen assigned to the genus *Pronjaites* in open nomenclature is reported in the upper part of the Ryazanian Stage, in the Tzikwinianus zone. An updated diagnosis of the genus *Pronjaites* is given.

Keywords: Ammonoidea, Craspeditidae, Tolliinae, Pronjaites, Lower Cretaceous, Ryazanian stage, Russian Platform

УДК 564.53:551.763(470.6)

НОВЫЙ РОД KISLOVODSKOCERAS (AMMONOIDEA: DESMOCERATIDAE) ИЗ СРЕДНЕГО АПТА ОКРЕСТНОСТЕЙ КИСЛОВОДСКА (СЕВЕРНЫЙ КАВКАЗ)

© 2021 г. К.С.Полковой*

Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, Саратов, Россия *e-mail: polkovoykirill@gmail.com Поступила в редакцию 03.09.2020 г.

После доработки 09.12.2020 г. Принята к публикации 10.12.2020 г.

Из среднего апта окрестностей Кисловодска описаны аммониты нового рода Kislovodskoceras gen. nov., с типовым видом K. kislovodskense sp. nov. (сем. Desmoceratidae). Приведены данные об онтогенезе раковины и лопастной линии. Находки нового таксона приурочены к средней части зоны Epicheloniceras subnodosocostatum, для которой уточнено положение ее нижней границы в разрезах окрестностей Кисловодска.

Ключевые слова: аммониты, Desmoceratidae, Kislovodskoceras gen. nov., нижний мел, средний апт, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X21050123

введение

Аммониты семейства Desmoceratidae Zittel, 1895 широко распространены в аптских отложениях Северного Кавказа, о них нередко упоминается в работах, посвященных стратиграфии региона (Ренгартен, 1926; Атлас..., 1949, 1960; Луппов, 1952; Мордвилко, 1960; Друщиц, Михайлова, 1966; Нижний мел..., 1985; Шарикадзе, 2015). Среди представителей этого семейства наиболее часто отмечались находки Zuercherella zuercheri (Jacob). Однако публикации, содержащие описания и изображения аптских десмоцератид, немногочисленны; они, в большинстве, посвящены лишь наиболее распространенным таксонам (Ренгартен, 1926; Рухадзе, 1938; Атлас..., 1949, 1960; Луппов, 1952; Эристави, 1961; Егоян, 1969). Desmoceratidae Северного Кавказа изучены гораздо хуже, чем представители других групп аммоноилей апта.

В зоне Epicheloniceras subnodosocostatum среднего апта окрестностей Кисловодска на Северном Кавказе обнаружены аммониты, принадлежащие к Desmoceratidae, но по своим морфологическим признакам (поперечное сечение оборотов, конфигурация периодических образований раковины, характер скульптуры и ее развития, лопастная линия) отличающиеся от всех известных аптских представителей рассматриваемого семейства, что послужило основанием для выделения новых рода и вида, описания которых приводятся ниже.

СТРАТИГРАФИЯ

Разрез нижнего мела в целом и апта в частности в окрестностях Кисловодска является классическим для Северного Кавказа, он привлекает внимание геологов с середины XIX в. (Мордвилко, 1960). Аптские отложения здесь достигают 300 м по мощности, литологически выдержаны и обладают богатыми комплексами ископаемой фауны, особенно двустворок и аммонитов. Аммоноидеи нижней зоны Epicheloniceras subnodosocostatum среднего апта характеризуются широким спектром таксономического разнообразия, представленным более чем десятью родами (Полковой, 2016; Полковой, Сельцер, 2018). Зона subnodosocostatum изучена автором в четырех обнажениях в окрестностях Кисловодска (рис. 1); по литологическому составу она подразделяется на три пачки (рис. 2). Нижняя (I) представлена алевролитами (в нижней части глинистыми, в верхней - песчаными) с прослоями известковых конкреций. Средняя пачка (II) представлена песчаниками; в их подошве располагается горизонт крупных караваеобразных известковых стяжений, в толще рассеяны многочисленные небольшие конкреции аналогичного состава. Верхняя пачка (III) представлена переслаиванием извест-





Рис. 1. Расположение местонахождений (a – общая схема; δ – детальная карта): 1 – Толстый бугор, 2 – Васюкова гора, 3 – Мыс Верхнего парка, 4 – "Красная гряда".

няков-ракушечников и песчаников-ракушечников (мощностью 0.3–1.0 м) с песчаниками (2–11 м), заключающими редкие известковые конкреции. Общая мощность зоны превышает 70 м.

Нижняя граница зоны subnodosocostatum проводилась стратиграфами ранее в подошве пачки II (Мордвилко, 1960; Друщиц, Михайлова, 1966; Baraboshkin et al., 2003), при этом нижележащие алевролиты пачки I считались не охарактеризованными фауной и условно датировались нижним аптом. Вместе с тем, необходимо отметить, что аптский ярус до 1981 г. подразделялся на два подъяруса, но позже было принято его трехчленное деление; объем и границы прежнего верхнего апта по современным представлениям соответствуют среднему подъярусу (Постановления ..., 1981, 1997; Михайлова и др., 2013). Встреченные в конкрециях в основании ранее считавшейся "немой" пачки I аммониты Epicheloniceras subnodosocostatum (Sinzow) (рис. 3, $a-\partial$), E. orientale (Jacob) (рис. 3, *e*, *ж*) и Е. cf. tschernyschewi (Sinzow) свидетельствуют о присутствии зоны subnodosocostatum, что, по сравнению со стратификацией



Рис. 2. Разрез зоны Epicheloniceras subnodosocostatum среднего апта окрестностей Кисловодска (данные автора). Обозначения: 1 – песчаники, 2 – алевролиты, 3 – глины, 4 – песчаник-ракушечник известковый, 5 – известняк-ракушечник песчаный, 6 – известковые конкреции, 7 – интервал распространения Kislovodskoceras kislovodskense gen. et sp. nov. Сокращения: D. f. – Dufrenoyia furcata, P. m. – Parahoplites melchioris.

предыдущих исследователей, позволяет опустить нижнюю границу зоны (и среднего подъяруса апта) в окрестностях Кисловодска до указанного уровня (рис. 2).

Особенностью распространения Kislovodskoceras kislovodskense gen. et sp. nov. является приуроченность его находок исключительно к пачке II зоны subnodosocostatum в окрестностях Кисловодска (рис. 2). Этот факт может быть использован при детализации местной стратиграфической схемы.

МАТЕРИАЛ

Изученный материал послойно отобран автором в течение полевых сезонов 2009—2020 гг. из четырех местонахождений в окрестностях Кисловодска (рис. 1). Хорошая сохранность аммонитов



Рис. 3. Некоторые аммониты рода Epicheloniceras из нижней части зоны Epicheloniceras subnodosocostatum среднего апта: $a - \partial - E$. subnodosocostatum (Sinzow): $a - e - \Im x_3$. No 14/13355: $a - \cosh y$, $\delta - c$ вентральной стороны, e - c устья; e, $\partial - \Im x_3$. No 15/13355: $e - \cosh y$, $\partial - c$ вентральной стороны; e, $\mathcal{K} - E$. orientale (Jacob), $\Im x_3$. No 16/13355: $e - \cosh y$, $\mathcal{K} - c$ устья; Ставропольский край, окр. Кисловодска, "Красная гряда".

позволила изучить изменения формы раковины, сечения оборотов, скульптуры, а также лопастной линии в онтогенезе, следуя известной методике (Михайлова, 1982, 1983; Шарикадзе, 2015). Начальная камера, форма сечения оборотов и лопастные линии зарисовывались при помощи бинокуляра МБС-10. Коллекция хранится в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР музей), С.-Петербург, под № 13355.

ОБСУЖДЕНИЕ

Представители десмоцератид баррема, апта и альба нередко проявляют значительное морфологическое сходство, что может быть причиной неверных определений не только видов, но и родов, особенно при плохой сохранности материала и без точной стратиграфической привязки. В одних случаях этот факт объяснялся гомеоморфией, например, для Barremites Kilian, 1913 и Beudanticeras Hitzel, 1902 (Casev, 1961, с. 144), в других – происхождением от предполагаемого общего предкового таксона, например, для Zuercherella Casey, 1954 и Pseudohaploceras Hyatt, 1900 (Bogdanova, Hodemaeker, 2004, с. 242). Осложняют данную ситуацию обычно слабая скульптура и ограниченное разнообразие форм раковин у представителей рассматриваемого семейства. Учитывая вышеизложенное, существует необходимость сопоставления нового таксона с некоторыми по разным причинам похожими десмоцератидами.

Среди сопутствующих находкам нового таксона в окрестностях Кисловодска десмоцератид, прежде всего, стоит отметить Zuercherella zuer-

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 5 2021

cheri (Jacob) (табл. IX, фиг. 12–14; см. вклейку). В окрестностях Кисловодска этот вид встречается и выше по разрезу, вплоть до верхов среднего апта, а в целом на Кавказе он также известен из верхнего апта (Егоян, 1969). Раковины этого вида характеризуются субовальным сечением оборотов с закругленной вентральной стороной и обладают пережимами, начинающимися вблизи умбиликального перегиба и хорошо заметными на ядрах, а также слабо различимыми валиками. На поздней стадии появляются тонкие ребра, хорошо трассируемые на относительно крупных раковинах (табл. IX, фиг. 13). У всех изученных экземпляров этого вида наблюдалась симметричная трехраздельная первая умбиликальная лопасть в лопастной линии. Kislovodskoceras представляет иную группу десмоцератид, отличающуюся от Zuercherella zuercheri высокими субтрапецеидальными оборотами со слабоуплощенной и более узкой вентральной стороной, обособленной от боков, более резким перегибом между умбиликальной стенкой и боковой поверхностью, отсутствием валиков и пережимов в приумбиликальной части боковых сторон, а также отчетливых тонких ребер на поздней стадии. В лопастной линии нового таксона трехраздельная первая умбиликальная лопасть асимметрична.

Обращает на себя внимание идентичность формы поперечного сечения оборота на рисунке "Ammonites" impressus d'Orbigny в атласе (d'Orbigny, 1842, табл. 52, фиг. 1–3) таковой у Kislovodskoceras kislovodskense. Однако на значительно позже представленной фотографии того же экземпляра (лектотипа) конфигурация сечения иная: более широкая и низкая, с заметно скругленным вентральным краем (Gauthier et al., 2006, табл. 32, фиг. 1). Судя по всему, рисунок этого аммонита со стороны устья в работе А. д'Орбиньи некорректен. Б. Жоли (в: Gauthier et al., 2006) было обосновано отнесение вида "Ammonites" impressus к роду Zuercherella; исследователем отмечено, что лектотип представлен ядром с гладкой поверхностью без следов орнаментации, за исключением лвух неглубоких концентрических борозд на боковых сторонах, наличие которых, по его мнению, является важнейшим отличительным признаком этого вида (Gauthier et al., 2006, с. 58–59). Таким образом, от Zuercherella impressa (d'Orbigny) новый таксон отличается менее широкими субтрапецеидальными оборотами с более обособленной и уплощенной вентральной стороной, наличием ясно выраженных валиков и пережимов, отсутствием концентрических борозд на боковых сторонах, а также более узким умбиликусом. Отличия в лопастной линии такие же, как и в приведенном выше сравнении с Z. zuercheri.

Из многочисленных представителей рода Веиdanticeras большое сходство с выделенным таксоном проявляет В. revoili (Pervinguière). Прежде всего. Kislovodskoceras kislovodskense отличается от него менее объемлющими оборотами, более широким умбиликусом, более уплошенной, широкой и обособленной от боков вентральной стороной на поздних стадиях. Коллекция автора указанного вида (Pervinguière, 1907) подверглась ревизии Ж.-Л. Латилем (Latil, 2011), который изобразил как оригиналы В. revoili, так и несколько новых топотипов. Все эти экземпляры представлены ядрами со слабыми пережимами на вентральной стороне; боковые стороны практически гладкие. Пережимы на поздних оборотах ядер Kislovodskoceras kislovodskense более глубокие и хорошо выражены не только на вентральной стороне, но и в вентролатеральной области, где наблюдаются также очень слабые ребрышки-складки.

Среди представителей рода Pseudohaploceras (подсемейство Puzosiinae) по субтрапецеидальному поперечному сечению и морфологическим параметрам на средней стадии развития ($\mathcal{I} \sim 30-40$ мм) довольно похожим на новый таксон является P. gerhardti Bogdanova et Hodemaeker. Наш вид отличается от него более продолжительной стадией с подобным сечением, являющейся для него конечной; более уплощенной и обособленной от боков вентральной стороной; наличием валиков и пережимов только на вентральной стороне и в вентролатеральной области, и отсутствием хорошо различимых ребер между ними. Взрослые раковины P. gerhardti имеют бо́льшие размеры, а также иные форму раковины и скульптуру.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

НАДСЕМЕЙСТВО DESMOCERATOIDEA ZITTEL, 1895

СЕМЕЙСТВО DESMOCERATIDAE ZITTEL, 1895 ПОДСЕМЕЙСТВО BEUDANTICERATINAE BREISTROFFER, 1953

Род Kislovodskoceras Polkovoy, gen. nov.

Название родаот г. Кисловодска и keras *греч.* – рог; с.р.

Типовой вид – K. kislovodskense sp. nov.

Диагноз. Раковины 15-40 мм в диаметре, лисковилные, полуинволютные. Обороты средне объемлющие, высокие, субтрапецеидальные, с узкой и слабо уплощенной вентральной стороной, обособленной от боковых сторон. Умбиликус довольно узкий, ступенчатый, с невысокой и крутой умбиликальной стенкой, отделенной от боковой стороны резким перегибом. Раковины несут дугообразные валики, расположенные только на вентральной стороне и в привентральной части латеральных сторон; на ядрах перед ними или после них размещаются пережимы. Скульптура представлена серповидно изогнутыми линиями роста и низкими, расплывчатыми, трудно различимыми ребрышками-складками на боковых сторонах, которые с возрастом сглаживаются и исчезают. Лопастная линия в значительной степени рассеченная, с асимметричной трехраздельной глубокой первой умбиликальной лопастью и провисающей сутуральной лопастью.

Состав. Типовой вид.

Сравнение. От Zuercherella Casey, 1954 (табл. ІХ, фиг. 12-14; см. вклейку) отличается более высокими субтрапецеидальными оборотами со слабо уплощенной вентральной стороной, обособленной от более плоских боков; регулярностью и большей выраженностью валиков и пережимов, занимающих лишь вентральную сторону и привентральную часть латеральных сторон; отсутствием ясных, хорошо различимых тонких ребер; асимметричной трехраздельной первой умбиликальной лопастью в лопастной линии. Также отличительной чертой Kislovodskoceras является более раннее появление валиков с пережимами и ребрышек-складок, с дальнейшим сглаживанием последних. Представители Zuercherella до Д ~ 25-40 мм лишены характерного, исходя из диагноза автора рода (Casey, 1954, с. 112), орнамента тонких ребер, а также зачастую и валиков с пережимами (они появляются на более поздних оборотах); скульптура поверхности раковины представлена линиями и струйками роста (Jacob, Tobler, 1906; Егоян, 1969; Bogdanova, Hoedemaeker, 2004; Атлас..., 2005).

От Beudanticeras Hitzel, 1902 новый род отличается субтрапецеидальным поперечным сечением со слабо уплощенной вентральной стороной, обособленной от боковых сторон; менее объемлющими оборотами и иной конфигурацией вали-



Рис. 4. Начальная камера Kislovodskoceras kislovodskense gen. et sp. nov., экз. № 12/13355 (×30): *а* – сверху, *δ* – со стороны перегородки, *в* – сбоку; Ставропольский край, окр. Кисловодска, Толстый бугор; средний апт, зона Epicheloniceras subnodosocostatum.

ков и пережимов, не простирающихся в приумбиликальную часть боковых сторон и характеризующихся регулярностью и хорошей выраженностью. В последнее время проводилась масштабная ревизия Beudanticeras, принадлежность многих ранее установленных видов к этому роду была подвергнута сомнению, в ряде случаев предложено отнесение их к другим известным родовым таксонам (Riccardi, Medina, 2002). В пересмотренном диагнозе указывается наличие узко закругленной вентральной стороны (Riccardi, Medina, 2002, с. 299), что для Kislovodskoceras не типично.

От Uhligella Jacob, 1907 новый род отличается более высокими субтрапецеидальными оборотами со слабо уплощенным вентральным краем, обособленным от менее выпуклых боковых сторон; регулярностью и хорошей выраженностью валиков и пережимов, не наблюдающихся в приумбиликальной части боковых сторон; отсутствием приумбиликальных вздутий и в целом менее рельефной поверхностью раковин.

Kislovodskoceras kislovodskense Polkovoy, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1-11

Название видаот г. Кисловодска.

Голотип – ЦНИГР музей, № 1/13355; Ставропольский край, окрестности Кисловодска, Мыс Верхнего парка; средний апт, зона Epicheloniceras subnodosocostatum, в 6 м ниже кровли пачки II.

Форма. Начальная камера валикообразная, с размерами: диаметр 0.36 мм, длина 0.47 мм (рис. 4). Поперечное сечение первых двух оборотов изменяется от полулунного до широкого эллипсоидального (рис. 5, *а-в*), раковина эволютная. Позже высота оборота постепенно возрастает, при этом сечение сначала становится округлым, с заметно выпуклыми боками (рис. 5, г, д), затем эллипсоидальным, с последующим уплощением боковых сторон (рис. 5, e, w). К концу четвертого оборота раковина становится полуинволютной (рис. 5, ж). В начале пятого оборота высота начинает преобладать над шириной (рис. 5, 3), вентральная сторона сужается и уплощается. Взрослая раковина мелких или средних размеров (~4.8-6 оборотов и ~15-40 мм в Д), дисковидная,



Рис. 5. Изменение формы поперечного сечения оборотов Kislovodskoceras kislovodskense gen. et sp. nov.: $a-3 - 3\kappa_3$. № 12/13355, $u - 3\kappa_3$. № 13/13355; a - 0.3 оборота (×13), $\delta - 1.2$ оборота (×13), e - 1.7 оборота (×13), e - 2.3 оборота (×9), $\partial - 3.1$ оборота (×6), e - 3.5 оборота (×5), m - 3.9 оборота (×4), 3 - 4.5 оборота (×3); u - 4.9 оборота (×3); Ставропольский край, окр. Кисловодска, Толстый бугор; средний апт, зона Epicheloniceras subnodosocostatum.

полуинволютная. Поперечное сечение оборота высокое, субтрапецеидальное, с плоскими боковыми сторонами, слабо расширяющимися по направлению к умбиликусу, и с узкой, слабо уплощенной вентральной стороной, которая ясно ограничена по краям слегка закругленными вентро-латеральными перегибами (рис. 5, *u*). Умбиликус довольно узкий, умеренно глубокий, ступенчатый, с невысокой и крутой умбиликальной стенкой, отделенной от боковой стороны резким перегибом. Объемлемость средняя: предыдущий оборот перекрывается на половину его высоты последующим.

Раковины несут регулярные широко расставленные валики, которые на ядрах ограничены сзади и/или спереди пережимами. И те, и другие появляются с последней трети четвертого оборота ($\Pi \sim 5$ мм), по мере роста раковины становясь более отчетливыми. Они размещены на вентральном крае и переходят на латеральные стороны, на которых по направлению от вентролатерального перегиба вниз быстро сглаживаются и исчезают, занимая только 1/4-1/3 высоты оборота в привентральной части. Контуры валиков с пережимами повторяют абрисы линий роста. Валики являются самыми высокими образованиями относительно поверхности раковины, особенно на вентральной стороне. У раковин с $\Lambda = 20$ мм и более насчитывается 5-7 валиков на полуоборот.

Устье наблюдалось фрагментарно у двух экземпляров (№№ 5/13355 и 11/13355). Оно сбоку S-образное, с широкой округленной и выпуклой вперед частью, максимально выступающей ниже середины (по направлению к умбиликусу) латеральной стороны, и круто загибающееся назад в нижней (приумбиликальной) четверти боков. Вентральная часть устья параболой слабо выдается вперед. Длина жилой камеры у аммонитов с сохранившимся устьем составляет около 3/4 оборота.

Скульптура. Начальные 3.5 оборота гладкие, покрытые лишь тончайшими линиями роста. Последние позже становятся более грубыми, нередко приобретая вид струек, наклонены в сторону устья, узкие S-образные на боковых сторонах и образующие слабый выступ вперед на вентральной стороне. Со стадии 4.8–5 оборота (Д ~ ~ 15-18 мм) и вплоть до устья линии и струйки роста узко-серповидные. В нижней (приумбиликальной) трети латеральной стороны они прямолинейно направлены от умбиликального края с наклоном вперед, затем отгибаются назад под тупым углом, после чего выше, вплоть до вентролатерального перегиба, образуют неширокий синус, выпуклостью направленный от устья. Пересекая вентральную сторону, линии и струйки образуют выступ вперед в виде притупленной параболы.

На ядрах аммонитов обнаруживается рельеф, который состоит из низких, расплывчатых и слабо различимых ребрышек-складок на боковых сторонах, по форме повторяющих струйки роста и разделенных неглубокими депрессиями. Они появляются у умбиликального перегиба в начале пятого оборота (Д ~ 7 мм) и в течение последую-

щих 0.5-0.7 оборота наиболее заметны в приумбиликальной части латеральной стороны, нивелируясь и изредка расшепляясь по направлению к вентральной стороне, редко расставлены; ширина ребер в приумбиликальной части в два-три раза больше ширины депрессий. Позже ребрышки занимают всю боковую поверхность, расширяются или нередко расщепляются в пределах ее середины на две или три ветви по направлению к вентральному краю, и в целом становятся более узкими и частыми. С этой стадии они расставлены довольно беспорядочно, а толщина ребрышек и разделяющих их промежутков непостоянна. Примерно в начале шестого оборота (Д ~ 18 мм) и до устья ребрышки выражены только в привентральной части боковых сторон, постепенно сглаживаясь с ростом раковины вплоть до полного исчезновения. На вентральном крае подобный рельеф не наблюдается. На поверхности раковины, в отличие от ядер, ребрышки и разделяющие их депрессии заметны очень слабо, особенно на поздних стадиях.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	Ду	В	Ш	Ду/Д	В/Д	Ш/Д	Ш/В
12/13355	3.4	1.1	1.4	1.7	0.32	0.41	0.50	1.21
3.0 оборота								
4.0 оборота	6.9	1.9	3.1	3.1	0.28	0.45	0.45	1.00
4.7 оборота	13.1	2.9	6.4	5.0	0.22	0.49	0.38	0.78
6/13355	15.7	3.1	7.4	5.2	0.20	0.47	0.33	0.70
13/13355	17.2	3.8	8.5	5.4	0.22	0.49	0.31	0.64
9/13355	17.8	3.5	8.8	6.2	0.20	0.49	0.35	0.70
4/13355	18.0	3.5	9.0	6.2	0.19	0.50	0.34	0.69
5/13355	19.6	3.7	9.9	6.2	0.19	0.51	0.32	0.63
3/13355	20.2	4.5	9.4	6.9	0.22	0.47	0.34	0.73
7/13355	21.3	4.4	10.5	6.8	0.21	0.49	0.32	0.65
10/13355	23.5	4.5	12.2	7.6	0.19	0.52	0.32	0.62
Голотип 1/13355	25.2	5.4	12.4	7.8	0.21	0.49	0.31	0.63
8/13355	25.6	5.4	12.6	7.7	0.21	0.49	0.30	0.61
2/13355	38.0	7.6	18.9	11.5	0.20	0.50	0.30	0.61
11/13355	39.3	8.8	19.4	12.4	0.22	0.49	0.32	0.64

Лопастная линия¹ (рис. 6). Просутура трехлопастная, с высоким и умеренно узким вентральным седлом (рис. 6, *a*). Примасутура пятилопастная, с двураздельной вентральной лопа-

¹ При характеристике и индексации элементов лопастной линии принята терминология, изложенная И.А. Михайловой (1972, 1983). Лопасти: V – вентральная, U – первая умбиликальная, U¹ – вторая умбиликальная, I – интернилатеральная, D – дорсальная, S – сутуральная лопасть (серия лопастей, уменьшающихся к шву и возникающих в результате многократного поочередного расчленения интернилатеральной лопасти). В качестве нижних индексов, показывающих деление лопасти, использованы буквенные индексы v и d, указывающие на положение нового элемента (v – более наружное, d – более внутреннее).

стью. Вторая умбиликальная лопасть наиболее мелкая, рассекается швом посередине (рис. 6, δ). На пятой линии она смешается на боковую сторону (рис. 6, в). На стадии 1.2 оборота интернилатеральная лопасть несколько расширяется (рис. 6, г), и примерно в середине второго оборота она почти симметрично делится: $I \rightarrow I_{\nu}I_{d}$ (рис. 6, ∂). В начале третьего оборота обособляются ветви интернилатеральной лопасти: внутренняя смещается к дорсальной, внешняя, углубляясь, – к умбиликальному шву; также расширяется седло U^{1}/I_{v} (рис. 6, *e*). В интервале 1.7–2.7 оборота асимметрично подразделяется на три ветви первая умбиликальная лопасть, сначала расширяясь и углубляясь (рис. 6, $\partial - \omega$). На стадии 2.7 оборота внешняя из образованных лопастей также претерпевает деление: $I_v \to I_{vv}I_{vd}$ (рис. 6, \mathcal{M}). В дальнейшем в результате аналогичного многократного последовательного расчленения расположенных в пришовной зоне новообразованных ветвей интернилатеральной лопасти формируется провисающая сутуральная лопасть (рис. 6, 3-м). В общей сложности на протяжении наблюдавшихся 4.5 оборотов происходит шесть делений интернилатеральной лопасти, вследствие чего возникают семь новых лопастей. На стадии 4.5 оборота лопастная линия в значительной степени рассеченная, с асимметричной трехраздельной глубокой первой умбиликальной лопастью и глубокой дорсальной (рис. 6, м). Формула лопастной линии представляется в виде (полужирным выделены лопасти, претерпевающие деление):

$$\begin{split} & \mathsf{VUU^1}: \mathbf{ID} \to \mathsf{VUU^1}: \mathbf{I_v} I_d D \to \mathsf{VUU^1} I_{vv}: \mathbf{I_{vd}} I_d D \to \\ \to & \mathsf{VUU^1} I_{vv} \mathbf{I_{vdd}}: I_{vdd} I_d D \to \mathsf{VUU^1} I_{vv} \mathbf{I_{vdvd}}: I_{vdvd} I_{vdd} I_d D \to \\ \to & \mathsf{VUU^1} I_{vv} I_{vdvvv}: \mathbf{I_{vdvvd}} I_{vdvd} I_{vdd} I_d D \to \\ \to & \mathsf{VUU^1} I_{vv} I_{vdvvv}: I_{vdvvdd}: I_{vdvd} I_{vdd} I_{d} D. \end{split}$$

К настоящему времени лишь у немногих видов Desmoceratidae изучено изменение лопастной линии в онтогенезе, причем среди них нет ни одного представителя Beudanticeratinae. Среди аптских представителей семейства лопастная линия исследована только у Pseudohaploceras douvillei (Fallot) (Шарикадзе, 2015)², среди альбских – у Puzosia mayoriana (Orbigny) (Михайлова, 1983); оба аммонита относят к подсемейству Puzosiinae. Характер последовательности появления, места



Рис. 6. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины Kislovodskoceras kislovodskense gen. et sp. nov.: $a-n - \Im \kappa 3$. № 12/13355, $m - \Im \kappa 3$. № 13/13355: a-e - первая, вторая и пятая линии (×64), <math>e - 1.2 оборота (×64), $\partial - 1.7$ оборота (×52), e - 2.3 оборота (×29), m - 2.7 оборота (×26), 3 - 2.9 оборота (×22), u - 3.4 оборота (×17), $\kappa - 3.7$ оборота (×13), n - начало 5-го оборота (×11); m - 4.7 оборота (×6); Ставропольский край, окр. Кисловодска, Толстый бугор; средний апт, зона Еріcheloniceras subnodosocostatum.

заложения новых элементов и их рассеченности в линиях этих таксонов во многом идентичен таковому у Kislovodskoceras kislovodskense. Он также

² М.З. Шарикадзе (2015) иначе интерпретирует усложнение лопастной линии в онтогенезе, как указанного вида, так и у представителей Desmoceratidae в целом. Он полагает, что лопасти, появляющиеся в пришовной части в результате второго и последующих делений, во всех случаях следует трактовать и индексировать как образующиеся из седла, примыкающего с внешней стороны к лопасти І. Однако большинство исследователей считает, что появление новых лопастей в зоне шва у десмоцератид происходит за счет полного разделения только интернилатеральной лопасти – они индексируются нижними индексами при I (Михайлова, 1983; Безносов, Михайлова, 1991).

протекает с первым симметричным делением интернилатеральной лопасти и с образованием за счет дальнейшего ее расчленения провисающей сутуральной лопасти. Изменение лопастной линии в онтогенезе нового вида отличается от такового у вышеуказанных формированием асимметричной трехраздельной первой умбиликальной лопасти и несколько более поздним первым делением интернилатеральной лопасти.

Материал. Кроме голотипа, 20 экз. из среднего апта окрестностей Кисловодска (зона Epicheloniceras subnodosocostatum).

* * *

Автор признателен Т.Б. Леоновой, В.В. Митта (ПИН РАН), Е.Ю. Барабошкину (МГУ) за просмотр рукописи и сделанные критические замечания, которые помогли значительно улучшить качество статьи; Е.М. Первушову, В.Б. Сельцеру и Д.А. Шелепову (СГУ) за помощь в техническом обеспечении работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М.: Гостоптехиздат, 1960. 702 с.

Атлас раннемеловой фауны Грузии. Тбилиси, 2005. 788 с. (Тр. Геол. ин-та АН Грузии. Нов. сер. Вып. 120).

Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. 10. Нижний отдел меловой системы. М.: Госгеолиздат, 1949. 328 с.

Безносов Н.В., Михайлова И.А. Высшие таксоны юрских и меловых Ammonitida // Палеонтол. журн. 1991. № 4. С. 3–18.

Друщиц В.В., Михайлова И.А. Биостратиграфия нижнего мела Северного Кавказа. М.: МГУ, 1966. 189 с.

Егоян В.Л. Аммониты из клансейских слоев Западного Кавказа // Геология и нефтегазоносность Западного Кавказа и Западного Предкавказья. М.: Недра, 1969. С. 126–188 (Тр. Краснодарского фил-ла ВНИИНефть. Вып. 19).

Луппов Н.П. Нижнемеловые отложения Северо-Западного Кавказа и их фауна. Л.–М.: Гостоптехиздат, 1952. 270 с. (Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. Вып. 65).

Михайлова И.А. О малоизвестном роде аммонитов из клансейского горизонта (нижний мел) // Палеонтол. журн. 1972. № 3. С. 78–86.

Михайлова И.А. Методика онтогенетического изучения аммоноидей // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1982. Т. 57. № 3. С. 107–113.

Михайлова И.А. Система и филогения меловых аммоноидей. М.: Наука, 1983. 280 с.

Михайлова И.А., Богданова Т.Н., Барабошкин Е.Ю. Аптский ярус (подъярусное и зональное деление, границы ярусов и подъярусов) // Общая стратиграфическая шкала России: состояние и проблемы обустройства. Матер. Всеросс. совещ. (23–25 мая 2013 г., Москва). М.: ГИН РАН, 2013. С. 304–306. *Мордвилко Т.А.* Нижнемеловые отложения Северного Кавказа и Предкавказья. Часть 1. М.–Л.: АН СССР, 1960. 239 с.

Нижний мел юга СССР. М.: Наука, 1985. 224 с.

Полковой К.С. Аммоноидеи нижней зоны среднего апта окрестностей г. Кисловодска // Проблемы геологии и освоения недр. Тр. XX междунар. симп. им. акад. М.А. Усова студентов и молодых ученых. Т. І. Томск: ТПУ, 2016. С. 78–80.

Полковой К.С., Сельцер В.Б. О первой находке представителя рода Helicancyloceras Klinger et Kennedy, 1977 (Ammonoidea) в среднем апте Кавказа // Фундаментальная и прикладная палеонтология. Матер. LXIV сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2018. С. 92–94.

Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 19. Л.: ВСЕГЕИ, 1981. 89 с.

Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 29. СПб.: ВСЕГЕИ, 1997. 35 с.

Ренгартен В.П. Фауна меловых отложений Ассинско-Камбилеевского района // Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1926. Вып. 147. 132 с.

Рухадзе И.М. Аптские аммониты Северного Кавказа // Бюлл. Геол. ин-та Грузии. 1938. Т. 4. Вып. 2. С. 113–209.

Шарикадзе М.З. Аптские аммониты Кавказа. Тбилиси: Универсал, 2015. 321 с.

Эристави М.С. Аммониты апта и альба Северного Кавказа // Тр. Геол. ин-та АН Груз. ССР. Сер. геол. 1961. Т. 12(17). С. 41–77.

Baraboshkin E.Yu., Alekseev A.S., Kopaevich L.F. Cretaceous paleogeography of the North-Eastern Peri-Tethys // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2003. V. 196. P. 177–208.

Bogdanova T.N., Hoedemaeker P.J. Barremian-Early Albian Deshayesitidae, Oppeliidae, Desmoceratidae and Silesitidae of Colombia // Scripta Geol. 2004. V. 128. P. 183–312.

Casey R. New genera and subgenera of Lower Cretaceous ammonites // J. Wash. Acad. Sci. 1954. V. 44. № 4. P. 106–115.

Casey R. A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand. Pt III // Monogr. Palaeontogr. Soc. 1961. P. 119–216.

Gauthier H., Busnardo R., Combemorel R. et al. Révision critique de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny. V. IV. Céphalopodes crétacés. Premiere Partie. Leiden: Backhuys Publ., 2006. 292 p.

Jacob C., Tobler A. Étude stratigraphique et paléontologique du Gault de la Vallée de la Engelberger Aa (Alpes calcaires suisses, environs du Lac des Quatre Cantons) // Mém. Soc. Paléontol. Suisse. 1906. V. 33. 26 p.

Latil J.-L. Early Albian ammonites from Central Tunisia and adjacent areas of Algeria // Rev. Paléobiol. 2011. V. 30. \mathbb{N} 1. P. 321–429.

Orbigny A. d'. Paléontologie française. Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusqes et rayonnés fossiles de France. Terrains crétacés. T. 1. Céphalopodes. P.: Masson, 1840–1842. 662 p.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 5 2021

Pervinquière L. Études de paléontologie tunisienne. I. Céphalopodes des terrains secondaires // Mém. Carte Géol. Tunisie. 1907. 438 p.

Riccardi A.C., Medina F.A. The Beudanticeratinae and Cleoniceratinae (Ammonitida) from the Lower Albian of Patagonia // Rev. Paléobiol. 2002. V. 21. № 1. P. 291–351.

Объяснение к таблице ІХ

Фиг. 1–11. Kislovodskoceras kislovodskense gen. et sp. nov.: 1 – экз. № 2/13355: 1а – сбоку, 1б – с вентро-латерального перегиба, 1в – с вентральной стороны, 1г – с устья; 2 – экз. № 7/13355: 2а – сбоку, 2б – с вентральной стороны, 2в – с устья; 3 – экз. № 11/13355, сбоку; 4 – голотип № 1/13355: 4а – сбоку, 4б – с вентро-латерального перегиба, 4в – с вентральной стороны, 4г – с устья; 5 – экз. № 4/13355: 5а – сбоку, 5б – с вентральной стороны, 5в – с устья; 6 – экз. № 6/13355: 6а – сбоку, 6б – с вентральной стороны, 6в – с устья; 7 – экз. № 9/13355: 7а – сбоку, 7б – с вентральной стороны, 7в – с устья; 8 – экз. № 10/13355: 8а – сбоку, 8б – с вентральной стороны, 8в – с устья; 9 – экз. № 3/13355: 9а – сбоку, 9б – с вентральной стороны, 9в – с устья; 10 – экз. № 8/13355: 10а – сбоку, 10б – с вентральной стороны, 10в – с устья; 11 – экз. № 5/13355: 11а – сбоку, 116 – с устья.

Фиг. 12–14. Zuercherella zuercheri (Jacob): 12 – экз. № 17/13355: 12а – сбоку, 12б – с вентральной стороны, 12в – с устья; 13 – экз. № 18/13355: 13а – сбоку, 13б – с вентральной стороны, 13в – с устья; 14 – экз. № 19/13355: 14а – сбоку, 14б – с вентральной стороны, 14в – с устья.

Все – Ставропольский край, окрестности Кисловодска: 1, 2, 5, 6, 9–11, 13 – Толстый бугор; 3, 4 – Мыс Верхнего парка; 7, 12, 14 – Васюкова гора; 8 – "Красная гряда"; средний апт, зона Epicheloniceras subnodosocostatum. Звездочкой отмечено начало жилой камеры.

A New Genus *Kislovodskoceras* (Desmoceratidae, Ammonoidea) from the Middle Aptian of the Vicinity of Kislovodsk (Northern Caucasus)

K. S. Polkovoy

Chernyshevsky Saratov State University, Saratov, Russia

Ammonites of a new genus, *Kislovodskoceras* gen. nov., with the type species *K. kislovodskense* sp. nov. (fam. Desmoceratidae), are described from the Middle Aptian of the vicinity of Kislovodsk city. Shell and sutural ontogeny are discussed. Findings of the new taxon are confined to the middle part of the Epicheloniceras sub-nodosocostatum Zone, for which the position of its lower boundary in sections of the vicinity of Kislovodsk is revised.

Keywords: ammonites, Desmoceratidae, Kislovodskoceras gen. nov., Lower Cretaceous, Middle Aptian, Northern Caucasus

УДК 564.7

БИМИНЕРАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ ACOSCINOPLEURA CRASSA (BRYOZOA, CHEILOSTOMATA) ИЗ МААСТРИХТА ГЕРМАНИИ, ВЫЯВЛЕННЫЙ С ПОМОЩЬЮ РЕНТГЕНОВСКОЙ МИКРОТОМОГРАФИИ

© 2021 г. А. В. Пахневич^{а, b, *}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия ^bОбъединенный институт ядерных исследований, Дубна, Россия *e-mail: alvpb@mail.ru Поступила в редакцию 20.07.2020 г. После доработки 12.08.2020 г. Принята к публикации 20.08.2020 г.

С помощью рентгеновской компьютерной микротомографии у мшанок Acoscinopleura crassa Koromyslova, Martha et Pakhnevich, 2018 (отряд Cheilostomata) из маастрихта Германии обнаружено биминеральное строение стенок зооидов. Одна часть стенки предположительно была кальцитовой, другая – арагонитовой. В одном из минералов стенок присутствует элемент(ы) с большим атомным номером, что повлияло на контрастность слоев стенок скелета. Это произошло в результате либо замещения одного из исходных минералов каким-то контрастным минералом, либо накопления элементов-примесей. Подобный процесс мог происходить как прижизненно, так и посмертно. Выявлено, что биминеральный скелет у хейлостомных мшанок появился уже в маастрихте в высокоширотных морях.

Ключевые слова: Bryozoa, Acoscinopleura crassa, маастрихт, биминеральный скелет, рентгеновская компьютерная микротомография

DOI: 10.31857/S0031031X21050111

введение

Минералы карбоната кальция являются одними из самых часто встречаемых в природе скелетных минералов. В основном, это кальцит и арагонит. Они обнаружены в скелетах таких современных и ископаемых организмов, как красные и зеленые водоросли, саркодовые, губки, книдарии, кольчатые черви, ракообразные, а также в скелетах большинства моллюсков, мшанок, брахиопод, иглокожих, хордовых (Lowenstam, 1981). У некоторых организмов скелет биминеральный и состоит из кальцита и арагонита. Например, у некоторых моллюсков в состав раковины, помимо кальцитового слоя (слоев), входит еще и арагонитовый перламутровый слой, который отличается по микроструктуре (Nakamura et al., 2014) и кристаллографической текстуре (Nikolaev et al., 2019).

Арагонитовые и биминеральные скелеты более характерны для животных, обитавших в низких широтах. Формирование кальцитовых (в том числе с высоким содержанием магния) и арагонитовых скелетов связано с температурными условиями обитания. Встречаемость арагонита в минеральных скелетах возрастает с увеличением температуры вод. В низких широтах увеличивается и содержание Mg в скелетах.

Минеральный скелет мшанок преимущественно состоит из кальцита. У мшанок отряда Cvclostomata это единственный скелетообразующий минерал (Kuklinski, Taylor, 2009). Только представители отряда Cheilostomata обладают кальцитовым, арагонитовым и биминеральным скелетом (Taylor et al., 2009; Benedix et al., 2014). П. Тэйлором с соавт. (Taylor et al., 2009) были описаны эволюционные направления, выявленные в минерализации скелета хейлостомных мшанок, связанные с появлением арагонитовых биминеральных скелетов, соотношением И Са/Мд и изменением содержания магнезиального кальцита. Авторами (Taylor et al., 2009) сделано предположение. ЧТО первые хейлостомные мшанки с арагонитовым скелетом появились в маастрихте. Соотношение кальцита и арагонита в скелетах мшанок может быть очень разным: от почти равного до преобладания одного из двух минералов на 70–90%. Есть виды с биминеральным скелетом, у которых содержание кальцита

исчисляется первыми процентами, а остальной карбонат кальция представлен арагонитом (Weinert, Smith, 2008). Мономинеральные (как кальцитовые, так и арагонитовые) и биминеральные скелеты встречаются в пределах одного семейства и даже рода (Rucker, Carver, 1969, табл. 1), например, у видов рода Metrarabdotos Canu, 1914 есть как кальцитовые, так и биминеральные скелеты. Различие в минеральном составе у разных особей одного вида встречается редко, например, это было выявлено у эоцен-олигоценового вида Oligotresium vicksburgensis (Conrad, 1847) (Taylor et al., 2014), голоценового вида Celleporaria vagans (Busk, 1881) (Rucker, Carver, 1969) и современного Odontionella cyclops (Busk, 1854) (Smith, Girvan, 2010). У современных мшанок соотношение кальцита и арагонита в скелете зависит от условий обитания (Steger, Smith, 2005; Loxton et al., 2014) и индивидуального возраста колоний. Содержание арагонита в скелетных стенках зооидов с возрастом увеличивается (Smith, Girvan, 2010). Соотношение кальцита и арагонита меняется также в зависимости от сезона роста, что может быть марклиматических условий прошлого кером (Lombardi et al., 2008). В глобальным масштабе, минеральный состав скелета мшанок чувствителен к климатическим изменениям, например, к понижению уровня рН и к потеплению климата, что также важно для палеореконструкций климата (Lombardi et al., 2014). В ископаемом состоянии соотношение кальцита и арагонита в скелете мшанок и других беспозвоночных может меняться за счет диагенетических преобразований – перекристаллизации арагонита в кальцит (Sandberg, 1975; Di Martino et al., 2016). Среди мшанок преобладают кальцитовые скелеты, тогда как арагонитовые и биминеральные, в настоящее время и ранее, встречаются реже (Rucker, Carver, 1969; Taylor et al., 2014).

Как исключение известны колонии ордовикских мшанок нескольких видов из отрядов Тгероstomata и единично Cryptostomata, в скелетных стенках зооидов которых обнаружен фосфатный минерал даллит (карбонат-гидроксилапатит; Флейшер, 1990), однако он содержит значительное количество карбоната кальция (Lowenstam, 1981; Conti, Serpagli, 1988).

Минеральный скелет мшанок традиционно изучается, помимо цифровых бинокулярных микроскопов, с помощью методов рентгеновской порошковой дифракции (XRD), лазерной рамановской спектроскопии, сканирующей электронной микроскопии, в том числе с полевой эмиссией (FE-SEM), микрозондового анализа, дифракции обратно рассеянных электронов (EBSD) (Taylor et al., 2009; Benedix et al., 2014). Контрастность между основными минералами их биминерального скелета изучалась нами и с помощью рентгеновской микротомографии. Кристаллы кальцита и арагонита, исследованные на микротомографе Skyscan 1172 при напряжении 100 kV и силе тока 100mA, оказались неконтрастны (Пахневич, 2009). При исследовании современной хейлостомной мшанки Anoteropora latirostris Silén, 1947 из Аденского залива с глубин 35-45 и 70 м (Jacob et al., 2019) в скелете были обнаружены оба этих минерала. Выявлено это было с помощью нескольких методов, в том числе и с помошью рентгеновской микротомографии. Контрастность достигнута при использовании высокого напряжения 120 kV и сниженной силе тока до 80 mA на аппарате GE Phoenix Nanotom M. При этом в скелете преобладал арагонит.

В настоящее время рентгеновская компьютерная микротомография является одним из методов изучения минерализации скелетов, фоссилизации и вторичного замещения минералами (Пахневич, 2009; Pakhnevich, 2010; Lee et al., 2017). Хотя с ее помощью нельзя точно определить минеральный состав скелета. но можно косвенно предположить наличие тех или иных минералов, выявляя контрастные минералы, которые отличаются по элементному составу, плотности, а как результат, и по контрастности от исходных скелетных минералов, и наблюдать их положение в скелете. В некоторых случаях этот процесс замещения хорошо выявляется визуально, но это происходит далеко не всегда. Когда пирит замещает стенку карбонатной раковины, это хорошо регистрируется визуально. Но если замещающий минерал имеет те же цвет, блеск, прозрачность, что и минерал скелета, определить замещение не всегла удается без микроскопического исследования. Томографические методы помогают увидеть особенности сохранности ископаемого объекта, которые не всегда можно обнаружить традиционными визуальными способами. В рентгеновском излучении исследователю представляется иная картина строения фоссилии или вмещающей ее породы.

Цель настоящего исследования: описать особенности минерализации стенки зооидов колоний меловых мшанок Acoscinopleura crassa Koromyslova, Martha et Pakhnevich, 2018 и выявить, происходил ли процесс образования псевдоморфозы по прижизненным минеральным слоям скелета, или же замещение происходило случайным образом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Колонии исследованных мшанок хранятся в Зенкенбергском обществе исследований природы (Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung), Франкфурт на Майне, Германия (коллекция Э. Фойгта), и происходят из нижнего маастрихта, Рюген, Германия (паратип SMF, № 29951), и верхнего маастрихта, Хеммор, Германия (голотип SMF, № 29950). Эти экземпляры, наряду с другими колониями мшанок из коллекции Фойгта, томографировались в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) на рентгеновском компьютерном микротомографе Skyscan 1172. Параметры томографии: напряжение 100 кВ и сила тока 100 мА, разрешение 4–5 мкм, угол вращения 0.7°, вращение производилось на 180°, фильтр Al (1 мм). Объекты изучались в поперечных, сагиттальных и коронарных виртуальных срезах, которые были построены с помощью программ NRecon 1.7.1.0 и Data Viewer 1.5.2.4. Замеры производились с помощью программы TView.

В качестве дополнительного материала для сравнения полученных результатов микротомографии мшанок использовались результаты микротомографии следующих объектов. 1) Кристалл кальцита из местонахождения у пос. Тура (Красноярский край). 2) Кристалл арагонита, замещенный самородной медью, местонахождение Корокоро, Боливия. 3) Образец манганокальцита из местонахождения Хуанзала, Перу. 4) Кораллругоза, найденный в отложениях нижнего карбона, серпуховского яруса, стешевского горизонта, Кураковский карьер Тульской обл. 5) Пиритизированная офиура Furcaster palaeozoicus Stürtz, 1886 из нижнего девона Германии (Бунденбах). 6) Пиритизированная раковина аммонита из верхней юры Московской области. 7) Пиритизированная раковина брахиоподы Paraspirifer bownockeri (Stewart, 1927) из среднего девона Кремниевой формации, штат Огайо, США. 8) Раковины двустворчатого и брюхоногого моллюсков из юрских отложений Московской обл. (последний также изображен в: Pakhnevich, 2010, табл. 7, фиг. 6). 9) Брюшная створка раковины брахиоподы Choristites sp. из среднего карбона Домодедовского карьера, Московская обл. 10) Раковина брахиоподы Paryphorhynchus celak Nalivkin, 1937 (паратип ЦНИГР музей, № 287/4261), верхний девон, верхний фамен, сульциферовые слои Северо-Восточного Казахстана (Средне-Чидертинский р-н, р. Челак-карасу).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследованные экземпляры ранее относились к виду Acoscinopleura fallax Voigt, 1956, затем были описаны (Koromyslova et al., 2018) как новый вид Acoscinopleura crassa. В результате микротомографического изучения голотипа и паратипа A. crassa было выявлено много контрастных участков, неравномерно распределенных по скелету колонии. Несмотря на то, что контрастные участки хорошо видны на изображениях (Koromyslova et al., 2018, рис. 7, b, d, f), эта особенность не была отмечена при описании A. crassa.

При детальном исследовании микротомографических срезов колоний А. crassa установлено, что обычно контрастные участки оконтуривают полость зооидов, охватывая внутреннюю поверхность криптоцисты и латеральные, реже базальные, стенки (табл. Х, фиг. 1а, 1б, 1г–1е, 2в, 2д, 2ж, 2и; см. вклейку). Толщина контрастного слоя внутренней поверхности криптоцисты до 0.1 мм (табл. Х, фиг. 1а, 1б, 2а, 2б), реже контрастные участки наблюдались на поверхности криптоцисты и имеют толщину около 0.04 мм (табл. Х, фиг. 1в, 2а, 2з). Толщина контрастного слоя в латеральной стенке зооидов 0.02-0.05 мм (табл. Х, фиг. 1а, 1б, 2а, 2б). Самая незначительная толщина этого слоя в базальной стенке - 0.02 мм (табл. Х, фиг. 1г). Контрастное вещество охватывает септулы (табл. Х, фиг. 16, 1д, 2г, 2е, 2ж). У голотипа сильное утолшение контрастного слоя, до 0.1 мм, наблюдается в проксимальной части зооидов, увеличиваясь до 0.02-0.14 мм ближе к проксимальной септуле (табл. Х, фиг. 1г). Вокруг латеральных и дистальных септул толщина контрастного слоя варьирует от 0.02 до 0.14 мм (табл. Х, фиг. 16, 1д). Вокруг базальных септул контрастный слой имеет толщину 0.02 мм (табл. Х, фиг. 1е).

Утолщение в проксимальной части зооидов обнаружено у паратипа; оно достигает 0.08 мм (табл. Х, фиг. 2в). Контрастный слой, оконтуривающий полость зооидов, примерно такой же по толщине, как у голотипа, и равен 0.02–0.04 мм (табл. Х, фиг. 2ж, 2и). На поверхности криптоцисты контрастный слой толще, чем у голотипа, и равен 0.05–0.07 мм (табл. Х, фиг. 2а, 2з). В базальной стенке этот слой не просматривается (табл. Х, фиг. 2в–2з). Вокруг дистальных и латеральных септул толщина контрастного слоя достигает 0.04–0.07 мм (табл. Х, фиг. 26, 2г, 2е, 2ж).

ОБСУЖДЕНИЕ

Возможны две интерпретации появления контрастного слоя. Первый вариант – артефакт, образовавшийся в результате микротомографии. Иногда по краям объектов образуется контурный артефакт на границе раздела образец/воздух, который выглядит как тонкий контрастный слой по краю образца, как это наблюдалось у четырехлучевого коралла из нижнего карбона Тульской обл. (рис. 1). Чаще всего он появляется на виртуальных срезах на нижнем крае объекта при вращении объекта на 180°. Круговой артефакт может образоваться при вращении образца на 360°. Однако этому контрастному слою не соответствует никакая примесь в минеральном веществе или минеральное замещение. Причина возникновения артефакта – нарушение настроек оборудования. В нашем случае контрастный слой в скелете мшанок не является артефактом, т.к. он толще, чем упомянутый артефакт, неравномерно распределен, его толщина варьирует, особенно силь-



Рис. 1. Виртуальный поперечный срез четырехлучевого коралла, экз. ПИН, № 5796/1, светлая кайма внизу — контурный артефакт томографии; Тульская обл., Кураковский карьер; нижний карбон, серпуховский ярус, стешевский горизонт. Масштабная линейка 1 мм.

но вокруг септул. Вращение образца производилось на 180°, поэтому круговой артефакт вокруг круглых структур, в данном случае септул, образоваться не мог. Есть участки колонии, где этот слой не просматривается. Одновременно с этими экземплярами было томографировано еще 32 экз. мшанок других видов, но ни у одного из них подобных особенностей не отмечено (за исключением двух, о которых будет сказано особо), тогда как контрастный слой был найден в образцах одного и того же вида. В отличие от артефакта, контрастность этого слоя не очень сильная, иногда он определяется нечетко. В целом, из 110 экз. мшанок, которые изучались на микротомографе в ПИН РАН, только у этих двух обнаружилась подобная особенность.

Второй вариант интерпретации появления контрастного слоя в скелете мшанок – биминеральный скелет, хотя для Acoscinopleura Voigt, 1956 подобный факт ранее не указывался. Увеличение контрастности может быть связано с появлением в стенке зооидов колонии контрастной примеси или другого минерала, который контрастен с кальцитом (или арагонитом – при данных параметрах томографии это не так важно, поскольку между собой эти минералы неконтрастны). Скорее всего, скелетное вещество частично замещено минералом, содержащим элемент с большим атомным номером, начиная с 21 (Sc), как это было показано в экспериментальных исследованиях (Пахневич, 2009, 2013). Замещение кальцита или арагонита высококонтрастными минералами известно в минералогии (рис. 2, *a*) и палеонтологии. Причем высококонтрастным по отношению к арагониту и кальциту может быть как минерал, содержащий значительную массовую долю элементов с большим атомным номером, так и наоборот – минерал с элементами с малым атомным номером; например, высокая контрастность есть у кальцита (CaCO₃) и марказита (FeS_2) , а также у кальцита и кварца (SiO_2) . Часто встречаются биоморфозы пирита по кальциту в раковинах аммонитов, брахиопод, двустворчатых моллюсков, скелетах морских лилий, офиур (рис. 3), морских ежей. Пирит может замещать всю раковину (рис. 4, а) или ее фрагменты, а также вместе с раковиной и вмещающую породу (рис. 4, $\delta - \epsilon$). Он способствует появлению хорошей контрастности, если замещает не только саму раковину, но и породу внутри нее (рис. 4, ϵ), или если вырастает в виде корки по внутренней поверхности раковины (рис. 4, ∂). Окремнение также может быть полным или частичным. На



Рис. 2. Контрастность минералов на виртуальных срезах, колл. автора: *a* – арагонит, замещенный самородной медью (медь светло-серого цвета); местонахождение Корокоро, Боливия; *б* – манганокальцит (м) и кальцит (к); мангано-кальцит – местонахождение Уанзала, Перу; кальцит – местонахождение у пос. Тура, Красноярский край. Масштабная линейка 1 мм.



Рис. 3. Пиритизированная офиура Furcaster palaeozoicus Stürtz, 1886, колл. автора; Германия, Бунденбах; нижний девон. Масштабная линейка 1 см.

примере раковины брахиоподы Choristites sp. хорошо видно, что оксид кремния не избирательно замещает только часть кальцитовых микроструктур (рис. 4, e, w). В некоторых случаях окремнение происходит по поверхностным слоям раковины (рис. 4, е, ж). Эти биоморфозы происходят посмертно и не отражают какой-либо закономерности в минеральном составе и структуре раковин. Хотя известны случаи, когда минералы частично замещают раковины еще при жизни орга-Описаны двустворчатые моллюски низма. Mercenaria mercenaria (L., 1758) и Geukensia demissa (Dillwyn, 1817) из прибрежных болотистых отложений штата Джорджия (США), у которых пирит замещал арагонитовую раковину моллюска в прижизненном состоянии. Замещение происходило в наружном слое раковины, по трещинам, ямкам, органическому веществу (Clark, Lutz, 1980).

В нашем случае увеличение контрастности произошло за счет минерализации одного из слоев стенок зооидов колонии высококонтрастным минералом, содержащим тяжелый элемент(ы) с большим атомным номером. Поэтому замещенный слой на виртуальных срезах выглядит светлее остального вещества. Необычно не наличие биминерального состава скелетных стенок зооидов колонии, а присутствие контрастного слоя. В скелете колоний мшанок может быть и кальцит, и арагонит. При использованных параметрах микротомографии (напряжение 100 кВ и сила тока 100 мА) кальцит и арагонит будут неконтрастны, различить их будет невозможно. Присутствие иного прижизненного минерала с тяжелыми эле-

ментами в скелетных стенках зооидов сомнительно. Минеральный скелет с тяжелыми элементами, стронцием и барием, известен только у некоторых простейших и водорослей (Lowenstam, 1981). С минералами карбоната кальция часто ассоциируются такие элементы, как Mg, Sr, Ba, Pb, Zn, Co, Na, U, Fe, Mn, Cu (Мак-Коли, 1985; Фейцер, 1987). В кристаллическую решетку карбонатов кальция могут встраиваться как легкие (напр., Mg) так и тяжелые (напр., Sr, Ba) элементы, принадлежащие триаде железа (Fe, Co) и образующие другие минералы-карбонаты или разновидности кальцита, например, доломит ($CaMg(CO_3)_2$), стронциокальцит (кальцит с содержанием стронция), баритокальцит $(BaCa(CO_3)_2)$, анкерит $(Ca(Fe^{2+},Mg,Mn)(CO_3)_2)$, манганокальцит (CaMn(CO₃)₂), кобальтокальцит (кобальтосодержащий кальцит) (Флейшер, 1990; Кривовичев, 2008), что повлияет на контрастность двух карбонатов: с примесью или без нее. Содержание стронция в арагоните может достигать 5.6% (Бетехтин, 2010). У современных мшанок концентрация Sr в кальците составляет около 0.2 мол. %, а в арагоните – до 0.9 мол. % (Benedix et al., 2013). В кальците строматолита, сформировавшегося в результате жизнедеятельности бактериальных сообществ, также выявляется примесь стронция, что повлияло на контрастность слоев, где он содержался (Пахневич и др., 2019, рис. 2). То есть, в одной из полиморф карбоната кальция, который составлял скелет колонии мшанки, могла быть значительная примесь, которая повлияла на контрастность. Экспериментально установлено, что изменение контрастности двух полиморф карбоната кальция происходит при содержании около 12% элементов-примесей с большим атомным номером (Пахневич, Зайцева, 2014; контрастность установлена при сравнении кальцита и манганокальцита: рис. 2, б). Таким образом, один из слоев скелетной стенки зооидов был замещен минералом, содержащим элементы с большим атомным номером. Это не может быть даллит, поскольку в нем нет элемента с большим атомным номером. Он, скорее всего, будет малоконтрастен с кальцитом или арагонитом из-за высокого содержания карбоната кальция. Или же скелетный карбонат имел примеси тяжелого элемента. А вот появились они в нем прижизненно или посмертно, с уверенностью ответить нельзя. Замещение другим минералом, вероятнее всего, было процессом посмертным, но оно происходило по исходному минералу скелета. Накопление тяжелых элементов и их встраивание в кристаллическую решетку биогенных карбонатов могло происходить и при жизни животных в результате биогенного фракционирования (Фейцер, 1987).

Помимо минералов, содержащих стронций или барий, карбонат мог заместиться широко распространенными, в том числе в качестве замещающих минералов, соединениями железа, напри-

2021





Рис. 4. Примеры минерализации раковин и вмещающей породы: *а* – коронарный виртуальный срез полностью пиритизированной раковины аммонита, колл. Н.А. Скорлотовой; Московская обл.; верхняя юра; *б*, *в* – раковина брахиоподы Paraspirifer bownockeri (Stewart, 1927), пиритизированной вместе с частью вмещающей породы; колл. автора: *б* – поперечный виртуальный срез; *в* – трехмерная модель, срезанная в середине поперек раковины; США, Огайо; средний девон, Кремниевая формация; *г* – поперечный виртуальный срез; *в* – трехмерная модель, срезанная в середине поперек раковины; США, Огайо; средний девон, Кремниевая формация; *г* – поперечный виртуальный срез раковины двустворчатого моллюска с пиритизированной вмещающей породой внутри, экз. ПИН, № 5796/2; Московская обл.; юра; *∂* – поперечный виртуальный срез раковины брюхоногого моллюска с пиритовой коркой на внутренней поверхности и частично пиритизированной породой внутри; колл. Н.А. Скорлотовой; Московская обл.; юра; *е* – поперечный виртуальный срез раковины брюхоногого моллюска с пиритовой коркой на внутренней поверхности и частично пиритизированной породой внутри; колл. Н.А. Скорлотовой; Московская обл.; юра; *е* – поперечный виртуальный срез раковины брюхоногого моллюска с пиритовой коркой на внутренней поверхности и частично пиритизированной породой внутри; колл. Н.А. Скорлотовой; Московская обл.; юра; *e* – поперечный виртуальный срез раковины брахиоподы Paryphorhynchus celak Nalivkin, 1937 с частичным окремнением раковинного вещества и кварцевой коркой на внутренней поверхности раковины, паратип ЦНИГР музей, № 287/4261; Северо-Восточный Казахстан, Средне-Чидертинский р-н, р. Челак-карасу; верхний девон, верхний фамен, сульциферовые слои; *ж* – поперечный виртуальный срез частично окремненной створки раковины брахиоподы Choristites sp.; колл. Н.А. Скорлотовой; Московская обл., Домодедовский карьер; средний карбон. Обозначения; п.п. – пиритизированная порода, п.б. – пиритизированный брахидий, р – карбонатная раковина, к.п. – корка пирита, о.р. – окремненное в

мер, пиритом, марказитом, гематитом, гетитом, сидеритом. Но, как показано ранее, замещения пиритом происходят чаще посмертно, зачастую вместе с вмещающей породой (рис. 4, δ , δ). Эта псевдоморфоза внешне хорошо заметна. Поскольку колонии изученных мшанок никак не отличались по внешнему виду, цвету от других экземпляров, то, вероятно, замещающим карбонат минералом не были соединения железа. Однако микроанализ минерального вещества скелета типовых экземпляров не проводился, так как не предполагалось, что их скелет может быть биминеральным.

Контрастные участки также были обнаружены и в голотипах видов Acoscinopleura rugica Voigt, 1956 (SMF, № 24091; Рюген, Германия; нижний маастрихт) и A. occulta Koromyslova, Martha et Pakhnevich, 2018 (SMF, № 24086; Хеммор, Германия; верхний маастрихт). Однако они просматриваются спорадически (Koromyslova et al., 2018, рис. 9, d, f, l), как у A. occulta, или только на коронарных срезах, как у A. rugica, и не во всех частях колонии (Koromyslova et al., 2018, рис. 5, с, f). Поэтому нет полной уверенности, что они принадлежат какому-то определенному слою; скорее всего, они относятся к диагенетическому замещению контрастными минералами частей колоний, никак не связанному с исходным минеральным составом скелета. Тем не менее, необходимо обратить внимание на дальнейшее изучение минерального состава этих и других видов рода Acoscinopleura.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, с помощью рентгеновской компьютерной микротомографии у маастрихтских мшанок Acoscinopleura crassa выявлен биминеральный скелет. Ранее указывалось, что хейлостомные мшанки с биминеральным скелетом известны только с конца палеогена и были распространены в низких широтах (Taylor et al., 2009). Новые данные подтверждают предположение Тэйлора и др. (Taylor et al., 2009), что появление биминеральных скелетов должно было произойти еще в маастрихте. В описанном случае мшанки обитали в высоких широтах. Контрастность между слоями скелетов мшанок стала возможна в результате замещения одного из них контрастным с карбонатом кальция минералом или в результате появления в контрастном карбонатном слое примеси (около 12%), содержащей тяжелые элементы. Ранее было выявлено или предполагалось (Taylor et al., 2008, 2009; Benedix et al., 2014; Jacob et al., 2019), что только внешний слой фронтального щита зооидов хейлостомных мшанок состоит из арагонита. У изученных мшанок А. crassa наблюдается закономерность в расположении контрастного слоя – в основном, он оконтуривает полость зооидов, реже присутствует в наружном слое криптоцисты. Возможно, эта минерализация была прижизненной. За счет такой минерализации удалось выявить биминеральный состав скелета и прижизненное положение скелетных слоев. В дальнейшем предполагается продолжить исследование минерального состава скелетов мшанок рода Acoscinopleura.

* * *

Автор выражает благодарность С. Марта (S.O. Martha) (Музей естественной истории, Лондон, Великобритания) и Н.А. Скорлотовой (ПИН РАН) за предоставленный материал; А.В. Коромысловой (ПИН РАН) и П.В. Федорову (С.-Петербургский государственный ун-т) за обсуждение статьи.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ, № 18-05-00245а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бетехтин А.Г. Курс минералогии. 2-е изд. / Ред. Пирогов Б.И., Шкурский Б.Б. М.: КДУ, 2010. 736 с.

Кривовичев В.Г. Минералогический словарь. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2008. 556 с.

Мак-Коли Дж. Кальцита группа // Минералогическая энциклопедия / Ред. Фрей К. Л.: Недра, 1985. С. 95–99. *Пахневич А.В.* О результативности микротомографических исследований палеонтологических объектов // Современная палеонтология. Классические и новейшие методы-2009. М.: ПИН РАН, 2009. С. 127–141.

Пахневич А.В. Шкала контрастности для рентгеновской микротомографии // Современная минералогия. Сборн. трудов I международной Интернет-конференции. Казань, 5 февраля 2013. Казань: Изд-во "Казанский ун-т", 2013. С. 27–33.

Пахневич А.В., Зайцева Л.В. Влияние примесей на контрастность некоторых минералов (на примере кальцитов и арагонитов) // Практическая микротомография. Матер. III Всеросс. конф. (1–4 октября 2014 г., Санкт-Петербург). СПб., 2014. С. 120–124.

Пахневич А.В., Зайцева Л.В., Самылина О.С., Кичанов С.Е. Возможности изучения строматолитов при совместном использовании методов томографии, сканирующей электронной микроскопии и рентгеноспектрального микроанализа // Эволюция биосферы с древнейших времен до наших дней. К 85-летию Г.А. Заварзина. Сер. "Гео-биологические системы в прошлом". М.: ПИН РАН, 2019. С. 106–120.

Фейцер Я. Элементы-примеси и изотопы в осадочных карбонатах // Карбонаты: минералогия и химия. М.: Мир, 1987. С. 329–337.

Флейшер М. Словарь минеральных видов. М.: Мир, 1990. 204 с.

Benedix G., Jacob D.E., Taylor P.D. Bimineralic bryozoan skeletons: a comparison of three modern genera // Facies. 2014. V. 60. P. 389–403.

Clark G.R., Lutz R.A. Pyritization in the shells of living bivalves // Geology. 1980. V. 8. P. 268–271.

Conti S., Serpagli E. Bimineralic (calcareous and phosphatic) skeleton in Late Ordovician Bryozoa from Sardinia: geological implication // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1988. V. 27. N° 2. P. 129–162.

Di Martino E., Taylor P.D., Kudryavtsev A.B., Schopf J.W. Calcitization of aragonitic bryozoans in Cenozoic tropical carbonates from East Kalimantan, Indonesia // Facies. 2016. V. 62. № 11.

https://doi.org/10.1007/s10347-016-0462-z

Jacob D.E., Ruthensteiner B., Trimby P. et al. Architecture of Anoteropora latirostris (Bryozoa, Cheilostomata) and implications for their biomineralization // Sci. Rep. 2019. V. 9. № 11439.

Koromyslova A.V., Martha S.O., Pakhnevich A.V. The internal morphology of Acoscinopleura Voigt, 1956 (Cheilostomata, Bryozoa) from the Campanian–Maastrichtian of Central and Eastern Europe // Paläontol. Z. 2018. V. 92. № 2. P. 241–266.

Kuklinski P., Taylor P.D. Mineralogy of Arctic bryozoan skeletons in a global context // Facies. 2009. V. 55. P. 489–500.

Lee S., Shi G.R., Park T.-Y.S. et al. Virtual palaeontology: the effects of mineral composition and texture of fossil shell and hosting rock on the quality of X-ray microtomography (XMT) outcomes using Palaeozoic brachiopods // Palaeontol. Electron. 2017. 20.2.3T. P. 1–25.

Lombardi C., Cocito S., Hiscock K. et al. Influence of seawater temperature on growth bands, mineralogy and carbonate production in a bioconstructional bryozoan // Facies. 2008. V. 54. P. 333–342.

Lombardi C., Taylor P.D., Cocito S. Bryozoan constructions in a changing Mediterranean Sea // The Mediterranean Sea: Its History and Present Challenges. Dordrecht: Springer Sci.+Business Media, 2014. P. 373–384.

Lowenstam H.A. Minerals formed by organisms // Science. 1981. № 221. P. 1126–1131.

Loxton J., Kuklinski P., Najorka J. et al. Variability in the skeletal mineralogy of temperate bryozoans: the relative influence of environmental and biological factors // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2014. V. 510. P. 45–57.

Nakamura Filho A., de Almeida A. C., Espinoza Riera H. et al. Polymorphism of CaCO₃ and microstructure of the shell of a Brazilian invasive mollusc (Limnoperna fortunei) // Mater. Res. 2014. V. 17. Suppl. 1. P. 15–22.

Nikolaev D., Lychagina T., Pakhnevich A. Experimental neutron pole figures of minerals composing the bivalve mollusc shells // Springer Nature Appl. Sci. 2019. V. 1. N_{2} 344.

https://doi.org/10.1007/s42452-019-0355-1

Pakhnevich A.V. Study of fossil and recent brachiopods, using a Skyscan 1172 X-ray microtomograph // Paleontol. J. 2010. V. 44. № 9. P. 1217–1230.

Rucker J.B., Carver R.E. A survey of the carbonate mineralogy of cheilostome Bryozoa // J. Paleontol. 1969. V. 43. P. 791–799.

Sandberg P.A. Bryozoan diagenesis: bearing on the nature of the original skeleton of rugose corals // J. Paleontol. 1975. V. 49. P. 587–606.

Smith A.M., Girvan E. Understanding a bimineralic bryozoan: Skeletal structure and carbonate mineralogy of Odontionella cyclops (Foveolariidae: Cheilostomata: Bryozoa) in New Zealand // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2010. V. 289. P. 113–122.

Steger K.K., Smith A.M. Carbonate mineralogy of free-living bryozoans (Bryozoa: Otionellidae), Otago shelf, southern New Zealand // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2005. V. 218. P. 195–203.

Taylor P.D., James N.P., Bone Y. et al. Evolving mineralogy of cheilostome bryozoans // Palaios. 2009. V. 24. P. 440–452.

Taylor P.D., James N.P., Phillips G. Mineralogy of cheilostome bryozoans across the Eocene–Oligocene boundary in Mississippi, USA // Palaeobiodiv. Palaeoenv. 2014. V. 94. P. 425–438.

Taylor P.D., Kudryavtsev A.B., Schopf J.W. Calcite and aragonite distributions in the skeletons of bimineralic bryozoans as revealed by Raman spectroscopy // Invertebr. Biol. 2008. V. 127. № 1. P. 87–97.

Wejnert K.E., Smith A.M. Within-colony variation in skeletal mineralogy of Adeonellopsis sp. (Cheilostomata: Bryozoa) from New Zealand // N. Zeal. J. Mar. Freshw. Res. 2008. V. 42. P. 389–395.

Объяснение к таблице Х

Фиг. 1, 2. Распространение контрастных участков в колониях Acoscinopleura crassa Koromyslova, Martha et Pakhnevich, 2018: 1 – голотип SMF, № 29950: 1a, 16 – поперечные срезы; 1в–1д – сагиттальные срезы; 1е – коронарный срез; Германия, Хеммор; верхний мел, верхний маастрихт; 2 – паратип SMF, № 29951: 2a, 26 – поперечные срезы; 2в–23 – сагиттальные срезы; 2и – коронарный срез; Германия, Рюген; верхний мел, нижний маастрихт.

Обозначения: п.з. — полость зооидов, к — криптоциста, с.л. — септулы латеральные, с.д. — септулы дистальные, с.б. — септулы базальные, б.с. — базальная стенка. Масштабная линейка 0.1 мм.

Bimineral Skeleton of *Acoscinopleura crassa* (Bryozoa, Cheilostomata) from Maastricht of Germany, Identified by X-ray Micromography

A. V. Pakhnevich^{1, 2}

¹Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia ²Joint Institute for Nuclear Research, Dubna, Russia

A bimineral structure of the zooid walls of bryozoans *Acoscinopleura crassa* Koromyslova, Martha et Pakhnevich from the Maastrichtian of Germany from the order Cheilostomata revealed by using x-ray microtomography. Presumably, one part of the wall was calcite, the other aragonite. In one of the wall minerals there is (are) an (the) element (-s) with a large atomic number, which affected to the contrast of the skeleton layers. This happened as a result of either the replacement of one of the initial minerals by any contrast mineral, or the accumulation of impurity elements. A similar process could occur both in vivo and posthumously. It was revealed that the bimineral skeleton of cheilostome bryozoans appeared already in Maastrichtian in high-latitude seas.

Keywords: Bryozoa, Acoscinopleura crassa, Maastrichtian, bimineral skeleton, X-ray microtomography

УДК 565.33:551.73(234.852)

НЕКОТОРЫЕ ОСТРАКОДЫ СЯДАЙСКОЙ СВИТЫ (СИЛУР) ПОЛЯРНОГО УРАЛА

© 2021 г. Л. М. Мельникова^{а, *}, А. Н. Плотицын^{b, **}, И. Д. Соболев^{c, ***}, И. В. Викентьев^{c, ****}

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

^bИнститут геологии им. академика Н.П. Юшкина Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

^сИнститут геологии рудных месторождений, петрографии, минералогии и геохимии РАН, Москва, Россия

*e-mail: Imelnik@paleo.ru **e-mail: anplotitzyn@rambler.ru ***e-mail: sobolev_id@mail.ru ****e-mail: ilyavikentev@rambler.ru Поступила в редакцию 15.02.2021 г. После доработки 17.02.2021 г. Принята к публикации 19.02.2021 г.

Приведены результаты изучения остракод из сядайской свиты Щучьинской зоны Полярного Урала (местонахождение на руч. Сядейябтояха). Остатки остракод представлены немногочисленными, плохо сохранившимися створками с сильно корродированной поверхностью. Несмотря на это, удалось определить их принадлежность к 14 родам, относящимся к 4 отрядам и 11 семействам. Описаны новый род Syadaikinia с типовым видом S. tumidosa sp. nov. и два новых вида Eurybolbina uralica sp. nov. и Ваschkirina tesakovae sp. nov. Дано заключение о силурийском возрасте сядайской свиты, основываясь на анализе стратиграфического распространения остракод.

Ключевые слова: остракоды, сядайская свита, силур, Полярный Урал **DOI:** 10.31857/S0031031X21050093

введение

Отсутствие надежных геохронологических данных для раннепалеозойских пород Полярного Урала существенно затрудняет их стратиграфическую корреляцию, геодинамическую интерпретацию и дальнейшие палеотектонические построения (Язева, Бочкарев, 1984; Каныгин и др., 2004; Зылева и др., 2014; Соболев, 2019). В качестве основания палеозойского разреза Щучьинской зоны Полярного Урала выступают преимущественно вулканогенные и осадочно-вулканогенные породы, которые входят в состав верхнеордовикско-нижнесилурийской сядайской свиты (Зылева и др., 2014). На всем восточном склоне Урала возраст вулканитов, относимых к этому стратиграфическому интервалу, до сих пор недостаточно обоснован, особенно это касается северной части Урала, в частности, Полярноуральского сегмента, где лишь в редких случаях имеются единичные палеонтологические и изотопно-геохронологические определения возраста пород (Лупанова, Маркин, 1964; Государственная..., 2007, 2009; Зылева и др., 2014; Соболев и др., 2017). На фоне преобладания вулканитов осадочные образования свиты находятся в подчиненном количестве и представлены терригенными породами

(кремнистые, кремнисто-глинистые и углистоглинистые сланцы с тонкослоистой текстурой) и редкими карбонатами (тонко- и микрокристаллические известняки с рассеянным тонким и мелким органогенным детритом, водорослевые известняки), которые в разрезе образуют линзы или присутствуют в виде крупных обломков среди вулканогенных образований (Зылева и др., 2014). Датировки свиты обычно базировались на ланных палеонтологического анализа макроскопических органических остатков (редкие кораллы и криноидеи плохой сохранности), полученных из карбонатной части ее разреза. Микропалеонтологические остатки из сядайской свиты выделены впервые. В связи с этим является актуальным изучение остракод из пород сядайской свиты, вскрывающихся по руч. Сядейябтояха (рис. 1).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Образцы известняков были отобраны в результате исследования опорного разреза свиты (по руч. Сядейябтояха) отрядом ИГЕМ РАН во время полевых работ 2018 г. Остракоды были обнаружены А.Н. Плотицыным в процессе химической



Рис. 1. Схема расположения изученного участка на руч. Сядейябтояха в Шучьинской зоне Полярного Урала.

дезинтеграции пород в 7-10% растворе уксусной кислоты (обломки известняков из ксенотуфов и туффитов преимущественно базальтового состава: образцы **S55/18** – 67°53′08.9″ с.ш., 68°19′24.9″ в.д.; **S56/18** – 67°53′10.0″ с.ш., 68°19′14.8″ в.д.) с целью обнаружения в них остатков конодонтов, которые, к сожалению, не были найдены. Сохранность остракод неудовлетворительная, так как для извлечения конодонтов была использована концентрированная кислота, которая губительно подействовала на известковистую раковину ракушковых рачков. Учитывая карбонатный состав раковин, более предпочтительным для экстрагирования остракод из породы является применение слабого (3–4%) раствора кислоты. Возникает вопрос – как же могли сохраниться остатки остракод? Скорее всего, раковины остракод частично претерпели вторичное окремнение. Для подтверждения этого с помощью растрового электронного микроскопа Cambridge CamScan-4 с микроанализатором LINK был сделан анализ состава вещества наружной части створок остракод (Л.В. Зайцева, ПИН РАН). Результаты этих исследований (табл. 1) демонстрируют высокое содержание кремнезема, который является очень хорошим минерализующим агентом. Особенно активно он реагирует с органическими тканями (Крылов, Тихомирова, 1988; Герасименко и др., 2004). В нашем случае кремнеземом замещался органический по составу тонкий наружный слой створок.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР СЯДАЙСКИХ ОСТРАКОД

Остатки остракод представлены немногочисленными, плохо сохранившимися отдельными створками с сильно корродированной поверхностью, поэтому идентифицировать эти фаунистические остатки весьма непросто. Остракоды, в основном, очень мелкие — лишь две створки (табл. XI, фиг. 20, 24; см. вклейку) имеют размер более 2 мм, остальные, как правило, меньше 1 мм. В состав остракод сядайского комплекса входят представители 14 родов, относящиеся к 4 отрядам и 11 семействам. К сожалению, почти половина из них осталась в открытой номенклатуре, однако в этом случае указаны причины, объясняющие

Спектр	С	Mg	Al	Si	Ca	Ti	Fe	0	Итог
Спектр 1	8.64	0.23		31.76				59.36	100.00
Спектр 2	8.41			32.34				59.25	100.00
Спектр 3	8.08			32.91				59.01	100.00
Спектр 4	10.84			28.18				60.98	100.00
Спектр 5	11.86	2.02	2.32	18.05	1.88	0.47	5.28	58.12	100.00
Спектр 6	8.96			31.21	0.28			59.55	100.00

Таблица 1. Химический состав (мас. %) наружной части створок остракод по данным локального микроанализа

невозможность установить их видовую принадлежность. Для некоторых остракод, несмотря на малочисленность материала, установлены новые таксоны, так как они обладают признаками, четко отличающими их от известных родов и видов ракушковых раков.

Ниже представлена характеристика остракод в систематическом порядке, принятом в "Практическом руководстве..." (1990). Для всех выявленных таксонов даны короткие описания. Относительные размеры раковин: маленькие – до 0.9 мм, средние – 0.9–1.5 мм, крупные – более 1.5 мм. В работе приняты следующие сокращения: 1 – длина раковины, h – высота раковины, w – ширина раковины, L1–L3 – боковые лопасти, S1–S3 – борозды с соответствующими номерами, Lv – заднебрюшная лопасть, RV – правая створка, LV – левая створка.

Надотряд Palaeocopamorphes Abushik, 1990 Отряд Hollinocopida Henningsmoen, 1965 Подотряд Hollinocopina Henningsmoen, 1965 Надсемейство Hollinacea Swartz, 1936 Семейство Hollinidae Swartz, 1936 Род Thuringobolbina I. Zagora, 1967

Thuringobolbina sp. (табл. XI, фиг. 21). Раковина маленькая, слабо выпуклая, амплетного очертания, передне- и заднеспинные углы вытянуты в шипы. Переднеспинной шип направлен вперед, являясь как бы продолжением линии спинного края; заднеспинной шип направлен немного вверх и в сторону переднего конца. Из-за плохой сохранности брюшного края невозможно установить наличие здесь длинных изогнутых назад шипов-шпор, характерных для рода Thuringobolbina. Следует отметить, что род Thuringobolbina является компонентом так называемого тюрингского экотипа, распространение которого известно от ордовика до перми включительно.

Отряд Leperditellocopida Abushik, 1990

Подотряд Leperditellocopina Abushik, 1990 Семейство Primitiidae Ulrich et Bassler, 1923

Gen. et sp. indet. (табл. XI, фиг. 6–8). Изображенные здесь сядайские формы напоминают многих примитиид. Однако плохая сохранность не позволяет точно установить не только видовую, но и родовую принадлежность. Primitiidae имеют повсеместное распространение от ордовика до девона и (?) карбона–перми.

Подотряд Leiocopina Schallreuter, 1973

Семейство Aparchitidae Jones et Chapman, 1901 Род Aparchites Jones et Chapman, 1901

Aparchites? sp. (табл. XI, фиг. 1–4). Створки довольно маленькие, усеченно-овального очертания, высокие, с прямым спинным краем, умеренно выпуклые. Передний и задний концы почти равны по высоте; задний чуть больше скошен в брюшной части. Поверхность редкобугорчатая. Для этого рода характерным является развитие довольно массивного валикообразного субмаргинального и узкого маргинального ребер. На нашем материале этих признаков не видно; лишь, глядя на табл. XI, фиг. 2 (внутренняя сторона створки), можно предположить наличие валикообразного ребра. Поэтому мы относим эти остатки к роду Aparchites условно. Распространение рода от ордовика до девона включительно, почти повсеместно.

Род Libumella Rozhdestvenskaja, 1959

Libumella? sp. (табл. XI. фиг. 5). Створка маленькая, округлая, выпуклая, с максимальной выпуклостью посередине. В спинной части можно заметить остатки кругового валиковидного ребра. По этим признакам экземпляр предположительно можно отнести к роду Libumella. Учитывая маленький размер, эту створку можно считать ювенильной, так как раковины взрослых либумелл гораздо крупнее (до 2 - 3мм). Распространение рода: ордовик?, силур – девон, повсеместно.

Надотряд Podocopamorphes Kozur, 1972

Отряд Metacopida Sylvester-Bradley, 1961

Надсемейство Healdioidea Harlton, 1933

Семейство Healdiidae Harlton, 1933

Род Cytherellina Jones et Holl, 1989

Суtherellina aff. distorta Abushik, 2003 (табл. XI, фиг. 10–12, 17, 18). Встреченные раковины по своей морфологии (овальное очертание, высокая, вздутая; наибольшая высота сдвинута от середины к заднему концу; передний конец узко округлен, крутыми склонами соединен со спинным и брюшным краями, задний – высокий, широко округлен) очень близки Cytherellina distorta, известному из силурийских отложений (лландовери, верхний аэрон, средняя часть андреевской свиты Таймыра; Абушик, 2003). Сядайские формы отличаются более высоким положением переднего конца. Распространение рода: силур-девон Евразии, Сев. Америки.

Семейство Pachydomellidae Berdan et Sohn, 1961

Род Steusloffina Teichert, 1937

Steusloffina cuneata (Steusloff, 1895) (табл. XI, фиг. 16). Раковина средних размеров, преплетного очертания, передний конец широко округлен, задний — заужен. Замочный край длинный. Примерно посередине, ближе к спинному краю находится едва различимый бугор (скорее всего, основание шипа). Сядайская форма отличается маленьким размером. Вид является космополитным, встречается в верхнеордовикских отложениях Балтоскандии, Польши, Урала, Сибирской платформы, Таймыра, Сев. Америки, Гренландии, Великобритании, Индии (Мельникова, 2003), а

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 5 2021

также в нижнем силуре арктических районов Канады (Copeland, 1983).

Надсемейство Longisculoidea Neckaja, 1966

Семейство Longisculidae Neckaja, 1966

Род Arcuaria Neckaja, 1958

Агсиагіа sp. (табл. XI, фиг. 22). Раковина средних размеров, бобовидная, субтреугольная, высокая. Спинной край выгнут, с почти симметричными скосами к обоим концам, брюшной — слабо вогнут посередине. Правая створка слегка возвышается над левой на заднеспинном крае. Из-за неудовлетворительной сохранности невозможно охарактеризовать охват по брюшному краю, что затрудняет видовое определение. Распространение рода: ордовик—силур Евразии, Сев. Америки.

Род Silenis Neckaja, 1958

Silenis sp. (табл. XI, фиг. 19). Обнаруженная форма крупная, удлиненная (длина почти в 2.5 раза больше высоты), трапециевидная, с выпрямленным спинным краем. Брюшной край почти прямой. Передний конец низкий, опущен к брюшному краю, длинным крутым склоном соединяется со спинным краем. Задний конец широко округлен. Отсутствие целых раковин мешает определению вида. Распространение рода: ордовик—силур Евразии и Сев. Америки.

Отряд Podocopida Sars, 1866

Подотряд Bairdicopina Kozur, 1972

Надсемейство Bairdioidea Sars, 1888

Семейство Bairdiidae Sars, 1888

Род Bairdia McCoy, 1844

Bairdia sp. (табл. XI, фиг. 24). Створка крупная, субтрапециевидной формы, спинной край умеренно выпуклый, брюшной – незначительно вогнутый. Передний конец широко округлен, выше заднего; задний – приострен. Для диагностирования бэйрдиид очень важным является соотношение правой и левой створки (левая створка перекрывает правую вдоль спинного и брюшного краев и в различной степени на концах; на спинном крае охват может отсутствовать, но для подсемейства Bairdiinae Sars, 1888 охват на спинном крае четко выражен). Отсутствие целых раковин не позволяет охарактеризовать этот признак, поэтому таксон остается в открытой номенклатуре. Распространение рода: силур–ныне, повсеместно.

Семейство Bairdiocyprididae Shaver, 1961

Род Elliptocyprites Swain, 1962

Elliptocyprites sp. (табл. XI, фиг. 13–15). Раковина удлиненно-овальная, длина вдвое больше высоты. Спинной край слегка выпуклый, почти прямой; брюшной – слабо выгнутый. Передний и задний концы примерно одинаково округлены, причем передний конец более узкий. На нашем материале не удалось наблюдать характерный для этого рода охват (левая створка охватывает правую вдоль всего свободного края), что затрудняет видовое определение. Распространение рода: ордовик-девон Евразии и Сев. Америки.

Надсемейство Beecherelloidea Ulrich, 1894

Семейство Alanellidae Bouček, 1936

Род Scaphina Polenova, 1968

Scaphina? sp. (табл. XI, фиг. 20). Створка маленькая, удлиненная, с треугольным выступом на спинных углах, с вогнутым? посередине брюшным краем, напоминает личиночную форму некоторых скафин. Однако брюшной край плохой сохранности не позволяет более точно идентифицировать эти остатки. Распространение рода: ордовик? Таймыра, ранний девон Горного Алтая, Салаира.

ОПИСАНИЕ НОВЫХ ТАКСОНОВ ОСТРАКОД

ОТРЯД HOLLINOCOPIDA ПОДОТРЯД HOLLINOCOPINA

НАДСЕМЕЙСТВО EURYCHILINOIDEA ULRICH ET BASSLER, 1923

СЕМЕЙСТВО EURYCHILINIDAE ULRICH ET BASSLER, 1923

Род Eurybolbina Copeland, 1982

Eurybolbina uralica Melnikova, sp. nov.

Название вида – от уральского региона.

Голотип — ПИН, № 3771/60, правая створка; Полярный Урал, руч. Сядейябтояха, обр. S56/18; силур, сядайская свита.

О п и с а н и е. Раковина маленькая, амплетного очертания, слабовыпуклая. Спинной край длинный, немного короче длины раковины. Заднеспинной угол заканчивается шипиком. Передний и задний концы примерно равны по высоте и одинаково выдаются за линию спинного края. Срединная борозда не выражена. Вдоль брюшного края, немного отступя от смычного края, развито умеренно широкое пластинчатое ребро. Отступив примерно на 1/3 высоты от свободного края, проходит второе пластинчатое ребро, которое соединяется со спинным ребром. Спинное ребро невысокое, не доходит до заднеспинного угла. Поверхность определить не удается из-за плохой сохранности.

Размеры в мм. Голотип: 1 – 0.85; h – 0.53.

Сравнение. Общим очертанием, развитием бокового пластинчатого ребра и развитием заднеспинного шипика новый вид близок к раковинам Е. bispinata (Harris, 1957), изображенным М. Коплендом (Copeland, 1982) из отложений венлока Канады (Антикости). Отличается более высоким расположением второго пластинчатого ребра.

Материал. Одна створка и один фрагмент.

Табл. XI, фиг. 9

ПОДОТРЯД ВІΝОДІСОРІНА

СЕМЕЙСТВО KRAUSELLIDAE BERDAN, 1961

Род Baschkirina Rozhdestvenskaja, 1959

Baschkirina tesakovae Melnikova, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 25, 26

Название вида – в честь специалиста по остракодам Е.М. Тесаковой.

Голотип — ПИН, № 3771/79, раковина; Полярный Урал, руч. Сядейябтояха, обр. S56/18; силур, сядайская свита.

Описание. Раковина средних размеров, округленно-треугольная, высокая, равномерно выпуклая. Спинной край асимметрично выгнут, плавно переходит к переднему зауженному концу и более круто — к заднему. Брюшная сторона уплощенная. В задней части правой створки, немного ниже срединной линии развит тонкий шип. Поверхность гладкая.

Размеры в мм. Голотип: 1 – 0.91; h – 0.55.

С р а в н е н и е. Отдаленно напоминает В. ? spinosa Copeland, 1974 из венлокских отложений о-ва Антикости, Сев. Америка (Copeland, 1974, с. 56, табл. XVII, фиг. 31). Отличается меньшими размерами и более плавным переходом к переднему концу.

Материал. Одна раковина и несколько фрагментов плохой сохранности.

BINODICOPINA INSERTAE FAMILIAE

Род Syadaikinia Melnikova, gen. nov.

Название рода – от сядайской свиты; ж.р. Типовой вид – Syadaikinia tumidosa Melnikova, sp. nov.

Д и а г н о з. Раковина средних размеров, удлиненная, амплетного очертания, высокая. Спинной край прямой, почти равен длине раковины. Передний и задний концы, видимо, равны по высоте; передний конец округлен, едва выступает за линию спинного края. Посередине боковой поверхности развита длинная широкая борозда-депрессия. Перед бороздой развита очень крупная, сильно выпуклая лопасть, которая занимает почти всю переднюю часть створки. Ближе к спинному краю она конически суживается и немного выступает за линию спинного края. Позади борозды в заднебрюшной части створки развита небольшая заднебрюшная лопасть (Lv) с шипиком, направленным вбок. Поверхность гладкая.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Крупной, сильно выпуклой передней лопастью резко отличается от всех известных палеозойских остракод с прямым спинным краем. Отдаленное сходство проявляет с некоторыми представителями подотряда Binodiсоріпа. Например, некоторые виды остракод рода Klimphores Schallreuter, 1966 имеют большую переднюю лопасть. Развитием заднебрюшной лопасти новый род напоминает таких остракод, как Collibolbina Schallreuter, 1967, Sibiriobolbina V. Ivanova et Melnikova, 1977, Vittella Schallreuter, 1964 из подсемейства Glossomorphitinae Hessland, 1953 (подотряд Hollinocopina, надсемейство Hollinoidea Swartz, 1936).

Syadaikinia tumidosa Melnikova, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 23

Название вида – от tumidosus *лат.* – вздувшийся.

Голотип – ПИН, № 3771/75, левая створка; Полярный Урал, руч. Сядейябтояха, обр. S55/18; силур, сядайская свита.

Описание. Совпадает с диагнозом рода.

Размеры в мм. Голотип: 1 – 0.92; h – 0.54.

Материал. Один экз. и один фрагмент.

О ВОЗРАСТЕ СЯДАЙСКОЙ СВИТЫ

Как уже упоминалось выше, малочисленность материала и отсутствие целых раковин хорошей сохранности не только затрудняет видовое определение остракод, но и делает проблематичным заключение о возрасте пород, вмещающих остатки этих ископаемых ракушковых рачков. Однако для решения этого вопроса можно проанализировать возраст родов сядайского комплекса остракод. Из приведенного выше обзора следует, что представители родов Arcuaria, Silenis и Steusloffiпа известны в ордовике и силуре Евразии и Сев. Америки. Более широкое стратиграфическое распространение имеют роды Aparchites, Libumella, Elliptocyprites, Scaphina, Cytherellina (от ордовика до девона включительно), Thuringobolbina (от ордовика до перми), а находки Baschkirina известны и в силуре, и в девоне Евразии и Сев. Америки. Самыми "долгоживущими", от силура поныне, являются остракоды рода Bairdia. Решающим в определении возраста пород сядайской свиты по остракодам может являться обнаружение в изученном материале представителей родов Bairdia и Baschkirina, распространение которых известно, только начиная с силура. Поэтому мы можем предположить, что возраст пород сядайской свиты не древнее силура.

Ранее на основании немногочисленных опубликованных геологических (Зылева и др., 2014), изотопно-геохронологических (Государственная..., 2009; Соболев и др., 2017; Шадрин, Соболев, 2017) и палеонтологических данных (Государственная..., 2009; Зылева и др., 2014) возраст пород сядайской свиты был определен, как средне-позднеордовикско-раннесилурийский. Для более уверенной датировки пород необходимо учитывать данные по другим группам ископае-

мых организмов, которые нами также были обнаружены в известняках сядайской свиты, вскрытых руч. Сядейябтояха. К ним относятся остатки табулятоморфных кораллов Taxopora xenia Sokolov in Dzyubo et Mironova, 1961 (определение Ю.В. Заики, "Геосервис", г. Минск, Беларусь); единичные остатки трилобитов рода Scharvia Pribvl, 1946 (определение А.В. Крылова, ВСЕГЕИ, г. С.-Петербург); мелкие фораминиферы Ordovicina Eisenack, 1954 и Archaesphaera crassa Lipina, 1950; цианобактерии родов Renalcis Vologdin, 1932 и Epiphyton Bornemann, 1886; проблематичные гидроиды Fistulella Shuysky, 1970 и проблематичные микроостатки Sphaerina Riding et Soja, 1993 (определения М.А. Матвеевой, ИГ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар). На основании данных стратиграфического распространения вышеперечисленных ископаемых форм сделан вывод о том, что породы, вмещающие эти палеонтологические остатки, сформировались в силурийское время, возможно, в позднем венлоке-раннем лудлове.

выводы

Таким образом: (1) в карбонатных обломках из ксенотуфов сядайской свиты выявлен комплекс остракод, представленный 14 родами, относящимися к четырем отрядам и 11 семействам; (2) установлены один новый род Syadaikinia с типовым видом S. tumidosa sp. nov. и два новых вида: Eurybolbina uralica и Baschkirina tesakovae; (3) дано заключение о силурийском возрасте пород сядайской свиты (в районе руч. Сядейябтояха), основываясь на стратиграфическом распространении остракод, что вполне согласуется с данными определения возраста пород по другим группам ископаемой фауны.

* * *

Изученная коллекция хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), № 3771.

Фотографирование раковин остракод производилось на сканирующих электронных микроскопах Cambridge CamScan-4 и TESCAN VEGA-II XMU (ПИН РАН) и VEGA-3 TESCAN (Ин-т геологии им. Н.П. Юшкина Коми НЦ УрО РАН, оператор А.С. Шуйский).

Авторы выражают глубокую благодарность A.B. Крылову, Ю.В. Заике, М.А. Матвеевой за определения и анализ сопутствующей фауны из пород сядайской свиты, а также Л.В. Зайцевой и A.C. Шуйскому.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 19-04-01027, № 18-05-70041 и Министерства высшего образования и науки РФ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абушик А.Ф. Остракоды силура // Атлас палеозойской фауны Таймыра. Ч. І. Брахиоподы, остракоды, конодонты. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2003. С. 97–134.

Герасименко Л.М., Сапова Е.В., Орлеанский В.К. и др. Силицификация цианобактерий в лабораторной культуре // Кварц, кремнезем. Сыктывкар: Геопринт, 2004. С. 276–277.

Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1 : 1 000 000 (третье поколение). Серия Уральская. Лист Q-41 (Воркута) / Ред. Водолазская В.П. Объяснительная записка. СПб.: Картографическая фабрика ВСЕГЕИ, 2007. 541 с.

Государственная геологическая карта Российской Федерации масштаба 1 : 200 000 (новая серия). Второе издание. Серия Полярно-Уральская. Листы Q-42-I, II / Ред. Казак А.П. Объяснительная записка. СПб.: Картографическая фабрика ВСЕГЕИ, 2009. 372 с.

Зылёва Л.И., Коновалов А.Л., Казак А.П. и др. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1 : 1 000000 (третье поколение). Серия Западно-Сибирская. Лист Q-42 — Салехард. Объяснительная записка. СПб.: Картографическая фабрика ВСЕГЕИ, 2014. 396 с.

Каныгин А.В., Сараев С.В., Бахарев Н.К. и др. Палеозой Щучьинского выступа: модель геологического строения островодужных комплексов в фундаменте Западно-Сибирской синеклизы // Геол. и геофиз. 2004. Т. 45. № 1. С. 59–78.

Крылов И.Н., Тихомирова Н.С. К образованию кремнистых микрофоссилий // Палеонтол. журн. 1988. № 3. С. 3–9.

Лупанова Н.П., Маркин В.В. Зеленокаменные толщи Собско-Войкарского синклинория (восточный склон Полярного Урала). М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1964. 175 с. (Тр. Геол. музея им. А.П. Карпинского АН СССР. Вып. 12).

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

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

Соболев И.Д., Шадрин А.Н., Расторгуев В.А. и др. Раннеостроводужные гранитоиды Шучьинской зоны Полярного Урала (результаты U-Pb (SIMS) датирования цирконов) // Вестн. МГУ. Сер. 4. Геол. 2017. № 1. С. 22–32.

Соболев И.Д. Основные временные рубежи и эволюция магматизма Полярноуральской островодужной системы. Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. М.: МГУ, 2019. 24 с.

Шадрин А.Н., Соболев И.Д. Результаты геохронологических исследований магматических пород Сибилейской площади (Восточный склон Полярного Урала) // Горные ведомости. 2017. № 2(150). С. 54–69.

Язева Р.Г., Бочкарев В.В. Войкарский вулкано-плутонический пояс (Полярный Урал). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. 160 с.

Copeland M.J. Silurian Ostracoda from Anticosti Island, Quebec // Bull. Geol. Surv. Can. 1974. № 241. 133 p.

Copeland M.J. Bathymetry of early Middle Ordovician (Chazy) ostracodes, lower Esbataottine Formation, District of Mackenzie // Bull. Geol. Surv. Can. 1982. № 347. P. 1–39.

Copeland M.J. Steusloffina cuneate (Steusloff, 1895) from Anticosti Island, Quebec // Bull. Geol. Surv. Can. 1983. Paper 83-1B. P. 201-204.

Объяснение к таблице ХІ

Все изображенные остракоды происходят из сядайской свиты, руч. Сядейябтояха, Щучьинская зона Полярного Урала Фиг. 1–4. Aparchites? sp.: 1 – экз. ПИН, № 3771/50, LV, 1 – 0.66, h – 0.48, обр. S56/18; 2 – экз. ПИН, № 3771/51, LV, 1 – 1.04, h – 0.72, обр. S56/18; 3 – экз. ПИН, № 3771/52, LV, 1 – 0.7, обр. S55/18; 4 – экз. ПИН, № 3771/53, LV, h – 0.78, обр. S56/18.

Фиг. 5. Libumella? sp., экз. ПИН, № 3771/54, RV личинки, 1 – 0.5, h – 0.41, обр. S55/18.

Фиг. 6-8. Primitiidae gen.et sp. indet.: 6 – экз. ПИН, № 3771/55, LV, 1 – 0.69; h – 0.44, обр. S56/18; 7 – экз. ПИН,

№ 3771/56, LV, 1 – 0.69; h – 0.39, обр. S55/18; 8 – экз. ПИН, № 3771/57, RV, 1 – 0.92; h – 0.52, обр. S56/18.

Фиг. 9. Eurybolbina uralica sp. nov., голотип ПИН, № 3771/60, LV, 1 – 0.85; h – 0.53, обр. S56/18.

Фиг. 10-12, 17, 18. Cvtherellina aff. distorta Abushik, 2003: 10 – экз. ПИН, № 3771/61. LV, 1 – 0.57, h – 0.37, обр. S56/18; 11 – экз. ПИН, № 3771/62, RV, 1 – 0.62, h – 0.37, обр. S56/18; 12 – экз. ПИН, № 3771/63, LV, 1 – 0.65 h – 0.34, обр. S55/18;

17 – экз. ПИН, № 3771/64, RV, h – 0.66, обр. S56/18; 18 – экз. ПИН, № 3771/65, RV, h – 0.28, обр. S56/18.

- Фиг. 13–15. Elliptocyprites sp.: 13 экз. ПИН, № 3771/66, RV, 1 0.91, h 0.42, обр. S56/18; 14 экз. ПИН, № 3771/67, RV, 1 0.84, h 0.39, обр. S56/18; 15 экз. ПИН, № 3771/68, LV, 1 0.82, h 0.40, обр. S56/18.

Фиг. 16. Steusloffina cuneata (Steusloff, 1895), экз. ПИН, № 3771/69, LV, 1 – 1.1, h – 0.53, обр. S56/18.

Фиг. 19. Silenis sp., экз. ПИН, № 3771/70, LV, 1 – 1.90; h – 0.79, обр. S56/18.

Фиг. 20. Scaphina? sp., экз. ПИН, № 3771/71, LV, 1 – 0.67; h – 0.3, обр. S56/18.

Фиг. 21. Thuringobolbina sp., экз. ПИН, № 3771/72, RV, 1 – 0.54; h – 0.29, обр. S56/18.

Фиг. 22. Arcuaria sp., экз. ПИН, № 3771/73, LV, 1 – 1.08; h – 0.69, обр. S56/18.

Фиг. 23. Syadaikinia tumidosa sp. поv., голотип ПИН, № 3771/75, RV, 1 – 0.92; h – 0.54, обр. S55/18.

Фиг. 24. Bairdia sp., экз. ПИН, № 3771/78, LV, 1 – 2.01; h – 1.04, обр. S55/18.

Фиг. 25, 26. Baschkirina tesakovae sp. поv.: 25 – голотип ПИН, № 3771/80, RV, 1 – 0.91; h – 0.55; 26 – экз. ПИН, № 3771/81, фрагмент целой раковины, обр. \$56/18.

Some Ostracodes of the Svadai Formation (Silurian) of the Polar Urals

L. M. Melnikova¹, A. N. Plotitsyn², I. D. Sobolev³, I. V. Vikentev³

¹Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

²Institute of Geology Komi SC Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia

³Institute of Geology of Ore Deposits, Petrography, Mineralogy and Geochemistry, Russian Academy of Sciences, Moscow. Russia

Ostracodes from the Syadai Formation of the Polar Urals (collecting site at the stream Syadeiyabtoyakha) are represented by not numerous, poorly preserved valves with strongly corroded surface. Nevertheless, 14 genera in 4 orders and 11 families were identified. A new genus, Svadaikinia, with the type species S, tumidosa sp. nov., and two new species, Eurybolbina uralica sp. nov. and Baschkirina tesakovae sp. nov., are described. Age of the Syadai Formation is dated as Silurian, based on the analysis of the stratigraphic distribution of the ostracodes and other fossils.

Keywords: ostracodes, Syadai Formation, Silurian, Polar Urals
УДК 565.7:551.763

РУЧЕЙНИКИ (INSECTA: TRICHOPTERA) ИЗ ВЕРХНЕМЕЗОЗОЙСКОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ЧЕРНОВСКИЕ КОПИ (ЗАБАЙКАЛЬЕ). ЧАСТЬ 2: ЛИЧИНОЧНЫЕ ДОМИКИ

© 2021 г. И. Д. Сукачева^{*a*}, Д. В. Василенко^{*a*, *b*, *}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия ^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия *e-mail: vasilenko@paleo.ru Поступила в редакцию 13.10.2020 г. После доработки 28.12.2020 г. Принята к публикации 28.12.2020 г.

Из местонахождения Черновские Копи (нижний мел, Забайкалье) в формальной системе описано семь новых видов личиночных домиков ручейников: Folindusia (s. str.) aenigmatosa sp. nov., F. (s. str.) inventa sp. nov., F. (s. str.) inconspicua sp. nov., F. (s. str.) expansa sp. nov., F. (Echinindusia) tortilis sp. nov., F. (Echinindusia) robusta sp. nov., Terrindusia (s. str.) nova sp. nov. Постройки из растительного материала (Folindusia) наиболее разнообразны и численно преобладают над домиками из терригенного материала (Terrindusia), что хорошо согласуется с реконструкцией бассейна седиментации как периодически слабопроточного равнинного озера в лесной зоне.

Ключевые слова: домики ручейников, Folindusia, Terrindusia, новый вид, нижний мел, Забайкалье

DOI: 10.31857/S0031031X21050159

введение

В нашей недавней работе (Сукачева, Василенко, 2018) были описаны по взрослым формам новые ручейники семейств Calamoceratidae и Philorheithridae (Anisocalamus mixtus Sukatsheva et Vasilenko, 2018 и Palaeorheithrus sibiricus Sukatsheva et Vasilenko, 2018) из местонахождения Черновские Копи. Ранее из этого же местонахождения были описаны по крыльям новые прелставители семейств Phryganeidae: Proagrypnia sinitsae Sukatsheva, 2016 (Сукачева, 2016), Dysoneuridae: Prochita rasnitsyni Sukatsheva et Vassilenko, 2013 (Сукачева, Василенко, 2013) и Baissoferidae: Baissoferus sinitsae Sukatsheva et Vassilenko, 2013 (Сукачева, Василенко, 2013). К настоящему времени это полный список таксонов ручейников из Черновских Копей, описанных по имаго. Однако отпечатки крыльев — лишь малая часть остатков ручейников в ориктоценозах Черновских Копей. Гораздо чаще здесь встречаются их личиночные домики. Также нерелки нахолки глалких трубок, которые при неполной сохранности могут быть приняты за домики ручейников из секреторного материала, но, судя по ряду признаков, таковыми не являются и в настоящей работе не обсуждаются.

Из стратиграфически более молодой угленосной части разреза, где другие насекомые не обнаружены, ранее было описано два личиночных домика ручейников (Вялов, Сукачева, 1976) – Terrindusia (s. str.) minuta Vial. et Suk., 1976 и Terr. (Mixt.) miscella Vial. et Suk., 1976.

В настоящей работе описываются домики ручейников из основной насекомоносной толщи местонахождения Черновские Копи. Палеонтологическая характеристика ориктоценозов, данные о возрасте вмещающих пород и геологическом строении местонахождения неоднократно приводились в литературе (Синица, 1995; Синиченкова, 1998, 2000; Синиченкова, Сукачева, 2005; Василенко, 2005а, б, 2006; Sukatsheva, Vassilenko, 2011; Вагпа, 2014; Vršansky, Aristov, 2014; Сукачева, Василенко, 2018; Фелькер, Василенко, 2018).

Домики ручейников, как правило, нередки в захоронениях и встречаются практически повсеместно в мезозойских континентальных отложениях (особенно в Азии). Однако они до сих пор практически не используются в обобщениях, хотя имеют большой потенциал для выяснения палеоэкологических условий древних бассейнов седиментации, реконструкции этологии и эволюции ручейников. Отчасти это связано с трудностью или даже невозможностью отнесения домиков к конкретному вымершему роду или семейству ручейников. Возможно, частично преодолеть эти сложности в будущем помогут тотальное описание домиков в формальной системе по единым критериям и последующий анализ совместной встречаемости таксонов домиков и ручейников, описанных по имаго, хотя очевидно, что домики имеют отличные от крыльев тафономические свойства и их прямое сопоставление затруднительно.

Переносные личиночные домики ручейников появляются в палеонтологической летописи, начиная со средней юры (Сукачева, 1994), в озерных и речных отложениях. При этом нередко ориктоценозы с домиками почти не содержат остатков других насекомых, что придает изучению домиков особую значимость (Пономаренко и др., 2009).

В 70-80-х гг. XX в. была создана паратаксономическая система (Вялов, 1973; Вялов, Сукачева, 1976; Сукачева, 1982), которая включает в себя ряд индузиродов с многочисленными видами (более 200 к настояшему времени) и основана на характере строительного материала, способе его укладки, форме постройки и других признаках. Лалеко не всегда формальная система соотносится с естественными таксонами ручейников и, прежде всего, должна отражать особенности поведения личинки в совокупности с факторами внешней среды. Эта система стала удобным инструментом для попытки изучения изменений во времени строительной деятельности личинок (Сукачева, 1980а). Для формализованной оценки уровня строительной организации личиночного домика используется балльная шкала, введенная ранее (Жерихин, Сукачева, 1990). Балл конструктивного совершенства (БКС) зависит от правильности укладки частиц, использования приемов дополнительной обработки материала (обкусывание частиц) и сложности самой конструкции домика. Формальная система позволила не только классифицировать все многообразие форм ископаемых личиночных домиков ручейников, но и попытаться использовать их в целях биостратиграфии (Жерихин, Сукачева, 1990). В то же время, надо иметь в виду, что таксономическое разнообразие домиков, изменяясь с возрастом отложений, может мало зависеть от самого возраста, а быть лишь индикатором изменяющейся палеоэкологической ситуации (Пономаренко и др., 2009).

Среди современных ручейников настоящие переносные личиночные домики строят только представители подотряда Integripalpia. При этом конструкция домика сильно зависит от условий обитания личинки и ее возраста. Гидродинамические условия, доступность того или иного терригенного или органического материала на дне водоема, наличие зарослей растений в зоне обитания личинок, плавающих растительных агрегатов (матов), строение дна и берегов – все эти факторы влияют на особенности строения домика: его состав, наличие и размерность частиц внешнего слоя постройки, наличие и характер обкладки. Ранее предполагалось, что тип укладки частиц (хаотичная или упорядоченная в различных ее проявлениях) — более надежный признак, свидетельствующий об эволюционной продвинутости (Сукачева, 1980а). Однако на его основании пока не удается выстроить "эволюционную" последовательность домиков, которая согласовывалась бы с геологической последовательностью вмещающих их отложений, так что стратиграфический потенциал домиков пока остается очень ограниченным.

Весь материал, описанный в настоящей работе, происходит из местонахождения Черновские Копи: Забайкальский край, юго-западная окраина г. Читы, пос. ЧЭС по левому берегу руч. Жерейка в 5 км ниже слияния ручьев Жерея и Каменка в частично рекультивированном карьере; доронинская свита верхней юры – нижнего мела. Возраст отложений Черновских Копей дискуссионный (Фелькер, Василенко, 2018); в настоящей работе мы принимаем их нижнемеловую датировку. Материал хранится в лаборатории артропод Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), колл. № 4626.

Авторы выражают глубокую благодарность А.Г. Пономаренко (ПИН) и В.Д. Иванову (СПб-ГУ) за ценные советы и консультации. Работа поддержана Программой Президиума РАН "Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов".

ЛИЧИНОЧНЫЕ ДОМИКИ РУЧЕЙНИКОВ

Индузирод Folindusia Berry, 1927

Folindusia (s. str.) aenigmatosa Sukatsheva et Vasilenko, sp. nov. Табл. XII, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида от aenigmatosus *лат.* – загадочный.

Голотип — ПИН, № 4626/360, прямой отпечаток личиночного домика; Черновские Копи, обн. 9с/2; нижний мел.

О п и с а н и е. Домики средних и крупных размеров, четко очерченные, прямые, сужающиеся к заднему концу. Построены из чисто растительного материала в виде обкусанных широких (до 3.5 мм) и продолговатых (от 2.0 до 6.0 мм), иногда округлых (диаметр до 1 мм) фрагментов Pityophylium, уложенных хаотично или параллельно друг другу, плотно, с налеганием. В передней и средней частях домиков фрагменты наиболее крупные, к заднему концу они заметно уменьшаются. На переднем конце домика фрагменты хвоинок иногда расположены под углом к его продольной оси. Вдоль домика имеется четкая обкладка в виде длинных, целых или обкусанных (7–13.5 мм) хвоинок.

Размеры в мм: голотип – длина 32.0; ширина переднего конца без обкладки 6.5, с обкладкой 8.0; ширина заднего конца соответственно 3.0 и 6.5. Целые паратипы – длина от 23.0 до 40.1, ширина переднего конца соответственно 4.0 и 8.0; ширина заднего конца соответственно 2.5 и 5.0. Балл конструктивного совершенства (БКС) = 100.

С р а в н е н и е. Описываемый вид ближе всего к F. (s. str.) tsagajana Vial. et Suk., 1976 из маастрихта-дания Амурской обл. (Вялов, Сукачева, 1976), отличаясь от него, как и от всех других видов Folindusia s. str. сходного уровня, наличием округлых строительных частиц и более правильной их укладкой.

Материал. Кроме голотипа, еще 55 паратипов ПИН, №№ 4626/331, 333, 334, 336, 340, 341, 346, 347, 354, 357 (обн. 9с/1); 360 (обн. 9с/2); 379, 381, 384, 386–388, 390–392, 395, 396, 399, 401, 409 (обн. 9/10); 412, 414 (обн. 9/16, 46), 500–517, 519, 649–656, 672 (без указания № обн.) из того же местонахождения.

Folindusia (s. str.) inventa Sukatsheva et Vasilenko, sp. nov.

Табл. XII, фиг. 2

Название вида от inventus *лат.* – найденный.

Голотип – ПИН, № 4626/332, прямой и обратный отпечатки личиночного домика; Черновские Копи, обн. 9с/1; нижний мел.

О п и с а н и е. Домики средней величины, четко очерченные, прямые, узкие, длинные, сужающиеся к заднему концу. Построены из средней величины и мелких (от 0.5 до 1.5 мм), часто многогранных, обкусанных растительных фрагментов, уложенных хаотически, плотно, с налеганием друг на друга, образуя однородное покрытие. Изредка встречаются мелкие (0.2–1.0 мм) кварцевые песчинки, уложенные хаотически на концах домика или в виде подобия боковой обкладки. Иногда наравне с песчинками с боков домика уложены длинные фрагменты или целые хвоинки (до 3.5 мм). К заднему концу домика строительные фрагменты уменьшаются.

Размеры в мм: голотип — длина домика 15.0, ширина переднего конца 3.5, ширина заднего конца 2.5. Целые паратипы соответственно от 11.0 до 16.0; 2.0–4.0; от 1.5 до 2.0 (без обкладки). БКС = 60.

С р а в н е н и е. Описываемый вид отличается от всех известных видов Folindusia (s. str.) подобием боковой обкладки из мелких песчинок и длинных, узких хвоинок при сильно сужающейся к заднему концу форме домика.

Материал. Кроме голотипа, 16 паратипов ПИН, №№ 4626/335(352) (обн. 9с/1); 372, 374, 407 (обн. 9/15), 520, 522–526, 657–662 (без № обн.) из того же местонахождения.

Folindusia (s. str.) inconspicua Sukatsheva et Vasilenko, sp. nov. Табл. XII, фиг. 3

Название вида от inconspicuus *лат.* – невзрачный.

Голотип – ПИН, № 4626/389, прямой отпечаток личиночного домика; Черновские Копи, обн. 9/10; нижний мел.

О п и с а н и е. Домики средней величины, четко очерченные, прямые, сужающиеся к заднему концу. Построены из растительных частиц, уложенных хаотически, плотно, с налеганием друг на друга. Частицы мелкие и средней величины (от 0.2 до 1.0 мм), обкусанные, иногда расположены параллельно продольной оси домика, сверху покрыты тонким чехлом соединительного вещества, из-под которого строительный материал местами виден только в виде рельефа. Обкладки нет.

Размеры в мм: голотип — длина домика 15.0, ширина переднего конца 3.0, ширина заднего конца 2.0. Целые паратипы соответственно от 13.0 до 14.5; от 3.0 до 5.0; от 2.0 до 3.0. БКС = 80.

Сравнение. Описываемый вид близок к F. (s. str.) senecta Suk., 1990 из местонахождения Талангуй (тергенская свита, в. юра – н. мел; Сукачева, 1990) по типу строительных частиц и способу их укладки, отличаясь меньшими размерами частиц и самого домика.

Материал. Кроме голотипа, 15 паратипов ПИН, №№ 4626/345, 348 (обн. 9с/1); 363 (обн. 9с/2); 366 (обн. 9с/3); 397, 408 (обн. 9/10), 527–535 из того же местонахождения.

Folindusia (s. str.) expansa Sukatsheva et Vasilenko, sp. nov. Табл. XII, фиг. 5

Название вида от expansus *лат.* – распростертый.

Голотип – ПИН, № 4626/356, прямой и обратный отпечатки личиночного домика; Черновские Копи, обн. 9с/1; нижний мел.

О п и с а н и е. Домик средней величины, четко очерченный, прямой, резко сужающийся к заднему концу. Построен из мелких и средней величины (0.5-1.5 мм) обкусанных растительных фрагментов, уложенных в основном плотно, с налеганием друг на друга под острым углом к центральной продольной оси домика, в виде перевернутой елочки. К заднему концу домика строительные фрагменты заметно уменьшаются. С каждой стороны домика сбоку имеется настоящая обкладка из одного крупного широкого растительного фрагмента (возможно, листа гинкговых); оба эти фрагмента близки по форме и размеру (2.0×4.5 мм).

Размеры в мм: длина домика 17.0, ширина переднего конца без обкладки 4.0, ширина задне-го конца 2.5. БКС = 150.

Сравнение. Описываемый вид близок к F. (Echinindusia) sequoiae (Cockerell, 1923) (Сукачева, 1982) из нижнего мела Хабаровского края расположением строительных хвоинок косо к продольной оси домика и обкладкой в виде двух больших широких отгрызенных фрагментов растений.

Материал. Кроме голотипа, паратип ПИН, № 4626/521 из того же местонахождения (размеры не отличаются от голотипа).

Индузиподрод Echinindusia Vialov et Sukatcheva, 1976

Folindusia (Echinindusia) tortilis Sukatsheva et Vasilenko, sp. nov.

Табл. XII, фиг. 6

Название вида tortilis *лат.* – закручивающийся.

Голотип – ПИН, № 4626/545, прямой отпечаток личиночного домика; Черновские Копи (без № обн.); нижний мел.

Описание. Домики крупные, широкие, сужающиеся к заднему концу, с четкими контурами. Построены исключительно из коротких и длинных (1.5–6.0 мм) обгрызенных фрагментов хвоинок Pityophylium. Длинные фрагменты располагаются по пять-шесть экз. в ряд плотно друг к другу в перпендикулярном к оси домика положении. Они перемежаются с более мелкими фрагментами, уложенными без налегания горизонтальными рядами или хаотично. Часто домики из-за большой длины сохраняются лишь фрагментарно. Обкладки нет.

Размеры в мм: длина голотипа 26.0, ширина переднего конца 6.5, ширина заднего конца 4.0; длина паратипов от 21.0 до 32.5; ширина переднего и заднего концов соответственно 6.0-7.5 и 4.0-5.0. БКС = 100.

С р а в н е н и е. Описываемый вид наиболее близок к F. (Ech.) robusta sp. nov. из этого же местонахождения по размеру и типу укладки строительных частиц, отличаясь наличием рядов с перпендикулярно расположенными хвоинками.

З а м е ч а н и я. Среди строительного материала домиков описываемого вида иногда встречаются фрагменты сеточки паренхимы — остатки хвоинок, замещенные кальцитом. Кроме того, на поверхности домика могут встречаться единичные хвоинки (до 10 мм), уложенные параллельно его продольной оси. В этих случаях остальная поверхность домика уложена более короткими фрагментами хвоинок плотно и с некоторой тенденцией к горизонтальной укладке. Укладка также сходна с таковой у F. (Echin.) robusta sp. nov.

Материал. Кроме голотипа, еще 33 паратипов ПИН, №№ 4626/336, 338, 342, 343, 349, 350, 353, 358, 369, 370 (обн. 9с/1); 382, 393 (400), 394, 398, 403, 404, (обн. 9/10); 373 (обн. 9/15); 375 (обн. 9/16); 518, 537, 538, 546–552, 557, 558, 664– 666 (без № обн.) из того же местонахождения.

Folindusia (Echinindusia) robusta Sukatsheva et Vasilenko, sp. nov.

Табл. XII, фиг. 7

Название вида от robustus *лат.* – мощный.

Голотип – ПИН, № 4626/540, прямой отпечаток личиночного домика; Черновские Копи (без № обн.); нижний мел.

О п и с а н и е. Домики крупные, широкие, слабо сужающиеся к заднему концу, с четкими контурами. Построены исключительно из выгрызенных фрагментов хвоинок Pityophylium. Часть из них расположена косо по отношению к продольной оси домика, а часть параллельно. Длина фрагментов варьирует от 3.0 до 6.5 мм, а ширина равна ширине хвоинок (1.0 мм). На передних концах домиков хвоинки уложены под небольшим углом к продольной оси; ближе к середине и заднему концу положение их становится более параллельным. Несколько коротких хвоинок уложены сбоку домика косо или почти продольно, напоминая боковую обкладку.

Размеры в мм: длина домика 30.0, ширина переднего конца 9.0, заднего 7.5. Размеры паратипов соответственно: длина от 14.0 до 25.0; ширина переднего конца от 4.0 до 6.0; ширина заднего конца от 3.0 до 5.0. БКС = 150.

С р а в н е н и е. Описываемый вид наиболее близок по укладке строительного материала в задней части домика к F. (s. str.) aenigmatosa sp. nov. из того же местонахождения, отличаясь от него, а также от всех видов подрода Echinindusia косой укладкой хвоинок в передней части домика и наличием длинных фрагментов хвоинок, уложенных сбоку домика.

Материал. Кроме голотипа, еще 10 паратипов ПИН, №№ 4626/539, 541-545, 667-670 (без № обн.).

Индузирод Terrindusia Vialov, 1973

Terrindusia (s. str.) nova Sukatsheva et Vasilenko, sp. nov. Табл. XII, фиг. 4

Название вида от novus лат. – новый.

Голотип – ПИН, № 4626/405, прямой отпечаток личиночного домика; Черновские Копи, обн. 9/10; нижний мел.

Описание. Домики средней величины, прямые, с четкими контурами, узкие, сужающиеся к заднему концу. Построены исключительно из мелких (0.2–1.0 мм) неокатанных кварцевых песчинок, уложенных хаотично, плотно, часто острыми гранями вверх. Соединительного вещества нет. Размеры песчинок к заднему концу домика сильно уменьшаются. Обкладка отсутствует.

Размеры в мм: голотип — длина домика 16.0, ширина переднего конца 4.0, ширина заднего конца 3.5. Паратип ПИН, № 4626/536 — длина 14.5, ширина переднего конца 4.5, ширина заднего конца 2.5. БКС = 30. Сравнение. Описываемый вид наиболее близок к Т. (s. str.) fluvialis Suk., 1980 из неокома Монголии (местонахождение Манлай; Сукачева, 1980б) по типу материала и его расположению, отличаясь отсутствием соединительного вещества и более плотной укладкой.

Материал. Кроме голотипа, четыре паратипа ПИН, №№ 4626/406 (обн. 9/10), 536, 556, 663 (без № обн.).

ОБСУЖДЕНИЕ

Богатые комплексы личиночных домиков ручейников известны главным образом из Забайкалья, Приамурья, Приморья, Монголии и Китая, где они встречаются в местонахождениях различного возраста – от юрских до антропогеновых (Пономаренко и др., 2009). Наиболее массовые и разнообразные находки домиков ручейников приурочены к отложениям нижнего мела. Например, в забайкальском местонахождении Байса (зазинская свита) найдено более 700 остатков личиночных домиков, комплекс которых в целом сходен с домиками из основных китайских местонахождений (нижний мел Люпаньшанского бассейна). Как и в Байсе, здесь преобладают постройки из минеральных материалов (Terrindusia) и из органических (напр., из раковин остракод и моллюсков – Ostracindusia и Pelindusia), при этом крайне мало домиков из растительных фрагментов (Folindusia) (Huang et al., 2009). И в Люпаньшанском бассейне, и в Байсе встречаются редкие формы построек из фекальных пеллет водных беспозвоночных (Иванов, 2006).

В местонахождении Черновские Копи преобладают домики, построенные из растительных остатков (Folindusia), что отличает этот комплекс от других раннемеловых ассоциаций. Однако в Забайкалье известен позднеюрский ундино-даинский комплекс личиночных домиков (Сукачева, 1982), сходный с таковым из Черновских Копей не только по доминированию Folindusia, но и по типу укладки строительного материала. Учитывая особенности домиков ручейников и тот факт, что их строение сильно зависит от условий окружающей среды, такое сходство говорит не о близком возрасте отложений, а об особом типе бассейна седиментации, не характерном для большинства азиатских нижнемеловых местонахождений. Приуроченность разреза Черновских Копей к центральной угленосной части Читино-Ингодинской впадины с преимущественно алевролитовым составом осадков и обилие растительных остатков, а также другие факторы свидетельствуют о седиментации в условиях слабопроточного равнинного водоема в лесной зоне с незначительным привносом грубообломочного материала. Обитающим в центральных или затишных краевых частях такого водоема личинкам ручейников нет необходимости противостоять

динамике водной среды и строить тяжелые или утяжеленные домики: достаточны постройки из наиболее доступного растительного материала. обеспечивающего необходимую защиту легко уязвимого мягкого тела. Единичные практически не разрушенные домики из терригенного материала сложены исключительно мелкими, плотно уложенными кварцевыми песчинками, что свидетельствует о том, что обитали эти личинки не в зоне седиментации с глинистым дном, а в несколько более динамичной части водоема с песчаным дном – возможно, на отмели. Вероятнее всего, перенос этих домиков к месту захоронения был незначителен и не очень динамичен. Нельзя исключить и перенос домиков плаваюшими агрегатами.

Несмотря на сходство комплекса домиков из Черновских Копей с ундино-даинскими, на этом основании нельзя предполагать схожесть палеообстановки бассейнов. Ундино-даинские разрезы состоят преимущественно из вулканогенноосадочных комплексов пород, возможно, фаций временных водоемов в гористой местности. Единственное, что их сближает с Черновскими Копями – это, вероятно, слабая проточность и низкая динамика водной среды в периоды накопления насекомоносных толщ. Таким образом, гидродинамические факторы являются, вероятно, определяющими для состава мезозойских комплексов личиночных домиков ручейников (особенно если говорить о типе материала домика и размерности частиц). Однако характер укладки строительного материала и форма постройки, возможно, в большей степени определяются биологическими особенностями личинок и могут использоваться, хотя и весьма ограниченно, для изучения геологической истории группы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василенко Д.В. Новые равнокрылые стрекозы (Odonata: Synlestidae, Hemiphlebiidae) из мезозойского местонахождения Черновские Копи (Забайкалье) // Палеонтол. журн. 2005а. № 3. С. 55–59.

Василенко Д.В. Повреждения мезозойских растений Черновских Копей (Забайкалье) // Палеонтол. журн. 2005б. № 6. С. 54–59.

Василенко Д.В. Краевые повреждения листьев хвойных и гинкговых из мезозоя Забайкалья // Палеонтол. журн. 2006. № 3. С. 53–56.

Вялов О.С. Классификация викопных хатинок ручайников // Доп. АН УРСР. Сер. Б. 1973. № 7. С. 585–588.

Вялов О.С., Сукачева И.Д. Ископаемые домики личинок ручейников (Insecta: Trichoptera) и их значение для стратиграфии // Палеонтология и биостратиграфия Монголии / Ред. Крамаренко Н.Н. М.: Наука, 1976. С. 169–232.

Жерихин В.В., Сукачева И.Д. Об использовании домиков ручейников (Insecta, Trichoptera) в биостратиграфии меловых отложений // Континентальный мел СССР / Ред. Красилов В.А. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 19–29.

Иванов В.Д. Личинки ручейников (Insecta: Trichoptera) из мезозоя Сибири // Палеонтол. журн. 2006. № 2. С. 62–71.

Пономаренко А.Г., Сукачева И.Д., Василенко Д.В. Некоторые особенности распространения ручейников (Insecta: Trichoptera) в мезозое Азии // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 46–58.

Синица С.М. Черновский палеонтологический заповедник // Юбилейн. Вестн. Читинск. политехн. ин-та. Вып. 1. М.: Изд-во МГУ, 1995. С. 70–84.

Синиченкова Н.Д. Новые верхнемезозойские веснянки из Центрального Забайкалья (Insecta: Perlida = Plecoptera) // Палеонтол. журн. 1998. № 2. С. 64–69.

Синиченкова Н.Д. Новые поденки из верхнемезозойского Забайкальского местонахождения Черновские Копи (Insecta: Ephemerida = Ephemeroptera) // Палеонтол. журн. 2000. № 1. С. 63–69.

Синиченкова Н.Д., Сукачева И.Д. Особенности фауны водных насекомых верхнемезозойского местонахождения Черновские Копи, Забайкалье // Меловая система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. II Всеросс. совещ. / Ред. Аркадьев В.В., Прозоровский В.А. СПб.: ГИН РАН, 2005. С. 151–158.

Сукачева И.Д. Эволюция строительного поведения личинок ручейников Trichoptera // Журн. общ. биол. 1980а. Т. 41. № 3. С. 457–469.

Сукачева И.Д. Новые ручейники (Trichoptera) местонахождения Манлай // Нижнемеловое озеро Манлай / Ред. Калугина Н.С. М.: Наука, 1980б. С. 104–109.

Сукачева И.Д. Историческое развитие отряда ручейников // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1982. Т. 197. 112 с.

Сукачева И.Д. Ручейники. Phryganeida // Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья / Ред. Расницын А.П. М.: Наука, 1990. С. 94–122.

Сукачева И.Д. Юрские домики ручейников (Insecta, Trichoptera) Монголии // Палеонтол. журн. 1994. № 4. С. 76–85.

Сукачева И.Д. Семейство Phryganeidae (Insecta: Trichoptera) из мезозоя и кайнозоя Азии (с кратким обзором мировой ископаемой фауны) // Палеонтол. журн. 2016. № 4. С. 76–85.

Сукачева И.Д., Василенко Д.В. Новые таксоны ручейников (Insecta, Trichopera) с редуцированным жилкованием передних крыльев из мезозоя Азии // Палеонтол. журн. 2013. № 1. С. 57–63.

Сукачева И.Д., Василенко Д.В. Ручейники (Insecta: Trichoptera) из верхнемезозойского местонахождения Черновские Копи (Забайкалье). Часть 1: Имаго // Палеонтол. журн. 2018. № 5. С. 62–67.

Фелькер А.С., Василенко Д.В. Новый род и вид стрекоз семейства Hemiphlebiidae из нижнего мела местонахождения Черновские Копи (Восточное Забайкалье) // Палеонтол. журн. 2018. № 2. С. 34–37.

Barna P. Low diversity cockroach assemblage from Chernovskie Kopi in Russia confirms wing deformities in insects at the Jurassic/Cretaceous boundary // Biologia. 2014. V. 69. № 5. P. 651–675.

Huang D., Wu H., Dong F. The discovery and preliminary study of fossil caddis case in China // Acta Palaeontol. Sin. 2009. V. 48. \mathbb{N} 4. P. 646–653.

Sukatsheva I.D., Vasilenko D.V. Caddisflies from Chernovskie Kopi (Jurassic / Cretaceous of Transbaikalia) // Zoosymposia. 2011. V. 5. P. 434–438.

Vršanský P, Aristov D.S. Termites (Isoptera) from the Jurassic/Cretaceous boundary: Evidence for the longevity of their earliest genera // Eur. J. Entomol. 2014. V. 111. \mathbb{N} 1. P. 137–141.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1. Folindusia (s. str.) aenigmatosa sp. nov., голотип ПИН, № 4626/360.

Фиг. 2. Folindusia (s. str.) inventa sp. nov., голотип ПИН, № 4626/332.

Фиг. 3. Folindusia (s. str.) inconspicua sp. nov., голотип ПИН, № 4626/389.

Фиг. 4. Terrindusia (s. str.) nova sp. nov., голотип ПИН, № 4626/405.

Фиг. 5. Folindusia (s. str.) expansa sp. nov., голотип ПИН, № 4626/356.

Фиг. 6. Folindusia (Echinindusia) tortilis sp. nov., голотип ПИН, № 4626/545.

Фиг. 7. Folindusia (Echinindusia) robusta sp. nov., голотип ПИН, № 4626/540.

Все: Забайкалье, Черновские Копи; нижний мел. Длина масштабных отрезков на фиг. 2, 3, 5 – 2 мм, на фиг. 1, 4, 6 – 5 мм, на фиг. 7 – 10 мм.

Caddisflies (Insecta, Trichoptera) from the Upper Mesozoic Chernovskie Kopi Locality (Transbaikalia): Part 2. Larval Cases

I. D. Sukacheva¹, D. V. Vasilenko^{1, 2}

¹Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997 Russia ²Cherepovets State University, Cherepovets, Russia

Seven new species of the fossil caddis cases (larval portable retreats of Trichoptera), *Folindusia* (s. str.) *aenig-matosa* sp. nov., *F.* (s. str.) *inventa* sp. nov., *F.* (s. str.) *inconspicua* sp. nov., *F.* (s. str.) *expansa* sp. nov., *F.* (*Echin-indusia*) *tortilis* sp. nov., *F.* (*Echinindusia*) *robusta* sp. nov., *Terrindusia* (s. str.) *nova* sp. nov, are described from the Lower Cretaceous deposits of Chernovskie Kopi (Transbaikalia, Russia). *Folindusia* spp. are dominating over *Terrindusia* spp. numerically in the oryctocenosis which agrees with the reconstruction of sedimentation basin as a periodically low-flowing flat water body in a forested territory.

Keywords: caddis cases, Folindusia, Terrindusia, new species, Lower Cretaceous, Transbaikalia

УДК 565.726:551.736

ДРЕВНЕЙШИЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЬ НАДСЕМЕЙСТВА HAGLOIDEA (ORTHOPTERA) ИЗ ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ РОССИИ И ЗАМЕЧАНИЯ О КУЗНЕЧИКОПОДОБНЫХ ФОРМАХ ИЗ ПАЛЕОЗОЯ

© 2021 г. А. В. Горохов*

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия *e-mail: orthopt@zin.ru Поступила в редакцию 17.02.2021 г. После доработки 07.03.2021 г. Принята к публикации 17.03.2021 г.

Описан древнейший представитель надсемейства Hagloidea из верхней перми Кемеровской области России (Permohagla tomica gen. et sp. nov.). Это первое указание на формирование данного надсемейства еще в палеозое и косвенное подтверждение гипотезы о происхождении всех современных длинноусых прямокрылых с элитральным стридуляционным аппаратом (сверчковых и кузнечиковых) от ранних представителей Hagloidea. Предположение о происхождении Hagloidea, кузнечиковых и сверчковых от пермского "семейства" Raphoglidae syn. nov., изначально лишенного элитрального стридуляционного аппарата, опровергнуто, а само это "семейство" сведено в синонимы к подсемейству Kamiinae, принадлежащему пермскому семейству Pruvostitidae из инфраотряда Oedischiidea. Кратко рассмотрены также некоторые другие кузнечикоподобные формы из палеозоя, ошибочно отнесенные к позднемезозойскому и кайнозойскому надсемейству Tettigonioidea.

Ключевые слова: Orthoptera, пермь, Hagloidea, Haglidae, новые род и вид, Oedischioidea, Pruvostitidae, Kamiinae

DOI: 10.31857/S0031031X21050068

введение

В монографии, посвященной разработке высшей классификации подотряда длинноусых прямокрылых (Ensifera) на основе обобщения всех доступных к тому времени данных по систематике современных и ископаемых прямокрылых (Горохов, 1995), этот подотряд был разбит на четыре инфраотряда и девять надсемейств, но для двух ископаемых семейств – Phasmomimidae из юры и Vitimiidae из мела – систематическое положение не было установлено, хотя их принадлежность к Ensifera поддерживалась. Такая классификация подотряда до сих пор представляется наиболее обоснованной и дана ниже с включением всех данных по геологическому распространению, известных до настоящего момента:

I. Инфраотряд Oedischiidea (верхний карбоннижняя юра)

1) Надсемейство Oedischioidea (верхний карбон-нижняя юра)

2) Надсемейство Xenopteroidea (нижняя пермь-верхний триас)

II. Инфраотряд Elcanidea (нижняя пермь-палеоцен)

3) Надсемейство Permorhaphidioidea (нижняя пермь, ?пермь Мадагаскара)

4) Надсемейство Elcanoidea (нижняя пермьпалеоцен)

III. Инфраотряд Tettigoniidea (средний триассовременность)

5) Надсемейство Hagloidea (средний триассовременность)

6) Надсемейство Tettigonioidea (нижний мелсовременность)

7) Надсемейство Stenopelmatoidea (нижний мел-современность)

IV. Инфраотряд Gryllidea (средний триас-современность)

7) Надсемейство Gryllavoidea (средний-верхний триас)

8) Надсемейство Grylloidea (верхний триассовременность).

Надсемейство Hagloidea рассматривается как предковое для остальных надсемейств инфраотряда Tettigoniidea и для инфраотряда Gryllidea, а его предками считаются представители надсемейства Oedischioidea из семейства Pruvostitidae, в частности, из его ранне- и среднепермского подсемейства Sylvoedischiinae. Надкрылья Sylvoedischiinae были очень похожи по строению на таковые большинства самок Hagloidea, поскольку они были лишены элитрального стридуляционного аппарата у обоих полов (рис. 1, a), тогда как надкрылья самцов Hagloidea всегда снабжены в той или иной степени развитым стридуляционным аппаратом, в котором стридуляционной жилкой стала изогнутая CuP (рис. 1, δ , e). Последний признак был унаследован возможными потомками этого надсемейства, перечисленными выше.

В качестве единственного признака, якобы позволяющего отличить надкрылья обоих полов общего предка Hagloidea, кузнечиковых и сверчковых, от надкрылий их более ранних предков (Bethoux et al., 2002), были названы некоторые особенности строения области MP + CuA1, а именно: нарушение правильной гребенчатости этих ветвей, характерной для Sylvoedischiinae (рис. 1, a), за счет смещения основания передней ветви MP + CuA1 проксимальнее оснований ряда последующих ветвей MP + CuA1 (рис. 1, δ , e). Это преобразование, согласно А.В. Горохову (1995), могло быть вызвано переходом от более или менее геофильного образа жизни, при котором надкрылья складываются коробчато с резким сгибом вдоль ствола MP + CuAl (рис. 1, a), к более фитофильному, для которого коробчатое складывание надкрылий не характерно (т.е., надкрылье в дистальной половине теряет такой сгиб и располагается почти в вертикальной плоскости), а затем у самцов в связи с развитием крупного стридуляционного аппарата надкрылья вновь начинают складываться коробчато, но на этот раз основной сгиб начинает проходить не вдоль ствола MP + CuA1 (т.е., не вдоль его передней ветви), а вдоль следующей ветви, которая в этом случае формирует новый ствол для остальных ветвей MP + CuA1 (рис. 1, б, в).

Последняя гипотеза предполагает, что у самок такое преобразование области MP + CuA1 могло отсутствовать (рис. 1, г) или проходить как частичная маскулинизация их жилкования (рис. 2, в) при усиленном развитии стридуляционного аппарата у самцов. Подтверждениями этой гипотезы являются наличие у всех самцов Hagloidea с развитым стридуляционным аппаратом и неукороченными крыльями смещения основания передней ветви MP + CuA1 в надкрыльях проксимальнее оснований других ветвей MP + CuA1 (рис. 1, δ , ϵ), а также сохранение в надкрыльях самок некоторых Hagloidea примитивного строения MP + CuA1. сходного с таковым Sylvoedischiinae (рис. 1, ϵ). Обнаружение описываемого ниже древнейшего представителя Hagloidea в верхней перми является дополнительным подтверждением этой гипотезы, поскольку делает предположение о происхождении этой группы от форм почти того же возраста, но лишенных стридуляционного аппарата (Bethoux et al., 2002), как минимум маловеро-ятным.

Изученный материал хранится в коллекции Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) в Москве. За предоставленную возможность изучения этого материала автор благодарен коллективу лаборатории членистоногих ПИН. Данная работа выполнена в рамках Государственного исследовательского проекта № АААА-А19-119020690101-6 (Российская Федерация).

НАДСЕМЕЙСТВО HAGLOIDEA HANDLIRSCH, 1906

Это надсемейство было разделено на четыре семейства с многочисленными подсемействами (Горохов, 1995): Hagloedischiidae (средний-верхний триас), Haglidae и Tuphellidae (средний триаснижний мел). Prophalangopsidae (нижняя юра-современность). Описываемый ниже новый род из верхней перми не может быть включен в последнее семейство, поскольку надкрылья Prophalangopsidae обычно с хорошо развитой вторичной С, образованной из участков ветвей Sc и поперечных жилок между ними, а также со слегка ослабленным стридуляционным аппаратом у самца, в котором некоторые из его структур (расширенное ланцетовидное поле позади основания МА2, диагональная жилка или ее веер) в той или иной мере редуцированы, тогда как у нового рода в надкрылье самца нет даже следов вторичной С, а стридуляционный аппарат и все его структуры хорошо развиты (рис. 2, *a*). Признаки остальных семейств не противоречат тем, что обнаружены у нового рода; но его принадлежность к Tuphellidae все же кажется менее вероятной, так как у лучше сохранившихся самцов Tuphellidae поперечные жилки между CuA и CuP значительно сильнее изогнуты, а поле между MP + CuA1 и CuA2 более расширенное (рис. 1, в). Таким образом, новый род здесь отнесен к одному из двух оставшихся семейств, а именно, к Haglidae; причины такого выбора будут рассмотрены в замечаниях, приведенных после описания этого рода.

СЕМЕЙСТВО HAGLIDAE HANDLIRSCH, 1906 Род Permohagla Gorochov, gen. nov.

Название рода – от пермского периода и мезозойского рода Hagla.

Типовой вид – Р. tomica sp. nov.

Диагноз. Надкрылье среднего для семейства размера. У самца оно со следующими особенностями (рис. 2, *a*): участки полей Sc-R и R-M, расположенные проксимальнее MP, значительно более узкие, чем поле M-CuA в той же части надкрылья; поперечные жилки в основании последнего поля сильно S-образные и косые, а в



Рис. 1. Надкрылье представителей надсемейств Oedischioidea (*a*) и Hagloidea (δ -*e*): *a* – Sylvoedischia crassa Gor., Sylvoedischiinae (Pruvostitidae), нижняя пермь Пермского края (по: Горохов, 1987); δ – Haglomorpha martynovi Gor., Haglinae (Haglidae), самец, триас Кыргызстана (по: Горохов, 1986); *e*, *e* – Paracyrtophyllites undulatus Shar., Paracyrtophyllitinae (Tuphellidae), самец (*e*) и самка (*e*), верхняя юра Казахстана (по: Шаров, 1968). Без масштаба.



Рис. 2. Надкрылье Hagloidea (*a*−*в*) и Oedischioidea (*c*): *a* – Регтоhagla tomica sp. nov. (Haglidae), голотип ПИН, № 4887/363, проксимальная половина надкрылья самца, верхняя пермь Кемеровской обл.; *б* – Hagloedischia primitiva Gor. (Hagloedischiidae), триас Кыргызстана (по: Горохов, 1986); *в* – Voliopinae gen. et sp. indet. (Haglidae), анальная часть надкрылья самки, триас Кыргызстана (по: Горохов, 1986); *г* – Катіа angustovenosa Mart., Kamiinae (Pruvostitidae), средняя пермь Татарстана (по: Шаров, 1968). Масштабная линейка относится лишь к рис. 2, *a*.

его средней части почти прямые и поперечные; ланцетовидное поле между R и проксимальной частью МА1 сильно расширенное, с косыми поперечными жилками и, возможно, с МА2, ответвляющейся от МА недалеко от проксимального участка MP; поле между CuA и CuP заметно (но не очень сильно) расширено в проксимальной половине надкрылья, с более или менее дуговидными поперечными жилками и хорошо развитой диагональной жилкой, несущей небольшой веер у CuP и отделяющей большую часть CuA2 от его проксимального участка; проксимальный участок поля CuA1-CuA2 кпереди от диагональной жилки сравнительно крупный (широкий и длинный) и с довольно редким и несколько нарушенным жилкованием: более дистальная часть этого поля (между MP + CuA1 и CuA2) с густым и более правильным жилкованием, но слегка сужена в проксимальной части за счет дуговидного изгиба и значительного смещения основания дистального участка CuA2 к MP + CuA1 вдоль диагональной жилки; CuP умеренно изогнутая и формирует довольно пологую стридуляционную жилку в проксимальной половине, а также отчетливо дуговидную переднюю струну в дистальной части; 1А еще менее изогнутая, но также формирует дуговидную струну в дистальной части; 2А с двумя ветвями, более анальная из которых участвует в формировании примитивного плектрума.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Подсемейственная принадлежность этого рода неясна, поскольку неизвестно строение дистальной части ланцетовидного поля и образующих эту часть жилок, но от родов, входящих в состав разных подсемейств Haglidae, новый род отличается следующими признаками: от Hagloptera Gorochov, 1986 (единственного рода триасового подсемейства Haglopterinae) – более пологой стридуляционной жилкой, значительно меньшим числом ветвей в веере диагональной жилки, значительно более коротким полем между CuA2 и передней струной, а также более узким полем между MP + CuA1 и CuA2 около диагональной жилки, но кзади от нее; от родов подсемейства Haglinae (триас-нижний мел) - более широким проксимальным участком поля CuA1-CuA2 с более беспорядочным жилкованием, явно более пологой стридуляционной жилкой и часто отсутствием дужки (характерной сильно дуговидной поперечной жилки) в поле между MP + CuA1 и CuA2 у диагональной жилки; от родов Triassaginae (триас) - теми же признаками поля CuA1-CuA2 и значительно более широким ланцетовидным полем; от родов Voliopinae (триас-юра) - основанием дистальной части CuA2, значительно сдвинутым относительно проксимальной части этой жилки вдоль диагональной жилки и теми же признаками, как от Haglinae; от Isfaropterinae, Bachariinae, Cyrtophyllitinae и Angarohaglinae (юра и/или нижний мел) — отсутствием следов даже зачатка вторичной С и теми же признаками, как от Voliopinae (кроме дужки в поле между MP + CuA1 и CuA2, которая, видимо, отсутствует у всех этих таксонов, но развита у Voliopinae).

Замечания. Если допустить, что семейство Hagloedischiidae с двумя родами из триаса (Hagloedischia Gorochov, 1986 и Voltziahagla Marchal-Papier, Nel et Grauvogel-Stamm, 2000) было описано не по самцу с первично слаборазвитым элитральным стридуляционным аппаратом, а по значительно маскулинизированному надкрылью самки, то новый род вполне может оказаться близким к Hagloedischia, a Hagloedischiidae могут быть понижены в ранге до подсемейства в Haglidae. Однако, едва ли Hagloedischiidae можно синонимизировать с каким-либо уже известным подсемейством Haglidae, поскольку перестройка жилкования области ветвей MP + CuA1 у Hagloedischia находится лишь в начальной стадии (puc. 2, δ), тогда как у обоих полов в других группах Haglidae эта перестройка выражена значительно лучше (рис. 1, *б*; 2, *в*).

Permohagla tomica Gorochov, sp. nov.

Название вида – от реки Томь.

Голотип – ПИН, 4887/363, прямой и обратный отпечатки передней половины надкрылья самца; Россия, Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, правый берег р. Томь в 10 км ниже пос. Усть-Булак, местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, чансиньский ярус (Yan et al., 2020), мальцевская свита, слой 87–90; сб. А. Башкуева и Д. Василенко, 2013 г.

О п и с а н и е (рис. 2, *a*; 3). Окраска не сохранилась. Костальное поле примерно в 1.5 раза уже остальной части надкрылья; ветви Sc в проксимальной половине надкрылья отчетливо косые и почти не изогнуты; поля Sc-R и R-M в этой же части надкрылья узкие, но приблизительно равные по ширине; поле M-CuA в наиболее широкой части примерно вдвое шире сохранившихся частей полей Sc-R и R-M; поле CuA-CuP в наиболее широкой части предыдущего поля, с довольно густыми поперечными жилками и трехветвистым веером диагональной жилки между CuA2 и CuP.

Размеры в мм: длина отпечатка 13.5; предполагаемая длина надкрылья 20–25.

Материал. Голотип.

НАДСЕМЕЙСТВО OEDISCHIOIDEA HANDLIRSCH, 1906

Это надсемейство включает в себя древнейших (позднекарбоновых, пермских, триасовых и раннеюрских) длинноусых прямокрылых, изначально лишенных элитрального стридуляционного



Рис. 3. Permohagla tomica sp. nov. (Haglidae), голотип ПИН, № 4887/363, отпечаток проксимальной половины надкрылья самца; Кемеровская обл., местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь. Масштабная линейка соответствует 5 мм.

аппарата у обоих полов, но габитуально похожих на представителей Hagloidea и современных кузнечиковых и лжекузнечиковых. Возможно, представители Oedischioidea являлись их экологическими предшественниками. Надсемейство было подразделено на пять семейств и 17 подсемейств (Горохов, 1995), среди которых были триасовое семейство Mesoedischiidae, начавшее независимо от Hagloidea формировать элитральный стридуляционный аппарат, негомологичный таковому инфраотрядов Tettigoniidae и Gryllidea, а также пермское семейство Pruvostitidae, к которому принадлежит подсемейство Sylvoedischiinae наиболее вероятная предковая группа для инфраотрядов Tettigoniidea и Gryllidea.

К последнему семейству принадлежит также подсемейство Катііпае (нижняя и средняя пермь), в строении надкрылий которого наблюдаются элементы имитации древесных или кустарниковых листьев, что делает их отдаленно похожими на многих современных кузнечиковых имитаторов листьев. К таким элементам относятся некоторое расширение надкрылья и появление легкой беспорядочности в его жилковании (продольное складывание надкрылий почти исчезает они становятся расположенными в основном в вертикальной плоскости и имитируют листья, вследствие чего функциональный смысл ряда жилок как границ между сгибающимися частями надкрылий утрачивается), включая появление некоторой беспорядочности в строении области ветвей MP + CuA1, при которой эти ветви утрачивают гребенчатое расположение, и эта область по строению начинает несколько напоминать таковую большинства Hagloidea (рис. 2, *г*).

Примерно такие же особенности характеризуют пермский род Raphogla Bethoux, Nel, Lapeyrie, Gand et Galtier, 2002, трактуемый его авторами как древнейший представитель "clade of modern Ensifera" (Bethoux et al., 2002). Для этого рода ими создано отдельное семейство, которое они, видимо, считают предковым для инфраотрядов Tettigoniidea и Gryllidea. Но значительно более вероятно, что этот род следует поместить в подсемейство Kamiinae, а установленное для него "семейство" целесообразно свести в синонимы к этому подсемейству (Kamiinae Sharov, 1968 = Raphoglidae Bethoux, Nel, Lapeyrie, Gand et Galtier, 2002, syn. nov.).

Ряд других палеозойских форм были включены или предположительно включены их авторами в надсемейство Tettigonioidea, достоверно известное лишь из раннего мела и кайнозоя, но у этих форм не найдено ни одного признака, который бы позволил отнести их к этому надсемейству, а не к инфраотряду Oedischiidea. Они явно не принадлежат Tettigonioidea, а могут быть представителями Kamiinae или какой-либо иной группы их возможных экологических аналогов из Oedischiidea. К ним относятся загадочный род Permotettigonia Nel et Garrouste, 2016 из средней перми, описанный по недостаточно сохранившемуся фрагменту надкрылья, и созданное для этого рода семейство Permotettigoniidae Nel et Garrouste, 2016 (Garrouste et al., 2016), а также еще более загадочный пермский род Permophyllum Prokop, Szwedo, Lapeyrie, Garrouste et Nel, 2015, который был помещен в Orthoptera без уточнения его систематического положения, но, судя по подписям к иллюстрациям этого рода, с указанием на его возможную принадлежность к Tettigoniidae (Prokop et al., 2015).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горохов А.В. Триасовые прямокрылые надсемейства Hagloidea (Orthoptera) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 143. С. 65–100.

Горохов А.В. Пермские прямокрылые инфраотряда Oedischiidea (Orthoptera, Ensifera) // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 62–75. *Горохов А.В.* Система и эволюция прямокрылых подотряда Ensifera (Orthoptera). Части 1 и 2 // Труды Зоологического института РАН. 1995. Т. 260. С. 1–224; 1–213.

Шаров А.Г. Филогения ортоптероидных насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1968. Т. 118. С. 1–218. *Bethoux O., Nel A., Lapeyrie J. et al.* Raphogla rubra gen. n., sp. n., the oldest representative of the clade of modern Ensifera (Orthoptera: Tettigoniidea, Gryllidea) // Eur. J. Entomol. 2002. V. 99. P. 111–116.

Garrouste R., Hugel S., Jasquelin L. et al. Insect mimicry of plants dates back to the Permian // Nature Communications. 2016. V. 7. 13735.

https://doi.org/10.1038/ncomms13735

Prokop J., Szwedo J., Lapeyrie J. et al. New Middle Permian insects from Salagou Formation of the Lodève Basin in southern France (Insecta: Pterygota) // Ann. Soc. Entomol. Fr. (Nouv. Sér.). 2015. V. 51. № 1. P. 14–51. https://doi.org/10.1080/00379271.2015.1054645

Yan E.V., Beutel R.G., Lawrence J.F. et al. Archaeomalthus (Coleoptera, Archostemata), a 'ghost adult' of Micromalthidae from Upper Permian deposits of Siberia? // Histor. Biol. 2020. V. 32. № 8. P. 1019–1027. https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1561672

An Oldest Representative of the Superfamily Hagloidea (Orthoptera) from Upper Permian and the Remarks about Katydid-Like Forms from Paleozoic

A. V. Gorochov

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

An oldest representative of the superfamily Hagloidea is described from Upper Permian of Kemerovo Province (*Permohagla tomica* gen. et sp. nov.). It is the first indication of the formation of this superfamily as early as the Paleozoic and an indirect confirmation of the hypothesis about the origin of all recent long-horned orthopterans with tegminal stridulatory apparatus (crickets and katydids) from early representatives of Hagloidea. Assumption of the origin of Hagloidea, katydids and crickets from the Permian "family" Raphoglidae syn. nov., initially devoid of the tegminal stridulatory apparatus, has been refuted, and this "family" itself has been synonymized with the subfamily Kamiinae, which belongs to the Permian family Pruvostitidae from the infraorder Oedischiidea. Some other katydid-like forms from the Paleozoic, erroneously assigned to the Late Mesozoic and Cenozoic superfamily Tettigonioidea, are also briefly considered.

Keywords: Orthoptera, Permian, Hagloidea, Haglidae, new genus and species, Oedischioidea, Pruvostitidae, Kamiinae

УДК 567.31:551.8.07(551.763.31)

ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КОМПЛЕКСОВ СЕНОМАНСКИХ ЭЛАСМОБРАНХИЙ (CHONDRICHTHYES, ELASMOBRANCHII)

© 2021 г. А. В. Бирюков^{а, b, *}

^аСаратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, Саратов, Россия ^bСаратовский областной музей краеведения, Саратов, Россия

*e-mail: palaeoanacorax@gmail.com Поступила в редакцию 25.09.2020 г. После доработки 13.11.2020 г. Принята к публикации 11.12.2020 г.

Проведена оценка степени сходства на уровне родов 23 комплексов сеноманских эласмобранхий из разных регионов мира (Поволжье, Мангышлак, Англо-Парижский бассейн, Литва, северо-запад Германии, юго-запад Франции, север Испании, Северная Америка, Венесуэла, Ливан, Египет, Алжир, Нигерия, Ангола, Индия, Австралия) по коэффициенту Жаккара. На основе кластерного анализа и палеогеографической карты высказаны предположения о возможных связях одновозрастных сообществ эласмобранхий и палеогеографических факторах, влияющих на них. Выделено пять фаунистических группировок: европейская, атлантическая, южно-тетическая, индийская, австралийская. Выявлена их зависимость от конфигурации акваторий и суши, температурного режима. Зависимость от значений глубин менее явная, хотя заметна внутри самих группировок.

Ключевые слова: сеноманский век, эласмобранхии, кластерный анализ, палеобиогеография **DOI:** 10.31857/S0031031X21050020

введение

Исследования позднемеловых, в частности, сеноманских эласмобранхий сегодня идут практически по всему миру. Накоплен огромный фактический материал. Но недостаточно освещены вопросы палеобиогеографии группы. Неравномерна степень изученности комплексов в разных регионах. На фоне большого числа публикаций по европейским, американским, австралийским сообществам, эласмобранхиям из сеномана России и сопредельных государств уделяется сравнительно мало внимания.

Остатки эласмобранхий (акулы, скаты) из сеноманских отложений бывшего СССР известны с середины XIX в. (Kiprianoff, 1852, 1854, 1859, 1881; Рогович, 1860; Синцов, 1872). Внимание исследователей в XX в. привлекали, в основном, таксономический состав и возможное биостратиграфическое значение, как отдельных таксонов, так и комплексов эласмобранхий (Гликман, 1955, 1957, 1958; Гликман, Шважайте, 1971; Мертинене, 1982; Железко, 1997). Палеобиогеографическому аспекту уделялось явно недостаточное внимание. Особенности распространения эласмобранхий рассматривались Л.С. Гликманом (1980) И Л.А. Несовым (1997), в более поздних работах данный вопрос освешается также эпизодически (Бирюков, 2013, 2014; Попов, Бирюков, 2014). Зарубежные авторы вопросы палеобиогеографии чаще рассматривают среди экологических (Underwood, Cumbaa, 2010; Guinot, 2013), но иногда и отдельно (Vullo et al., 2009; Underwood et al., 2011; Verma, 2015).

В последние годы комплекс сеноманских эласмобранхий Поволжья был ревизован, благодаря чему его разнообразие выросло; его удалось разделить на четыре ассоциации, предположительно соответствующие подъярусным подразделениям: нижнесеноманскому подъярусу, верхней и нижней частям среднесеноманского подъяруса и верхнесеноманскому подъярусу (Бирюков, 2018). Появилась возможность сравнения фауны эласмобранхий различных регионов мира с поволжскими сообществами и встраивания данных по поволжскому комплексу в мировой контекст.

В предлагаемой работе на основе современных данных о таксономическом составе комплексов эласмобранхий из сеномана различных регионов мира проведено сравнение между одновозрастными ассоциациями ряда регионов путем оценки их сходства при помощи кластерного анализа. В том числе, это позволяет понять и место поволжского комплекса в общей картине распределения группы в указанное время.

Автор выражает благодарность Е.В. Попову и Е.М. Первушову (СГУ) за ценные замечания и пожелания, высказанные в ходе обсуждения ру-

кописи, Г. Гуино (Ун-т Монпелье, Франция) за консультации по комплексам эласмобранхий Англо-Парижского бассейна. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 14-05-00828).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для характеристики сеноманского сообщества эласмобранхий Поволжья использовался ископаемый материал — зубы эласмобранхий, собиравшиеся с конца 1980-х гг. (колл. СГУ № 155), как геологами и палеонтологами СГУ, так и любителями. Обработан материал из 15 местонахождений из пределов Саратовской, Волгоградской, Пензенской, Самарской областей (Бирюков, 2018). Основная масса зубов происходит из уровней концентрации – фосфоритовых горизонтов, которые часты в отложениях сеноманского яруса Поволжья (Геология СССР, 1949, 1967, 1970). Ископаемый материал отбирался преимущественно по методу объемных проб (средний объем 0.1 м³) из выбранных интервалов с отсевом или отмывкой проб на ситах с размером ячеи 2.5, 1 и (при возможности) 0.6 мм с разделением на размерные фракции и разбором концентрата в камеральных условиях. Часть материала получена при поверхностном сборе.

Комплексом эласмобранхий охарактеризованы уровни, соответствующие трем подсвитам меловатской свиты Саратовского, Волгоградского и Пензенского Поволжья, а также пограничный интервал никольской толщи и гулюшевской свиты в Самарском Предволжье (Бирюков и др., 2018), т.е., всем трем подъярусам сеноманского яруса. По Поволжью было обработано более 100 проб с общим числом зубов более 36 тыс. Сеноманский комплекс эласмобранхий в Поволжье включает в себя представителей 10 отрядов, 24 семейств, 34 родов и 40 видов. Присутствие представителей 14 родов и 22 видов в регионе установлено впервые (Бирюков, 2018). Все таксоны даются в соответствии с систематическими взглядами А. Каппетты (Cappetta, 2012), кроме признания валидности рода Palaeoanacorax (sensu Glickman, 1971) и рассмотрения в составе одонтаспидид недавно установленного рода Pseudomegachasma Shimada et al., 2015.

Для сравнения эласмобранхий были использованы данные по следующим комплексам: 1) для раннего сеномана — Мангышлак (разрез Кольбай) (Kennedy et al., 2008), Англо-Парижский бассейн (Guinot et al., 2013), северо-запад Германии (Тевтобургский Лес) (Müller, Diedrich, 1991), югозапад Франции (Шаранта) (Vullo et al., 2007), Алжир (Фортасса) (Mennad et al., 2020) и Индия (бассейн Кавери) (Underwood et al., 2011) (табл. 1); для среднего сеномана — Англо-Парижский бассейн (Guinot et al., 2013), Северная Америка (Западный Внутренний пролив) (Cumbaa et al., 2010), Ливан (Намура) (Forey et al., 2003) и Австралия (бассейн Карнарвон) (Berrell et al., 2020) (табл. 1): для позднего сеномана – Англо-Парижский бассейн (Guinot et al., 2013), Литва (Dalinkevičius, 1935; Adnet et al., 2008), юго-запад Франции (Шаранта) (Vullo et al., 2007), север Испании (Астурия) (Vullo et al., 2009), Texac (Welton, Farish, 1993; Cappetta, Case, 1999; Hamm, 2008), Египет (Бахария) (Werner, 1989), Нигерия (грабен Бенуэ) (Vullo, Courville, 2014), Ангола (бассейн Бенгуэла) (Antunes, Cappetta, 2002), Венесуэла (бассейн Маракайбо) (Guinot, Carrillo-Briceño, 2018) и Австралия (бассейн Карнарвон) (Berrell et al., 2020) (табл. 1). Перечень эласмобранхий Литвы из работы Й. Далинкявичюса (Dalinkevičius. 1935) приведен по современным таксономическим представлениям (Cappetta, 2012). Вследствие расхождения точек зрения разных авторов на видовой состав комплексов, сравнение произведено на уровне родов, как это сделано ранее для Англо-Парижского бассейна (Guinot, 2013) (табл. 1). В работу не вошли комплексы из сеномана Ливии (Rage, Cappetta, 2002) и Японии (Goto et al., 1996) из-за недостаточно определенной стратиграфической принадлежности материала (только до уровня яруса или шире). Комплексы из Нигерии и Анголы следует оценивать осторожно вследствие не очень точной стратиграфической привязки и бедности материала, вероятно, проистекающей из относительно слабой изученности территории. Для Венесуэлы известны данные только по ламнообразным.

Для более объективной оценки сходства между комплексами эласмобранхий Поволжья и иных регионов был применен кластерный анализ, ранее показавший хорошие результаты при анализе верхнемеловых комплексов эласмобранхий Англо-Парижского бассейна (Guinot, 2013). На основе наличия или отсутствия родов в регионах произведено вычисление коэффициента сходства Жаккара по формуле $K_i = c/a + b - c$ (где a - числотаксонов в первом сравниваемом комплексе, *b* – число таксонов во втором сравниваемом комплексе, с – число таксонов, общих для 1-го и 2-го комплексов) методом одиночной связи с последующим построением дендрограмм при помощи программы Past 3 (Hammer, 2018). Анализ произведен на основе подъярусных комплексов (табл. 2). Коэффициенты сходства Отиаи, Кульчинского, Дайса имеют близкие значения.

Результаты кластерного анализа были наложены на палеогеографические карты для сеноманского века, предложенные К. Скотизом (Scotese, 2014). Подобный метод был использован Ю. Криветом и Ш. Клуг для анализа палеобиогеографии юрских эласмобранхий Европы (Kriwet, Klug, 2008). Сочетание значения коэффициента сходства и карты позволяет оценить расстояния между регионами, откуда происходят сравниваемые сообщества, и господствующие там условия (на-

	81111810101 1	1	_					_				_				_					_		_						
	Drotolamaa		_					-		_		_	_	-		_		_		-	-		_						
	nohoidehreQ	-												1														1	
	Dwardius		1		1				-	-		1	1			1		1											
	Plicatolamna														1														
	Dallasiella					-	-						1	1						1									
	Cretoxyrhina		1		-	-						1	1	1				1	1	1				-				-	1
	Kenolamna															1												1	
	Cretolamna		1		1	-	1		-	ī		1	1	1		1		1	1	1	1	1		1				1	1
	Archaeolamna		1		1	-	-	1				1	1	1		1		1		1	1	1							
	Microcorax													1									-						
	Nanocorax												1							1			-	-					
	Pseudocorax						-																						
	zduancorax		1		-	-	-					1	-	1	1	-		-	1	1	1	1		-	1				
	XEIODEIIEODEIET		_									1		_				_		_			_						
	Belessesses		-			_																							
	2000 y	-					_																						
	Cederstroemia	-	1			-	-	-				1	1				-	1		1									
	9Cederstroemia																												
	Cretorectolobus	-	<u> </u>		-							<u> </u>		1			-	——					-						
	Orectoloboides	-	 		1									1			-	1							1				
	cf. Pararhincodon													1															
	Pararhincodon					-							-							1		1							
	Cantioscyllium							1										-			1	1	1						
	muillyosotenbA	_				-	-				Ŧ		1				T			1									
	Resiteia	AH					-				1AJ				-		4AI												
	muillyəsemlA	ΜO						-			õ						Õ												
ра	muillyəsiməH	ΕH					1				E E						Ë												
МИ	muillyosolidD	ЧC				-	1	1		,	ž		1				ЙC			1									
ΧК	Heterodontus	И	1		1	-	1 1	1			ΗИ	1	1				ΗИ	1	1	1									
ни	Protocentrophorus	白									Ē						3Д		1										
же	seiteleboleup2	P∕									CP								1										
ОГС	Protosqualus		1			-	1 1		-	T		1	1					1	1	1								1	
ЮХ	sulsup2				-														1	1									
(II)	Cretascyllium						1																						
НСІ	Squatina		1		1	-						1	1	-				1	1	1									
ма	Asendospinax		-			-							1																
ЮН	snpoupoaus		1			-		1				1	-					-	1	1									
ce :	Paraorthacodus		1		-							1				-		-											
ЙЕ	nobonsbitoN?								-	-																			
ΙХИ	Cladioserratus					-	-						-					1	1	1									
DaF	Hexancnus						1																						
oбl	Lifycnodus											1		1				-	1	1			-						
CM	Mcgyprovatus	-															-												
ла	Discoordins			—																									
ΒΞ	Distobatus									_																			
рдс	Asteracanthus																								-				
) pc	supossi I	-										1		1			-	1					_		1				
(1)	Polvacrodus	-	1					1				1					-	-											
ие	Acrodus	_	1									1						1	1										
ьиі	subodinT	-	L					1				<u> </u>					-	L											
Чал	subodyH	-	<u> </u>					1						1			-	L					-						
l. F	Meristodonoides	-	1											1			-	1											
la 1	Meristodon	1	L		-													L		1									
ШИГ			-IfC		101		ī	Ы	dи	KI		-IfC	. 0		H	pa-		-Ifo	ŭ	33	Þ 3			- Ś	leT	Ł		-pa-	ла
a6.			lob(ње1	Лан		31	J 34		ΠНД		lob	Gbe. HB	Y	ĮИВб	ия2 ия2		lob(be3	[NTE	ШБ	034	Й	exa	TIA TIA	LINII.	łиr	ви	лвст ия3	HLC
L		I	L I	×	4	- <	τU	Ŧ	< 7	×		L.	* 4	\circ	5	ЧF	1	ы ×	5	\triangleleft	Ŧ	\cup	<u>م</u> ب		ш	ji	p	ЧH	A

Pseudoscapanorhynchus

БИРЮКОВ

-

Таблица 1. Окончание

Enantiobatis																								1								
Rhinoptera										Ī																	1					
Gymnura										Ī																	1					
Cretomanta										Ī				1																		
Cyclobatis										Ē					1																	
Pararaja										Ī					-																	
knombopterygia										-					1													1				
SOIROONRMTSU						-	-			ŀ																						
		1		-	-	-	-		-	F	1		-						1		1											
Turnaniabatic							_		-	-												1	1					1				
ninnenogn.r							_		-	-																						
eiemsiloen ^A									_	ŀ																						
eiveanidatA									_	-							_															
Mafdentia								1	_	-																	1					
Isidobatus									_	-																	1					
Peyeria	-	\vdash							-	╞																	1					
Renpetia	-								_	ŀ																	1					
Sechmetia	-								4	ļ																	1					
Ptychotrigon	1						-			ļ				-										1			1					
Ptychotrigonoides	1						-																1									
Marckgraphia																											1					
Baharipristis								1																			-					
Onchopristis							-							1													1					
Micropristis															1																	
Libanopristis	Н								Н						1			H														
nudoloqyypobh	MA						1	,	MA					1				Ň				1	1	1								
Squatirhina	OF	1	-	I	-	1 -			HО		1	,	1					OH	1		1											
Rhinobatos	CEI								L E L					1	1			CE					1									
'Rhinobatos'	IЙ		-	-			-	,	ЛЙ								,	ИЙ														
Cretascyliorhinus	ΗI				-	1			H				I					H			1											
Protoscyliorhinus	ΑH		-	-	-	-	_		PFJ	Ì	1		-					03	1		1											
Caleorhinus	<u>с</u>								Ċ)									1													
Lengoschilothin					-	1.	-			Ē		,	_								1		1									
					-		-			ŀ			1							1	1											
					-		-			-		,	_								1											
Pronalalilia	-								-	ŀ															-							
					-					-		,	_			-					-		-									
Ciciodus				_			_	_		-				_								_	_	_			_					_
eropidere Cretodue		\vdash		_				-	-	╞																	. ,					. ,
sinschinzi H	1			-					+	╞	_			_			\neg		_													
nguonnesa Bandhias	-	-							+	╞	-			-			_		_													
eisuoludol.	-	F							-	╞	-						_		_				-									
Cenocarcharias	-	\vdash					-		-	╞							\neg					1	1	1								
Telodontasnis	-	\vdash							-	┝				-																		
Microcarcharias	-	\vdash							-	╞															1							
?Carcharias	-	\vdash								╞									1													
Carcharias	-			-			-		_	ŀ				1						-		1	1	1				1				1
Roulettia	1						-			ļ				-								1	1									
Carcharoides																											-					
Eostriatolamia		-				-	-	-			1		-	-					1	-	1											
nobotomonA		-			-	-					1		-			1			1		1											
Scapanorhynchus			-	-	-							,	-						1	-	-	-	-	-								
Paraisurus		-	-	-						ſ																						
		-ПО		<u>_</u>	ылак	ā .	Ē	dиг			-Iro	7	22		ан	rpa-			-по	Ba	33	Ф3		2	ecy-		пет			rpa-	~	ола
		ToB	Kbe	Мањ		111 73 F	n S	Анж Тни			Jo <u>B</u>	Kbe.	Ĩ	A	Iив	ABCI	ви		ToB	ТИТ	III	030	Ю	Геха	Зен	ыла	Егип	Чиг	вио	ABCI	ВИЛ	ЧΗ

впотнА	0.11538	0.11111	0.088235	0.2	0.22222	0.096774	0.085714	0.088235	0.074074	0.066667	0.30769	0.22222	0.17241	0.22222	0.375	0.076923	0	0.22222	0.09090 9	0.125	0.16667	0.22222	1
ЕкипедтэаА	0.1111	0.14815	0.11765	0.068966	0.21053	0.09375	0.11429	0.11765	0.11111	0	0.058824	0.045455	0.12903	0.095238	0.2	0	0	0.2	0	0	0.15385	1	0.22222
2 кип. в трак с	0.26923	0.25926	0.20588	0.21429	0.083333	0.1875	0.2	0.17143	0.1	0606000	0.23529	0.18182	0.11765	0.083333	0.15385	0.058824	0	0.15385	0.037037	0.083333	-	0.15385	0.16667
видэтиН	0.037037	0.035714	0.028571	0.074074	0.05	0.03125	0.027778	0.028571	0.037037	0.10714	0.23077	0.10526	0.064516	0.10526	0	0.083333	0	0	0	1	0.083333	0	0.125
тэпитЭ	0.02381	0.047619	0.0625	0.073171	0.028571	0.021277	0.019608	0.02	0	0.069767	0.068966	0.058824	0.14286	0.125	0.041667	0.037037	0.10526	0.041667	1	0	0.037037	0	0.090909
виднN	0.15385	0.14815	0.11765	0.10714	0.15	0.060606	0.11429	0.085714	0.11111	0.03125	0.125	0.095238	0.09375	0.045455	606060.0	0	0	1	0.041667	0	0.15385	0.2	0.22222
дижпА																			0.1052 (
нваиГ	0.03125 0	0.030303 0	0.025 0	0.030303	0.04	0.027027	0.02439 0	0.025	0.03125 0	0	0.05	0.083333 0	0.055556 0	0.04	0.071429 0	1	0	0	0.037037	0.083333 0	0.058824 0	0	0.076923
Венесуэла	0.11111 (0.10714 (0.085714 (0.10714 (0.15	0.09375 (0.11429 (0.11765 (0.071429 (0	0.125 (0.095238	0.09375 (0.095238 (1	0.071429	0	06060.0	0.041667	0	0.15385 (0.2	0.375
Техас	0.10811	0.16667	0.19512	0.23529	0.17241	0.12195	0.13636	0.13953	0.078947	0.25714	0.38095	0.25926	0.39394	-	0.095238	0.04	0	0.045455	0.125	0.10526	0.083333	0.095238	0.22222
CV	0.2619	0.28571	0.29787	0.25581	0.17949	0.16	0.19231	0.19608	0.10417	0.19149	0.24242	0.21053	-	0.39394	0.09375	0.055556	0	0.09375	0.14286	0.064516	0.11765	0.12903	0.17241
СИ	0.10811	0.10526	0.13953	0.16667	0.13333	0.21053	0.19048	0.19512	0.17143	0.33333	0.61111	1	0.21053	0.25926	0.095238	0.083333	0	0.095238	0.058824	0.10526	0.18182	0.045455	0.22222
бФЕОІ	0.125	0.12121	0.15789	0.23333	0.16	0.13889	0.125	0.12821	0.09090 9	0.34483	1	0.61111	0.24242	0.38095	0.125	0.05	0	0.125	0.068966	0.23077	0.23529	0.058824	0.30769
ЮЗФІ	0.15909	0.18182	0.20408	0.2381	0.073171	0.21739	0.2	0.20408	0.13333	1	0.34483	0.33333	0.19149	0.25714	0	0	0	0.03125	0.069767	0.10714	0.09090 9	0	0.066667
C3L	0.26316	0.25641	0.24444	0.19512	0.28125	0.47222	0.46154	0.4359	1	0.13333	0.090909	0.17143	0.10417	0.078947	0.071429	0.03125	0	0.1111	0	0.037037	0.1	0.1111	0.074074
АПБЗ	0.4	0.46154	0.45455	0.35714	0.36111	0.79412	0.85714	1	0.4359	0.20408	0.12821	0.19512	0.19608	0.13953	0.11765	0.025	0	0.085714	0.02	0.028571	0.17143	0.11765	0.088235
УШР5	0.425	0.48718	0.47727	0.31818	0.31579	0.87879	1	0.85714	0.46154	0.2	0.125	0.19048	0.19231	0.13636	0.11429	0.02439	0	0.11429	0.019608	0.027778	0.2	0.11429	0.085714
апы	0.39474	0.42105	0.4186	0.31707	0.27778	1	0.87879	0.79412	0.47222	0.21739	0.13889	0.21053	0.16	0.12195	0.09375	0.027027	0	0.06060 6	0.021277	0.03125	0.1875	0.09375	0.096774
ватиП	0.28125	0.3125	0.32432	0.27273	1	0.27778	0.31579	0.36111	0.28125	0.073171	0.16	0.13333	0.17949	0.17241	0.15	0.04	0	0.15	0.028571	0.05	0.083333	0.21053	0.22222
Мангышлак	0.4	0.38889	0.39024	1	0.27273	0.31707	0.31818	0.35714	0.19512	0.2381	0.23333	0.16667	0.25581	0.23529	0.10714	0.030303	0	0.10714	0.073171	0.074074	0.21429	0.068966	0.2
Говолжьез	0.69697	0.78125	-	0.39024	0.32432	0.4186	0.47727	0.45455	0.24444	0.20408	0.15789	0.13953	0.29787	0.19512	0.085714	0.025	0	0.11765	0.0625	0.028571	0.20588	0.11765	0.088235
Товолжье2	0.81481	1	0.78125	0.38889	0.3125	0.42105	0.48718	0.46154	0.25641	0.18182	0.12121	0.10526	0.28571	0.16667	0.10714	0.030303	0	0.14815	0.047619	0.035714	0.25926	0.14815	0.11111
ГэажговоП	1	0.81481	0.69697	0.4	0.28125	0.39474	0.425	0.4	0.26316	0.15909	0.125	0.10811	0.2619	0.10811	0.1111	0.03125	0	0.15385	0.02381	0.037037	0.26923	0.1111	0.11538
	Повол- жье1	Повол- жье2	Повол- жье3	Ман- гыш- лак	Литва	АПБІ	AII52	AIIE3	C3L	Ю3Ф1	ЮЗФ3	СИ	CA	Texac	Вене- суэла	Ливан	Алжир	Индия	Египет	Ниге- рия	Австра лия2	Австра лия3	Ангола

Таблина 2. Значения коэффициента Жаккара для комплексов сеноманских эласмобранхий мира

90

БИРЮКОВ

пример, возможные глубины, размер разделяющих их массивов суши и т.п.). Это дало возможность рассмотреть вероятность связи между комплексами эласмобранхий различных регионов.

ОЦЕНКА СТЕПЕНИ СХОДСТВА МЕЖДУ СЕНОМАНСКИМИ КОМПЛЕКСАМИ ЭЛАСМОБРАНХИЙ

Среди раннесеноманских комплексов наибольшее сходство с поволжским демонстрирует комплекс из Мангышлака [коэффициент Жаккара (далее – КЖ) – 0.4]. Несколько дальше отстоит от Поволжского комплекс Англо-Парижского бассейна (КЖ 0.39), гораздо выше его сходство с комплексом из Северо-Западной Германии (КЖ 0.47). Одинаково отдален от всех перечисленных комплекс с юго-запада Франции (КЖ с Поволжским комплексом, например, 0.16). Очень сильно обособлено индийское сообщество эласмобранхий (КЖ с сообществом из Поволжья 0.15). Нулевым КЖ ко всем остальным комплексам обладает сообщество из Алжира (рис. 1, а; табл. 2). Таким образом, один кластер формируют комплексы из Поволжья и Мангышлака, в составе другого кластера – комплексы из Англо-Парижского бассейна и с северо-запада Германии. Остальные сообшества демонстрируют большую (Алжир) или меньшую (юго-запад Франции, Индия) степень обособленности.

Из комплексов среднего сеномана в отдельный кластер объединяются комплексы Поволжья и Англо-Парижского бассейна (КЖ 0.49). Значительно дальше от них отстоят североамериканский (КЖ с поволжским комплексом 0.29) и австралийский (КЖ с поволжским 0.26) комплексы. Наименее схож со всеми ними комплекс из Ливана (КЖ с поволжским 0.03), выделяющийся в отдельную ветвь (рис. 1, *б*; табл. 2).

Для позднего сеномана сохраняется значительное сходство между поволжским и англо-парижским комплексами (КЖ 0.45), литовское сообщество эласмобранхий отличается от поволжского несколько сильнее (КЖ 0.32). Большее сходство между собой демонстрируют сообщества юго-запада Франции и севера Испании (КЖ 0.61), которым, в свою очередь, близка фауна Техаса (КЖ с французским комплексом 0.38). Комплексы из Венесуэлы и Анголы близки между собой (КЖ 0.38), но далеко отстоят от поволжского (КЖ с ангольским комплексом 0.09). Нигерийское сообщество близко к атлантическим сообществам (КЖ с французским комплексом 0.23), но имеет мало сходства с поволжским и англо-парижским (КЖ с поволжским комплексом 0.03). Австралийский комплекс демонстрирует большее сходство с ними (КЖ с поволжским комплексом 0.12). Египетское сообщество одинаково отдалено ото всех данных кластеров (КЖ с поволжским комплексом 0.06) (рис. 1, *в*; табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, при помощи коэффициентов сходства и кластерного анализа все комплексы сеноманских эласмобранхий мира можно объединить в несколько фаунистических группировок, тяготеющих к определенному интервалу широт. Условно группировки можно назвать: группировка Европейской палеобиогеографической области (Беньямовский, 2008) (комплексы Поволжья, Мангышлака, Англо-Парижского бассейна, северо-запада Германии, Литвы), атлантическая группировка (комплексы юго-запада Франции, севера Испании, Северной Америки, Венесуэлы, Анголы, Нигерии), южно-тетическая группировка (комплексы Алжира, Ливана, Египта). Отдельные группировки составляют комплексы из Индии и Австралии.

На основе анализа сходства между комплексами эламобранхий из различных регионов можно сделать предположения о возможных связях между ними, привлекая данные палеогеографии. Для этого были задействованы реконструкции Скотиза (Scotese, 2014).

Высокое значение коэффициента Жаккара для раннесеноманских комплексов Поволжья и Мангышлака хорошо объясняется тем, что эти сообщества находились в соседних бассейнах Поволжско-Донской и Мангышлак-Восточно-Прикаспийский по В.Н. Беньямовскому (2008)] и не разделялись сколько-нибудь значимыми преградами (рис. 2, *a*), хотя для Мангышлака и характерны более теплолюбивые формы, например, роды Cretodus и Hispidaspis (Kennedy et al., 2008). Последний на основании характера распространения был отнесен к теплолюбивым Гликманом (1980) в противоположность роду Eostriatolamia. Точно так же нахождение в рамках смежных бассейнов можно назвать причиной еще большего сходства сообществ Англо-Парижского бассейна и северо-запада Германии (рис. 2, *a*). Комплексы бассейнов позднемелового Русского моря и Англо-Парижского бассейна также довольно близки между собой, вероятно, вследствие их относительно свободного сообщения друг с другом (рис. 2, a).

Фауна юго-запада Франции одинаково мало схожа с фаунами названных акваторий. Вероятно, это явилось следствием того, что Аквитанский бассейн на востоке был почти изолирован крупным островом и фактически являлся частью восточной Атлантики.

Еще более слабое сходство комплекса эласмобранхий из Индии со всеми ранее упомянутыми сообществами можно объяснить ее отдаленностью ото всех остальных — она единственная находилась в то время в южном полушарии (рис. 2, *a*). Алжирское же сообщество продемонстрировало полное отсутствие сходства с остальными. Это, возможно, продиктовано его нахождением на южной пе-



Рис. 1. Дендрограммы сходства комплексов эласмобранхий сеномана: *a* – ранний сеноман; *б* – средний сеноман; *в* – поздний сеноман. Обозначения: *1* – терригенные отложения; *2* – карбонатные отложения; *3* – терригенно-карбонатные отложения.

риферии океана Тетис и приуроченностью к заливу, глубоко вдающемуся в массив суши.

В середине сеноманского века продолжает оставаться актуальным сходство комплексов Поволжья и Англо-Парижского бассейна, несколько сильнее от них отличается комплекс из Северной Америки и наименее схож комплекс из Ливана. Подобная ситуация также объяснима отсутствием преград и близостью по расстояниям между Поволжьем и Англо-Парижским бассейном и, напротив, некоторой изолированностью Внутреннего Западного пролива Северной Америки крупными массивами суши, а Ливана — глубоководной частью океана Тетис и, возможно, сочетанием специфических местных условий (температуры, глубины, очертания береговой линии), характерных для южной периферии океана Тетис (рис. 2, *б*). Австралийский комплекс схож с европейскими и североамериканским комплексами, возможно, из-за приуроченности к относительно открытым акваториям.



Рис. 2. Диаграмма связей между сеноманскими сообществами эласмобранхий: *а* – ранний сеноман (1 – Поволжье, 2 – Мангышлак, 3 – Англо-Парижский бассейн, 4 – северо-запад Германии, 5 – юго-запад Франции, 6 – Алжир, 7 – Индия); *б* – средний сеноман (1 – Поволжье, 2 – Англо-Парижский бассейн, 3 – Северная Америка, 4 – Ливан, 5 – Австралия); *в* – поздний сеноман (1 – Поволжье, 2 – Литва, 3 – Англо-Парижский бассейн, 4 – юго-запад Франции, 5 – север Испании, 6 – Техас, 7 – Венесуэла, 8 – Египет, 9 – Нигерия, 10 – Австралия, 11 – Ангола). В прямоугольниках приведено значение коэффициента Жаккара. Палеогеографическая основа – по Scotese (2014).

Сходство между поволжским и англо-парижским, а также между комплексами с юго-запада Франции, севера Испании, из Техаса и, в меньшей степени, из Венесуэлы, Анголы и Нигерии в позднем сеномане также можно интерпретировать через отсутствие между ними значимых преград в виде суши (юго-запад Франции и север Испании разделяет крайне небольшое расстояние в пределах Аквитанского бассейна) (рис. 2, в). А территория Литвы отделена от Поволжья крупным массивом суши и представляет собой почти замкнутый залив. Восточная Атлантика также изолирована островом значительной площади от остальных европейских бассейнов. Комплекс из Австралии, вследствие отделения ото всех остальных огромными акваториями, сильно обособлен, хотя, вероятно, сохранил с ними связь. Египетская фауна занимает южную периферию океана Тетис, которая обособлена от Европы глубоководными участками, а от Америки – обширной сушей. Также, вероятно, сыграла роль близость обширного залива (рис. 2, в).

Различия между фаунами эласмобранхий также могут быть проинтерпретированы при помоши значений широтной приуроченности и глубин, господствовавших на тот момент в регионах. Так, комплексы из Поволжья, Англо-Парижского бассейна, Германии, Литвы носят явно бореальный характер за счет обилия ламнообразных, синеходонтиформных, катранообразных, многожаберных акул (Guinot, 2013). При этом в Поволжье преобладают ламнообразные акулы, что указывает, вероятно, на меньшие глубины в Русском море. А род Eostriatolamia, наиболее многочисленный в среднем и позднем сеномане Поволжья, еще Гликманом (1980) рассматривался как типично бореальный. Мелководность и относительная холодноводность этой акватории подтверждаются и данными по микрофауне (Vishnevskaya, Kopaevich, 2020). Хотя мангышлакский комплекс и характеризуется наличием более теплолюбивых форм (роды Cretodus и Hispidaspis, гитарниковые скаты Rhinobatos) (Kennedy et al., 2008), общность его с поволжским чрезвычайно велика.

Гораздо более теплолюбивыми выглядят фауны юго-запада Франции (Vullo et al., 2007), севера Испании (Vullo et al., 2009), Ливана (Forey et al., 2003), Египта (Werner, 1989), вследствие преобладания мелких кархариновых, оректолобиморфов, скатов (в т.ч. различных склероринхид), большого числа родов гибодонтов (Guinot, 2013) (табл. 1). По данным признакам к ним примыкают фауны Северной Америки (Welton, Farish, 1993; Cappetta, Case, 1999; Hamm, 2008; Cumbaa et al., 2010), но количество и разнообразие ламнообразных в них гораздо выше. Однако значение КЖ (чуть менее 0.2) между техасским и поволжским сообществами выше, чем между поволжским и гораздо более близким к нему территориально сообществом юго-запада Франции (0.16). Вероятно, в данном случае сыграл роль фактор глубин; судя по фациальному составу, комплексы Техаса и Поволжья более мел-ководные, что и сказалось на их сходстве.

Венесуэльский и африканские комплексы также схожи с техасским и комплексами Аквитанского бассейна. Черты тепловодности (наличие рода Cretodus) несет в себе и индийский комплекс. Это обеспечивает его сходство с мангышлакским, аквитанскими, североамериканскими, египетским и ангольским комплексами и одновременно отделяет от австралийских, чьи места обитания располагались не так уж и далеко, но сходство с бореальными сообществами гораздо выше. Можно предположить, что здесь влияние оказал характер движения водных масс. Присутствие же шестижаберниковых рода ?Notidanodon обособляет индийский комплекс ото всех остальных.

Любопытно, что комплекс из Венесуэлы гораздо более схож с поволжским (КЖ 0.09), чем с более близким широтно египетским (КЖ 0.04), также сильно отличающимся от поволжского (КЖ 0.06), вероятно, за счет большего количества ламнообразных акул в поволжском и венесуэльском комплексах, причиной чего, возможно, были местные условия — более открытое море, в отличие от лагунных условий Египта.

Средне- и познесеноманский комплексы Австралии приурочены, как и европейские, к умеренным широтам, только нотальной зоны. Это, очевидно, и сказалось на их составе, схожем с таковым в европейских комплексах (особенно для среднего сеномана).

Фауна эласмобранхий Поволжья выглядит не только как бедная и мелководная, но и как одна из наиболее консервативных (КЖ между ранне-и среднесеноманским комплексами составляет 0.81, между средне- и позднесеноманским 0.78, между ранне- и позднесеноманским почти 0.7). Большим коэффициентом обладают только сообщества Англо-Парижского бассейна (между ранне- и среднесеноманским комплексами 0.88, между средне- и позднесеноманским 0.86, между ранне- и позднесеноманским 0.79). Фауны из других регионов гораздо менее консервативны. Например, КЖ между ранне- и позднесеноманскими комплексами юго-запада Франции достигает 0.34, а между австралийскими средне- и позднесеноманским лишь 0.15. Разнообразие поволжского комплекса в среднем и позднем сеномане растет за счет появления лишь нескольких родов (Protoscyliorhinus в первой половине среднего сеномана, Ptychodus и Squalicorax в его второй половине, Galeorhinus и Cantioscyllium в позднем сеномане). Возможно, подобный консерватизм – общая черта бореальных сообществ. Несмотря на консерватизм и бедность Поволжского комплекса, он практически полностью состоит из космополитных форм. Такой же чертой обладает и мангышлакское сообщество. В противоположность этому, комплексы Англо-Парижского бассейна включают в себя несколько эндемичных на тот отрезок времени родов – Annea. Adnetoscyllium, Cretascyliorhinus и дидемиков (sensu Lebedev, Zakharenko, 2010), встреченных еще и на северо-западе Германии – Pseudospinax и Pseudoscyliorhinus. Вероятно, данную ситуацию можно проинтерпретировать, опираясь на реконструкцию условий, господствовавших в акваториях. Поволжские и мангышлакское сообщества мелководны (местонахождения приурочены к терригенным отложениям), а сообщества Англо-Парижского бассейна и северо-запада Германии обитали при более значительных глубинах (местонахождения приурочены к карбонатным отложениям). Поскольку эндемики и дидемики представлены относительно глубоководными формами, можно предположить затрудненность их миграции в акватории с меньшими глубинами. Наличие эндемиков в позднем сеномане Литвы (Squalodalatias, Protocentrophorus) логично было бы объяснить некоторой изолированностью данного бассейна крупным массивом суши. Любопытно, что оба рода – катранообразные. Парадоксально, что данный отряд преимущественно глубоководный, а в случае с литовским сообществом названные формы известны из терригенных фаций.

В фаунах Аквитанского бассейна в раннем и позднем сеномане юго-запада Франции и позднем сеномане севера Испании заметно присутствие эндемичных скатов Ptychotrigonoides, Archingeayia и Engolismaia (Vullo et al., 2007, 2009). На южной периферии океана Тетис в среднем сеномане Ливана значительную часть комплекса составляют эндемичные скаты Libanopristis, Pararaја и Cyclobatis, а в позднем сеномане Египта такие эндемики, как гибодонты Distobatus, Aegyptobatus и скаты Baharipristis, Marckgrafia, Sechmetia, Renpetia, Isidobatus и Mafdentia фактически формируют облик сообщества (Werner, 1989; Forey et al., 2003). Еще более это заметно в раннесеноманском алжирском комплексе, где эласмобранхии представлены исключительно скатами-эндемиками Baharipristis и Mafdentia (Mennad et al., 2020). Все перечисленные формы можно рассматривать как региональные эндемики (Lebedev, Zakharenko, 2010).

географической принадлежности Помимо (бореальная, тетическая, нотальная области) на состав сообществ оказывает влияние и фактор глубин. Примерные значения глубин могут быть реконструированы по фациальной принадлежности вмещающих пород (рис. 1) и по таксономическому составу сообществ. Наиболее глубоководными предстают комплексы Англо-Парижского бассейна и северо-запада Германии, на что указывает как состав (представители родов Protosqualus, Squalus, Notorynchus, Cretascyliorhinus, Pteroscyllium. Scyliorhinus и Hexanchus), так и карбонатные отложения в качестве вмещающих, соответствующие

условиям внешнего шельфа. Также глубоководным, судя по вмещающим породам (мел и известняк), являлось среднесеноманское ливанское сообщество. Несколько менее глубоководны комплексы из Аквитанского бассейна (отсутствие палеоспинация, катранов, сцилиоринид), доля карбонатов там значительно меньше. Остальные сообщества гораздо более мелководные, вплоть до скорее лагунных комплексов Египта и Алжира. Как видно из дендрограмм сходства (рис. 1), фактор глубин оказывает влияние на состав сообществ, но оно, вероятно, не такое прямое, как у широтного фактора – в одном кластере могут находиться комплексы из акваторий с разными глубинами (как поволжский и англо-парижский комплексы в среднем и позднем сеномане). Наиболее заметно влияние значений глубин внутри каждой группировки в отдельности (сходство англо-парижского и северогерманского комплексов в европейской группировке или комплексов юго-запада Франции и севера Испании в атлантической).

выводы

На основании анализа коэффициента сходства Жаккара комплексы сеноманских эласмобранхий мира были разделены на пять фаунистических группировок: европейскую, атлантическую, южно-тетическую, индийскую и австралийскую.

Применение палеогеографической карты позволило выявить зависимость группировок от широтной приуроченности и конфигурации акваторий и массивов суши, работающих как фактор изоляции. Очертания береговой линии также оказывают влияние — обширные заливы (как в Алжире и Египте) становятся местами обитания изолированных, в значительной мере эндемичных сообществ. При наличии открытых вод сходство даже географически отдаленных сообществ может быть высоким, как, например, между поволжским и англо-парижским, или венесуэльским и ангольским комплексами.

Фаунистические группировки явно зависимы от температурного режима. Преимущественно холодноводными являются европейская и австралийская группировки, обитавшие в бореальной и нотальной зонах, соответственно. Более тепловодны атлантическая, южно-тетическая и индийгруппировки. Бореальные ская комплексы Англо-Парижского бассейна и Поволжья в сеномане наиболее консервативны. Влияние значения глубин является не столь прямым, но его роль также бесспорна, что видно внутри каждой отдельной группировки. Факторы оказывают комплексное влияние, благодаря сочетанию местных условий даже географически отдаленные сообщества (например, поволжское и техасское) могут обладать заметным сходством.

Палеогеографические выводы по эласмобранхиям могут подтверждаться данными по другим группам. Относительная холодноводность и мелководность акваторий Поволжья отражена и в характере микрофауны.

Оценка степени сходства между комплексами сеноманских эласмобранхий с привлечением палеогеографической карты и данных по фациальному составу местонахождений позволяет выявить вероятные взаимосвязи между сообществами, оценить факторы, воздействующие на них. В дальнейшем это, возможно, будет способствовать разрешению вопросов о динамике разнообразия сеноманских эласмобранхий в различных регионах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беньямовский В.Н. Схема инфразонального биостратиграфического расчленения верхнего мела Восточно-Европейской провинции по бентосным фораминиферам. Статья 1. Сеноман–коньяк // Стратигр. Геол. корреляция. 2008. Т. 16. № 3. С. 36–46.

Бирюков А.В. Первая находка остатков гитарниковых скатов (Elasmobranchii: Rhinobatidae) в верхнем мелу России // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. докл. десятой всеросс. науч. школы молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2013. С. 2–3.

Бирюков А.В. Комплекс эласмобранхий (Chondrichthyes) из нижнего сеномана Поволжья // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии / Ред. Барабошкин Е.Ю., Маркевич В.С., Бугдаева Е.В. и др. Владивосток: Дальнаука, 2014. С. 55–58.

Бирюков А.В. О стратиграфическом значении эласмобранхий (Chondrichthyes, Elasmobranchii) в сеномане Правобережного Поволжья // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2018. Т. 18. Вып. 1. С. 27–40.

Бирюков А.В., Попов Е.В., Морова А.А., Моров В.П. Новый комплекс эласмобранхий (Chondrichthyes) из базального горизонта турона Самарского Предволжья // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Матер. IX Всеросс. совещ. 17–21 сентября 2018 г. / Ред. Барабошкин Е.Ю., Липницкая Т.А., Гужиков А.Ю. Белгород: ПОЛИТЕРРА, 2018. С. 58–61.

Геология СССР. Т. VI. Воронежская и смежные области. Ч. І. Геологическое описание / Ред. Дубянский А.А. и др. М.: Гос. изд-во геол. лит-ры, 1949. 340 с.

Геология СССР. Том XI. Поволжье и Прикамье. Ч. І. Геологическое описание / Ред. Чепиков К.Р. и др. М.: Недра, 1967. 872 с.

Геология СССР. Т. XLVI. Ростовская, Волгоградская, Астраханская области и Калмыцкая АССР. Ч. І. Геологическое описание / Ред. Белов Ф.А. и др. М.: Недра, 1970. 668 с.

Гликман Л.С. О возрасте фосфоритового горизонта в кровле сеномана окрестностей Саратова по находкам зубов рыб // Уч. зап. СГУ. 1955. Т. 45. Вып. геол. С. 83–84.

Гликман Л.С. О возрасте нижнего фосфоритового горизонта в окрестностях Красного Яра Сталинградской области // Тр. Геол. музея им. А.П.Карпинского. 1957. Вып. 1. С. 118–120. *Гликман Л.С.* О темпах эволюции ламноидных акул // Докл. АН СССР. 1958. Т. 123. № 3. С. 568–571.

Гликман Л.С. Эволюция меловых и кайнозойских ламноидных акул. М.: Наука, 1980. 248 с.

Гликман Л.С., Шважайте Р.А. Акулы семейства Апасогасіdae из сеномана и турона Литвы, Поволжья и Средней Азии // Палеонтология и стратиграфия Прибалтики и Белоруссии. Вильнюс, 1971. С. 185–193.

Железко В.И. Зональная хроностратиграфическая шкала верхнего мела Евразии по акуловым рыбам // Ежегодник-96. Екатеринбург, 1997. С. 9–13.

Мертинене Р.А. Зональное расчленение альбских и сеноманских отложений западной части Восточно-Европейской платформы по зубам акул // Современное значение палеонтологии для стратиграфии. Л., 1982. С. 110–117.

Несов Л.А. Неморские позвоночные мелового периода Северной Евразии. СПб.: СПб. ун-т, 1997. 218 с.

Попов Е.В., Бирюков А.В. Кархаринообразные акулы (Elasmobranchi: Carcharhiniformes) в сеномане Поволжья // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии / Ред. Барабошкин Е.Ю., Маркевич В.С., Бугдаева Е.В. и др. Владивосток: Дальнаука, 2014. С. 262–263.

Рогович А.С. Об ископаемых рыбах губерний Киевского учебного округа. Киев, 1860. 105 с.

Синцов И.Ф. Об юрских и меловых окаменелостях Саратовской губернии // Матер. для геологии России. Т. 4. СПб.: Имп. Акад. наук, 1872. С. 1–127.

Adnet S., Cappetta H., Mertiniene R.A. Re-evaluation of squaloid shark records from the Albian and Cenomanian of Lithuania // Cret. Res. 2008. V. 29. № 4. P. 711–722.

Antunes M.T., Cappetta H. Sélaciens du Crétacé (Albien-Maastrichtien) d'Angola // Palaeontogr. Abt. A. 2002. V. 264. № 5–6. P. 85–146.

Berrell R.W., Boisvert C., Trinajstic K. et al. A review of Australia's Mesozoic fishes // Alcheringa. 2020. V. 44. № 2. P. 286–311.

https://doi.org/10.1080/03115518.2019.1701078

Cappetta H. Handbook of Paleoichthyology. Vol. 3E: Chondrichthyes Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. München: Verlag Dr. F. Pfeil, 2012. 512 p.

Cappetta H., Case G.R. Additions aux faunes de sélaciens du Crétacé du Texas (Albien supérieur–Campanien) // Palaeo Ichthyol. 1999. V. 9. P. 5–111.

Cumbaa S.L., Shimada K., Cook T.D. Mid-Cenomanian vertebrate faunas of the Western Interior Seaway of North America and their evolutionary, paleobiogeographical, and paleoecological implications // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2010. V. 295. \mathbb{N} 1–2. P. 199–214.

Dalinkevičius J.A. On the fossil fishes of the Lithuanian chalk. I. Selachii // Mém. Fac. Sci. Univ. Vytautas le Grand. 1935. V. 9. P. 243–305.

Forey P.L., Yi L., Patterson C., Davies C.E. Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon // J. Syst. Palaeontol. 2003. V. 1. № 4. P. 227–330.

Goto M., Uyeno T., Yabumoto Y. Summary of Mesozoic elasmobranch remains from Japan // Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology / Eds. Arratia G., Viohl G. München: Verlag Dr. F. Pfeil, 1996. P. 73–82.

Guinot G. Late Cretaceous elasmobranch palaeoecology in NW Europe // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2013. V. 388. P. 23–41.

Guinot G., Underwood C.J., Cappetta H., Ward D.J. Sharks (Elasmobranchii: Euselachii) from the Late Cretaceous of France and the UK // J. Syst. Palaeontol. 2013. V. 11. \mathbb{N} 6. P. 589–671.

Guinot G., Carrillo-Briceño J.D. Lamniform sharks from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Venezuela // Cret. Res. 2018. V. 82. P. 1–20.

Hamm S.A. Systematic, stratigraphic, geographic, and paleoecological distribution of the Late Cretaceous shark genus Ptychodus within the Western Interior Seaway. Unpubl. MS thesis. Dallas, 2008. 434 p.

Hammer Ø. PAST. Paleontological Statistics. Version 3.21. Reference manual. Oslo: Univ. of Oslo, 2018. 264 p.

Kennedy W.J., King C., Ward D.J. The upper Albian and lower Cenomanian succession at Kolbay, eastern Mangyshlak (southwest Kazakhstan) // Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg. Sci. Terre. 2008. V. 78. P. 117–147.

Kiprijanoff V. Ueberreste von Fischen im Kurskischen eisenhaltigen Sandsteine (самородъ) // Bull. Soc. imp. natur. Moscou. 1852. V. 25. № 2. P. 221–226.

Kiprijanoff V. Fisch-Ueberreste im Kurskischen eisenhaltigen Sandsteine (самородъ) // Bull. Soc. imp. natur. Moscou. 1854. V. 27. № 4. Р. 373–397.

Kiprijanoff V. Fisch-Ueberreste im Kurskischen eisenhaltigen Sandsteine (самородъ) // Bull. Soc. imp. natur. Moscou. 1859. V. 32. № 1. P. 1–12.

Kiprijanoff V. Fish-Ueberreste im kurskischen eisenhaltigen Sandsteine oder Siwerischen Osteolith // Bull. Soc. imp. natur. Moscou. 1881. V. 55. № 3. P. 1–30.

Kriwet J., Klug S. Diversity and biogeography patterns of Late Jurassic neoselachians (Chondrichthys: Elasmobranchii) // Geol. Soc. London Spec. Publ. 2008. V. 295. P. 55–70.

Lebedev O.A., Zakharenko G.V. Global vertebrate-based palaeozoogeographical subdivision for the Givetian-Famennian (Middle-Late Devonian): Endemism-cosmopolitanism spectrum as an indicator of interprovincial faunal exchanges // Palaeoworld. 2010. V. 19. P. 186–205.

Mennad A., Tabuce R., Guinot G. et al. Découverte d'une nouvelle faune d'âge cénomanien dans la région de Forthassa (Atlas saharien occidental, Algérie): Implications biostratigraphiques et paléoenvironnementales // Ann. Paléontol. 2020. V. 106. № 1. 102355.

https://doi.org/10.1016/j.annpal.2019.05.005

Müller A., Diedrich C.G. Selachier (Pisces, Chondrichthyes) aus dem Cenomanium von Ascheloh am Teutoburger Wald (Nordrhein-Westfalen, NW-Deutschland) // Geol. Paläontol. Westfalen. 1991. V. 20. P. 3–105.

Rage J.-C., Cappetta H. Vertebrates from the Cenomanian, and the geological age of the Draa Ubari fauna (Libya) // Ann. Paléontol. 2002. V. 88. P. 79–84.

Shimada K., Popov E.V., Siversson M. et al. A new clade of putative plankton-feeding sharks from the Upper Cretaceous of Russia and the United States // J. Vertebr. Paleontol. 2015. V. 35. № 5.

https://doi.org/10.1080/02724634.2015.981335

Scotese C.R. Atlas of Late Cretaceous Paleogeographic Maps // PALEOMAP Atlas for ArcGIS. V. 2. The Cretaceous. Mollweide Projection. PALEOMAP Project. Evanston. IL. 2014. Maps 16–22.

Underwood C.J., Cumbaa S.L. Chondrichthyans from the Cenomanian (Late Cretaceous) bonebed, Saskatchewan, Canada // Palaeontology. 2010. V. 53. № 4. P. 903–944.

Underwood C.J., Goswami A., Prasad G.V.R. et al. Marine vertebrates from the 'middle' Cretaceous (early Cenomanian) of South India // J. Vertebr. Paleontol. 2011. V. 31. \mathbb{N}_{2} 3. P. 539–552.

Verma O. Cretaceous vertebrate fauna of the Cauvery Basin, southern India: Palaeodiversity and palaeobiogeographic implications // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2015. V. 431. P. 53–67.

Vishnevskaya V.S., Kopaevich L.F. Microfossil assemblages as key to reconstruct sea-level fluctuations, cooling episodes and palaeogeography: The Albian to Maastrichtian of Boreal and Peri-Tethyan Russia // Geol. Soc. London Spec. Publ. 2020. V. 498. P. 165–187.

Vullo R., Cappetta H., Néraudeau D. New sharks and rays from the Cenomanian and Turonian of Charentes, France // Acta Palaeontol. Pol. 2007. V. 52. № 1. P. 99–116.

Vullo R., Bernárdez E., Buscalioni A.D. Vertebrates from the middle?–late Cenomanian La Cabaña Formation (Asturias, northern Spain): Palaeoenvironmental and palaeobiogeographic implications // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2009. V. 276. P. 120–129.

Vullo R., Courville P. Fish remains (Elasmobranchii, Actinopterygii) from the Late Cretaceous of the Benue Trough, Nigeria // J. Afr. Earth Sci. 2014. V. 97. P. 194–206.

Welton B.J., Farish R.F. The collector's guide to fossil sharks and rays from the Cretaceous of Texas. Lewisville: Before Time, 1993. 204 p.

Werner C. Die Elasmobranchier-Fauna des Gebel Dist Member der Bahariya Formation (Obercenoman) der Oase Bahariya, Ägypten // Palaeo Ichthyol. 1989. V. 5. P. 1–112.

Paleobiogeographic Analysis of the Assemblages of the Cenomanian Elasmobranchs (Chondrichthyes, Elasmobranchii)

A. V. Biriukov^{1, 2}

¹Saratov State University, Saratov, Russia ²Saratov Regional Museum of Local Lore, Saratov, Russia

An assessment was made of the similarity degree at the genus level of 23 Cenomanian elasmobranch assemblages from various regions of the world (Volga Region, Mangyshlak, Anglo-Paris Basin, Lithuania, northwest Germany, southwest France, northern Spain, North America, Venezuela, Lebanon, Egypt, Algeria, Nigeria, Angola, India, Australia) according to the Jaccard coefficient. Based on cluster analysis and a paleogeographic map, assumptions have been made about the possible relationships of the coeval elasmobranch assemblages and the paleogeographic factors that influence them. Five faunistic groups have been distinguished: the European, Atlantic, South Tethyan, Indian, Australian ones. Their dependence on configurations of the water and land areas and on temperature regimes has been revealed. The dependence on the depth values is less obvious, though it is appreciable within the groups themselves.

Keywords: Cenomanian, elasmobranchs, cluster analysis, paleobiogeography

УДК 569.325:551.782.11

МИОЦЕНОВЫЕ ПИЩУХИ РОДА BELLATONA (LAGOMORPHA, MAMMALIA) ИЗ ДОЛИНЫ ОЗЕР, ЦЕНТРАЛЬНАЯ МОНГОЛИЯ

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

^аГеологический институт Сибирского отделения РАН, Улан-Удэ, Россия ^bИнститут палеонтологии Монгольской академии наук, Улаанбаатар, Монголия

*e-mail: erbajeva@ginst.ru Поступила в редакцию 03.07.2020 г. После доработки 01.09.2020 г. Принята к публикации 01.09.2020 г.

Изучены миоценовые пищуховые из отложений свиты Лу Долины Озер Центральной Монголии. Выявлено присутствие представителей трех видов рода Bellatona (В. forsythmajori Dawson, 1961, В. yanghuensis Zhou, 1988, В. kazakhstanica Erbajeva, 1988). Приводится описание и сравнение их с номинативным видом, дано стратиграфическое и географическое распространение и прослежено эволюционное развитие рода Bellatona.

Ключевые слова: Lagomorpha, Ochotonidae, Bellatona, миоцен, Долина Озер, Центральная Монголия, Азия

DOI: 10.31857/S0031031X21050044

ВВЕДЕНИЕ

Род Bellatona описан впервые из Тайрум Нор Китая в 1961 г. М. Доусон по материалам Центрально-Азиатской экспедиции Американского музея естественной истории (AMNH) из отложений свиты Тунггур, без точного указания горизонта находок. Указано, что возрастом осадков геологи считали поздний миоцен (Dawson, 1961, с. 6). Фауна пищуховых этого местонахождения включала в себя две формы, принадлежавшие новым родам – Bellatona и Alloptox. К новому роду Alloptox был отнесен вид Ochotona gobiensis, описанный ранее Ч. Яном (Young, 1932). Вторая форма описана как новый род Bellatona и новый вид B. forsythmajori Dawson, 1961. Изучение богатого материала позволило Доусон обнаружить значительные вариации в размерах и строении зубов рода Bellatona, в частности, в строении р3, и установить, что, несмотря на существующую вариабельность, весь материал принадлежит одному виду (Dawson, 1961, с. 14). В связи с отсутствием в Азии таксонов раннего миоцена, которых можно было бы отнести к предковым формам рода Bellatona, Доусон предположила, что таковым может быть позднеолигоценовый род Sinolagomys, представители которого обладают рядом прогрессивных черт в строении зубов. Дальнейшие детальные морфологические исследования позволили ей обнаружить сходство родов Bellatona и Ochotona, с преобладанием примитивных признаков у первого, и установить, что Bellatona принадлежит эволюционной линии, ведущей к формированию рода Ochotona (Dawson, 1961, с. 13).

Позднее остатки В. forsythmajori были найдены М.Б. Борисоглебской и В.И. Жегалло в Монголии во время совместных работ отрядов Советско-Монгольской палеонтологической и геологической экспедиций в 1970–1972 гг. Они обнаружены в осадках формации Лу детально стратифицированного разреза Улан-Тологой, возраст которого был определен как средний миоцен. Материал был представлен только одним фрагментом нижнечелюстной кости с р3-m3 (Ербаева, 1981).

Новый вид В. yanghuensis Zhou, 1988 был описан из раннемиоценового местонахождения Янху в провинции Шанси, Китай (Zhou, 1988). Отмечено, что эта форма в целом близка к Bellatona forsythmajori из Тунггура, но отличается от нее рядом примитивных признаков, и происходит она из отложений более раннего возраста, который определен как орлеаний (Orleanian), а возраст номинативной формы — астараций (Astaracian). Автор предположил, что Bellatona yanghuensis возможно является предковой формой В. forsythmajori.

Остатки пищух рода Bellatona были установлены в местонахождениях нижнего миоцена Зайсанской впадины Казахстана. Изучение богатого материала показало, что они принадлежат новому виду В. kazakhstanica Erbajeva, 1988 (Ербаева, 1988, 1994). Этот таксон обладал более примитивными признаками, чем В. forsythmajori и В. yanghuensis, и является наиболее ранним представителем рода.

Детальные палеонтологические исследования, проведенные З. Чу (Qiu, 1996) в новых местонахождениях (Moergen II, Moergen V, Mandelin Chaba II) района Тунггур позволили выявить богатую фауну пищуховых, в том числе – Bellatona forsythmajori. В этих местонахождениях, как и в Тайрум Нор, у В. forsythmajori прослежена значительная изменчивость в строении рЗ (Qiu, 1996, рис. 72, 73). Сравнительно-морфологический анализ материала позволил автору предположить, что предковой формой Bellatona является род Bohlinotona.

Новые сведения о находке в Китае формы, близкой к Bellatona forsythmajori (B. cf. B. forsythmajori) были представлены в работе Ж. Жанг и др. (Zhang et al., 2012). В местонахождении Дамяо (Damiao), Внутренняя Монголия, коллективом исследователей обнаружен богатый материал, представленный преимущественно изолированными зубами. Авторы отмечают значительную вариабельность в строении р3, что позволило им установить в танатоценозе Дамяо присутствие представителей трех родов: Bellatona, Bellatonoides и Ochotona. Первый род включает в себя Bellatona cf. B. forsythmajori, p3 которого сильно варьирует: имеется р3, сходный с таковым из местонахождения Тайрум Нор (Zhang et al., 2012, рис. 2 A), и дополнительно обнаружен другой р3 с необычным морфотипом, для которого характерна глубокая передненаружная складка, заполненная обильным цементом (Zhang et al., 2012, рис. 2 В, С). Следующий род, Bellatonoides, представлен видом B. eroli Sen, 2003 (Zhang et al., 2012, рис. 2 D-F), известным из позднего миоцена Турции (Sen, 2003); наконец, третий род, Ochotona, судя по размерам зубов, включает в себя два вида – O. lagreli Schlosser, 1924 (Zhang et al., 2012, рис. 2 G, H, К) и O. minor (Bohlin, 1942) (Zhang et al., 2012, рис. 2 I, J).

Впервые богатый материал, включающий в себя все три вида рода Bellatona, был собран участниками Австрийско-Монгольских проектов во время полевых работ с 1995 по 2012 гг. Известны они из девяти местонахождений нижнего и среднего миоцена. Наиболее многочисленны остатки Bellatona yanghuensis (пять местонахождений), В. kazakhstanica представлен в четырех местонахождениях, и В. forsythmajori известен только из одного. Исследования миоценовых пищух из местонахождений Монголии являются целью данной работы.

Детальный сравнительно-морфологический анализ пищуховых трех родов из местонахождений Китая (Qiu, 1996; Zhang et al., 2012), отмеченных выше, позволяет проследить значительные изменения в структуре жевательной поверхности зубов слагающих видов и представить последовательное эволюционное развитие единой линии пищух родов Bellatona, Bellatonoides и Ochotona. Из них наиболее архаичной формой является род Bellatona, отдельные представители которого могли постепенно трансформироваться в род Bellatonoides. Дальнейшее развитие последнего, очевидно, привело к формированию современного рода Ochotona. Это прослеживается на материалах из местонахождения Дамяо, возраст которого 12 млн лет. Здесь в одном танатоценозе установлено присутствие Bellatona cf. B. forsythmajori, представленного прогрессивной формой рода Bellatona, а также вида Bellatonoides eroli Sen, который считается промежуточным звеном в линии, ведущей к формированию рода Ochotona. В танатоценозе присутствует О. cf. О. lagreli, для которого характерны типичные признаки рода Ochotona – строение p3 и наличие хорошо развитого талона на М2. Находка в танатоценозе трех таксонов, вероятно, единой линии позволяет предполагать значительную морфологическую изменчивость при достаточно высокой скорости эволюционного развития этой группы пищуховых на протяжении раннего и среднего миоцена.

Высокая скорость эволюционного развития была обусловлена, вероятно, существованием благоприятных условий для процветания этой группы животных. В начале миоцена, отмечает В.М. Синицын (1965), наблюдалась общая аридизация климата Евразии, произошло расширение засушливых областей, сформировались разнообразные степи. Это подтверждается исследованиями М. Харцхаузера и др. (Harzhauser et al., 2016, с. 3) в Центральной Азии, где начало миоцена совпало с "новым пульсом аридизации и широким распространением пустынных формаций". Это было связано с позднеолигоценовым похолоданием, продолжавшимся на протяжении транзитного олигоцен-миоценового интервала и оказавшего существенное влияние на изменение биоты раннего миоцена (Harzhauser et al., 2017).

В начале неогена в составе фауны зайцеобразных Центральной Азии полностью исчезли олигоценовые роды Desmatolagus и Bohlinotona, сократилось количество представителей зайцевых, и появились новые роды Amphilagus, Alloptox и Bellatona. Из олигоценовых зайцеобразных сохранился лишь род Sinolagomys, представленный прогрессивными видами S. pachygnathus и S. ulungurensis, полностью утратившими корни зубов; они завершили свое существование в конце раннего миоцена. Род Bellatona дожил, вероятно, до конца среднего миоцена, т.к. остатки его в отложениях позднего миоцена не известны. Можно считать вероятным, что Bellatona был вытеснен прогрессивными формами родов Ochotona и Ochotonoides, получившими расцвет в позднем миоцене и населявшими обширную территорию от Китая и Монголии до Казахстана, включительно.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованный палеонтологический материал происходит из отложений свиты Лу, вскрывающихся в ряде миоценовых местонахождений Долины Озер Центральной Монголии (Daxner-Höck et al., 2017). Собран он участниками Австрийско-Монгольской экспедиции в рамках проектов FWF, P-10505-GEO, P-15724-N06 и P-23061-N19 (рук. G. Daxner-Höck) методом промывки породы, содержащей костные остатки, однако редкие экземпляры последних известны из поверхностных сборов. Материал хранится в Венском музее естественной истории (NHMW, Австрия), представлен он фрагментами верхне- и нижнечелюстных костей и изолированными зубами. Типовые экземпляры Bellatona forsythmajori Dawson, 1961 из Тайрум Нор, хранящиеся в коллекционном фонде AMNH, были изучены первым автором. Промеры зубов проводились по общепринятым стандартным методикам, даны в мм и приводятся в таблицах. Названия местонахождений, их сокращения и возраст приведены в разделе текста "Материал". Терминология зубов дана по Н. Лопес-Мартинес (Lopez Martinez, 1989).

Авторы выражают глубокую благодарность Г. Дакснер-Хёк и У. Гёлих (NHMW) за неоценимую помощь и консультации. М. Ербаева благодарит профессоров Р. Тедфорда[†] и Л. Маркуса[†] за предоставленную возможность работать с коллекциями в AMNH. Авторы признательны рецензентам за ценные замечания.

Сокращения, приведенные в тексте и таблицах: ПИН – Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия; AMNH – Американский музей естественной истории, Нью Йорк, США; IVPP – Ин-т палеонтологии и палеоантропологии АН Китая, Пекин, Китай; NHMW – Венский музей естественной истории, Вена, Австрия; Р–М – премоляры и моляры верхних зубов: p-m – премоляры и моляры нижних зубов: n – число изученных образцов; m – среднее значение промеров; min, max – минимальное и максимальное значение промеров; sd - стандартное отклонение; L, W – длина и ширина зубов; trig L – длина тригонида; trig W – ширина тригонида; tal L – длина талонида; tal W – ширина талонида; аloph – антеролоф; hyp – гипострия.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

КЛАСС MAMMALIA

ОТРЯД LAGOMORPHA

СЕМЕЙСТВО ОСНОТОЛІДАЕ ТНОМАЅ, 1897

ПОДСЕМЕЙСТВО SINOLAGOMYINAE GUREEV, 1960

Род Bellatona Dawson, 1961

Bellatona: Dawson, 1961, c. 8.

Типовой вид – Bellatona forsythmajori Dawson, 1961; Китай, Тунггур; вторая половина среднего миоцена (астараций).

Д и а г н о з (по Dawson, 1961, с. 8–9; Ербаева, 1988, с. 58; Zhou, 1988, с. 149). Пищухи мелких и средних размеров, корни на зубах отсутствуют. Р2 овальной формы, передняя входящая складка одна или отсутствует. На Р3 антеролоф проходит до середины ширины зуба, парафлекса умеренной глубины. На Р4–М2 глубина гипострии варьирует, заполнена она цементом; р3 треугольной формы, одна задненаружная входящая складка, глубина которой менее ширины зуба, заполнена цементом. На р4–m2 тригонид незначительно шире талонида; m3 мелкий, овальной формы.

Видовой состав. В. forsythmajori Dawson, 1961, Тайрум Нор (Tairum Nor), Тунгтур (Tunggur), Китай, вторая половина среднего миоцена; В. yanghuensis Zhou, 1988, Янху (Yanghu), Синьчжо (Xinzhou), Шанси (Shanxi), Китай, вторая половина раннего миоцена; В. kazakhstanica Erbajeva, 1988, Ашутас, Зайсанская впадина, Казахстан, ранний миоцен.

Bellatona forsythmajori Dawson, 1961

Bellatona forsythmajori: Dawson, 1961, с. 8, рис. 3–7; Ербаева, 1988, с. 58, рис. 13–10.

Bellatona cf. forsythmajori: Erbajeva, Daxner-Höck, 2014, c. 239.

Голотип – AMNH, № 26770, фрагмент правой нижнечелюстной кости с p3-m1; Китай, Тунггур, Тайрум Нор; вторая половина среднего миоцена.

Описание (рис. 1). Пищухи средних размеров, Р2 овальной формы с одной передней входящей складкой, заполненной небольшим количеством цемента. На РЗ (рис. 1, а) антеролоф доходит до середины ширины зуба; парафлекса начинается и заканчивается на уровне 1/3 ширины зуба; гипострия короткая, заполнена небольшим количеством цемента. Наружные края зуба слабо заостренные, внутренний – выпрямленный. Эмаль хорошо развита на переднем и внутреннем краях зуба. На Р4-М2 гипострия глубокая, на Р4 (рис. 1, δ) достигает 2/3 ширины зуба, на М1 и М2 она проходят практически до наружного края зуба. На заднем крае М2 у экз. из Тайрум Нор (№ 26242; Dawson, 1961, рис. 3) имеется небольшой выступ – слабо развитый талон. Последний достаточно хорошо развит у экз. из Мёрген V (Qiu, 1996, рис. 72 E).

Зуб р3 имеет треугольные очертания со слабо заостренной вершиной; одна задне-наружная входящая складка, заполненная цементом, достигает менее ширины зуба (рис. 1, в). Тригонид с выпрямленным наружным краем, талонид слабо заостренный. Внутренний край р3 слабо закругленный. Эмаль развита по всему периметру зуба неравномерно, иногда отсутствует на задневнутреннем крае. Тригониды и талониды р4-т2 (рис. 1, г) соединены цементом, тригонид несколько шире талонида.

Размеры. См. табл. 1.

Сравнение. По размерам и строению р3 В. forsythmajori из Долины Озер сходна с типовым материалом из Тайрум Нор, зуб треугольной формы с заостренной вершиной. Однако, они незначительно различаются: р3 пищухи из Монголии треугольной формы с заостренной вершиной, тригонид его с выпрямленным наружным краем. У формы из Тайрум Нор у некоторых экземпляров (АМNH №№ 26236, 26762) на внешней стороне тригонида р3 имеется слабая выемка, v отдельных особей эта выемка углубляется и полополнительная перелненаружная является складка без цемента (AMNH № 26765) или с цементом (AMNH № 26766). Сходный тип строения p3 прослежен у В. cf. B. forsythmajori из местонахождения Дамяо (Damiao), Уланьхуа (Wulanhua), Внутренняя Монголия, Китай (Zhang et al., 2012, рис. 2 А) и у экземпляров p3 В. forsythmajori из среднемиоценовых местонахождений Мёрген II и Мёрген V, расположенных в бассейне Тунггур (Qiu, 1996, рис. 72 F, H). Кроме того, в местонахождениях Мёрген II и Мёрген V встречается р3, тригонид которого имеет выпрямленный внешний край, как у B. forsythmajori из Монголии (Qiu, 1996, рис. 2 G, J). Значительная вариабельность в строении p3 прослежена у пищух из Мёрген II и Мёрген V, а также местонахождения Дамяо; на передневнутреннем крае р3 некоторых особей появляется дополнительное небольшое углубление без цемента (Qiu, 1996, рис. 72 H; Zhang et al., 2012, рис. 2 А). В дальнейшем происходит усложнение этого зуба, передненаружная складка р3 становится очень глубокой и включает большое количество цемента, что прослежено у В. cf. B. forsythmajori (Zhang et al., 2012, рис. 2 В, С). Возможно, отдельные особи с таким морфотипом р3 представляют собой базальную форму зарождающегося нового вида.

В. forsythmajori из Долины Озер близок по размеру к В. kazakhstanica, однако, в среднем этот вид несколько мельче последнего и отличается строением р3, имеющего заостренную вершину, у казахстанской формы этот зуб крупнее и имеет закругленный передний край. От B. yanghuensis



Рис. 1. Bellatona forsyhtmajori Dawson, 1961, зубы, вид со стороны жевательной поверхности: а - правый РЗ (NHMW 2013/0378/0003); б – правый Р4 (NHMW 2013/0378/0006); в – левый р3 (NHMW 2013/0378/0002); г – левый p4 (NHMW 2013/0378/0004); Улан-Толгой (UTO-A/6).

отличается более крупными размерами и заостренным передним краем р3.

Распространение. Центральная Монголия, Долина Озер, свита Лу; средний миоцен, зона D 1/2 (Улан Толгой – UTO-A/6) (Daxner-Höck et al., 2017); Улан Тологой (Ербаева, 1981). Китай, свита Тунггур, Тайрум Нор, Мёрген II, Мёрген V и Манделин Чаба II, Дамяо, Уланьхуа, Сыцзыван, Ци (Siziwang, Qi); средний миоцен (Dawson, 1961; Qiu, 1996; Zhang et al., 2012).

Материал. Улан Толгой (UTO-A/6): 1 РЗ (NHMW 2013/0378/0003). 2 P4 (NHMW 2013/0378/ 0006-0007), 2 M1 (NHMW 2013/0378/0008-0009), 2 p3 (NHMW 2013/0378/0001-0002), 1 p4 (NHMW 2013/0378/0004), 1 m2 (NHMW 2013/0378/0005),

son Т TTT_

Таблица 1. Промеры зубов Bellatona forsythmajori Daw-

	Д	ина		шири	іна
	min-max	m	n	min-max	m
P3		1.5	1		2.75
P4	1.4-1.5	1.45	2		2.25
M1	1.25 - 1.4	1.32	2	2.1-2.25	2.17
p3	1.25-1.35	1.3	2	1.5-1.6	1.55
p4		1.6	1	trig.	1.6
				tal.	1.5
m2		1.65	1	trig.	1.75
				tal.	1.65
m3		1.0	1		1.1



Рис. 2. Bellatona kazakhstanica Erbajeva, 1988, зубы, вид со стороны жевательной поверхности: *a* – правый РЗ– М2 (NHMW 2011/0188/0007); *б* – правый рЗ (NHMW 2011/0188/0011); *в* – левый рЗ (NHMW 2011/0188/0003); *г* – левый рЗ (NHMW 2011/0188/0004); *д* – левый т1– т3 (NHMW 2011/0188/0014); Унхэльцэг (UNCH-A/3).

Таблица 2. Промеры верхних зубов Bellatona kazakhstanica Erbajeva

	Промеры	n	m	min	max	sd
1	P3-M2	1	7.2			
2	P3-M1	2	5.25	5.0	5.5	0.354
3	P3-P4	2	3.4	3.2	3.6	0.283
4	P2 L	1	0.6			
5	P2 W	1	1.0			
6	P3 L	5	1.56	1.5	1.65	0.082
7	P3 W	5	2.44	2.0	2.8	0.365
8	P3 a-loph	5	1.45	1.25	1.75	0.226
9	P4 L	2	1.75	1.5	2.0	0.354
10	P4 W	2	3.0			
11	P4 hyp	2	1.95	1.6	2.3	0.495
12	M1 L	5	1.49	1.35	1.85	0.21
13	M1 W	5	2.59	2.25	3.25	0.46
14	M1 hyp	5	1.72	1.4	2.0	0.23
15	M2 L	3	1.42	1.15	1.6	0.236
16	M2 W	3	2.53	2.0	3.0	0.503
17	M2 hyp	3	1.65	1.45	1.9	0.229

1 m3 (NHMW 2013/0378/0016); 1 p3-m3 (ПИН № 3218/22).

Bellatona kazakhstanica Ербаева, 1988

Bellatona kazakhstanica: Ербаева, 1988, с. 60, рис. 16-1, 2. Bellatona cf. kazakhstanica: Erbajeva, Daxner-Höck, 2014, c. 238, рис. 16-1, 2.

Голотип – ПИН, № 3462/46, фрагмент левой верхнечелюстной кости с Р3–М2; Казахстан, Ашутас; ранний миоцен, акжарская свита.

О п и с а н и е (рис. 2). Пищуха средних размеров; Р2 овальной формы с одной передней входящей складкой. На Р3 (рис. 2, *a*) гипострия мелкая, заполнена небольшим количеством цемента; парафлекса умеренной глубины, начинается и заканчивается на уровне середины ширины зуба; длина антеролофа немного превышает половину ширины зуба; протокон и гипокон равной величины. На Р4–М2 (рис. 2, *a*) глубина гипострии варьирует: на Р4 проходит до середины ширины зуба, на М1 и М2 гипострия немного глубже, заполнена цементом. Задний край М2 гладкий. На всех верхних зубах эмаль развита на переднем и внутреннем краях зубов.

На p3 (рис. 2, δ -*e*) одна передненаружная входящая складка, заполнена цементом. Зуб имеет закругленные гладкие края, эмаль развита по всему периметру зуба. Тригонид и талонид p4—m2 соединены цементом, эмаль отсутствует только на переднем крае конидов (рис. 2, ∂); m3 овальноокруглой формы, эмаль развита по всему периметру зуба (рис. 2, ∂).

Размеры. См. табл. 2, 3.

С р а в н е н и е. По размерам В. kazakhstanica из Монголии близка к материалу из Казахстана, однако, у нее в среднем р3 незначительно крупнее, а Р3 чуть мельче. От В. forsythmajori отличается несколько большими размерами зубов и закругленными краями р3. От совместно встречающегося вида В. yanghuensis рассматриваемая форма отличается более крупными размерами, строением р3, наличием передней входящей складки на Р2 и несколько меньшей глубиной гипострии на Р4-М2.

Распространение. Центральная Монголия, Долина Озер, свита Лу, ранний миоцен, зона D (Унхэльцэг, UNCH-A/3; Хотулиин Тээг, HTE*, HTE-005, HTE-12/7) (Daxner- Höck et al., 2017); Казахстан, Зайсанская впадина, ранний миоцен (Ербаева, 1988, 1994).

Материал. Унхэльцэг, UNCH-A/3: 1 P2-M2 (NHMW 2013/0188/0007), 4 P3 (NHMW 2013/0188/0001, /0005, /0008, /0009), 2 M1 (NHMW 2013/0188/0002, /0010), 1 m1-m3 (NHMW 2013/0188/0014), 4 p3 (NHMW 2013/0188/0003, /0004, /0006, /0011), 2 m2 (NHMW 2013/0188/0012, /0013); Хотулиин Тээг, HTE*: 1 P3-M2 (NHMW 2013/0237/0001), 1 p4-m3 (NHMW 2013/0237/0002);

HTE-005: 1 M1 (NHMW 2013/0377/0001), 1 M2 (NHMW 2013/0377/0002); HTE-12/7: 3 M1 (NHMW 2013/0393/0001-0003).

Bellatona yanghuensis Zhou, 1988

Bellatona yanghuensis: Zhou, 1988, с. 140–142, рис. 1–4; Егbajeva, Daxner-Höck, с. 239, рис. 17-1, 2.

Голотип – IVPP, № V5247, фрагменты левой верхнечелюстной кости с Р2–М2 и левой нижнечелюстной кости с р3–m3; Китай, Шанси, Синьчжо; средний миоцен.

О п и с а н и е (рис. 3, 4). Пищуха мелких размеров. Р2 овальной формы, входящие складки на переднем крае зуба отсутствуют. На Р3 антеролоф короткий, меньше половины ширины зуба, гипострия мелкая, заполнена небольшим количеством цемента (рис. 3, a). На верхних зубах глубина гипострии варьирует: на Р4 немного превышает ширину зуба, на М1 достигает 2/3 ширины зуба (рис. 3, a), а на М2 проходит до наружного края зуба. Наружные края зубов выпрямленные, внутренние заостренные; задний край М2 гладкий. Эмаль развита на передней и внутренней сторонах зубов и отсутствует на наружной и задней сторонах.

Нижнечелюстная кость сравнительно массивная и высокая, резец проходит до уровня талони-

Таблица 3.	Промеры	нижних	зубов	Bellatona	kazakhs-
tanica Erbaj	eva				

	Промеры	n	m	min	max	sd
1	p4-m2	1	5.6			
2	p3 L	3	1.4	1.35	1.45	0.05
3	p3 W	3	1.85	1.75	1.9	0.087
4	p4 L	1	1.75			
5	trig L	1	0.85			
6	trig W	1	2.0			
7	tal L	1	0.9			
8	tal W	1	1.65			
9	m1 L	2	2.0	2.0	2.0	
10	trig L	2	1.0	1.0	1.0	
11	trig W	2	1.95	1.9	2.0	
12	tal L	2	0.95	0.9	1.0	
13	tal W	2	1.87	1.75	2.0	
14	m2 L	4	2.05	2.0	2.2	0.1
15	trig L	4	1.05	1.0	1.1	0.05
16	trig W	4	1.8	1.6	1.9	0.126
17	tal L	4	0.9	0.8	1.0	0.082
18	tal W	4	1.7	1.5	1.9	0.165
19	m3 L	2	0.8	0.7	0.9	
20	m3 W	2	0.8	0.7	0.9	



Рис. 3. Bellatona yanghuensis Zhou, 1988, зубы, вид со стороны жевательной поверхности: a – левый Р3-М1 (NHMW 2011/0189/0001); δ – левый р3 (NHMW 2013/0381/0001); e – левый р4 (NHMW 2013/0381/0002); e – левый р3-m2 (NHMW 2011/0189/0008); d – правый р3 (NHMW 2011/0189/0002); e – правы 100 – 1

да m1, образуя выпуклость на внутренней стороне челюсти и утолщение на внешней стороне под p4. Переднее ментальное отверстие расположено перед p3 на середине высоты челюсти, второе под m1.

На p3 одна передненаружная складка, заполненная цементом (рис. 3, δ -*e*; 4, *a*, δ). Передний край зуба варьирует от слабовыпуклого к выпрямленному; эмаль развита по периметру зуба, кроме заднего края. На p4-m2 (рис. 3, *z*; 4, *a*, δ) тригонид немного длиннее и шире талонида, m3 состоит из одного сравнительно крупного конида овально-округлой формы.

Размеры. См. табл. 4, 5.

С р а в н е н и е. В. yanghuensis отличается от известных видов более мелкими размерами, отсутствием передней складки на P2, а от В. forsythmajori также отсутствием дополнительных входя-



Рис. 4. Bellatona yanghuensis Zhou, 1988, зубы, вид со стороны жевательной поверхности: *а* – левый р3–m3 (NHMW 2011/0190/0001); *б* – левый р3–m3 (NHMW 2011/0190/0002); Бугат.

щих складок на p3 и дополнительного выступа (талона) на M2.

Распространение. Центральная Монголия, Долина Озер, свита Лу, ранний миоцен, зона D (Унхэльцэг, UNCH-A/3; Хотулиин Тээг, HTE-001, HTE-003, HTE-008), зона D1/1 (Олон Овооны Хурэм, ODO-B/1) (Daxner-Höck et al., 2017); Ара Хангайский аймак, Бугат; Китай, Шанси, Синьчжо, ранний миоцен (Zhou, 1988).

Материал. Долина Озер, Унхэльцэг, UNCH-A/3: 1 РЗ-М1 (NHMW 2011/0189/0001), 1 РЗ-Р4 (NHMW 2011/0189/0009),1 Р4 (NHMW 2011/0189/0013), 12 М1 (NHMW 2011/0189/0003, /0007, /0010, /0014-0016, /0018-0024), 5 М2 (NHMW 2011/0189/0011, /0017, /0025-0028),1 рЗm2 (NHMW 2011/0189/0008), 1 р4-m2 (NHMW 2011/0189/0012),3 рЗ (NHMW 2011/0189/0002, /0005, /0006), 1 m2 (NHMW 2011/0189/0004); Хотулиин Тээг, НТЕ-001: 1 РЗ (NHMW 2018/0220/ 0001); НТЕ-003:1 рЗ (NHMW 2018/0222/0001); 1 р4 (NHMW 2018/0222/0002); 1 М2 (NHMW 2018/0222/0003); НТЕ-008: 1 М1 (NHMW 2019/0112/0003), 1 М2 (NHMW 2019/0112/0004, /0005); 1 р4 (NHMW 2019/0112/0006); Олон Овооны Хурэм, ODO-B/1: 1 рЗ (NHMW 2013/0381/ 0001); 1 р4 (NHMW 2018/0381/0002); 1 М1 (NHMW 2013/0381/0003); Бугат: 2 рЗ-mЗ (NHMW 2011/0190/0001, /0002), 1 рЗ-m2 (NHMW 2011/ 0190/0003), 1 р4-m2 (NHMW 2011/0190/0004), 1 m2 (NHMW 2011/0190/0005); 1 m1-m2 (NHMW 2011/0190/0006).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительно-морфологический анализ рассмотренных таксонов позволяет проследить эволюционное развитие рода Bellatona. Доусон, несомненно, была права, предположив, что род Sinolagomys с его прогрессивными чертами в строении зубов может быть в основании линии рода Bellatona. Так, из имеющихся видов рода Sinolagomys наибольшее сходство с Bellatona обнаруживает вид S. badamae Erbajeva (Erbajeva et al., 2017). Для него характерно удлинение тригонида p3, имеющего закругленные края, сходное с таковым у Bellatona kazakhstanica. У Sinolagomys расhygnathus Li et Qiu, 1980 парафлекса P3 намного глубже, в отличие от других видов синолагомиса, что сближает этот вид с Bellatona.

В связи с прогрессивным похолоданием климата, усилением аридизации в растительном по-

Таблица 4.	Промеры н	зерхних зубов	Bellatona	yanghuen-
sis Zhou				

	Промеры	n	m	min	max	sd
1	P3-M1	1	3.8			
2	P3-P4	4	2.88	2.45	3.7	0.620
3	P2 L	2	0.65	0.55	0.75	0.141
4	P2 W	2	1.2			
5	P3 L	4	1.38	1.1	1.8	0.295
6	P3 W	4	2.52	2.0	3.25	0.703
7	P3a-lop	4	1.25	0.9	1.8	0.404
8	P4 L	6	1.39	1.2	1.8	0.225
9	P4 W	6	2.73	2.25	3.8	0.640
10	P4 hyp	6	1.65	1.35	2.6	0.475
11	M1 L	14	1.3	1.0	1.5	0.160
12	M1 W	14	2.3	1.9	3.15	0.373
13	M1 hyp	14	1.42	1.15	1.7	0.214
14	M2 L	10	1.25	1.1	1.5	0.104
15	M2 W	10	2.17	2.0	2.75	0.337
16	M2 hyp	10	1.59	1.5	1.7	0.074

	Промеры	n	m	min	max	sd
1	p3-m3	2	7.5	7.3	7.7	0.283
2	p3-m2	4	6.55	5.8	7.1	0.557
3	p3-m1	4	4.7	4.25	5.1	0.371
4	p3-p4	4	2.9	2.75	3.1	0.165
5	p4-m2	4	5.3	4.8	5.6	0.297
6	p4-m1	6	3.7	3.2	4.5	0.451
7	p3 L	6	1.0	0.85	1.1	0.111
8	p3 W	6	1.4	1.25	1.5	0.174
9	p4 L	8	1.68	1.4	1.8	0.133
10	trig L	8	0.9	0.65	1.0	0.12
11	trig W	8	1.67	1.55	1.7	0.08
12	tal L	8	0.77	0.6	0.9	0.143
13	tal W	8	1.59	1.35	1.75	0.146
14	m1 L	8	1.77	1.55	1.95	0.06
15	trig L	8	0.92	0.85	1.0	0.078
16	trig W	8	1.7	1.55	1.75	0.068
17	tal L	8	0.8	0.7	0.85	0.132
18	tal W	8	1.65	1.5	1.8	0.14
19	m2 L	8	1.84	1.65	2.0	0.074
20	trig L	8	0.96	0.85	1.05	0.1
21	trig W	8	1.67	1.5	1.8	0.08
22	tal L	7	0.86	0.75	1.0	0.178
23	tal W	7	1.62	1.4	1.8	0.058
24	m3 L	3	0.68	0.65	0.75	0.153
25	m3 W	3	0.96	0.8	1.1	0.153

Таблица 5. Промеры нижних зубов Bellatona yanghuensis Zhou

крове увеличилась доля ксерофитов, которые становятся превалирующими в рационе пищуховых. Переход к питанию жесткой растительностью отразился на строении зубной системы этой группы. Сглаженные боковые края зубов становятся более угловатыми, что приводит к существенным изменениям в строении жевательной поверхности зубов. Так, p3 Bellatona yanghuensis (рис. 3, 4) и B. kazakhstanica (рис. 2) имеют выпрямленный и закругленный передние края, у В. forsythmajori – заостренный; позднее на внешнем крае тригонида зуба появляются углубления от мелких до глубоких и дополнительные углубления на передневнутреннем крае р3. Постепенно увеличивается ширина талонида нижних зубов, появляются небольшие вырезки на передненаружном крае тригонидов m1 и m2 (рис. 4). На верхних зубах увеличивается глубина гипострии. Все это отражает приспособление к настриганию и нарезанию растительной пищи острыми эмалевыми краями коронок зубов и способствует увеличению площади жевательной поверхности, в связи с переходом к питанию ксерофитной растительностью. Эти морфологические изменения прослежены в линии рода Bellatona. В его составе наиболее архаичный вид В. kazakhstanica обладает сглаженными краями зубов, гипострии на верхних зубах проходят до середины ширины зуба. В дальнейшем происходит увеличение глубины гипострии, наблюдается тенденция к выпрямлению переднего края р3, появление вырезок на передненаружном крае тригонидов m1 и m2, что характерно для B. yanghuensis. Среднемиоценовый вид В. forsythmajori, обильно представленный в ряде местонахождений Китая, демонстрирует многочисленные прогрессивные черты, такие как значительное углубление гипострии на верхних зубах. появление зачатков талона на М2 и большая вариабельность в строении р3. Появление дополнительных углублений различной величины, как на наружном, так и на внутреннем крае р3 в дальнейшем привели к формированию рода Bellatonoides, отдельные морфотаксоны которого становятся, возможно, предковыми формами рода Ochotona.

Присутствие Bellatona forsythmajori, В. yanghuensis и В. kazakhstanica в фаунистических сообществах Долины Озер позволяет коррелировать одновозрастные фауны и природную среду Центральной Монголии с таковыми Казахстана и Китая.

* * *

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ербаева М.А. Миоценовые пищухи Монголии // Ископаемые позвоночные Монголии. М.: Наука, 1981. С. 86–95 (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 15).

Ербаева М.А. Пищухи кайнозоя (таксономия, систематика, филогения). М.: Наука, 1988. 224 с.

Ербаева М.А. Стратиграфическое распространение зайцеобразных (Lagomorpha, Mammalia) в третичных отложениях Зайсанской впадины (Восточный Казахстан) // Палеотериология / Ред. Соколов В.Е. М.: Наука, 1994. С. 65–78.

Синицын В.М. Древние климаты Евразии. Ч. 1. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. 167 с.

Dawson M.R. On two ochotonids (Mammalia, Lagomorpha) from the Later Tertiary of Inner Mongolia // Amer. Museum Novit. 1961. № 2061. 15 p.

Daxner-Höck G., Badamgarav D., Barsbold R. et al. Oligocene stratigraphy across the Eocene and Miocene boundaries in the Valley of Lakes (Mongolia) // The Valley of Lakes in Mongolia, a key area of Cenozoic mammal evolution and stratigraphy / Eds. Daxner-Höck G., Göhlich U.B. Palaeodiv. and Palaeoenvir. 2017. V. 97. № 1. P. 111–218. https://doi.org/10.1007/s12549-016-0257-9

Erbajeva M.A., Bayarmaa B., Daxner-Höck G., Flynn L.J. Occurrences of Sinolagomys (Lagomorpha) from the Valley of Lakes (Mongolia) // The Valley of Lakes in Mongolia, a key area of Cenozoic mammal evolution and stratigraphy / Eds. Daxner-Höck G., Göhlich U.B. Palaeodiv. and Palaeoenvir. 2017. V. 97. № 1. P. 11–24.

Erbajeva M.A., Daxner-Höck G. The most prominent Lagomorpha from the Oligocene and Early Miocene of Mongolia // Ann. Naturhist. Museum Wien, Ser. A. 2014. Bd 116. P. 215–245.

Harzhauser M., Daxner-Höck G., Erbajeva M. et al. Oligocene and early Miocene mammal biostratigraphy of the Valley of Lakes in Mongolia // The Valley of Lakes in Mongolia, a key area of Cenozoic mammal evolution and stratigraphy / Eds. Daxner-Höck G., Göhlich U.B. Palaeodiv. and Palaeoenvir. 2017. V. 97. № 1. P. 219–231.

Harzhauser M., Daxner-Höck G, Lopez-Guerro P. et al. Stepwise onset of the icehouse world and its impact on Oligo-Miocene Central Asian mammals // Sci. Reports. 2016. 6:36169.

https://doi.org/10.1038/srep36169

Lopez Martinez N. Revision sistematica y biostratigrafica de los Lagomorpha (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España // Mem. Museo Paleontol. Univ. Zaragoza. 1989. № 3(3). P. 1–350.

Qiu Z.D. Middle Miocene micromammalian fauna from Tunggur, Nei Mongol. Beijing: Sci. Press, 1996. P. 1–213 (in Chinese).

Sen S. Lagomorpha // Geology and paleontology of the Miocene Sinap formation, Turkey. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2003. P. 163–178.

Young C.C. On a new ochotonid from north Suiyuan // Bull. Geol. Soc. China. 1932. V. 11. P. 255–258.

Zhang Z.Q., Kaakinen A., Wang L.H. et al. Middle Miocene ochotonids (Ochotonidae, Lagomorpha) from Damiao Pliopeticid locality // Vertebr. PalAsiat. 2012. V. 50. № 3. P. 281–292.

Zhou X. Miocene ochotonid (Mammalia, Lagomorpha) from Xinzhou, Shanxi // Vertebr. PalAsiat. 1988. V. 26. \mathbb{N} 2. P. 139–148.

Miocene Ochotonids of the Genus *Bellatona* (Lagomorpha, Mammalia) from Mongolia

M. A. Erbajeva¹, B. Bayarmaa²

¹Geological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Russia ²Institute of Paleontology, Mongolian Academy of Sciences, Ulaanbaatar, Mongolia

New data on the early and middle Miocene ochotonids of the genus *Bellatona* from the Valley of Lakes, Central Mongolia is based on the rich materials collected by team of the joint Austrian-Mongolian expeditions from the bed of Loo Formation. Three taxa: *B. forsythmajori* Dawson, 1961, *B. yanghuensis* Zhou, 1988, *B. kazakhstanica* Erbajeva, 1988 were discovered in the Mongolian fauna. The morphological analysis and the descriptions of taxa, comparison with known nominative species and their stratigraphic and geographical distributions are presented.

Keywords: Lagomorpha, Ochotonidae, Bellatona, Miocene, Valley of Lakes, Central Mongolia, Asia

УДК 56.024:57.072:551.72

ИСКОПАЕМЫЕ ОРГАНИЗМЫ РЕДКИНСКОГО ГОРИЗОНТА ВЕРХНЕГО ВЕНДА СЕВЕРО-ЗАПАДА РУССКОЙ ПЛИТЫ (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2021 г. Е. Ю. Голубкова^{а, *}, И. М. Бобровский^{b, c}, Е. А. Кушим^a, Ю. В. Плоткина^a

^аИнститут геологии и геохронологии докембрия РАН, Санкт-Петербург, Россия ^bГеологический институт РАН, Москва, Россия ^cКалифорнийский технологический институт, Пасадена, США ^{*}e-mail: golubkovaeyu@mail.ru Поступила в редакцию 25.02.2020 г. После доработки 26.10.2020 г. Принята к публикации 14.01.2021 г.

Проанализировано таксономическое разнообразие и вертикальное распространение микро- и макроскопических ископаемых организмов и реконструированы обстановки накопления верхневендских отложений старорусской свиты северо-запада Русской плиты. Выделено две ассоциации организмов редкинского возраста: с Tynnia precambrica–Zinkovioides inclusus и Orbisiana simplex– Doushantuophyton lineare. Описан новый род и вид акантоморфных акритарх Tuberculum mamillatum gen. et sp. nov.

Ключевые слова: микрофоссилии, макроорганизмы, биостратиграфия, редкинской горизонт, верхний венд, Восточно-Европейская платформа

DOI: 10.31857/S0031031X21050056

введение

Появление и широкое распространение макроскопических ископаемых организмов в редкинское время является важным геобиологическим событием. Эти организмы относительно хорошо изучены в разрезах Юго-Восточного Беломорья, Волыни и Подолии Восточно-Европейской платформы, на Среднем Урале, а также на Оленекском поднятии Восточной Сибири (Волкова и др., 1979; Федонкин, 1981; Вендская система... 1985а, б; Гниловская и др., 1988; Соколов, 1997; Стратиграфия нефтегазоносных.., 2005; Гражданкин и др., 2007; Леонов, 2007; Марусин и др., 2011: Grazhdankin, 2014: Bobrovskiv et al., 2018). Вместе с тем, сведения о распространении ископаемых остатков в редкинском горизонте северо-запада европейской части России до недавнего времени отсутствовали. Исключение составляют находки микрофоссилий Tynnia precambrica (Tynni et Donner), emend. Burzin из скв. С-270 (Бурзин, 1997) и макроскопических кольцевидных образований Orbisiana simplex Sokolov, emend. Kolesnikov, Liu, Danelian et Grazhdankin, обнаруженных в скв. Куневичи-4 (Jensen, 2003) Ленинградской области.

В последние годы, благодаря активным палеонтологическим исследованиям северо-запада Русской плиты, обнаружено новое уникальное местонахождение редкинских макроскопических ископаемых организмов (Голубкова и др., 2018), а также собрана представительная коллекция микроо- (группа микрофоссилии) и макроорганизмов поздневендского возраста. Полученные данные легли в основу настоящей работы. В статье представлены результаты палеонтологического и литологического изучения верхневендских отложений старорусской свиты, вскрытой скважинами Шоткуса-1, Авлога-12R в Южном Приладожье (рис. 1).

Авторы выражают искреннюю признательность проф. Я. Шродону (Ин-т геологических наук ПАН, Научный центр в Кракове, Польша) за предоставленные образцы керна по скв. Авлога-12R. Исследования проведены при финансовой поддержке гранта РФФИ № 20-05-00427 и международного проекта Маэстро № 2013/10/А/ST10/00050.

ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР И БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕДКИНСКОГО ГОРИЗОНТА

На северо-западе Русской плиты выделяется приозерская свита нижнего рифея (Купцова и др., 2011), на которой со стратиграфическим не-



Рис. 1. Распространение ископаемых организмов в редкинском горизонте северо-запада Русской плиты (Ленинградская обл.). Обозначения: 1 – конгломераты, гравелиты, 2 – песчаники, алевролиты, 3 – аргиллиты, 4 – ихнофоссилии, 5 – ассоциация с Tynnia precambrica – Zinkovioides inclusus, 6 – ассоциация с Orbisiana simplex – Doushantuophyton lineare; a-u – характерные ископаемые организмы: a – Siphonophycus sp., δ – Oscillatoriopsis sp., e – Zinkovioides sp., e – Leiosphaeridia sp., ∂ – Tynnia precambrica, e – Tuberculum mamillatum, π – Orbisiana simplex, 3 – Obruchevella parva, u – Doushantuophyton lineare. Сокращения: ОСШ – Общая стратиграфическая шкала, РСС – Региональная стратиграфическая схема; R – регрессия, T – трансгрессия, pr – приозерская свита нижнего рифея.

согласием залегает старорусская свита редкинского горизонта и василеостровская, воронковская свиты котлинского горизонта верхнего венда (Стратиграфический словарь.., 1994; Вербицкий и др., 2012). В принятой стратиграфической схеме старорусская свита не охарактеризована ископаемыми организмами, а ее отнесение к редкинскому региональному горизонту проводится по положению в разрезе древнее толщ, содержащих котлинскую биоту (Вербицкий и др., 2012).

Приозерская свита в изученных скважинах представлена гравелитами и красноцветными крупнозернистыми аркозовыми и кварцевыми песчаниками с единичными прослоями аргиллитов. Микрофоссилии на этом уровне не выявлены.

Старорусская свита сложена тонким переслаиванием глин, алевролитов и песчаников мощностью 44—52 м. По литологическому составу она расчленяется на три пачки.

Нижняя пачка в скв. Шоткуса-1 (16.3 м) представлена глинами с редкими прослоями песчаников. Глины голубовато- и зеленовато-серые тонкослоистые, песчанистые и алевритистые, с градационной слоистостью, содержат рассеянную пиритовую минерализацию, намывы слюды и хлорита. Вверх по разрезу они сменяются одно-
родными плотными зеленовато-серыми глинами, которые постепенно переходят в тонкополосчатые глины с пиритизированными органическими пленками и намывами слюды. Прослои светлосерых кварцевых песчаников от мелко-среднезернистых до крупнозернистых, несортированные, с градационной слоистостью, содержат примесь мелкогравийного материала и неокатанные фрагменты переотложенных глин. Слоистость в этих отложениях часто осложнена текстурами конседиментационного течения осадка по склону. В скважине Авлога-12R (21 м) нижняя пачка имеет ритмичное строение. В основании ритмов залегают песчаники с градационной слоистостью. Песчаники серые несортированные полевошпат-кварцевые, с прослоями мелкогалечногравийных конгломератов. Верхняя часть ритмов сложена горизонтально-линзовидным переслаиванием светло-серых кварцевых грубозернистых песчаников, серых кварц-серицитовых алевролитов и пиритизированных зеленовато-серых тонкодисперсных глин.

В нижней части старорусской свиты обнаружена первая ассоциация микрофоссилий с Tynnia precambrica – Zinkovioides inclusus (рис. 1; скв. Шоткуса-1, инт. 259.4-255.5 м; скв. Авлога-12R, инт. 212-192 м). На этом стратиграфическом уровне доминируют неопределимые органические пленки, цианобактериальные маты Siphonophycus Schopf, emend. Knoll, Swett et Mark, а также нитчатые микроорганизмы, сопоставляемые М.Б. Бурзиным (1996, 1998) с серными бактериями – деструкторами Zinkovioides inclusus Hermann (табл. XIII, фиг. 4, 6; см. вклейку) и Zinkovioides Hermann (табл. XIII, фиг. 3, 5). Регулярно встречаются крупные колониальные формы Tynnia precambrica (Tynni et Donner), emend. Burzin (табл. XIII, фиг. 1, 2), трихомы цианобактерий Oscillatoriopsis Schopf, emend. Knoll et Golubic, emend. Knoll, Swett et Mark, emend. Butterfield, а также пучки нитчатых водорослей, отнесенные под вопросом к роду Polytrichoides Hermann. Ограниченное распространение имеют гладкостенные сфероморфные акритархи Leiosphaeridia crassa (Naumova), emend. Jankauskas, L. minutissima (Naumova), emend. Jankauskas, L. tenuissima Eisenack и двухслойные оболочки Pterospermopsimorpha insolita B.V. Timofeev, emend. Mikhailova. На глуб. 192 м в скважине Авлога-12R обнаружены новые акантоморфные акритархи Tuberculum mamillatum gen. et sp. nov. (табл. XIV, фиг. 1-4; см. вклейку). В нижней части разреза скв. Шоткуса-1 (инт. 259.4-255.5 м) в шлифах найдены заполненные песчаным материалом трубки и пиритизированные ходы илороющих организмов, диаметром до 1 мм.

Колонии Tynnia precambrica описаны из редкинского горизонта Украины и европейского севера России, а также верхнего венда Финляндии (Бурзин, 1997). Нитчатые формы Zinkovioides inclusus установлены в ярышевской свите редкинского горизонта Украины (Вендская система.., 1985а; Соколов, 1997). Остальные таксоны имеют широкий стратиграфический интервал распространения.

Средняя пачка старорусской свиты (15-22 м) сложена глинами. В скв. Шоткуса-1 глины преимущественно бордовые, с частыми и тонкими прослоями светло-серых слюдистых алевролитов. В скв. Авлога-12R глины серые, бордовые тонкослоистые, слюдистые, алевритистые, с намывами мусковита и хлорита на поверхностях напластования, с линзовидными прослоями мелкогравийных несортированных песчаников. Текстура переслаивания горизонтально-, линзовидно- и волнистослоистая, с градационной слоистостью внутри прослоев песчаников и алевролитов. Во всех литологических разностях распространен мелкоглобулярный пирит. В скв. Авлога-12R (гл. 181.6 м) обнаружены единичные микрофоссилии первой ассоциации (Tynnia precambrica, Zinkovioides sp., Leiosphaeridia minutissima, Oscillatoriopsis sp., Siphonophycus sp.). В остальных образцах, отобранных из второй пачки скв. Шоткуса-1, Авлога-12R, ископаемые организмы выявлены не были (рис. 1).

Верхняя пачка сложена тонким переслаиванием песчаников, алевролитов и глин; в скв. Шоткуса-1 (13.4 м) преобладают глины, а в скв. Авлога-12R (8 м) — алевролиты и песчаники. Глины преимущественно голубовато- и зеленовато-серые, местами с бордовыми пятнами, тонкоплитчатые и листоватые. Прослои зеленовато-серых алевролитов и песчаников имеют градационную слоистость. Песчаники грубозернистые несортированные. Граница старорусской и василеостровской свит проводится по началу интервала с мощными (до 2 м толщиной) прослоями песчаников в тонком переслаивании песчаников, алевролитов и глин.

В верхней пачке старорусской свиты обнаружена вторая ассоциация ископаемых организмов c Orbisiana simplex - Doushantuophyton lineare (рис. 1). В интервале 225.7-218.5 м скважины Шоткуса-1 широко распространены колониальные кольцевидные образования Orbisiana simplex (табл. XIV, фиг. 6), Orbisiana Sokolov, дихотомически ветвящиеся водоросли Doushantuophyton lineare Steiner, emend. Xiao, Yuan, Steiner et Knoll (табл. XIV, фиг. 7, 8) и крупные сферические оболочки Chuaria circularis Walkcott, emend. Vidal et Ford, emend, Jankauskas, Спорадически встречаются проблематики Redkinia spinosa Sokolov и трубчатые организмы Sinospongia typica (Li), emend. Xiao, Yuan, Steiner et Knoll, Cucullus Steiner. В инт. 176-170.6 м скв. Авлога-12R обнаружено два крупных (1.2 и 0.9 см в диаметре) лентовидных фрагмента, близких к роду Mezenia Sokolov, a также колония Orbisiana sp. На поверхностях напластования пород (скв. Шоткуса-1, инт. 219.1– 226.8 м; скв. Авлога-12R, инт. 177.8–170.6 м) присутствуют органические пленки и горизонтальные пиритизированные ходы илороющих организмов, что в целом не характерно для отложений редкинского возраста. Ветвящиеся следы ихнофоссилий отнесены к Chondrites.

В скважине Шоткуса-1 на этом стратиграфическом уровне обнаружены транзитные акритархи Leiosphaeridia crassa, L. jacutica (B.V. Timofeev), emend. Mikhailova et Jankauskas, L. minutissima, L. tenuissima и цианобактерии Siphonophycus sp., Oscillatoriopsis sp. На глубине 220.9 м отмечается массовое появление цианобактерий Obruchevella parva Reitlinger, emend. Yakschin et Luchinina, emend. Вигzin (табл. XIV, фиг. 5). В скв. Авлога-12R микрофоссилии выявлены не были.

За пределами изученного региона кольцевидные колонии Orbisiana simplex описаны из редкинского горизонта Архангельской, Ярославской областей России и формации Лантиан Южного Китая (Соколов, 1997; Wan et al., 2014; Kolesnikov et al., 2018), а проблематики Redkinia spinosa – из редкинского горизонта Московской синеклизы России и Украины (Вендская система.., 1985а; Соколов, 1997). Макроостатки Mezenia kossovovi распространены в редкинском горизонте европейского севера России и перевалокской свите Среднего Урала (Соколов, 1997; Гражданкин и др., 2007). Трубчатые организмы Sinospongia typica paнее были обнаружены в миаохенской пачке формации Доушаньто Южного Китая (Хіао et al., 2002; Ye et al., 2017), а водоросли Doushantuophyton lineare – в формациях Лантиан и Доушаньто (миаохенская пачка) элиакария Китая (Yuan et al., 1999, 2011; Xiao et al., 2002; Ye et al., 2017). На территории России эти таксоны установлены впервые. Цианобактерии Obruchevella parva известны из верхневендских-нижнекембрийских отложений мира, однако их массовые находки приурочены к редкинскому горизонту (Burzin, 1995). Остальные таксоны имеют более широкий вертикальный интервал распространения.

ОБСТАНОВКИ ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ В РЕДКИНСКОЕ ВРЕМЯ

Проведенные исследования показали, что отложения старорусской свиты сложены однообразными терригенными последовательностями с прямой и, реже, обратной градационной слоистостью. Такой тип текстуры характерен не только для песчаников и алевролитов, но также и для глинистых интервалов, в которых градационная слоистость выделяется по изменению содержания алевритовой примеси и резкой поверхности размыва в основании слоя. Песчаники имеют плохую сортировку, сложены неокатанными зернами и содержат большое количество глинистого матрикса. Полученные данные позволяют предполагать, что осадки старорусской свиты накапливались за счет деятельности мутьевых потоков ниже волнового базиса, а, учитывая отсутствие волновой слоистости и какой-либо сортировки материала, вероятно, и ниже штормового базиса. Для старорусской свиты характерны текстуры латерального конседиментационного течения осадка. что предполагает наличие склона в течение всего этапа осадконакопления. Отложения накапливались на шельфе в пределах фотической зоны, на что указывают, например, находки бентосных макроводорослей Doushantuophyton lineare. В ископаемом материале обнаружены целые экземпляры с ризоидами (табл. XIV, фиг. 7б). Наличие прикрепительных органов, а также отсутствие сортировки организмов по разрезу позволяет предполагать, что они были захоронены in situ. Таким образом, осадконакопление в старорусское время происходило, скорее всего, в обстановках продельты. При этом поступающий в бассейн осадок перераспределялся мутьевыми потоками из проксимальной части дельты (Normark, Piper, 1991; Mulder et al., 1998). В схожих разрезах Московской синеклизы такая интерпретация дополнительно подтверждается сейсмическими данными, показывающими, что редкинские отложения сложены системой клиноформ (Хераскова и др., 2005).

Если наши предположения верны, то вариации в содержании глинистого и песчаного материала в изученных разрезах показывают, насколько далеко были расположены области накопления осадка в каждом конкретном временном интервале относительно источника сноса, а также их положение относительно центральной оси подводных распределительных русел. Более глинистый состав пород старорусской свиты в скв. Шоткуса-1 по сравнению со скв. Авлога-12R может указывать на ее более удаленное положение относительно источника материала. В то же время, тонкое переслаивание песчаников, алевролитов и глин в двух изученных скважинах демонстрирует общий тренд перехода от существенно песчанистой нижней пачки к более глинистой средней, и затем вновь к незначительному увеличению пропорции песчаников в верхней пачке старорусской свиты. Такое распределение осадков в скважинах может свидетельствовать о смещении фаций за счет изменения колебания относительного уровня моря. В этом случае старорусская свита накопилась в течение единого трансгрессивно-регрессивного цикла, с максимумом трансгрессии в средней пачке и максимумом регрессии на границе старорусской и василеостровской свит. Данная интерпретация согласуется с выводами А.Ф. Станковского с соавт. (Станковский и др., 1981; Вендская система..., 19856) по Архангельской области, на основании которых граница редкинского и котлинского горизонтов проводится по поверхности максимально низкого стояния уровня моря, местами выраженного как поверхность размыва.

На начальном этапе развития трансгрессии осадки нижней пачки старорусской свиты накапливались в углубленной части открытого шельфа ниже волнового базиса, о чем свидетельствует пелитовая структура и тонкая горизонтальная слоистость глин. Спокойное накопление глин эпизодически прерывалось мутьевыми потоками и осаждением обломочного материала с прямой, реже обратной градационной слоистостью и плохой сортировкой. Пульсирующий характер накопления осалков нижней пачки мог способствовать быстрому захоронению органического вещества в отдельных прослоях. В раннередкинское время органика захоранивалась преимущественно в виде сапропелеподобных пленок неясной природы, цианобактерий Siphonophycus и предполагаемых нитчатых серных бактерий Zinkovioides (ассоциация I). Планктонные виды Leiosphaeridia, Pterospermopsimorpha, Tynnia обнаружены лишь в отдельных образцах. Плохая сохранность микрофоссилий позволяет предполагать, что организмы были подвержены бактериальному разложению при погружении на дно и захоронении в толще осадка. Серо-зеленая окраска пород, рассеянная пиритовая минерализация, а также широкое развитие нитчатых микроорганизмов, близких по морфологии к серным бактериям, указывают на восстановительные условия в осадке на стадии диагенеза. Однако, находки следов илороющих организмов, как и данные по геохимии (Подковыров и др., 2017), позволяют предполагать, что придонные воды были насыщены кислородом.

Дальнейшее развитие трансгрессии привело к накоплению осадков, в которых преобладал пелитовый материал (рис. 1). Средняя пачка старорусской свиты имеет преимущественно бордовый цвет и практически не содержит ископаемых организмов, что указывает на доминирование окислительных условий в раннем диагенезе. Можно предположить, что со смещением обстановок к более дистальным фациям скорость осадконакопления уменьшилась, что, в свою очередь, увеличило время доступа кислорода к захороненным в толще осадка ископаемым организмам.

Отложения верхней пачки старорусской свиты сложены зеленовато-серыми песчаниками, алевролитами, глинами. При этом пропорция песчаного материала увеличивается снизу вверх по разрезу, что указывает на развитие регрессии в бассейне. На этом уровне снова проявляется пиритовая минерализация, а также распространены захороненные в прижизненном положении макроскопические ископаемые организмы (Orbisiana, Doushantuophyton, Cucculus, Sinospongia) и микрофоссилии второй ассоциации. Присутствие следов илороющих организмов в совокупности с данными по геохимии (Подковыров и др., 2017) позволяет предполагать, что, несмотря на обильное захоронение органики в бескислородных осадках, придонные воды были насыщены кислородом.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

В составе ассоциации I с Tynnia precambrica– Zinkovioides inclusus обнаружены новые акантоморфные акритархи Tuberculum mamillatum gen. et sp. nov., орнаментированные короткими, плавно закругленными выростами с характерными сосочковидными окончаниями (табл. XIV, фиг. 1–4; рис. 2). Подобный план строения у докембрийских микрофоссилий ранее известен не был. Орнаментированные оболочки по формальным признакам отнесены к подгруппе Acritarcha.

INCERTAE SEDIS

ГРУППА МИКРОФОССИЛИИ

ПОДГРУППА ACRITARCHA EVITT, 1963

Род Tuberculum Golubkova, Bobrovskiy, Kushim et Plotkina, gen. nov.

Название родаот tuberculum *лат.* – бугорок, вздутие.

Типовой вид – Tuberculum mamillatum sp. nov.

Д и а г н о з. Крупные сферические оболочки, орнаментированные нерегулярно расположенными выростами-бугорками. Окончание выростов — сосочковидной формы. Выросты полые, свободно сообщаются с полостью оболочки.

D i a g n o s i s. Large spherical vesicle is ornamented by irregularly located pimples-tubercles. The ends of the pimples have papillary shape. The pimples are hollow and their space is connected with the vesicle interior.

Видовой состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От рода Eotyllotopalla Yin L. отличается формой выростов и значительно более крупными размерами оболочек.

> Tuberculum mamillatum Golubkova, Bobrovskiy, Kushim et Plotkina, sp. nov. Табл. XIV, фиг. 1–4

Название вида от mamillatus *лат.* – со-сочковидный.

Голотип – ИГГД РАН, № I-5; Восточно-Европейская платформа, северо-запад Русской плиты, Балтийско-Ладожская моноклиза, скв. Авлога-12R, гл. 192 м, обр. GDD200-10, пр. 10/4; верхний венд, редкинский горизонт, старорусская свита; обозначен здесь, табл. XIV, фиг. 1.



Рис. 2. Морфологическое строение акантоморфных акритарх Tuberculum mamillatum gen. et sp. nov.

D i a g n o s i s. Large spherical vesicle with irregularly arranged pimples-tubercles. The vesicle is smooth, thin, and has a diameter of 550–680 μ m. Pimples are homomorphic, hollow and communicate openly with vesicle interior. The ends of the pimples are rounded, with an additional papillary protrusion in the middle of each pimple. Processes 15–42 μ m in length and 75–100 μ m in width.

О п и с а н и е (рис. 2). Крупные оболочки сферической формы, орнаментированные нерегулярно расположенными выростами—бугорками. Оболочки гладкие, тонкие, диаметром 550—680 мкм. Выросты гомоморфные, полые, открыты во внутреннюю полость оболочки. Окончания выростов плавно закругленные. От середины выроста отходит одиночный сосочковидный выступ. Ширина основания выростов с учетом его окончания – 15–42 мкм (рис. 2). Изменчивость в пределах вида проявляется в степени выраженности, размерах и количестве выростов на поверхности оболочки.

Материал. Шесть целых и частично разрушенных экз. хорошей и средней сохранности из скважины Авлога-12R (гл. 192 м) Ленинградской обл.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные биостратиграфические исследования позволили обосновать выделение редкинского регионального горизонта на северо-западе Русской плиты. Характерными таксонами редкинского горизонта являются: Tynnia precambrica, Zinkovioides inclusus, Doushantuophyton lineare, Orbisiana simplex, Mezenia sp., Sinospongia typica, Redkinia spinosa. В отложениях старорусской свиты выделено две ассоциации: нижняя с Tynnia precambrica—Zinkovioides inclusus и верхняя с Orbisiana simplex—Doushantuophyton lineare. В составе первой ассоциации описан новый род и вид акантоморфных акритарх Tuberculum mamillatum gen. et sp. nov. Выявленные микрофоссилии имеют характерный, легко узнаваемый облик, что позволяет считать этот таксон потенциально биостратиграфически значимым.

В результате палеофациальных исследований реконструированы обстановки осадконакопления на северо-западе Русской плиты. В позднем венде на этой территории находился относительно мелководный эпиконтинентальный палеобассейн. В старорусское время на участках открытого шельфа ниже волнового и, вероятно, штормового базиса накапливались песчано-глинистые отложения мутьевых потоков, эпизодически нарушаемые конседиментационными деформациями. Восстановительные условия в осадке в начале старорусского времени позволили сохраниться микрофоссилиям первой ассоциации. В середине старорусского времени обстановки сместились в сторону открытого моря, что привело к сокращению поступления грубозернистого материала в бассейн и преобладанию окислительных обстановок в осадке. Сложившиеся условия неблагоприятно сказались на сохранности организмов. Регрессия моря в конце старорусского времени способствовала возвращению обстановок относительно проксимальных отложений мутьевых потоков и восстановительным условиям в толще осадка, что позволило сохраниться микро- и макроскопическим ископаемым организмам второй ассоциации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бурзин М.Б. Древнейшие организмы – источник нефти на Русской платформе? // Природа. 1996. № 2. С. 38–42.

Бурзин М.Б. Tynnia Burzin, gen. nov. – новый род вендских колониальных коккоидных органикостенных микрофоссилий // Палеонтол. журн. 1997. № 2. С. 20–28.

Бурзин М.Б. Палеобиогеография позднего венда Русской плиты // Палеогеография венда—раннего палеозоя Северной Евразии. Сб. науч. трудов. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. С. 136–146.

Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Т. 1. Палеонтология / Ред. Соколов Б.С., Ивановский А.Б. М.: Наука, 1985а. 224 с.

Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Т. 2. Стратиграфия и геологические процессы / Ред. Соколов Б.С., Федонкин М.А. М.: Наука, 1985б. 240 с.

Вербицкий В.Р., Вербицкий И.В., Васильева О.В. и др. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1 : 1000000 (третье поколение). Серия Центрально-Европейская. Листы 0-35 – Псков, (N-35), 0-36 – Санкт-Петербург. Объяснительная записка. СПб.: Картогр. фабрика ВСЕГЕИ, 2012. 510 с.

Волкова Н.А., Гниловская М.Б., Палий В.В. и др. Палеонтология верхнедокембрийских и кембрийских отложений Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1979. 212 с.

Гниловская М.Б., Ищенко А.А., Колесников Ч.М. и др. Вендотениды Восточно-Европейской платформы. Л.: Наука, 1988. 143 с.

Гражданкин Д.В., Наговицин К.Е., Маслов А.В. Миаохенская экологическая ассоциация позднего венда Восточно-Европейской платформы // Докл. Акад. Наук. 2007. Т. 417. № 1. С. 1–6.

Голубкова Е.Ю., Кушим Е.А., Кузнецов А.Б. и др. Редкинская биота макроскопических ископаемых организмов северо-запада Восточно-Европейской платформы (Южное Приладожье) // Докл. Акад. Наук. 2018. Т. 479. № 2. С. 163–167.

Купцова А.В., Худолей А.К., Дэвис В. и др. Возраст и источники сноса песчаников приозерской и салминской свит рифея в восточном борту Пашско-Ладожского бассейна (южная окраина Балтийского щита) // Стратигр. Геол. корреляция. 2011. Т. 19. № 2. С. 131–147.

Леонов М.В. Макроскопические растительные остатки основания усть-пинежской свиты (верхний венд Архангельской области) // Палеонтол. журн. 2007. № 6. С. 89–96.

Марусин В.В., Гражданкин Д.В., Маслов А.В. Редкинский этап эволюции вендских макрофитов // Докл. Акад. Наук. 2011. Т. 436. № 5. С. 658–664.

Подковыров В.Н., Маслов А.В., Кузнецов А.Б. и др. Литостратиграфия и геохимия отложений верхнего венда – нижнего кембрия северо-востока Балтийской моноклинали // Стратигр. Геол. корреляция. 2017. Т. 25. № 1. С. 3–23. Соколов Б.С. Очерки становления венда. М.: КМК, 1997. 156 с.

Станковский А.Ф., Веричев Е.М., Гриб В.П. и др. Венд Юго-Восточного Беломорья // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1981. № 2. С. 78-87.

Стратиграфический словарь: Верхний венд (Северная Евразия в границах бывшего СССР). М.: Наука, 1994. 351 с.

Федонкин М.А. Беломорская биота венда (докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы). М.: Наука, 1981. 100 с.

Хераскова Т.Н., Андреева Н.К., Воронцов А.К. и др. История развития и геодинамика осадочного бассейна Московской синеклизы в позднем венде // Литосфера. 2005. № 1. С. 16–40.

Bobrovskiy I., Hope J.M., Ivantsov A. et al. Ancient steroids establish the Ediacaran fossil Dickinsonia as one of the earliest animals // Science. 2018. V. 361. P. 1246–1249.

Burzin M.B. Late Vendian helicoids filamentous microfossils // Paleontol. J. 1995. V. 29. № 1A. P. 1–34.

Grazhdankin D. Patterns of evolution of the Ediacaran softbodied biota // J. Paleontol. 2014. V. 88. № 2. P. 269–283.

Jensen S. The Proterozoic and earliest Cambrian trace fossil record; patterns, problems and perspectives // Integr. Comp. Biol. 2003. V. 43. P. 219–228.

Kolesnikov A.V., Liu A.G., Danelian T. et al. A reassessment of the problematic Ediacaran genus Orbisiana Sokolov 1976 // Precambr. Res. 2018. № 316. P. 197–205.

Mulder T., Syvitski J.P.M., Skene K.I. Modeling of erosion and deposition by turbidity currents generated at river mouths // J. Sediment. Res. 1998. V. 68. № 1. P. 124–137.

Normark W.R., Piper D.J.W. Initiation processes and flow evolution of turbidity currents: implications for the depositional record // SEPM Spec. Publ. 1991. V. 46. P. 207–230.

Wan B., Xiao S., Yuan X. et al. Orbisiana linearis from the early Ediacaran Lantian Formation of South China and its taphonomic and ecological implications // Precambr. Res. 2014. № 255. P. 266–275.

Xiao S., Yuan X., Steiner M. et al. Microscopic carbonaceous compressions in the terminal Proterozoic shale: a systematic reassessment of the Miaohe biota, South China // J. Paleontol. 2002. V. 72. \mathbb{N} 2. P. 347–376.

Ye Q., Tong J., An Zh. et al. A systematic description of new macrofossil material from the upper Ediacaran Miaohe Member in South China // J. Syst. Palaeontol. 2017. V. 17. P. 183–238.

Yuan X., Chen Z., Xiao S. et al. An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes // Nature. 2011. V. 470. P. 390–393.

Yuan X., Li J., Cao R. A diverse metaphyte assemblage from the Neoproterozoic black shales of South China // Lethaia. 1999. V. 32. P. 143–155.

ГОЛУБКОВА и др.

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1, 2. Туппіа precambrica (Туппі et Donner, 1980), emend. Вигzin, 1997; скв. Шоткуса-1, гл. 256.8 м, обр. Шт2015-1; 1 – пр. 1/3.

Фиг. 3, 5. Zinkovioides Hermann, 1985: 3 – скв. Шоткуса-1, гл. 258.8 м, обр. Шт2015-26, пр. 26/1; 5 – скв. Авлога-12R, гл. 197 м, обр. GDD200-7.

Фиг. 4, 6. Zinkovioides inclusus Hermann, 1985: 4 – скв. Шоткуса-1, гл. 258.8 м, обр. Шт2015-26, пр. 26/1; 6 – скв. Шоткуса-1, гл. 257.1 м, обр. GDD200-10.

Все: Россия, северо-запад Русской плиты, Ленинградская обл.; верхний венд, редкинский горизонт, старорусская свита.

Объяснение к таблице ХІУ

Фиг. 1–4. Tuberculum mamillatum gen. et sp. nov.; скв. Авлога-12R, гл. 192 м, обр. GDD200-10: 1 — голотип № I-5, пр. 10/4; 2, 3 — пр. 10/2; 4 — пр. 10/3.

Фиг. 5. Obruchevella parva Reitlinger, 1959, emend. Burzin, 1995; скв. Шоткуса-1, гл. 220.9 м, обр. Шт2015-30, пр. 30/2.

Фиг. 6. Orbisiana simplex Sokolov, 1976, emend Kolesnikov, Liu, Danelian et Grazhdankin, 2018; скв. Шоткуса-1, гл. 219 м, обр. Шт2015-37.

Фиг. 7, 8. Doushantuophyton lineare Steiner, 1994, emend. Xiao, Yuan, Steiner et Knoll, 2002; скв. Шоткуса-1, гл. 220.8 м, обр. Шт2015-31.

Все: Россия, северо-запад Русской плиты, Ленинградская обл.; верхний венд, редкинский горизонт, старорусская свита.

Fossil Organisms of the Redkino Regonal Stage of the Upper Vendian of North-West of the Russian Plate (Leningrad Region)

E. Yu. Golubkova¹, I. M. Bobrovskiy^{2, 3}, E. A. Kushim¹, Yu. V. Plotkina¹

¹Institute of Precambrian Geology and Geochronology RAS, St. Petersburg, Russia ²Geological Institute RAS, Moscow, Russia ³California Institute of Technology, Pasadena, USA

The taxonomic diversity and vertical distribution of micro- and macroscopic fossil organisms are analyzed, and depositional environments of the Upper Vendian deposits of the Starorusskaya Formation in the North West Russian Plate are reconstructed. We identified two associations of Redkino organisms: with *Tynnia pre-cambrica–Zinkovioides inclusus* and *Orbisiana simplex–Doushantuophyton lineare*. A new genus and species of acanthomorphic acritarchs *Tuberculum mamillatum* is described.

Keywords: microfossils, macroorganisms, biostratigraphy, Redkino Regional Stage, Upper Vendian, East European Platform

МЕЖДУНАРОДНАЯ НАУЧНО-ОБРАЗОВАТЕЛЬНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ "ТРИГГЕРНЫЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА"

DOI: 10.31857/S0031031X21050160

Международная научно-образовательная конференция "Триггерные факторы эволюции органического мира" состоялась 16-17 февраля 2021 г. в Ин-те геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (ИГ), г. Сыктывкар. Конференция была организована в рамках российско-британского гранта "How did the environment react to climate change during the Devonian time in the European part of the Arctic?" Основными задачами гранта являются развитие международных научных связей, вовлечение молодых ученых в совместные исследования, содействие сотрудничеству российских и британских ученых. Предложенная тема проекта обусловлена пристальным вниманием научного сообщества в последние десятилетия к изучению глобальных изменений климата в истории Земли. С XX в. окружающая человека среда, важнейший элемент биосферы, испытывает на себе отрицательное влияние его же бурно расширяющейся производственной деятельности. В связи с этим большое значение имеют точные знания о функционировании биосферы как глобальной экологической системы и о пределах ее устойчивости. Поэтому необходимо изучение эволюции биосферы и этапов ее развития. Источник фундаментальных знаний об эволюции биосферы Земли – информация, базирующаяся в первую очередь на данных палеонтологии, палеоэкологии и ряда других наук.

Целью конференции был обмен опытом между участниками и вовлечение новых знаний в процесс реализации проекта. Мероприятие проведено совместно с УрО Российской академии наук, Британским посольством в Москве, Генконсульством Великобритании в Екатеринбурге в рамках развития международных научных связей с ведущими учеными из крупнейших университетов и научно-исследовательских центров Великобритании.

В соответствии с тенденциями, сложившимися в современной науке, в ходе конференции обсуждались комплексные и разноплановые исследования российских и британских ученых, проводимые в арктической части северо-востока Европейской части России, в арктической части Канады, Гренландии, Шпицбергена.

С приветственным словом к участникам конференции обратились ак. А.М. Асхабов (ИГ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар) и ак. В.Н. Чарушин, председатель УрО РАН (Екатеринбург). В.Н. Чарушин рассказал о совместном российско-британском проекте и о целях проводимой конференции. Он выразил благодарность непосредственным организаторам и соорганизаторам этого мероприятия: Генеральному консулу Великобритании в Екатеринбурге Р. Дьюэллу (Richard Dewell), проф. Саутгемптонского ун-та Дж. Маршаллу (J.E.A. Marshall), проф. Кардиффского ун-та К. Берри (С. Berry) за их уже традиционное участие в наших научных событиях. В.Н. Чарушин рассказал также об истории и перспективах сотрудничества ученых Великобритании и Уральского отделения РАН (доклад был опубликован в газете "Наука Урала" 05.03.2021 г.). Он отметил, что арктические исследования проводятся по пяти приоритетным направлениям – цифровые и экологические технологии, новые промышленные технологии и материалы, здоровье человека и развитие Арктики. Все перечисленные темы согласуются с комплексным планом развития УрО РАН. Коми научный центр, Архангельская обл., Екатеринбург вовлечены в процесс исследования Арктики. Продолжил арктическую тему директор ИГ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН И.Н. Бурцев. Он выступил с докладом "Институт геологии в экономике и социальной структуре Республики Коми".

Вводным в тему научной дискуссии был доклад руководителя гранта О.П. Тельновой (ИГ) "О российско-британском проекте "Как окружающая среда отреагировала на изменение климата в девонское время в Европейской части Арктики?": цели и задачи". Научная программа Международной научно-образовательной конференции "Триггерные факторы эволюции органического мира" была сформирована в форме обсуждения актуальных вопросов современности эволюция органического мира и факторы, вызывающие изменения биосферы Земли.

В качестве "триггера" дискуссии была предложена статья британского коллеги, Дж. Маршалла (Саутгемптонский ун-т), известного специалиста в области стратиграфии и палинологии девона и карбона, палеоклиматических и палеогеографических реконструкций, эволюции биосферы. Его статья — "UV-B radiation was the Devonian-Carboniferous boundary terrestrial extinction kill mechanism" (Marshall et al., Sci. Adv., 2020, № 6) меняет концепцию триггерных факторов эволюции органического мира.

Концепция, выдвинутая Маршаллом с соавторами, поддержана американскими учеными-астрофизиками, которые предположили, что долгосрочное истощение озонового слоя в конце девонского периода было вызвано взрывом сверхновой – "Supernova triggers for end-Devonian extinctions" (Fields et al., PNAS, 2020, v. 117, № 35). Астрономическая тема в эволюции органического мира была продолжена Т.Г. Шумиловой (ИГ) – "Алмазные фоссилии как новый ключ к астробиологии".

Ак. С.В. Рожнов (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН) (ПИН) рассказал о возможных триггерах эволюции силурийско-девонских диспаридных криноидей с аберрантным строением тела. Ак. Шведской академии наук, проф. П. Албергиз Уппсальского ун-та (Per E. Ahlberg, Uppsala University) уже не одно десятилетие проводит научные изыскания на просторах Республики Коми совместно с П.А. Безносовым (ИГ). Результаты их предыдущих исследований были опубликованы в "Nature". На этой конференции они представили новые, уникальные результаты своих исследований "Необычные девонские тетраподы Тимана".

В соответствии с комплексным планом развития проекта "Арктика" прозвучал доклад В.В. Бабенко, Н.О. Котелиной (Сыктывкарский государственный ун-тим. Питирима Сорокина) и О.П. Тельновой (ИГ) "Проблемы и перспективы использования алгоритмов распознавания и машинного обучения для диагностики девонских спор".

На конференции прозвучали доклады не только известных ученых, профессоров, но и их учеников — студентов, аспирантов, молодых ученых. Активное участие молодых специалистов и студентов в научных конференциях способствует осуществлению федерального проекта России "Развитие кадрового потенциала в сфере исследований и разработок".

В завершение конференции было проведено рабочее совещание с целью определения конкретных задач и детального плана научных исследований в рамках российско-британского гранта на 2021 г. Это, прежде всего, организация экспедиции на Северный Тиман, который до сих пор остается "terra incognita" из-за свой недоступности в логистическом плане, но известен своими уникальными флористическими и фаунистическими находками. В планируемой экспедиции примут участие некоторые спикеры мероприятия, а также студенты британских и российских ВУЗов.

В связи со сложившейся санитарно-эпидемиологической ситуацией мероприятие проводилось с использованием информационно-коммуникационных технологий в частично удаленном, дистанционном режиме (видеоконференция с одновременной трансляцией онлайн-заседаний через видеоканал ИГ на портале youtube). Форма конференции не только не осложнила проведение дискуссии, наоборот, способствовала широкому (спикеры представляли разные страны и континенты) обсуждению актуальных вопросов. В конференции приняли участие научные сотрудники из России (ИГ Коми НЦ УрО РАН, ПИН РАН, СПбГУ и др.), Великобритании, США, Швеции и Латвии, а также студенты и аспиранты Сыктывкарского государственного унта им. Питирима Сорокина и других ВУЗов России, Великобритании, США, Швеции (более 150 человек). Был заслушан 21 доклад, в том числе шесть из них – доклады молодых специалистов.

О. П. Тельнова