СОДЕРЖАНИЕ

Номер 1, 2022

О следах неравновесных состояний в эволюции сообществ наземных позвоночных на рубеже палеозоя и мезозоя

М. А. Шишкин 3

Новый род Nestelliana gen. nov. и новые виды радиолярий позднего девона Полярного Урала и раннего карбона Волго-Уральского бассейна России

М. С. Афанасьева 20

Ревизия Bathytormus (Crassatellidae, Bivalvia) среднего эоцена Кривого Рога (Украина)

А. А. Березовский 27

Новые белемниты семейства Cylindroteuthididae из нижнего мела севера Восточной Сибири (п-ов Нордвик)

В. Д. Ефременко 39

Акрокретидный тип микроструктуры раковины у рода Kasagittella Mergl (отряд Lingulida) из верхнедевонских отложений Волго-Уральского региона

Т. Н. Смирнова, Е. А. Жегалло 48

Инкрустирующие мшанки из верхнего мела Среднего Поволжья и Крыма

А. В. Коромыслова, Е. Ю. Барабошкин 51

Ручейники (Insecta, Trichoptera: Baissoferidae, Calamoceratidae, Philopotamidae) из нижнего мела Забайкалья (местонахождение Байса)

И. Д. Сукачева, Д. С. Аристов 67

Стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Archizygoptera) из среднего-верхнего триаса Киргизии

А. С. Фелькер 75

Новые среднедевонские конодонты северо-восточного склона Салаира (юг Западной Сибири)

Н. Г. Изох 85

О псевдозухиях Tsylmosuchus donensis и Scythosuchus basileus из раннего триаса Восточной Европы

А. Г. Сенников 91

Пещерные медведи (Ursus spelaeus sensu lato) Урала

Д. О. Гимранов, П. А. Косинцев 97

Микросферы в силуре Горного Алтая: морфология, химический состав, биоминерализация и происхождение

Н. В. Сенников, Н. В. Новожилова, Р. А. Хабибулина, В. А. Лучинина 107

Contents

No. 1, 2022

On Traces of Non-Equilibrium States in the Evolution of Terrestrial Vertebrate Communities Across Paleozoic–Mesozoic Boundary

M. A. Shishkin 3

New Radiolarian Genus *Nestelliana* gen. nov. and New Species of Late Devonian from the Polar Urals and of Early Carboniferous from the Volga-Ural Basin of Russia

M. S. Afanasieva 20

Revision of *Bathytormus* (Crassatellidae, Bivalvia) of the Middle Eocene of Kryvyi Rih (Ukraine)

A. A. Berezovsky 27

New Belemnites of the Family Cylindroteuthididae from the Lower Cretaceous of Northern East Siberia (Nordvik Peninsula)

V. D. Efremenko 39

The Acretretoid Type of Shell Microstructure of Genus *Kasagittella* (Order Lingulida) from the Upper Devonian Deposits of Volgo-Urals Region

T. N. Smirnova, E. A. Zhegallo 48

Encrusting Bryozoans from the Upper Cretaceous of the Middle Volga Region and Crimea

A. V. Koromyslova, E. Yu. Baraboshkin 51

Caddisflies (Insecta: Trichoptera, Baissoferidae, Calamoceratidae, Philopotamidae) from the Lower Cretaceous Locality Baissa in Transbaikalia (Russia)

I. D. Sukatsheva, D. S. Aristov 67

Damselflies of the Family Kennedyidae (Odonata: Archizygoptera) from the Middle–Upper Triassic of Kyrgyzstan

A. S. Felker 75

New Middle Devonian Conodonts from the North East Salair (South of the West Siberia)

N. G. Izokh 85

On Pseudosuchians *Tsylmosuchus donensis* and *Scythosuchus basileus* from the Early Triassic of Eastern Europe

A. G. Sennikov 91

Cave Bears (*Ursus spelaeus* sensu lato) of the Urals

D. O. Gimranov, P. A. Kosintsev 97

Microspheres in Silurian of the Altai Mountains: Morphology, Chemical Composition, Biomineralization and Genesis

N. V. Sennikov, N. V. Novozhilova, R. A. Khabibulina, V. A. Luchinina 107

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, № 1, с. 3–19

УДК 567/568:551.736/.761(470)

О СЛЕДАХ НЕРАВНОВЕСНЫХ СОСТОЯНИЙ В ЭВОЛЮЦИИ СООБЩЕСТВ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ НА РУБЕЖЕ ПАЛЕОЗОЯ И МЕЗОЗОЯ

© 2022 г. М. А. Шишкин*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

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

Поступила в редакцию 17.11.2020 г.
После доработки 31.03.2021 г.
Принята к публикации 31.03.2021 г.

Эволюционное изменение живой системы начинается с нарушения регуляции ее равновесия и роста внутренней неупорядоченности. Типичные проявления этого процесса видны при смене тетраподных фаун на рубеже перми и триаса, обнаруживаясь как в конце перехода к новому равновесию (в пионерных триасовых фаунах), так и в его начале (в терминальных пермских сообществах). В первом случае наиболее отчетливы: незаконченность структурных изменений внутри новых групп; высокая степень эндемизма региональных пионерных сообществ и неоднородный характер их смены во времени. Во втором случае, как видно из анализа предкризисной (вязниковской) биоты Восточной Европы, наблюдаются “упреждающее” появление некоторых будущих доминантов, “возвращение” в геологическую летопись ряда реликтов, а также примеры повышенной групповой изменчивости таксонов, близких к вымиранию. Фактические или вероятные следы неравновесных изменений, подобных отмечаемым в вязниковской биоте, могут быть также отчасти прослежены в других позднепермских фаунах Евразии и в их аналогах на территориях Южной и Северной Гондваны.

Ключевые слова: пермь, триас, тетраподные фауны, эволюция, организационное равновесие, неупорядоченность

DOI: 10.31857/S0031031X22010111

ВВЕДЕНИЕ

Переход любой системы в качественно иное равновесное состояние начинается как снижение эффективной регуляции ее параметров в пороговых условиях. Их флуктуации, вызванные растущими внешними возмущениями, становятся все более длительными (т.е. их релаксация замедляется) и, наконец, переходят в необратимые изменения. Это нарушение означает утрату системой равновесия и, соответственно, снижение ее упорядоченности. Такой ход событий лежит, в частности, в основе биологической эволюции (Спенсер, 1899; Волькенштейн, 1984) – независимо от того, идет ли речь о филетических или биотических изменениях, ибо все они начинаются с *утраты прежнего равновесия живой системы*.

В первом из названных случаев речь идет о нарушении упорядоченности типичной организации таксонов на видовом или групповом уровне. Начальное ее снижение (в последовательных циклах онтогенеза или в масштабе исторического времени) проявляется как замещение прежней организационной нормы все более широким спектром ее малоустойчивых уклонений, т.е. означает нарастание размаха ее изменчивости (Шишкин, 2015, 2019а; Shishkin, 2018). Отбор на усиление наиболее жизнеспособных вариаций приводит к появлению на их основе мозаичных (и в большинстве недолговечных) типов организации, гротескно сочетающих черты ее прежнего облика с теми или иными чертами новой равновесной модели, в направлении которой идет эволюционный поиск (не обязательно успешно реализуемый). В применении к особенностям этих ранних альтернативных линий, возникающих в процессе формирования такой новой модели, данный феномен получил название “архаического многообразия” (Мамкаев, 1968). С другой стороны, самые начальные стадии его проявления, фиксируемые еще на фоне преобладания черт исходной организации, известны как картина “расового старения” (Hyatt, 1866), или рост изменчивости филума накануне вымирания (Simpson, 1953), или же как его терминальная неустойчивость (Шишкин, 2015).

Другой упомянутый выше аспект оценки эволюционного события как перехода к новому равновесию касается перестройки организации целостной биоты. Связанные с этим процессом закономерности наиболее наглядны при масштабных экосистемных изменениях. Среди признаков снижения упорядоченности при таком переходе одним из наиболее ожидаемых является резкая неоднородность (локальный эндемизм) формирующихся пионерных посткризисных сообществ. При этом нарушение или распад ценотических взаимосвязей, контролировавших прежнее состояние биоты, открывает здесь дорогу быстрому появлению новых доминантов. Среди них могут быть как группы или формы, не известные в предшествующей геологической летописи, так и те, что считались исчезнувшими много ранее. Характерной чертой этих не вполне устоявшихся сообществ является значительная роль в них эфемерных компонентов (доминантных или иных) с кратким временем существования. Общий анализ истории таких региональных сообществ обычно вскрывает и иные аспекты их неоднородности – в отношении как этапности регистрируемых в них событий, так и длительности самой этой истории (Шишкин и др., 2006; Шишкин, 2018б, 2019б).

ПИОНЕРНЫЕ ФАУНЫ РАННЕГО ТРИАСА КАК ИТОГ НЕУПОРЯДОЧЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ, ВЫЗВАННЫХ КРИЗИСОМ ПОЗДНЕПЕРМСКОЙ БИОТЫ

Все сказанное можно продемонстрировать на примере преобразования мира наземных позвоночных на рубеже перми и триаса, отвечающем эпохе крупнейшей из планетарных экосистемных перестроек. Более всего доступен для анализа непосредственный результат этого события – в виде древнейших (индско–раннеоленекских) тетраподных фаун раннего триаса, известных в тех или иных вариантах почти на всех континентах. В наиболее изученных фаунистических последовательностях, обычно используемых для планетарных корреляций, этот отрезок времени в целом соответствует интервалу фаун Tupilakosaurus–Wetlugasaurus в Восточной Европе и зоне Lystrosaurus в Южной Африке (Ochev, Shishkin, 1989; Shishkin, Ochev, 1993; Shishkin et al., 1995). Помимо этих двух региональных биот, для целей нашего рассмотрения наиболее существенны также фауны Австрало-Тасмании и Южной Америки. В перечисленных случаях история ранних посткризисных сообществ позволяет установить для них ту или иную этапность событий или, по крайней мере, их неоднородность во времени. Главный материал для оценки составляют здесь сведения о смене темноспондильных амфибий, поскольку в большинстве сообществ этого времени (кроме Южной Африки и Антарктиды) они либо полностью доминируют, либо играют одну из главных ролей.

Организационная неустойчивость пионерных раннетриасовых групп

Следы неупорядоченности структурной организации сохраняются внутри нескольких ранних семейств триасовых темноспондильных амфибий. Напомним, что в целом мезозойские Temnospondyli, при всех различиях их жизненных форм, составляют морфологически достаточно однородную эволюционную градацию. Ее главной чертой является “стереоспондильная” консолидированная конструкция черепа, очевидно, представлявшая собой оптимальный тип организации в условиях чисто водного обитания, свойственного поздним Temnospondyli (Шишкин, 2018а, 2019а)[1]. Начиная со среднего триаса, универсальность этой конструкции не знает исключений, т.е. наблюдаемые вариации не выходят за ее рамки. Но внутри пионерных раннетриасовых семейств она не всегда выглядит завершенной; т.е. “стереоспондильный” план строения может здесь сочетаться с мозаикой отдельных черт более древних (палеозойских) морфотипов. Такое совмещение характеристик *различных эволюционных уровней*, обнаруживаемое *на уровне таксонов низкого ранга*, есть, как уже сказано, типичная черта архаического многообразия.

Одним из подобных примеров структурной неупорядоченности среди пионерных триасовых амфибий могут служить Tupilakosauridae – аберрантное семейство тримерорахоморфных темноспондилов. На фоне преобладания у них черт “стереоспондильной” организации, они обычно сохраняют такие неожиданные для мезозойских форм древние особенности, как доминирование basioccipitale в затылочном суставе и экспонированность сонных артерий на небной поверхности черепа (Шишкин, 1973; Warren, 1999). Однако примечательно, что переход от этих реликтовых черт к соотношениям, типичным для триасовых темноспондилов, имел место также и *внутри* этого семейства (т.е. самостоятельно от других групп) – будучи документирован в качестве редкого уклонения на родовом уровне (австралийская форма, описанная как Brachyopoidea indet.; Damiani, Warren, 1996; ср. Шишкин, 2019а).

Другой пример незавершенного перехода к новой (мезозойской) модели организации связан с сохранением у отдельных раннетриасовых

[1] Факт стабильности этой конструкции по существу лежит в основе господствующих кладистских представлений о монофилии “стереоспондилов” (Шишкин, 2018а, 2019а).

групп амфибий архаичного строения короноидной серии нижней челюсти. В этом случае прекороноид широко контактирует с симфизной пластинкой dentale, составляя ее заднее продолжение. Тем самым сохраняются соотношения, типичные для девонских прототетрапод (ср. Ahlberg, Clack, 1998), но уже редкие даже среди ранних Temnospondyli (Шишкин, 1994; Shishkin, Sulej, 2009). Такая картина обычна для пионерного раннетриасового семейства Rhytidosteidae (роды Arcadia, Rhytidosteus, Mahavisaurus: Warren, Black, 1985; Шишкин, 1994; Maganuco et al., 2014). То же самое характерно и для ряда гондванских лидеккеринид (Lydekkerina, Chomatobatrachus: Cosgriff, 1974; Hewison, 2007); однако, у их единственного лавразиатского представителя Luzocephalus уже достигнут нормальный для темноспондилов тип соотношений, т.е. симфизная пластинка и прекороноид разделены и лежат в разных плоскостях (наблюдения автора). Таким образом, и в этом случае, как у тупилакозаврид, переход к “мезозойскому” типу организации осуществлялся самостоятельно. Сходные процессы наблюдаются и в ранней эволюции доминантной группы триасовых амфибий – надсемейства Capitosauroidea. У ее древнейшего (раннескифского) подсемейства Selenocarinae, в отличие от всех других “стереоспондилов”, сохраняется рудиментарное состояние засочленовного отростка нижней челюсти, близкое к соотношениям у палеозойских форм (Новиков, 2016).

Все эти свидетельства внутренней неоднородности отдельных темноспондильных групп по степени завершенности их перехода к новой (мезозойской) равновесной организации соответствуют ожидаемым закономерностям системного преобразования (см. выше). Очевидно, что таким же неоднородным образом этот процесс протекал и в тех триасовых группах Temnospondyli, для которых геологическая летопись не сохранила его документированных ранних следов.

Неоднородность состава и путей преобразования местных биот

По своему составу пионерные региональные сообщества триасовых тетрапод обнаруживают высокую гетерогенность, выраженную в их родовом эндемизме (что нередко затрудняет их возрастную корреляцию). Как исключение выявляются лишь единичные таксоны с краткими эпизодами взрывного пространственного распространения на фоне разобщенности местных биот. Рептилии в этих ранних фаунах представлены очень скудно (за исключением Южной Африки, Антарктиды и, отчасти, Китая) – как в отношении разнообразия, так и частоты находок. К числу их наиболее общих групп для индского времени относятся, в частности, парарептилии–проколофониды, представленные на разных континентах местными родами с одновершинными зубами и документированные в большинстве случаев (кроме Восточной Европы) лишь единичными находками (Cisneros, 2008a). Переход к двувершинному состоянию зубов в раннеоленекское время (происходивший, видимо, параллельно в ряде линий) ознаменовался в Южной Гондване эпизодом экспансии рода Procolophon в Южной Африке, Антарктиде и Южной Америке (Cisneros, 2008a, b; Dias-da-Silva et al., 2017; Peecook et al., 2019). Характерным элементом раннетриасовых фаун являются также диапсиды–архозавроморфы, в первую очередь, псевдозухии–протерозухиды. В большинстве случаев последние известны лишь по фрагментарным остаткам, что осложняет оценку валидности выделенных таксонов и характера их родственных отношений; среди их индских представителей наиболее очевидно лишь тесное родство южноафриканского Proterosuchus из низов зоны Lystrosaurus с китайским “Chasmatosaurus” (“Ch.” yuani) из формации Джикаюань (Ezcurra, 2016). Для раннеоленекского этапа раннетриасовой истории тетрапод достоверные сведения о протерозухидах, по-видимому, исчерпываются данными о Chasmatosuchus из Восточной Европы[2].

Наиболее неоднородной для начала раннего триаса выглядит картина распространения терапсидных рептилий, которые доминируют в фаунах Южной Африки и Антарктиды, но, как правило, слабо известны на других континентах. Исключение на этом фоне составляет лишь эпизод экспансии дицинодонта Lystrosaurus, захватившей часть гондванских субконтинентов, Северную Азию и, в минимальной степени, Восточную Европу (Fröbisch, 2009).

В отличие от амниот, темноспондильные амфибии более или менее широко представлены почти во всех индских фаунах, формируя в их пределах высоко эндемичные сообщества. Последние образованы небольшой группой в основном недолговечных семейств, возникших, большей частью, на рубеже перми и триаса. Примерно половина из них известна в индском веке почти исключительно на южногондванских субконтинентах – либо повсеместно (Lydekkerinidae и, вероятно,

[2] Вместе с тем, недавняя оценка родственных отношений Chasmatosuchus помещает его в совокупность (политомию) трудно позиционируемых таксонов, “промежуточных” между протерозухидами и эритрозухидами (Ezcurra, 2016). Такое же положение принимается и для антарктического рода Antarctanax – очевидно, более молодого, чем южноафриканский Proterosuchus (Peecook et al., 2019). Близкий по возрасту тасманийский род Tasmaniosaurus, обычно относимый к протерозухидам, расценивается в этих анализах как сестринский для Archosauriformes.

Rhytidosteidae), либо только в Австрало-Тасмании (Brachyopidae)[3]. Напротив, в Лавразии лидеккериниды представлены в это время единственным местным родом, тогда как ритидостеиды (редкие эндемичные формы) впервые появляются лишь в раннем оленеке (Шишкин, 1980; Шишкин, Вавилов, 1985). Настоящие же брахиопиды, видимо, вообще сюда не проникали в течение триаса (Шишкин, 2011). С другой стороны, примитивные трематозавроидные семейства (Benthosuchidae, Thoosuchidae), принадлежащие к доминантам раннескифской восточноевропейской фауны, целиком эндемичны для Лавразии.

Наиболее космополитным семейством амфибий в индских триасовых сообществах являются Tupilakosauridae – с самостоятельными родами, по меньшей мере, в Европе (Шишкин, 1973, 2011), Южной Африке (Warren, 1999) и Австралии (Damiani, Warren, 1996; Шишкин, 2019а). Другой общий компонент составляют древнейшие линии надсемейства Capitosauroidea – господствующей триасовой группы, несомненно, эволюционировавшей в Лавразии и Гондване параллельно (Watson, 1962; Очев, 1966; Shishkin et al., 2004). К наиболее ранним представителям этих независимых линий относятся, соответственно, европейское подсемейство Selenocarinae, и австралийские формы типа Rewanobatrachus (Шишкин и др., 2006; Новиков, 2016, 2018; ср. Schoch, Milner, 2000). Еще одну номинально общую, но, скорее всего, гетерогенную пионерную группу составляют длиннорылые трематозавриды–лонхоринхины. Реликты палеозойских доминантов (диссорофоиды, ринезухиды) достоверно известны в начале раннего триаса лишь в Южной Африке.

На фоне эндемизма пионерных амфибийных сообществ раннего триаса в них крайне редки случаи более широкого распространения отдельных родов. Один из таких примеров – единственная находка южноафриканского Lydekkerina в Австралии (Warren et al., 2006); сведения о присутствии этого рода в Индии более проблематичны (ср. Tripathi, 1969; Shishkin et al., 1996; Schoch, Milner, 2000). Не исключено также проникновение индийского лонхоринхина Gonioglyptus в Восточную Европу (Шишкин и др., 2006).

Этапность событий в короткой истории пионерных тетраподных фаун триаса (приблизительно охватывающей инд – ранний оленек) также не показывает единообразия для разных блоков суши. Одним из наглядных примеров может служить сопоставление сообщества южноафриканской зоны Lystrosaurus с его суммарным возрастным аналогом в Южной Америке, т.е. с фаунами формаций Буэна Виста (Уругвай)[4] и Санга ду Кабраль (Бразилия). Характерные маркеры двух разновозрастных интервалов зоны Lystrosaurus, а именно, тупилакозавриды и примитивные проколофоны (в сочетании с лидеккеринидами) в ее основании и, с другой стороны, массовое присутствие вида Procolophon trigoniceps в ее верхней части, находят свое прямое отражение, соответственно, в уругвайской фауне и в верхах интервала распространения бразильской (Piñeiro et al., 2004; Shishkin, 2009; Dias-da-Silva et al., 2017). Но в то время как два южноамериканских сообщества четко разделены и не имеют общих таксонов, в хронологически эквивалентной им фауне Lystrosaurus не удается распознать ясных возрастных подразделений, хотя ее состав, несомненно, менялся во времени (Шишкин, 2018б, 2019б).

Не менее обособлена начальная история развития триасовых тетрапод Австрало-Тасмании, где выделяются два типа пионерных сообществ (Cosgriff, 1984) – фауна формаций Аркадия и Ревана на востоке Австралии и фауна с руководящим ритидостеидным родом Deltasaurus, представленная в формациях Блайна (на западе континента) и Ноклофти (в Тасмании). Хотя в число их доминантов входят члены ряда общих амфибийных семейств (прежде всего, ритидостеид и брахиопид), они не обнаруживают ясной эволюционной преемственности, указывающей на их возрастные соотношения; поэтому последние устанавливаются, в основном, лишь косвенно. Возраст фауны формации Аркадия определяется как индский по сопутствующей микрофлоре, а также по присутствию в ней предполагаемого тупилакозаврида и примитивного проколофоноида (Warren et al., 2006; Шишкин, 2019а). Фауну Deltasaurus обычно помещают в ранний оленек (или инд – ранний оленек) на основе ее сопоставлений с одновозрастной биотой из прибрежно-морских отложений формации Кокатеа в Пертском бассейне Австралии, включающей в себя остатки аммонитов и конодонтов (Шишкин и др., 2006; Haig et al., 2015; ср. Berrell et al., 2020). Общих таксонов для этих двух пионерных фаун достоверно не установлено[5].

[3] Обследование автором в 1993 г. образца из базальной нижнетриасовой формации Нижний Фримув Антарктиды, отнесенного к брахиопидам (Colbert, Cosgriff, 1974), не подтвердило этого заключения (см. также: Warren, Marsicano, 2000).

[4] Уругвайскую фауну иногда рассматривают в качестве переходной от перми к триасу (Piñeiro et al., 2003, 2015), основываясь на неточных определениях ее компонентов (ср. Shishkin, 2009; Шишкин, 2018б, 2019б).

[5] В то же время, для сопутствующих им рыб указывается общий вид двоякодышащих–цератодонтид Ptychoceratodus phillipsi (Kemp, 1996; Berrell et al., 2020). Последнему приписывается широкий возрастной диапазон, охватывающий также средний триас Южной Африки (откуда происходит его голотип: Kemp, 1996) и карний Бразилии, что может порождать сомнения в точности видовой идентификации австралийских находок.

Отдельную картину, трудно сопоставимую с предыдущими вариантами, показывает ранняя история триасовых тетрапод Европы, документированная в Европейской России и, отчасти, в Гренландии. По сравнению с гондванскими фаунистическими последовательностями, она известна более детально и относительно хорошо датирована, благодаря находкам ряда руководящих для нее родов амфибий в прибрежно-морских разрезах (Ochev, Shishkin, 1989; Шишкин, Очев, 1999; Shishkin et al., 2000). Индский этап включает здесь в себя два различающихся преемственных эпизода, отвечающих вместе фауне Tupilakosaurus (Шишкин, Новиков, 2017). Раннему из них отвечает обедненная биота, в которой доминирует собственно род Tupilakosaurus (при отсутствии других темноспондилов, кроме лидеккеринида Luzocephalus). Сообщество позднего эпизода, известное лишь на юго-востоке Восточно-Европейской платформы (помимо единичных находок в Гренландии), показывает резкий рост таксономического разнообразия (Новиков, 2016, 2018). Среди новых амфибий для него наиболее характерны эндемичные европейские капитозавроиды (Selenocarinae) и их дериваты (Syrtosuchinae), а также первые лонхоринхины и некоторые “обычные” трематозавроиды, целиком или частью представленные местными родами.

Раннеоленекский этап в эволюции восточноевропейских сообществ документирован пространственно намного шире и также включает в себя два главных возрастных интервала. Им отвечают две фауны с доминированием в первой – примитивных трематозавроидов, представленных типичными Benthosuchidae, и в последующей – капитозавроидов подсемейства Wetlugasaurinae. Обе эти группы неизвестны вне Евразии. Им также сопутствует радиация нескольких не-бентозухидных трематозавроидных линий, в первую очередь, эндемичных Thoosuchinae, а также плохо известного семейства Quantasidae. Общей чертой всех рассмотренных европейских сообществ (как и более поздних, вплоть до ладинского времени) является присутствие редких реликтовых антракозавроморф (Chroniosuchia), эндемичных для Евразии (Шишкин и др., 2014).

Все изложенное показывает, что облик древнейших тетраподных фаун триасовой суши несет на себе различные следы неравновесного (неупорядоченного) состояния, которое, очевидно, характеризовало переход от пермского типа биоты к раннемезозойскому. К ним относятся: (а) разнородность и незаконченность структурных изменений в организации ряда недавно возникших групп, (б) высокая степень эндемизма пионерных региональных сообществ, и (в) неоднородная картина смены последних во времени.

ПРОЯВЛЕНИЯ НЕУСТОЙЧИВОСТИ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ПОЗДНЕПЕРМСКОЙ ТЕТРАПОДНОЙ ФАУНЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Рассмотренные выше особенности пионерных сообществ триасовых позвоночных, свидетельствующие об их незавершенной стабилизации, явились итогом экосистемной перестройки, связанной с распадом позднепермской наземной биоты. Необратимые изменения последней, связанные с утратой ею системного равновесия, очевидно, протекали относительно быстро, и эпизоды их временной стабилизации в новых меняющихся условиях не могли быть долгими. Поэтому вероятность сохранения их следов в геологической летописи в целом невелика.

С этой точки зрения наиболее документированным и редким исключением в настоящее время является вязниковская фауна позвоночных Восточной Европы, отвечающая терминальному (поздневятскому) интервалу поздней перми. Эта фауна, известная, главным образом, из бассейна р. Клязьмы у г. Вязники, и более обрывочно – далее на восток, вплоть до Волго-Вятского междуречья, затронута многими исследованиями (см. обзор: Шишкин и др., 2018). По сравнению с предшествующими позднепермскими сообществами соколковского типа (Сенников, Голубев, 2017), она показывает характерные проявления неравновесности (переходности) своего состава, говорящие о процессе поиска региональной наземной биотой новой устойчивой организации. Среди этих проявлений можно выделить несколько основных категорий, рассмотренных ниже.

Хотя по групповому составу вязниковское сообщество в основном сохраняет позднепермский облик, его трофическая организация меняется в сторону картины, характерной для мезозоя. Крупные фитофаги–парейазавры вместе с хищниками–горгонопиями, венчавшими пищевую пирамиду в фаунах соколковского комплекса, здесь исчезают. Их роль переходит, соответственно, к дицинодонтам, а среди хищников – к тероцефалам и первым архозаврам–протерозухиям, представленным здесь их единственным палеозойским родом Archosaurus (Сенников, Голубев, 2006). Указанная трофическая связь дицинодонтов и протерозухид предшествует ее закреплению уже в начальной истории раннетриасовой биоты Южной Африки (Reig, 1970), где названные группы представлены, соответственно, родами Lystrosaurus и Proterosuchus.

Появление в вязниковской фауне архозавров, предваряющее их господство в мезозое, является здесь только одним из примеров “упреждающего” становления новых исторически устойчивых типов организации на фоне распада связей внутри позднепермской биоты. В составе сопутствую-

щей ихтиофауны к числу подобных же событий относится первое появление двоякодыщащих – цератодонтиформ, а также, возможно, хрящевых ганоидов из мезозойской группы Saurichthyidae (Миних и др., 2011, 2014; Lebedev et al., 2015).

Еще одно близкое по характеру отличие вязниковского сообщества от предшествующих позднетатарских фаун связано с появлением в нем реликтовых антракозавров–хрониозухий из семейства Bystrowianidae. Хотя последние впервые фиксируются еще в средней перми Китая (Шишкин и др., 2014, с. 60; Jiang et al., 2017), в Восточной Европе их не находят, вплоть до вязниковского времени. Т.е. ранее они здесь либо отсутствовали, либо относились к редким маргинальным элементам биоты, не улавливаемыми геологической летописью. Отмеченный эпизод экспансии быстровианид на рубеже перми и триаса в Восточной Европе, по-видимому, имел широкое пространственное выражение на территории Евразии (см. ниже). Как и в случае впервые возникших групп, принадлежащих числу будущих доминантов, появление быстровианид в вязниковской фауне предшествовало началу их мезозойской истории (ограниченной лишь ранним – средним триасом Европы).

Следующая особенность вязниковской фауны, говорящая о ее переходности и относительной неустойчивости, связана с проявлениями “Lazarus” эффекта, т.е. с кратковременным “возрождением” в ней отдельных групп, казавшихся вымершими уже много ранее. Сюда относится неожиданное присутствие здесь реликтов пермокарбоновой экваториальной биоты – Microsauria среди амфибий и двоякодышащих рыб рода Gnathorhiza[6] (Shishkin, Ochev, 1993; Миних и др., 2011; Шишкин и др., 2018). В отличие от новых для палеозоя групп (таких как архозавры), чье появление в вязниковской фауне предвосхищало их расцвет в мезозое, указанные реликты либо исчезают уже в перми, либо, как Gnathorhiza, не переживают раннего триаса.

К явлениям того же порядка, что отмечены выше, можно отнести и эпизод “возвращения” в геологическую летопись узкощитковых представителей антракозавров – хрониозухид (в составе отряда Chroniosuchia) – предполагая, что их вязниковский род Uralerpeton связан близким родством со своим единственным известным морфологическим предшественником – сундырской Suchonica (Голубев, 1999), существовавшей в первой половине северодвинского времени, перед появлением соколковского фаунистического комплекса. Такая связь представляется высоко вероятной (Шишкин и др., 2014, с. 65). Однако в этом случае уже нет речи о возвращении прежней доминантной группы. Оба известные нам эпизода существования узкощитковых хрониозухид были одинаково эфемерными, будучи равно приурочены к крупным биотическим перестройкам (в первом случае – к позднепермскому кризису, во втором – к переходу от среднепермской диноцефаловой биоты к фаунам соколковского комплекса; см. Буланов, Голубев, 2011; Голубев, Буланов, 2018). Иначе говоря, в обоих случаях эти формы представляли собой типичные “таксоны катастрофы” (“disaster taxa”), характерные для эпох биотических перестроек. Высокая изменчивость дермальных щитков у Suchonica (Голубев, Буланов, 2018), с характерными уклонениями в сторону быстровианидной организации (Шишкин и др., 2014), по-видимому, имеет также место и у хуже известного вязниковского Uralerpeton. Эта черта может служить дополнительным косвенным указанием на относительную неустойчивость организации соответствующих переходных биот.

В добавление ко всем указанным особенностям вязниковской фауны, у единственного известного в ней рода темноспондильных амфибий – тримерорахоида Dvinosaurus наблюдаются разнородные отклонения от организации, типичной для палеозойских форм. Морфология его представителей демонстрирует здесь характерную картину повышенной изменчивости филума накануне вымирания, т. е. его “терминальную неустойчивость” (Шишкин, 2015). Два встреченных здесь вида Dvinosaurus показывают резкие мозаичные отличия – как друг от друга, так и от своего консервативного предшественника D. primus, существовавшего на протяжении всей истории фаун соколковского комплекса. Главные из этих отличий одновременно являются отчетливыми уклонениями в сторону мезозойского плана темноспондильной организации. В одном случае (у вида D. egregius) – это развитие задних сошниковых отростков и внедрение сонных артерий в парасфеноид; в другом (у D. purlensis) – развитие засочленовного отростка нижней челюсти и приобретение транссегментальной интеграции позвонковых полуцентров. Альтернативность этих преобразований у двух видов создает впечатление их дивергентной эволюции, но фактически они демонстрируют одинаковую направленность изменений в сторону мезозойского морфотипа, только выраженную в виде разных начальных шагов (Шишкин, 2019а). Вероятно, эти два известных нам вязниковских вида двинозавра составляют лишь часть того спектра неустойчивых структурных вариантов, которые одновременно возникли на базе исходной организации рода в поисках новой модели равновесия в критически изменившихся условиях. Указанная вспышка изменчивости внутри рода, с отдельными гротескными уклонениями от

[6] На юго-востоке Восточно-Европейской платформы и в Южном Приуралье этот род, очевидно, появляется в вятском ярусе несколько ранее (Tverdokhlebov et al., 2005).

его исходной консервативной организации, с очевидностью указывает на ее исторически недавнее возникновение.

Само по себе наличие в вязниковской фауне двух резко различных, и при этом пространственно разделенных видов Dvinosaurus (соответственно, в бассейнах рр. Клязьмы и Вятки), позволяет предполагать ее локальную неоднородность даже в пределах той ограниченной территории, на которой она сегодня известна. Степень этой неоднородности остается неясной из-за ограниченности доступного материала, но, как показано выше на примере раннетриасовых фаун, она составляет типичную черту переходных неравновесных биот.

При всех изменениях в сторону мезозойского облика, наблюдаемых в терминальной пермской тетраподной фауне Восточной Европы, она остается резко отличной от сменивших ее пионерных раннетриасовых (индских) сообществ, не обнаруживая с ними сходства ближе, чем на уровне единичных общих семейств, таких как Bystrowianidae или Proterosuchidae. Если косвенно оценить время обособления линий, к которым принадлежат доминанты местных индских фаун, ориентируясь при этом на время появления их ближайших родственников в палеозойских сообществах, то в большинстве случаев начало истории первых приходится относить не ближе, чем к ранней или средней перми. В частности, это касается двух основных пионерных семейств темноспондильных амфибий триаса Восточной Европы. В этом случае на раннюю пермь приходится появление как примитивных предков Tupilakosauridae, так и той единственной палеозойской группы (ринезухид), которую можно считать сестринской для Capitosauridae (Milner, Sequeira, 2004; Cisneros et al., 2015)[7]. Очевидно, что даже и в случае единичных семейств, унаследованных от вязниковской биоты, их древнейшие раннетриасовые представители не являются прямыми потомками выявленных пермских таксонов (в частности, это касается быстровианид; см. Шишкин и др., 2014). В целом очевидно, что пионерная триасовая тетраподная фауна региона возникла не как продукт трансформации терминальной пермской, но сформировалось заново, за счет маргинальных таксонов, имевших более или менее длинную скрытую родословную (“ghost lineages”) на протяжении перми. Иначе говоря, *системное преобразование фауны* тетрапод как целого при переходе к мезозою выглядело на уровне ее элементарных составляющих как *пространство множества неупорядоченных исторических замещений* – очевидно, сначала очень неустойчивых и меняющихся во времени.

[7] Представление о тесном родстве Tupilakosauridae с пермскими Dvinosauridae, принимаемое в кладистических схемах (напр., Yates, Warren, 2000; Schoch,Voigt, 2019), исходит из ряда ошибочных оценок синапоморфий этих групп (Шишкин, 2011, 2020).

ВЕРОЯТНЫЕ СЛЕДЫ “ВЯЗНИКОВСКОГО ЭПИЗОДА” В ЕВРАЗИИ ЗА ПРЕДЕЛАМИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Возможность выявления в региональных пермских биотах критических терминальных изменений, подобных тем, что отмечены для вязниковской фауны, предполагает, во-первых, достаточную полноту собранных остатков, потенциально связанных с таким событием. Во-вторых, для конкретного региона необходимо наличие в геологической летописи следов как минимум двух преемственных фаунистических эпизодов, сравнение которых указывало бы на факт упомянутых изменений. На территории Евразии вне Восточной Европы среди костеносных толщ поздней перми мы не знаем разрезов, достаточно полно отвечающих этим двум требованиям. Тем не менее, опираясь на отдельные специфические элементы вязниковской биоты, можно полагать, что обнаружение их аналогов в других седиментационных бассейнах может с большой вероятностью указывать на терминально пермский возраст характеризующих их сообществ и, косвенно – на неустойчивое состояние последних.

Речь идет, прежде всего, о хрониозухиях–быстровианидах как о семействе, известном исключительно в пределах евразиатской суши. Присутствие быстровианид в трех последовательных интервалах средней–верхней перми Китая (Шишкин и др., 2014; Liu et al., 2014; Jiang et al., 2017; Liu, Abdala, 2017), вместе с их поздним появлением в Восточной Европе, с основанием позволяет считать центральную часть Азии местом исходной радиации этой группы, откуда она распространялась как на запад, так, очевидно, и на восток (ср.: Arbez et al., 2018; Wizmann et al., 2019). Если исходить из этого взгляда, то тогда любая центральноевропейская находка пермских быстровианид не может быть древнее вязниковской Bystrowiana. Суммарно для Евразии можно указать три подобных находки, соотносимых по возрасту с названным восточноевропейским родом.

Центральная Европа (Германия)

В составе фауны из трещинных заполнений в нижних медистых сланцах (нижний цехштейн) у г. Корбаха, земля Гессен (Korbach, Hessen), по единственному туловищному щитку описан быстровианид Hassiacoscutum (Wizmann et al., 2019), несомненно, близкий, если не тождественный Bystrowiana. Ранее здесь были установлены фрагментарные остатки терапсид (позднепермский цинодонт Procynosuchus и неопределимый дицинодонт), архозавроморфных диапсид, вклю-

чая форму, близкую к Protorosaurus, а также мелкого парейазавра и капторинида с многорядными зубами (Sues, Munk, 1996). Цитируемые авторы, изучавшие эту фауну, относят ее к собственно раннему цехштейну, т.е. к нижнему (вучапинскому) ярусу верхней перми, полагая, что содержащие ее осадочные заполнения лишь немного моложе, чем вмещающие их коренные сланцы. Мы не видим достаточных оснований для такого заключения, учитывая как саму находку здесь быстровианида, так и тот факт, что отдельные заполнения в местных медистых сланцах имеют в действительности разный геологический возраст (некоторые содержат остатки плейстоценовых млекопитающих: Sues, Munk, 1996). Более вероятным представляется отнесение обсуждаемых остатков к терминальной перми и, тем самым, к чансинскому ярусу. Этому не противоречит присутствие среди них цинодонта Procynosuchus – одного из руководяших таксонов терминальной пермской зоны Dicynodon в бассейне Карру Южной Африки (Viglietti et al., 2016), а также представителя капторинид–морадизаврин – группы, относящейся к числу доминантов в фауне верхней перми Северной Африки (Jalil, Dutuit, 1996; Modesto et al., 2018). Мы полагаем, что обсуждаемая фауна может быть приблизительно одновозрастна вязниковскому сообществу.

Китай

Как уже сказано, в перми Китая быстровианиды известны из трех разновозрастных горизонтов. В среднепермской диноцефаловой фауне Дашанькоу в провинции Ганьсу установлен род Yumenerpeton (Jiang et al., 2017), вероятно, синонимичный роду Ingentidens (ср.: Шишкин и др., 2014) из той же ассоциации, описанному в качестве хрониозухида (Li, Cheng, 1999). В позднепермской фауне Цзиюань из формации Шаншихэдзы в провинции Хенань описаны виды трех номинальных родов: Bystrowiana, Jiyuanitectum и Dromotectum (Young, 1979; Liu et al., 2014). Сопутствующий тетраподный комплекс (парейазавры, горгонопсии, цинодонты) указывает на примерное возрастное соответствие зоне Cistecephalus Южной Африки и соколковскому комплексу Восточной Европы. Наконец, собственно предмет нашего внимания – это ближе не определимый быстровианид, описанный вместе с остатками тероцефала из формации Гоудикен в разрезе Далонгкоу провинции Синцзянь (Liu, Abdala, 2017). Принадлежность формации Гоудикен к терминальной перми устанавливается по составу ее дицинодонтов, в котором “упреждающее” появление рода Lystrosaurus (типичного для раннего триаса) сочетается с присутствием Jimusaria – пермского таксона, близкого к Dicynodon (Cheng, 1980; Fröbisch, 2009).

Индокитай (Лаос)

Из пограничных отложений перми и триаса бассейна Луанг Прабанг в Лаосе описан череп необычной хрониозухии Laosuchus с утраченными ушными вырезками (Arbez et al., 2018). Отсутствие на черепе преорбитальных окон исключает его отнесение к хрониозухидам. Очевидно, он принадлежит либо специализированному быстровианиду, либо (что менее вероятно) – представителю общих предков двух названных семейств хрониозухий. Среди датировок, полученных для костеносных туфогенных осадков бассейна Луанг Прабанг (по данным цирконового анализа), наиболее поздние дают максимальный возраст 252.0 ± 2.6 и 251.0 ± 1.4 Ma, т.е. охватывают собою границу перми и триаса. При этом первая из них получена из места находки двух дицинодонтов, один из которых эволюционно отвечает уровню Dicynodon (т.е. типу организации, доминирующему в поздней перми), а второй отнесен к каннемейериифорам (Olivier et al., 2019). В сумме это не проясняет реального возраста находок, учитывая, что древнейший известный каннемейерииформ происходит из базального триаса Китая. Цитированные выше исследования обсуждаемой тетраподной фауны априорно принимают для нее максимальный возраст не выше 251.0 ± 1.4 Ma, опираясь в этом решении, главным образом, на следы перемыва цирконовых зерен во вмещающих осадках (Olivier et al., 2019). При этом стратиграфическое положение фауны либо не уточняется (Arbez et al., 2018), либо допускается наиболее вероятной ее принадлежность к триасу, хотя возможность пермского возраста также не исключается.

Таким образом, сохраняется достаточно высокая вероятность позднепермского возраста Laosuchus (ср. Bernardi et al., 2017). В этом случае индокитайская находка может служить дополнительным свидетельством, что в конце перми на территории Евразии имел место краткий эпизод масштабной широтной экспансии быстровианид (нашедший также отражение в вязниковской фауне).

ФАКТИЧЕСКИЕ ИЛИ ВОЗМОЖНЫЕ ПРОЯВЛЕНИЯ НЕРАВНОВЕСНОГО (ПЕРЕХОДНОГО) СОСТОЯНИЯ В ТЕРМИНАЛЬНЫХ ПЕРМСКИХ ТЕТРАПОДНЫХ СООБЩЕСТВАХ ВНЕ ЕВРАЗИИ

Южная Гондвана

Южная Африка. Геологическая летопись бассейна Карру Южной Африки считается одним из главных источников сведений об эволюции сообществ пермских наземных позвоночных. Тем не менее, данные о начальных изменениях в мире

тетрапод, связанных с распадом пермской биоты, в этом случае очень скудны. Они касаются завершающей пермской фауны бассейна, характеризующей зону Daptocephalus. Недавнее уточнение объема этой зоны, связанное с ревизией списка ее руководящих таксонов (которыми теперь признаны дицинодонт Daptocephalus leoniceps и тероцефал Theriognathus microps), привела также к разделению ее на две подзоны (Viglietti et al., 2016). Из них верхняя отвечает хорошо известному факту появления здесь дицинодонтов рода Lystrosaurus – будущего типичного компонента пионерной триасовой биоты. Это изменение является, по-видимому, единственным известным для региона свидетельством, указывающим на начало перестройки терминального пермского сообщества в сторону мезозойского плана организации.

Оценка таксономического разнообразия двух частей зоны Daptocephalus, сделанная на основании нескольких сотен надежно привязанных костных находок, привела к заключению, что оно, скорее всего, мало менялось во времени, несмотря на заметно меньшее число остатков, встреченных в верхней подзоне. Соответственно, признается наиболее вероятным, что реальное массовое вымирание последней пермской фауны имело здесь место лишь в кратком заключительном эпизоде существования ее верхней подзоны (Viglietti et al., 2016). Объективно этот вывод мало согласуется с ранее выдвинутым представлением о “ступенчатом” вымирании фауны Daptocephalus, основанном на предполагаемом наличии в местных осадках следов нескольких фаз этого процесса (Smith, Botha-Brink, 2014). При этом данные об уровнях последнего появления в осадках тех или иных анализируемых таксонов (лежащие в основе указанного представления) нередко существенно расходятся с аналогичными последующими оценками, что отчасти может быть связано с различиями в мощности сопоставляемых локальных разрезов (Viglietti et al., 2016). Но даже если феномен “ступенчатого” вымирания в какой-то мере реален, он в этом случае касается лишь этапов обеднения фауны Daptocephalus, но не появления в ней новых элементов – предвестников будущих доминантов или, наоборот, “оживших” реликтов предшествующих биот. Таким образом, большинство фактических проявлений переходного (неравновесного) состояния южноафриканской терминальной позднепермской фауны все еще остается скрытым от нас.

Восточная Африка. Позднепермские тетраподные фауны южноафриканского типа с полным доминированием терапсид известны также на востоке континента – прежде всего, в Малави (формация Чивета), Замбии (бассейн Луангва, формация Верхняя Мадумабиса) и Танзании (бассейн Рухуху, формация Юсили). Среди них, при сравнении с эталонными сообществами бассейна Карру, особенно выделяется фауна Юсили – из-за высокой степени эндемизма, а также из-за совместного присутствия в ней многих родов, которые в Южной Африке соответствуют разным возрастным (зональным) интервалам (Sidor et al., 2010; Angielczyk et al., 2014a, b).

На фоне этих черт танзанийской фауны заслуживает специального внимания (в рамках нашего исследования) присутствие среди ее эндемиков уникальной темноспондильной амфибии Peltobatrachus. В современных кладистических опытах построения системы Temnospondyli (напр., Yates, Warren, 2000; Schoch, 2013) этот род рассматривается как представитель базальных “стереоспондилов”, не имеющий близкого родства с какой-либо из мезозойских групп. Однако по необычным особенностям осевого скелета эта форма близка к триасовым плагиозаврам, и на этом основании может резонно считаться их ранним примитивным предшественником (Panchen, 1959; Шишкин, 1987; Milner, 1990).

Появление этого аберрантного таксона – в условиях почти полного отсутствия в поздней перми Южной Гондваны иных темноспондилов, кроме доминирующего семейства Rhinesuchidae – позволяет с осторожностью сделать два предположения. Во-первых, возможно, что мы имеем здесь дело с начальным нарушением нормальной организации местной биоты, что позволило закрепиться в ее составе новому компоненту, предваряющему становление одной из раннемезозойских групп. Во-вторых, логично допустить, что эти события могли иметь место перед самым концом перми, вместе с другими (неизвестными нам) проявлениями предкризисной дестабилизации тетраподного сообщества.

Достоверность этих допущений сейчас трудно проверить. Фауну Юсили обычно сопоставляют с южноафриканской зоной Cistecephalus (вучапинский ярус), опираясь не столько на их прямое соответствие, сколько на корреляцию с названной зоной тетраподного комплекса из формации Верхняя Мадумабиса в Замбии. В свою очередь, синхронность этого комплекса с сообществом Юсили обосновывается, главным образом, присутствием в них общего вида дицинодонтов “Dicynodon” huenei (Angielczyk et al., 2014a, b). Но правомерность отнесения замбийских находок к этому таксону (ревизованному позднее как вид Daptocephalus) подвергается сомнению (Kammerer, 2019). Кроме того, примечательно присутствие в фауне Юсили тероцефала Theriognathus microps – одного из руководящих видов терминальной пермской зоны Daptocephalus в Южной Африке, а также находка в танзанийской фауне биармозухии (бурнетиида), предположительно, близкой к виду из упомянутой зоны (Sidor et al., 2010). Одна-

ко возможность пересмотра датировки фауны Юсили в сторону более молодого возраста сама по себе не говорит о ее соответствии именно завершающему интервалу зоны Daptocephalus. Тем самым остается неясным, отвечает ли, в самом деле, появление плагиозавроида Peltobatrachus началу кризисных изменений в позднепермской биоте.

Австралия и Тасмания. Среди немногих тетрапод из восточной части Южной Гондваны, имеющих (достоверно или предположительно) пермский возраст, специального внимания заслуживает брахиопидный темноспондил Bothriceps из отложений группы Верхний Парминер на юго-востоке о-ва Тасмания (Warren et al., 2011). Нижняя часть этой толщи, содержащая остатки Bothriceps, датируется в целом как интервал перехода от перми к триасу. Песчаники с остатками неопределимого дицинодонта (Rozefelds et al., 2011), непосредственно подстилающие захоронение, имеют абсолютную датировку 253 ± 4 млн лет, указывающую на позднюю пермь как максимально ранний допустимый для них возраст. При этом в целом брахиопиды известны как мезозойская группа.

На фоне своих типично брахиопидных особенностей род Bothriceps показывает также мозаику необычных для семейства плезиоморфий (таких как форма задневисочных отверстий черепа, сохранение foramen chordae tympani в нижней челюсти и др.), а, с другой стороны – редкую среди Temnospondyli специализацию позвонков, имеющих диплоспондильное строение, как у тупилакозаврид. Эта комбинация черт выглядит примером “архаического многообразия”, т.е., очевидно, говорит о принадлежности таксона к одной из базальных ветвей, связанных с ранним этапом становления брахиопидной организации. Такой статус Bothriceps согласуется с его упомянутой “переходной” датировкой, причем его пермский возраст выглядит наиболее вероятным.

Еще одним примером “упреждающего” появления мезозойской группы в регионе является присутствие ритидостеидного темноспондила Trucheosaurus в верхней перми Нового Южного Уэльса Австралии (Marsicano, Warren, 1998). Однако интервал, из которого происходит эта находка (формация Глен Дэвис угленосной толщи Иллаварра), датируется по палиноморфам джульфинским (вучапинским) ярусом, и, тем самым, не относится к терминальной перми. Если эта датировка верна, то появление на указанном уровне раннего ритидостеида трудно связывать с началом распада пермской биоты.

Северная Африка (Центральная Пангея)

Среди тетраподных сообществ, относимых к поздней перми, резко выделяются эндемичные фауны Северной Африки, встреченные в формации Моради Нигерии и формации Икакерн бассейна Аргана в Марокко. Они известны по скелетным и следовым остаткам и связаны с экваториальными палеоширотами (Bernardi et al., 2017). Уникальность их группового состава, объединяющего как бы разновозрастные эпохи, позволяет допускать, что в них зафиксировано некое переходное (относительно кратковременное) состояние в эволюции региональной биоты – очевидно, накануне позднепермского кризиса. Фактически в них наблюдается совмещение пенсильванско–раннепермских по облику элементов с более поздними пермскими формами. К первым в фауне Нигерии относятся темноспондильные амфибии эдопоидного эволюционного уровня, включающие в себя собственно эдопоида (кохлеозаврида) Nigerpeton и близко родственный таксон Saharostega (Sidor et al., 2005; Damiani et al., 2006; Steyer et al., 2006; Sidor, 2013). В Марокко, где темноспондилы плохо известны (Steyer, Jalil, 2009), среди амфибий доминирует лепоспондил–диплокаулид, близкий к североамериканским родам Diplocaulus и Diploceraspis (Germain, 2010). Для позднепермского времени все эти элементы выглядят “живыми ископаемыми”, унаследованными от евроамериканской пермокарбоновой биоты, характеризовавшей “эдафозавро–нектридиевую” экваториальную провинцию А. Милнера (Milner, 1993). Такая же оценка отчасти оправдана и для одной из двух главных групп сопутствующих растительноядных рептилий – капторинид подсемейства Moradisaurinae с многорядными челюстными зубами (Jalil, Dutuit, 1996; O’Keefe et al., 2005; Modesto et al., 2018). Ибо, хотя капториниды в разной степени известны в течение всей перми (Modesto, Smith, 2001; Reisz et al., 2011), их расцвет также связан именно с началом этого времени. Единственным широко представленным в Северной Африке тетраподным компонентом, обычным для поздней перми в целом, являются парейазавры (роды Bunostegos в Нигерии и Arganaceras в Марокко: Sidor et al., 2003; Jalil, Janvier, 2005; Tsuji et al., 2013; Turner et al., 2015). В фауне Моради им, как и морадизавринам, принадлежит примерно треть всех находок (Bernardi et al., 2017). Напротив, скелетные остатки терапсид либо неизвестны, либо, в случае фауны Моради, представлены пока единственным фрагментом, относимым предположительно к горгонопсиям–рубиджиинам (Smiley et al., 2008).

Если гипотетически рассматривать необычную структуру североафриканских сообществ как переходное неустойчивое состояние, связанное с процессом дезинтеграции позднепермской био-

ты, то оно, очевидно, должно быть достаточно близким по времени к итоговому пермскому вымиранию. Т.е. во всяком случае, речь должна идти действительно о фаунах позднепермского возраста.

Однако на самом деле датировка этих сообществ не вполне ясна. Присутствие диплокаулид в Марокко позволяет допускать их раннепермский возраст (Dutuit, 1988; Milner, 1993; Lucas, 2004). С другой стороны, отнесение рассматриваемых фаун к поздней перми (Taquet, 1972) часто подразумевало среднюю пермь в нынешнем понимании. В этом случае оно, в основном, опиралось на сопоставление марокканских форм (капторинида–морадизаврина и, позднее, диплокаулида) с сообществами из казанского яруса Восточной Европы и из его предполагавшегося эквивалента в Северной Америке (Taquet, 1972; Jalil, Dutuit, 1996). Наконец, главные аргументы, выдвигаемые в пользу собственно позднепермской датировки (преобладающей ныне) – это вероятное присутствие в фауне Моради горгонопида–рубджиина, а также тот факт, что все известные южноафриканские капториниды относятся именно к этому возрасту (Smiley et al., 2008; Tsuji et al., 2013). Более косвенным доводом служит сопоставление североафриканских фаун с ихнокомплексом формации Валь Гардена в Южных Альпах, датируемым поздней пермью (Bernardi et al., 2017). Привязка обсуждаемых фаун к ярусам верхней перми, т.е. вучапинскому (Sidor et al., 2005, рис. 2; Hmich et al., 2006) или чансинскому (Modesto et al., 2018), указывается редко и без конкретного обоснования.

Отметим также, что оценка возраста наиболее рутинного группового компонента марокканской и нигерийской фаун, т.е. парейазавров, остается неоднозначной. В обоих случаях отмечается их сходство с родом Elginia из верхней перми Шотландии; но для более изученного нигерийского Bunostegos оно предполагается конвергентным, а сам этот таксон помещается в промежуточное положение между средне- и позднепермскими парейазаврами (Jalil, Janvier, 2005; Tsuji et al., 2013; Turner et al., 2015).

В то же время, нынешние представления о генезисе и среде обитания североафриканских пермских фаун достаточно единодушны. Связь их архаичных элементов с пермокарбоновой биотой Еврамерики выглядит самоочевидной; обсуждается лишь вопрос, появились ли они на африканском континенте в ранней перми или проникли туда позднее (Sidor et al., 2005; Steyer et al., 2006; Damiani et al., 2006; Germain, 2010). В качестве главной причины эндемизма местных сообществ указывается усиление аридизации климата в течение перми и, как следствие, возникновение в экваториальной зоне лопинского времени засушливого пояса со специфической биотой. Анализ литологии и геохимии местных костеносных толщ указывает на климат, близкий к пустынному, но с резко выраженными сезонами муссонных осадков. Считается, что эти особенности, как и принадлежность Северной Африки (в поздней перми) к евроамериканской флористической провинции, с доминированием вольциевых хвойных и других голосеменных, обусловили биотическую обособленность региона от Южной Гондваны с ее умеренным климатом и глоссоптериевой флорой (Sidor et al., 2005; Steyer et al. 2006; Sidor, 2013; Looy et al., 2016; Bernardi et al., 2017).

Идея широтно-климатической обусловленности эндемизма североафриканских фаун получила также развитие в рамках общего анализа лопинских континентальных биот. Согласно гипотезе М. Бернарди с соавт. (Bernardi et al., 2017), в поздней перми градиент широтной представленности тетраподных групп высокого ранга показывал *нарастание в сторону экватора*, что согласуется с рядом прежних обобщений, объясняющих таким путем повышенное разнообразие состава тропических сообществ – как сегодняшних, так и древних. Авторы упомянутой гипотезы, как и многие другие исследователи, склонны связывать указанную особенность с тем, что низкоширотным средам вообще должны быть свойственны как *повышенные темпы возникновения новых жизненных форм*, так и *замедленное вымирание старых*. Таким образом, принимается, что обе эти закономерности (вклад которых в тропическое разнообразие обсуждается с давнего времени: Stebbins, 1974) проявляются в низких широтах одновременно. Как пример первого эффекта, приводится появление в позднепермских сообществах архозавроморф (в числе будущих мезозойских доминантов); в качестве примера второго – сохранение архаичных амфибий и капторинид в обсуждаемых североафриканских фаунах (Bernardi et al., 2017).

Таким образом, два подчеркнутых выше феномена (“упреждающее” появление эволюционных новшеств и “запаздывающее” исчезновение отдельных реликтов) рассматриваются в этом случае как постоянные свойства низкоширотных биот, т.е. получают исключительно *пространственное* объяснение. Между тем, по нашим представлениям, как было указано выше, оба эти явления относятся к ожидаемым закономерностям системной перестройки сообществ и потому имеют *неоднородную динамику во времени*. Имеется в виду, что необратимое нарушение стабильности биотической системы в пороговых условиях приводит ее в *неравновесное состояние*, при котором внутренние взаимосвязи, контролирующие ее состав, ослабевают и теряют эффективность. В силу этого отдельные маргинальные компоненты сообщества получают возможность быстрого ро-

ста численности и ускоренной стабилизации – будь то *недавно возникшие варианты жизненных форм, или же отдельные реликты старых групп*. Этот ход событий неизбежно придает процессу исторических преобразований биот неравномерный (прерывистый) характер, который не находит выражения в чисто пространственных объяснениях их причин. Этим не оспаривается возможность ведущей роли низкоширотных сред в формировании ранних моделей организационных новшеств – по крайней мере, для эпох с резкой широтной дифференциацией климата (эффект "экваториальной помпы": Дарлингтон, 1966). Однако превращение таких моделей в устойчивые типы организации (единственно улавливаемые геологической летописью) едва ли имеет столь же однозначную зональную обусловленность.

В свете сказанного, касаясь причин сохранения реликтов, едва ли можно априори отождествлять их с "консервирующей" ролью низких широт. Во-первых, связывая с тропиками формирование новых моделей организации, мы тем самым признаем *более позднее закрепление* последних в высоких широтах, где они могут и сохраняться дольше, чем в областях своего появления ("внеэкваториальное персистирование": Мейен, 1986). Во-вторых, говоря об *ископаемых* реликтах, мы во многих случаях имеем в виду "возвращение" таксона в доступную геологическую летопись после определенного хронологического перерыва. Этот феномен ("Lazarus" эффект), отражающий повторное усиление роли таксона после периода его маргинализации, очевидно, указывает на системные изменения в сообществе, к которому он принадлежит. Но такие изменения могли происходить в разных широтных зонах.

Затронутое выше различие в понимании причин сохранения реликтов в составе продвинутых сообществ может быть пояснено на примере рассмотренных североафриканских позднепермских фаун, в которых сохраняются глубоко архаичные амфибии (эдопоидные темноспондилы и нектридии–диплокаулиды). Пространственное ("широтно-климатическое") объяснение данного факта ясно указывает на источник происхождения этих древних групп, но не затрагивает вопроса о том, насколько значима была их роль в более ранних сообществах, стоящих ближе по времени к пермокарбоновой экваториальной фауне Еврамерики. С другой стороны, в рамках системного взгляда на механизм фаунистических перестроек, сам факт аномального присутствия древних групп в составе необычной для них биоты позволяет с известной вероятностью подозревать повторное временное усиление их роли вслед за периодом их угасания. Чтобы подтвердить такое предположение в отношении североафриканских фаун, необходимо было бы располагать данными о предшествующих этапах их эволюции в течение перми. Поскольку такие сведения отсутствуют, мы можем опираться лишь на некоторые косвенные свидетельства.

В первую очередь они касаются марокканского диплокаулида (Diplocaulus minimus). Из трех известных черепов этой формы два сохранились достаточно полно и показывают одинаковый тип асимметрии – укороченность и закругленность правого заднебокового угла черепа. Индивидуальная изменчивость здесь маловероятна, и возможной причиной этой аберрации называют проявление "средового стресса" (Germain, 2010). Нам, однако, представляется наиболее вероятным истолкование этого феномена как типичного свидетельства групповой изменчивости филума накануне его вымирания (ср.: Шишкин, 2017, 2019а). Имеется в виду, что критическая смена условий существования "нормального" предкового морфотипа сделала невозможным его устойчивое воспроизводство в поколениях и привела к его замене пространством лабильных вариаций, среди которых одна или несколько смогли стабилизироваться на короткое историческое время в качестве относительно жизнеспособных (примером чему и является D. minimus). В этом случае непосредственная предыстория данного диплокаулидного морфотипа, связывающая его с нормальным предком, не представляла собой ряда одинаково устойчивых и значимых форм, но демонстрировала провал в численности и стабильности особей, реализуемых на протяжении этого перехода. Тогда морфология этого таксона, очевидно, свидетельствует о его формировании на основе неравновесной (неустойчивой) организации у ближайших предков.

Другим объектом рассмотрения может служить предыстория поздних капторинид–морадизаврин. Хотя конкретно для североафриканских родов она неизвестна, ее приблизительно можно оценить для пермской суши в целом. Подавляющая часть многообразия морадизаврин, как и капторинид вообще, приходится на раннюю пермь Северной Америки. В средней перми имеются лишь крайне редкие находки из Евразии, относящиеся к диноцефаловой фауне (Gecatogomphius из казанского яруса Восточной Европы и Gansurhinus из формации Сидагоу Китая: Вьюшков, Чудинов, 1957; Reisz et al., 2011). В поздней перми морадизаврины снова входят в число региональных доминантов – теперь уже в Северной Африке, и, кроме того, они известны по единичным остаткам из близких областей Южной и Центральной Европы (слои Порт де Канонж о-ва Майорка и цехштейн Германии: Sues, Munk, 1996; Liebrecht et al., 2017). Единственная одновозрастная находка вне этих ареалов (отнесенная к среднепермскому виду: Reisz et al., 2011) происходит из Внутренней Монголии.

Все остальные позднепермские капториниды, происходящие целиком из Южной Африки, не относятся к морадизавринам и принадлежат мелким насекомоядным формам с однорядными зубами или зачаточной многорядностью (Gow, 2000; Modesto, Smith, 2001). Таким образом, доступные данные по истории морадизаврин указывают на их угасание в гваделупское время с последующим локальным возвращением в число доминантов к концу перми. Эта наблюдаемая картина истории группы близка к типичному "Lazarus" эффекту, отличаясь лишь слабой выраженностью или краткостью пробела в ее документированной летописи. Она позволяет с большой вероятностью допускать, что важная роль морадизаврин, отмечаемая для североафриканских сообществ, не была непосредственно унаследована от пермокарбоновой биоты, но сложилась здесь заново.

При сегодняшнем уровне знаний неясно, насколько описанные процессы конкретно имели место в ходе становления североафриканскх фаун. Но, в любом случае, сам факт присутствия диплокаулид или эдопоидных амфибий в одном сообществе с парейазаврами отчетливо свидетельствует, что последнее показывало черты неравновесности и сложилось относительно недавно по отношению ко времени своего регистрируемого существования. Справедливость сказанного сохраняется и в том гипотетическом случае, если североафриканские фауны в действительности относятся к средней перми (см. выше). В этом случае свойственные им проявления неравновесности могли бы соответствовать ранней стадии системного перехода от гваделупской биоты к лопинской.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буланов В.В., Голубев В.К. Водный блок сундырского сообщества позднепермских позвоночных Восточной Европы // Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы. Сб. матер. межд. научн. конф. к 170-летию открытия пермской системы. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2011. С. 47–55.

Волькенштейн М.В. Сущность биологической эволюции // Успехи физ. наук. 1984. Т. 143. № 3. С. 429–466.

Вьюшков Б.П., Чудинов П.К. Находка капторинид в верхней перми СССР // Докл. АН СССР. 1957. Т. 112. С. 523–526.

Голубев В.К. Новая узкопанцирная хрониозухия (Amphibia, Anthracosauromorpha) из верхней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1999. № 2. С. 43–50.

Голубев В.К., Буланов В.В. Амфибии пермского Сундырского тетраподного комплекса Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2018. № 6. С. 50–62.

Дарлингтон Ф. Зоогеография. Географическое распространение животных. М.: Прогресс, 1966. 520 с.

Мамкаев Ю.В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биол. 1968. Т. 29. С. 48–55.

Мейен С.В. Флорогенез и эволюция высших растений // Природа. 1986. № 11. С. 47–57.

Миних А.В., Голубев В.К., Кухтинов Д.А. и др. К характеристике опорного разреза пограничных отложений перми и триаса в овраге Жуков (Владимирская обл., бассейн р. Клязьма) // Пермская система: Стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы. Сб. матер. межд. научн. конф. к 170-летию открытия пермской системы. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2011. С. 133–138.

Миних А.В., Миних М.Г., Андрушкевич С.О. Ихтиофауна терминальной перми в окрестностях г. Вязники Владимирской области // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Науки о Земле. 2014. Т. 14. Вып. 2. С. 91–96.

Новиков И.В. Новые темноспондильные амфибии из базального триаса Общего Сырта (Восточная Европа) // Палеонтол. журн. 2016. № 3. С. 88–100.

Новиков И.В. Раннетриасовые амфибии Восточной Европы: эволюция доминантных групп и особенности смены сообществ. М.: РАН, 2018. 358 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 296).

Очев В.Г. Систематика и филогения капитозавроидных лабиринтодонтов. Саратов: Изд-во СГУ, 1966. 184 с.

Сенников А.Г., Голубев В.К. Вязниковская фауна: черты экологического кризиса // Природа. 2006. № 7. С. 39–48.

Сенников А.Г., Голубев В.К. Последовательность пермских фаун тетрапод Восточной Европы и пермо-триасовый экологический кризис // Палеонтол. журн. 2017. № 6. С. 30–41.

Спенсер Г. Основания биологии. СПб.: Изд-во Иогансона, 1899. Т. 1: 456 с.; т. 2: 380 с.

Шишкин М.А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 257 с.

Шишкин М.А. Новое семейство триасовых лабиринтодонтов Luzocephalidae // Палеонтол. журн. 1980. № 1. С. 104–124.

Шишкин М.А. Эволюция древних амфибий. М.: Наука, 1987. 142 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 225).

Шишкин М.А. Гондванский ритидостеид (Amphibia, Temnospondyli) в нижнем триасе Южного Приуралья // Палеонтол. журн. 1994. № 4. С. 97–110.

Шишкин М.А. Амфибии-тупилакозавриды (Temnospondyli) в пионерных тетраподных сообществах раннего триаса // Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеобиогеография. Матер. конф. к 80-летию со дня рожд. В.Г. Очева / Ред. Шишкин М.А. М.: ПИН РАН, 2011. С. 53–56.

Шишкин М.А. Эволюция как поддержание организационной устойчивости // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: устойчивость и вариабельность. Тез. докл. конф. М.: ПИН РАН, 2015. С. 70–75.

Шишкин М.А. Поиск организационного равновесия как движущий фактор структурных изменений // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии. Тез. докл. М.: ПИН РАН, 2017. С. 73–76.

Шишкин М.А. О происхождении пионерной фауны амфибий раннего мезозоя // Тр. Палеонтол. об-ва. 2018а. Т. 1. С. 176–185.

Шишкин М.А. Пионерные сообщества мезозойских тетрапод Южной Америки и их место в истории фаун раннего триаса Гондваны // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Всеросс. научн. конф. памяти проф. В.Г. Очева. М.: ПИН РАН, 2018б. С. 78–83.

Шишкин М.А. Поиск организационного равновесия как движущий фактор эволюции и его отражение в филогении // Тр. Палеонтол. об-ва. 2019а. Т. 2. С. 164–175.

Шишкин М.А. Неупорядоченность начального восстановления тетраподных сообществ после пермского кризиса // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Матер. LXV сесс. Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2019б. С. 290–292.

Шишкин М.А. Родственные отношения тримерорахоморфных амфибий (Temnospondyli) и проблемы их реконструкции // Матер. LXVI сесс. Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020. С. 282–285.

Шишкин М.А., Вавилов М.Н. Находка ритидостеида (Amphibia, Labyrinthodontia) в триасе СССР // Докл. АН СССР. 1985. Т. 282. С. 971–975.

Шишкин М.А., Новиков И.В. Ранние этапы восстановления тетраподной фауны Восточной Европы после пермского кризиса // Палеонтол. журн. 2017. № 6. С. 42–52.

Шишкин М.А., Новиков И.В., Фортуни Ж. Новые быстровианидные хрониозухии (Amphibia, Anthracosauromorpha) из триаса России и особенности диверсификации Bystrowianidae // Палеонтол. журн. 2014. № 5. С. 60–71.

Шишкин М.А., Очев В.Г. Тетраподы как основа расчленения и корреляции континентального триаса Европейской России // Вопросы общей стратиграфической корреляции. Межвуз. сб. научн. тр. Саратов: Изд-во СГУ, 1999. С. 52–75.

Шишкин М.А., Сенников А.Г., Голубев В.К. О статье Б.П. Вьюшкова “Местонахождение пермских наземных позвоночных в окрестностях г. Вязники” (комментарии к публикации) // Палеонтол. журн. 2018. № 2. С. 66–77.

Шишкин М.А, Сенников А.Г., Новиков И.В., Ильина Н.В. Дифференциация тетраподных сообществ и некоторые особенности биотических событий в раннем триасе Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 3–12.

Ahlberg P.E., Clack J.A. Lower jaws, lower tetrapods – a review based on the Devonian genus Acanthostega // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1998. V. 89. P. 11–45.

Angielczyk K., Huertas S., Smith R. et al. New dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) and updated tetrapod stratigraphy of the Permian Ruhuhu Formation (Songea Group, Ruhuhu Basin) of southern Tanzania // J. Vertebr. Paleontol. 2014a. V. 34. P. 1408–1426.

Angielczyk K.D., Steyer J.-S., Sidor C.A. et al. Permian and Triassic dicynodont (Therapsida: Anomodontia) faunas of the Luangwa Basin, Zambia: taxonomic update and implications for dicynodont biogeography and biostratigraphy // Early Evolutionary History of the Synapsida / Eds. Kammerer C.F., Angielczyk K.D., Fröbisch J. Dordrecht: Springer, 2014b. P. 93–138.

Arbez T., Sidor C.A., Steyer J.-S. Laosuchus naga gen. et sp. nov., a new chroniosuchian from South-East Asia (Laos) with internal structures revealed by micro-CT scan and discussion of its palaeobiology // J. Syst. Palaeontol. 2018. V. 14. P. 945–962.

Bernardi M., Pettia F., Kustatscherd E. et al. Late Permian (Lopingian) terrestrial ecosystems: A global comparison with new data from the low-latitude Bletterbach Biota // Earth-Sci. Rev. 2017. V. 175. P. 18–43.

Berrell R., Boisvert C., Trinajstic K. et al. A review of Australia’s Mesozoic fishes // Alcheringa. 2020. V. 44. P. 286–311.

Cheng Z.W. Mesozoic Stratigraphy and Paleontology of the Shansi-Gansu-Ningxia Basins. 7. Vertebrate Fossils. Beijing: Geol. Publ. House, 1980. P. 115–188.

Cisneros J.C. New basal procolophonid reptile from the Katberg formation (Lower Triassic) of the South African Karoo // Palaeoworld. 2008a. V. 17. P. 126–134.

Cisneros J.C. Phylogenetic relationships of procolophonid parareptiles with remarks on their geological record // J. Syst. Palaeontol. 2008b. V. 6. P. 345–366.

Cisneros J.C., Marsicano C., Angielczyk K.D. et al. New Permian fauna from tropical Gondwana // Nat. Commun. 2015. V. 6: 8676.
https://doi.org/10.1038/ncomms9676

Colbert E.H., Cosgriff J.W. Labyrinthodont amphibians from Antarctica // Amer. Mus. Novit. 1974. № 2552. P. 1–30.

Cosgriff J.W. Lower Triassic Temnospondyli of Tasmania // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1974. V. 149. P. 1–134.

Cosgriff J.W. The temnospondyl labyrinthodonts of the earliest Triassic // J. Vertebr. Paleontol. 1984. V. 4. P. 32–46.

Dias-da-Silva S., Pinheiro F., Stock Da-Rosa F. et al. Biostratigraphic reappraisal of the Lower Triassic Sanga do Cabral Supersequence from South America, with a description of new material attributable to the parareptile genus Procolophon // J. South Amer. Earth Sci. 2017. V. 79. P. 281–296.

Damiani R., Sidor C.A., Steyer J.S. et al. The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – V. The primitive temnospondyl Saharastega moradiensis // J. Vertebr. Paleontol. 2006. V. 26. P. 559–572.

Damiani R.J., Warren A.A. A new look at the members of the superfamily Brachyopoidea (Amphibia, Temnospondyli) from the Early Triassic of Queensland and a preliminary analysis of brachyopoid relationships // Alcheringa. 1996. V. 20. P. 277–300.

Dutuit J.-M. Diplocaulus minimus n. sp. (Amphibia: Nectridea), lépospondyle de la formation d’Argana, dans l’Atlas occidental marocain // C. R. Acad. Sci. 1988. T. 307. P. 851–854.

Ezcurra M.D. The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms // PeerJ. 2016. V. 4: e1778.
https://doi.org/10.7717/peerj.1778

Fröbisch J. Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas // Earth-Sci. Rev. 2009. V. 95. P. 119–157.

Germain D. The Moroccan diplocaulid: the last lepospondyl, the single one on Gondwana // Histor. Biol. 2010. V. 22. P. 4–39.

Gow C.E. A captorhinid with multiple tooth rows from the Upper Permian of Zambia // Palaeontol. Afr. 2000. V. 36. P. 11–14.

Haig D., Martin S., Mory A. et al. Early Triassic (early Olenekian) life in the interior of East Gondwana: mixed marine–terrestrial biota from the Kockatea Shale, Western Australia // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2015. V. 417. P. 511–533.

Hewison R.H. The skull and mandible of the stereospondyl Lydekkerina huxleyi (Tetrapoda: Temnospondyli) from the Lower Triassic of South Africa, and a reappraisal of the Family Lydekkerinidae, its origin, taxonomic relationships and phylogenetic importance // J. Temnospondyl Palaeontol. 2007. V. 1. P. 1–80.

Hmich D., Schneider J., Saber H. et al. New continental Carboniferous and Permian faunas of Morocco: implications for biostratigraphy, palaeobiogeography and palaeoclimate // Geol. Soc. Lond. Spec. Publ. 2006. V. 265. P. 297–324.

Hyatt A. On the parallelism between the different stages of life in the individual and those in the entire group of the Molluscus order Tetrabranchiata // Boston Soc. Natur. Hist. 1866. Mem. 1. P. 193–209.

Jalil N.E., Dutuit J.M. Permian captorhinid reptiles from the Argana Formation, Morocco // Palaeontology. 1996. V. 39. P. 907–918.

Jalil N.-E., Janvier P. Les pareiasaures (Amniota, Parareptilia) du Permien supérieur du Bassin d'Argana, Maroc // Geodiversitas. 2005. V. 27. P. 35–132.

Jiang S., Ji S.A., Mo J. First record of bystrowianid chroniosuchians (Amphibia: Anthracosauromorpha) from the Middle Permian of China // Acta Geol. Sin. 2017. V. 91. P. 1523–1529.

Kammerer C.F. Revision of the Tanzanian dicynodont Dicynodon huenei (Therapsida: Anomodontia) from the Permian Usili Formation // PeerJ. 2019. V. 7: e7420. https://doi.org/10.7717/peerj.7420

Kemp A. Triassic lungfish from Gondwana // Mesozoic fishes – Systematics and Paleoecology / Eds. Arratia G., Viohl G. München: Verl. F. Pfeil, 1996. P. 409–416.

Lebedev O.A., Sennikov A.G., Golubev V.K. et al. The first find of Permian ceratodontids (Dipnoi, Osteichthyes) in Russia // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 10. P. 1112–1124.

Li J., Cheng Z. New anthracosaur and temnospondyl amphibians from Gansu, China – the fifth report on Late Permian Dashankou lower tetrapod fauna // Vertebr. PalAsiat. 1999. V. 37. P. 234–247.

Liebrecht T., Fortuny J., Galobart A. et al. A large, multiple-toothrowed captorhinid reptile (Amniota: Eureptilia) from the Upper Permian of Mallorca (Balearic Islands, western Mediterranean) // J. Vertebr. Paleontol. 2016. V. 37: e1251936. https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1251936

Liu J., Abdala F. Therocephalian (Therapsida) and chroniosuchian (Reptiliomorpha) from the Permo–Triassic transitional Guodikeng Formation of the Dalongkou Section, Jimsar, Xinjiang, China // Vertebr. PalAsiat. 2017. V. 55. P. 24–40.

Liu J., Xu L., Jia S.-H. et al. The Jiyuan tetrapod fauna of the Upper Permian of China – 2. Stratigraphy, taxonomical review, and correlation // Vertebr. PalAsiat. 2014. V. 52. P. 328–339.

Looy C.V., Ranks S.L., Chaney D.S. et al. Biological and physical evidence for extreme seasonality in central Pangea // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2016. V. 451. P. 210–226.

Lucas S.G. A global hiatus in the Middle Permian tetrapod fossil record // Stratigraphy. 2004. V. 1. P. 47–64.

Maganuco S., Pasini G., Auditore M. A revision of the short-faced stereospondyls Mahavisaurus dentatus and Lyrosaurus australis from the Lower Triassic of Madagascar: cranial anatomy, ontogenetic remarks, palaeoecology and rhytidosteid phylogeny // Mem. Soc. Ital. Sci. Natur.; Mus. Civ. Stor. Natur. Milano. 2014. V. 39. P. 1–64.

Marsicano C.A., Warren A.A. The first Palaeozoic rhytidosteid: Trucheosaurus major (Woodward, 1909) from the late Permian of Australia, and a reassessment of the Rhytidosteidae (Amphibia, Temnospondyli) // Bull. Natur. Hist. Mus. Geol. Ser. 1998. V. 54. P. 147–154.

Milner A.R. The radiations of temnospondyl amphibians // Major Evolutionary Radiations / Eds. Taylor P.D., Larwood G.P. Oxford: Clarendon Press, 1990. P. 321–349.

Milner A.R. Biogeography of Palaeozoic tetrapods // Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography / Ed. Long. J.A. L.: Belhaven Press, 1993. P. 324–353.

Milner A.R., Sequeira S.E.K. Slaugenhopia texensis (Amphibia: Temnospondyli) from the Permian of Texas is a primitive tupilakosaurid // J. Vertebr. Paleontol. 2004. V. 24. P. 320–325.

Modesto S., Richards C., Ide O., Sidor C.A. The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – X. The mandible of the captorhinid reptile Moradisaurus grandis // J. Vertebr. Paleontol. 2018. V. 38: e1531877. https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1531877

Modesto S.P., Smith R. A new Late Permian captorhinid reptile: a first record from the South African Karoo // J. Vertebr. Paleontol. 2001. V. 21. P. 405–409.

Ochev V.G., Shishkin M.A. On the principles of global correlation of the continental Triassic on the tetrapods // Acta Palaeontol. Pol. 1989. V. 34. P. 149–173.

O'Keefe F.R., Sidor C.A., Larsson H.C. et al. The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger. – III. Morphology and ontogeny of the hindlimb of Moradisaurus grandis (Reptilia, Captorhinidae) // J. Vertebr. Paleontol. 2005. V. 25. P. 309–319.

Olivier C., Battail B., Bourquin S. et al. New dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) from near the Permo-Triassic boundary of Laos: implications for dicynodont survivorship across the Permo-Triassic mass extinction and the paleobiogeography of Southeast Asian blocks // J. Vertebr. Paleontol. 2019. V. 39: e1584745. https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1584745

Panchen A. A new armoured amphibian from the Upper Permian of East Africa // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B. 1959. V. 242. P. 207–281.

Peecook B.R., Smith R.M.H., Sidor Ch. A novel archosauromorph from Antarctica and an updated review of a high-latitude vertebrate assemblage in the wake of the end-Permian mass extinction // J. Vertebr. Paleontol. 2019. V. 38: e1536664. https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1536664

Piñeiro G., Ferigolo J., Ribeiro A.M., Velozo P. Reassessing the affinities of vertebral remains from Permo-Triassic beds of Gondwana // C. R. Palevol. 2015. V. 14. P. 387–401.

Piñeiro G., Rojas A., Ubilla M. A new procolophonoid (Reptilia:Parareptilia) from the Upper Permian of Uruguay // J. Vertebr. Paleontol. 2004. V. 24. P. 814–821.

Piñeiro G., Verde M., Ubilla M., Ferigolo J. First basal synapsids ("pelycosaurs") from the Upper Permian–?Lower Triassic of Uruguay, South America // J. Paleontol. 2003. V. 77. P. 389–392.

Reig O.A. The Proterosuchia and the early evolution of the archosaurs; an essay about the origin of a major taxon // Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Univ. 1970. V. 139. P. 229–292.

Reisz R.R., Liu J., Li J.-L., Müller J. A new captorhinid reptile, Gansurhinus qingtoushanensis, gen. et sp. nov., from the Permian of China // Naturwiss. 2011. Bd 98. P. 435–441.

Rozefelds A., Warren A., Whitfield A., Bull S. New evidence of large Permo-Triassic dicynodonts (Synapsida) from Australia // J. Vertebr. Paleontol. 2011. V. 31 P. 1158–1162.

Schoch R.R. The evolution of major temnospondyl clades: an inclusive phylogenetic analysis // J. Syst. Palaeontol. 2013. V. 11. P. 673–705.

Schoch R.R., Milner A.R. Handbuch der Paläoherpetologie. Th. 3B. Stereospondyli. Stem-Stereospondyli, Rhinesuchidae, Rhytidostea, Trematosauroidea, Capitosauroidea. München: Verl. F. Pfeil, 2000. S. 1–203.

Schoch R., Voigt S. A dvinosaurian temnospondyl from the Carboniferous-Permian boundary of Germany sheds light on dvinosaurian phylogeny and distribution // J. Vertebr. Paleontol. 2019. V. 39: e1577874.
https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1577874

Shishkin M.A. Initial stage of amphibian recovery after the end-Permian extinction event // Intern. Symp. Terrestrial Paleogene Biota and Stratigraphy of Eastern Asia. In Mem. of Prof. Dr. Minchen Chow. Abstr. and Guidebook. Beijing: IVPP, Chinese Acad. Sci., 2009. P. 49–51.

Shishkin M.A. Evolution as a search for organizational equilibrium // BioSystems. 2018. V. 173. P. 174–180.

Shishkin M.A., Ochev V.G. The Permo-Triassic transition and the early Triassic history of the Euramerican tetrapod fauna // New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull. 1993. № 3. P. 435–437.

Shishkin M.A., Ochev V.G., Lozovskii V.R., Novikov I.V. Tetrapod biostratigraphy of the Triassic of Eastern Europe // Dinosaur Age in Russia and Mongolia / Eds. Benton M., Shishkin M.A., Unwin D., Kurochkin E.N. N.Y.: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 120–139.

Shishkin M.A., Rubidge B., Hancox J. Vertebrate biozonation of the Upper Beaufort Series of South Africa – a new look on correlation of the Triassic biotic events in Euramerica and southern Gondwana // Proc. 6th Symp. Mesozoic Terr. Ecosyst. Biota. Beijing: Ocean Press, 1995. P. 39–41.

Shishkin M.A., Rubidge B., Hancox J., Welman J. Re-evaluation of Kestrosaurus Haughton, a capitosaurid temnospondyl amphibian from the Upper Beaufort Group of South Africa // Russ. J. Herpetol. 2004. V. 11. P. 121–138.

Shishkin M.A., Rubidge B.S., Kitching J.W. A new lydekkerinid (Amphibia, Temnospondyli) from the Lower Triassic of South Africa: implications for evolution of early capitosauroid cranial pattern // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1996. V. 351. P. 1635–1659.

Shishkin M.A., Sulej T. The Early Triassic temnospondyls of the Czatkowice 1 tetrapod assemblage // Palaeontol. Pol. 2009. V. 65. P. 31–77.

Sidor C.A. The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – VIII. Nigerpeton ricqlesi (Temnospondyli: Cochleosauridae) and tetrapod biogeographic provinces // C. R. Palevol. 2013. V. 12. P. 463–472.

Sidor C.A., Angielczyk K.D., Weide D.M. et al. Tetrapod fauna of the lowermost Usili Formation (Songea Group, Ruhuhu Basin) of southern Tanzania, with a new burnetiid record // J. Vertebr. Paleontol. 2010. V. 30. P. 696–703.

Sidor C.A., O'Keefe F.R., Damiani R. et al. Permian tetrapods from the Sahara show climate-controlled endemism in Pangaea // Nature. 2005. V. 434. P. 886–889.

Simpson G.G. The major features of evolution. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1953. 434 p.

Smiley T.M., Sidor C.A., Die O., Maga A. Vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – VI. First evidence of a gorgonopsian therapsid // J. Vertebr. Paleontol. 2008. V. 28. P. 543–547.

Smith R.M.H., Botha-Brink J. Anatomy of a mass extinction: sedimentological and taphonomic evidence for drought-induced die-offs at the Permo-Triassic boundary in the main Karoo Basin, South Africa // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2014. V. 396. P. 99–118.

Stebbins G.L. Flowering Plants: Evolution Above the Species Level. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1974. 399 p.

Steyer J.-S., Damiani R., Sidor C.A. et al. The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – IV. Nigerpeton ricqlesi (Temnospondyli: Cochleosauridae), and the edopoid colonization of Gondwana // J. Vertebr. Paleontol. 2006. V. 26. P. 18–28.

Steyer J., Jalil N.-E. First evidence of a temnospondyl in the Late Permian of the Argana Basin, Morocco // Spec. Pap. Palaeontol. 2009. V. 81. P. 155–160.

Sues H.-D., Munk W. A remarkable assemblage of terrestrial tetrapods from the Zechstein (Upper Permian: Tatarian) near Korbach (northwestern Hesse) // Paläontol. Z. 1996. Bd 70. S. 213–223.

Taquet P. Un exemple de datation et de correlation stratigraphique basé sur les Captorhinomorphes (Reptiles cotylosauriens) // Mém. Bureau Rech. Géol. Min. 1972. T. 77. P. 407–409.

Tripathi C. Fossil labyrinthodonts from the Panchet series of the Indian Gondwanas // Mem. Geol. Surv. India. 1969. V. 38. P. 1–53.

Tsuji L.A., Sidor C.A., Steyer J.-S. et al. The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger –VII. Cranial anatomy and relationships of Bunostegos akokanensis (Pareiasauria) // J. Vertebr. Paleontol. 2013. V. 33. P. 747–763.

Turner M.L., Tsuji L.A., Ide O., Sidor C.A. The vertebrate fauna of the upper Permian of Niger – IX. The appendicular skeleton of Bunostegos akokanensis (Parareptilia: Pareiasauria) // J. Vertebr. Paleontol. 2015. V. 35: e994746.
https://doi.org/10.1080/02724634.2014.994746

Tverdokhlebov V.P., Tverdokhlebova G.I., Minikh A.V. et al. Upper Permian vertebrates and their sedimentological context in the South Urals, Russia // Earth-Sci. Rev. 2005. V. 69. P. 27–77.

Viglietti P.A., Smith R.M.H., Angielczyk K.D. et al. The Daptocephalus Assemblage Zone (Lopingian), South Africa: a proposed biostratigraphy based on a new compilation of stratigraphic ranges // J. Afr. Earth Sci. 2016. V. 113. P. 153–164.

Warren A.A. Karroo tupilakosaurid: a relict from Gondwana // Trans. Roy. Soc. Edinb. Earth Sci. 1999. V. 89. P. 145–160.

Warren A.A., Black T. A new rhytidosteid (Amphibia, Labyrinthodontia) from the early Triassic Arcadia Formation of Queensland, Australia // J. Vertebr. Paleontol. 1985. V. 5. P. 303–327.

Warren A., Damiani R., Yates A.M. The South African stereospondyl Lydekkerina huxleyi (Tetrapoda, Temnospondyli) from the Lower Triassic of Australia // Geol. Mag. 2006. V. 143. P. 877–886.

Warren A.A., Marsicano C.A. A phylogeny of Brachyopoidea (Temnospondyli, Stereospondyli) // J. Vertebr. Paleontol. 2000. V. 20. P. 462–483.

Warren A., Rozefelds A., Bull S. Tupilakosaur-like vertebrae in Bothriceps australis, an Australian brachyopid stereospondyl // J. Vertebr. Paleontol. 2011. V. 31. P. 738–753.

Watson D.M.S. The evolution of the labyrinthodonts // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B. 1962. V. 245. P. 219–265.

Witzmann F., Sues H.-D., Kammerer Ch., Fröbisch J. A new bystrowianid from the late Permian of Germany: First record of a Permian chroniosuchian (Tetrapoda) outside Russia and China // J. Vertebr. Paleontol. 2019. V. 39: e1667366.
https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1667366

Yates A., Warren A.A. The phylogeny of the 'higher' temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli // Zool. J. Linn. Soc. 2000. V. 128. P. 77–121.

Young C.-C. [A new Late Permian fauna from Jiyuan, Honan] // Vertebr. PalAsiat. 1979. V. 17. P. 99–113. (in Chinese).

On Traces of Non-Equilibrium States in the Evolution of Terrestrial Vertebrate Communities Across Paleozoic–Mesozoic Boundary

M. A. Shishkin

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

Evolutionary change in a living system starts with a violation of system's equilibrium and an increase in its internal disorderliness. Typical manifestations of this process are exemplified by the transformation of the tetrapod faunas across the Permian–Triassic boundary. These are seen both at the end of the transition to a new equilibrium (in the pioneer Triassic faunas) and at its beginning (in the terminal Permian communities). In the first case, the most distinct manifestations are: unfinished state of structural changes within some new groups; a high degree of endemism of regional pioneer communities, and the heterogeneity of their change with time. In the second case, as can be seen from the analysis of the early-crisis (Vyaznikovian) biota of Eastern Europe, the observed events primarily include: the "precocious" appearance of some future dominants; the "return" of a number of relics to the fossil record; and the examples of the explosive group variability in some taxa close to extinction. Actual or probable traces of non-equilibrium changes, similar to those noted in the Vyaznikovian biota, can be also partly traced in other Late Permian faunas of Eurasia and in coeval communities of southern and northern Gondwana.

Keywords: Permian, Triassic, tetrapod faunas, evolution, organizational equilibrium, disorderliness

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, № 1, с. 20–26

УДК 563.14:551.734.5/.735.1(234.81+470.42)

НОВЫЙ РОД NESTELLIANA GEN. NOV. И НОВЫЕ ВИДЫ РАДИОЛЯРИЙ ПОЗДНЕГО ДЕВОНА ПОЛЯРНОГО УРАЛА И РАННЕГО КАРБОНА ВОЛГО-УРАЛЬСКОГО БАССЕЙНА РОССИИ

© 2022 г. М. С. Афанасьева*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

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

Поступила в редакцию 30.04.2021 г.
После доработки 18.05.2021 г.
Принята к публикации 18.05.2021 г.

Из отложений нижнего турне нижнего карбона Волго-Уральского бассейна и нижнего фамена верхнего девона Полярного Урала описаны новый род Nestelliana gen. nov. и два новых вида радиолярий: N. glomerosa sp. nov. и N. grassiclatrata sp. nov.

Ключевые слова: Radiolaria, новые род и виды, нижнефаменский подъярус, нижнетурнейский подъярус, Полярный Урал, Волго-Уральский бассейн, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X22010020

В настоящее время впервые в истории исследования радиолярий в отложениях нижнего турне нижнего карбона скв. Мелекесской-1 Волго-Уральского бассейна (рис. 1) встречены радиолярии очень хорошей сохранности. Радиолярии представлены 25 видами из девяти родов. При этом половина видов пока не известна науке и будет описана в специальных работах, посвященных новым таксонам радиолярий.

Настоящая статья посвящена описанию удивительного и очень редкого морфотипа радиолярий в виде клубка хаотично переплетающихся апофизов, заполняющих всю внутреннюю полость скелета. Необычная морфология скелета впервые была проиллюстрирована Ф. Гурмелон (Gourmelon, 1987) при описании радиолярий из отложений среднего – начала верхнего турне нижнего карбона гор Монтань-Нуар Франции (Vachard et al., 2017). Среди них обращает на себя внимание морфотип с хаотичным переплетением апофизов, образующих широкоячеистую структуру скелетной ткани, заполняющей всю внутреннюю часть скелета (рис. 2, *а*, *б*). Однако Гурмелон (Gourmelon, 1987) отнесла этот морфотип радиолярий к виду Polyentactinia polygonia Foreman, 1963.

Аналогичный морфотип из сросшихся радиальных и тангенциальных стержней (рис. 2, *в*) был обнаружен А. Брауном и Р. Шмидт-Эффингом (Braun, Schmidt-Effing, 1988) из отложений нижнего визе (слои Pericyclus-Delta) нижнего карбона Франкенвальда (Бавария) и также отнесен к виду P. polygonia.

Вместе с тем, вид P. polygonia (рис. 3, *а*, *б*) отличается формированием шести- или восьмилучевой двойной спикулы, от лучей которой на разных расстояниях отходят прямые или слегка изогнутые шипики, которые разветвляются и анастомозируют, и образуют очень рыхлую решетчатую оболочку с угловыми ячейками[1] (Foreman, 1963). То есть, морфологические особенности скелета P. polygonia характеризуются наличием одной решетчатой оболочки с угловыми широкими ячейками и отсутствием заполнения внутреннего объема скелета рыхлой ячеистой скелетной тканью.

Следовательно, морфотипы (рис. 2, *а–в*), описанные Гурмелон (Gourmelon, 1987), Брауном и Шмидт-Эффингом (Braun, Schmidt-Effing, 1988), принципиально отличаются от представителей P. polygonia и могут быть рассмотрены в составе нового рода и вида: Nestelliana glomerosa sp. nov.

Своеобразный морфотип радиолярий в виде клубка хаотично переплетающихся апофизов был встречен в отложениях нижнего фамена верхнего девона Полярного Урала и изначально был определен как Tetragregnon quadrispinosa (Foreman,

[1] "A six- to eight-rayed double spicule, from the rays of which arise straight spinules that branch and anastomose. The spinules arise at various distances along each ray, their branches are few and straight or only slightly curved, and the resultant meshwork is very loose and formed of few angular meshes" (Foreman, 1963, с. 281).

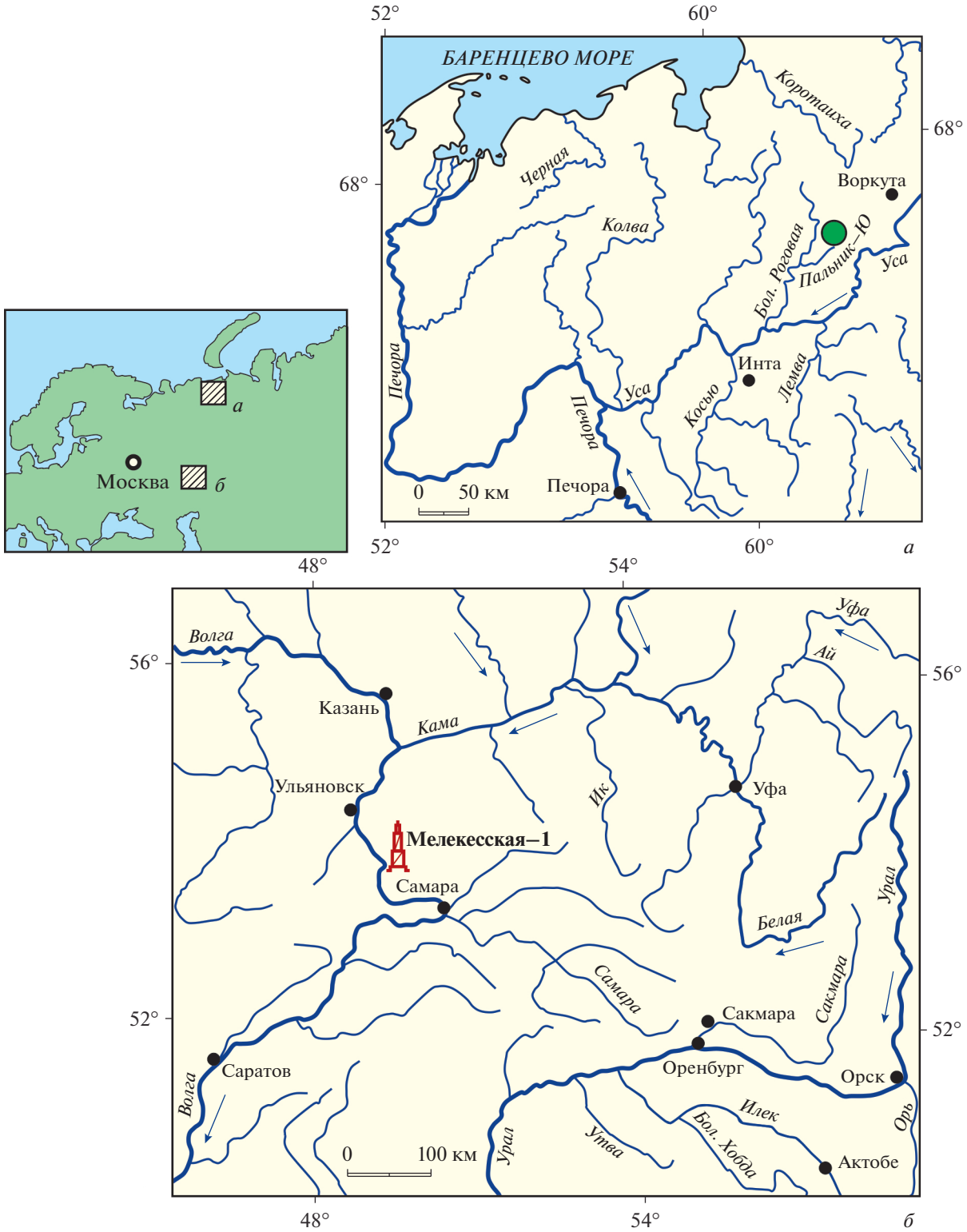

Рис. 1. Местонахождение радиолярий Nestelliana gen. nov.: *а* – Полярный Урал, р. Пальник-Ю; *б* – Волго-Уральский бассейн, скв. Мелекесская-1.

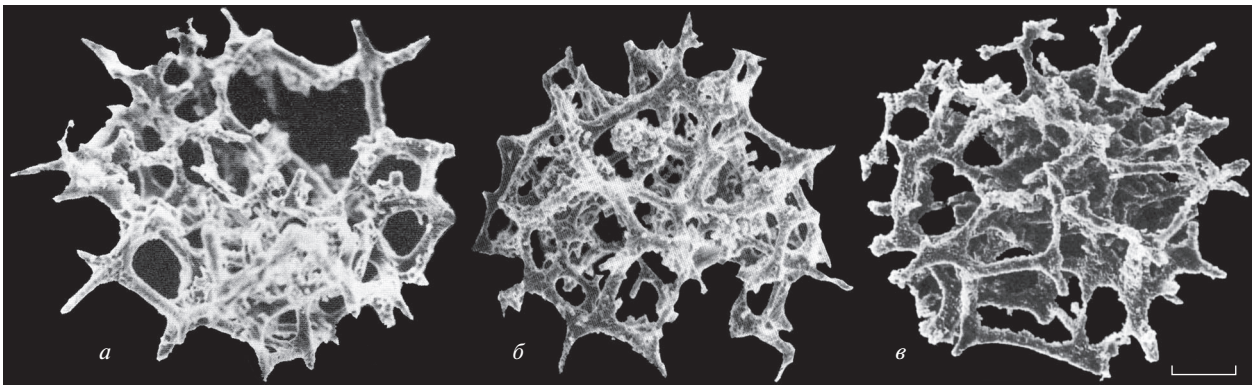

Рис. 2. Морфотипы Nestelliana glomerosa sp. nov.: *а*, *б* – восстановлено из: Gourmelon, 1987 (табл. 10, фиг. 1, 5), ×300: *а* – экз. LPB 12819, *б* – экз. LPB 12808; *в* – восстановлено из: Braun, Schmidt-Effing, 1988 (рис. 23), экз. REM 12/2, штрих 30 мкм.

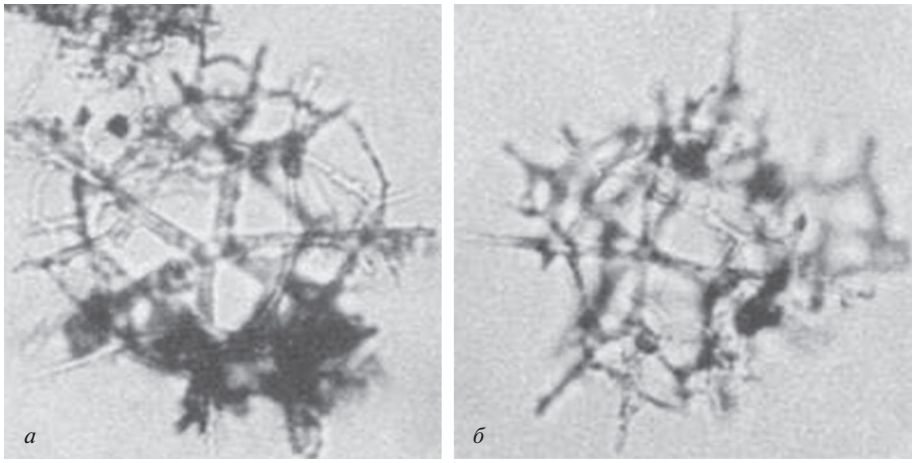

Рис. 3. Polyentactinia polygonia Foreman, 1963: *а*, *б* – восстановлено с увеличением размера фотографий из: Foreman, 1963 (табл. 5, фиг. 1a, 1b): *а* – шестилучевая спикула, экз. USNM 640455, ×320; *б* – восьмилучевая спикула, экз. USNM 640454, ×320.

1963) (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012; Афанасьева, 2020; Afanasieva, 2020). Однако современные исследования показали ошибочность этого определения, а особенности морфологии позволяют уверенно отнести данный морфотип к новому роду Nestelliana gen. nov. (табл. I, фиг. 2–4 (см. вклейку).

Таким образом, необычный клубковидный морфотип радиолярий встречен в отложениях: (1) нижнего фамена верхнего девона Полярного Урала России; (2) нижнего турне нижнего карбона Волго-Уральского бассейна России; (3) среднего–начала верхнего турне нижнего карбона гор Монтань-Нуар Франции; (4) нижнего визе (слои Pericyclus-Delta) нижнего карбона Франкенвальда Германии.

Данный морфотип радиолярий описывается ниже в качестве нового рода Nestelliana gen. nov. с двумя новыми видами: N. glomerosa sp. nov. и N. grassiclatrata sp. nov.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

ТИП RADIOLARIA

НАДКЛАСС POLYCYSTINA

КЛАСС SPUMELLARIA

ОТРЯД CANCELLIATA

СЕМЕЙСТВО HAPLENTACTINIIDAE NAZAROV IN NAZAROV ET POPOV, 1980

ПОДСЕМЕЙСТВО HAPLENTACTINIINAE NAZAROV IN NAZAROV ET POPOV, 1980

Род Nestelliana Afanasieva, gen. nov.

Название в честь палеонтолога и стратиграфа Г.П. Нестелл, проф. Техасского университета, г. Арлингтон, США; ж.р.

Типовой вид – Nestelliana glomerosa sp. nov.

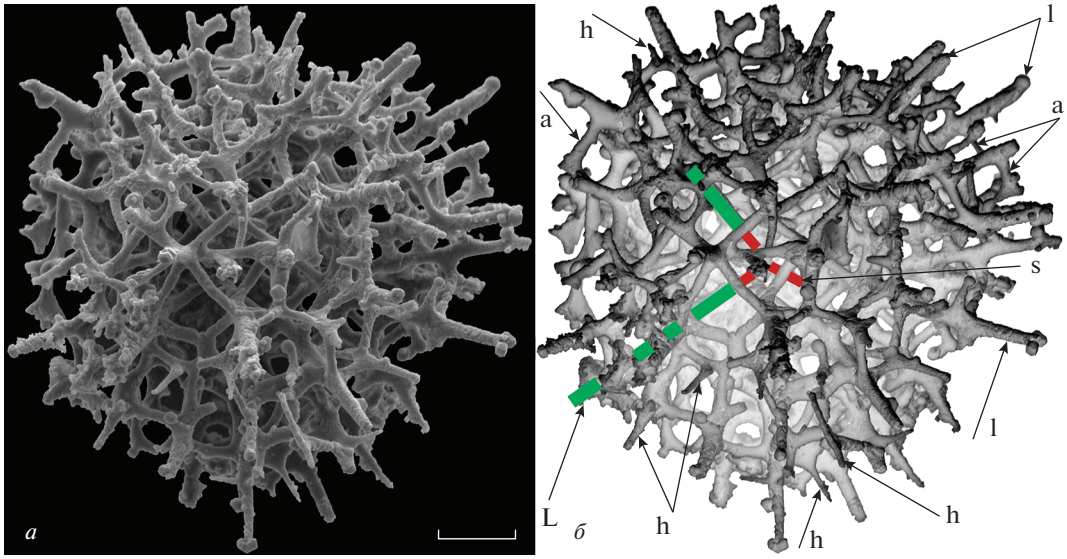

Рис. 4. Схема строения Nestelliana glomerosa sp. nov., экз. ПИН, № 5508/6916-09; Волго-Уральский бассейн, Мелекесская впадина, скв. Мелекесская-1, инт. 1881.7–1883.2 м; нижний карбон, нижнетурнейский подъярус: *а* – позитивное и *б* – негативное изображение. Обозначения: a – апофизы, h – шипы и шипики, L – основные иглы, l – дополнительные иглы, s – спикула. Штрих = 30 мкм.

Диагноз. Скелет субсферической формы образован хаотичным переплетением апофизов, заполняющих всю внутреннюю полость скелета. Внутренний каркас расположен эксцентрично и представлен условно четырьмя стержневидными лучами, расходящимися от единого центра (рис. 4, *б*: s). Продолжением лучей внутренней спикулы являются основные удлиненно-конические иглы (рис. 4, *б*: L). На разных уровнях основных игл развиваются прямые или изогнутые апофизы (рис. 4, *б*: a), соединение и переплетение которых между собой образует рыхлый решетчатый клубок с полигональными отверстиями. На узлах соединения апофизов формируются дополнительные стержневидные и удлиненно-конические иглы (рис. 4, *б*: l). Размер основных и дополнительных игл на внешней поверхности скелета примерно одинаковый и составляет около 10–12% от диаметра скелета. На апофизах внешней поверхности скелета развиты тонкие стержневидные и конические шипики (рис. 4, *б*: h).

Видовой состав. Два вида: типовой вид Nestelliana glomerosa из нижнего фамена верхнего девона Полярного Урала России и нижнего карбона: нижнего турне Волго-Уральского бассейна России, среднего – начала верхнего турне гор Монтань-Нуар Франции и нижнего визе Франкенвальда Германии; N. grassiclatrata sp. nov. из нижнего фамена верхнего девона Полярного Урала и нижнего турне нижнего карбона Волго-Уральского бассейна России.

Сравнение. От Haplentactinia Foreman, 1963 (характеризующегося развитием шестилучевой спикулы, образованием решетчатой оболочки скелета и наличием шести основных длинных стержневидных игл), от Polyentactinia Foreman, 1963 (отличающегося образованием одной решетчатой оболочки с полигональными ячейками и двойной спикулы с шестью или более лучами), от Provisocyntra Nazarov et Ormiston, 1987 (обладающего четко дифференцированными слоями скелета, образованными сетчатым переплетением очень тонких прутьев) и от Secuicollacta Nazarov et Ormiston, 1984 emend. MacDonald, 1998 (характеризующегося развитием спикулы с пятью–семью и более лучами, ориентированными в одной плоскости, и одного луча, перпендикулярного к остальным) новый род отличается хаотичным переплетением стержневидных апофизов, заполняющих всю внутреннюю полость скелета, и формированием условно четырехлучевой спикулы. От Tetragregnon Ormiston et Lane, 1976, который характеризуется развитием субтетраэдрического скелета, образованного хаотичным переплетением апофизов, и четырехлучевой спикулы, продолжением лучей которой являются хорошо развитые длинные стержневидные основные иглы, новый род отличается субсферической формой скелета и развитием очень коротких конических основных игл.

Замечание. Плотное переплетение апофизов не позволяет уверенно идентифицировать строение внутреннего каркаса. Однако в резуль-

Размеры в мкм	Абсолютные								Относительные							
	D	dp	tw	L	wL	l	wl	h	D/tw	D/dp	D/l	D/h	L/D	L/wL	l/wl	dp/tw
Очень большие, очень длинные и т.д.	360.0–180.1	35.0–25.1	8.0–7.1	750.0–250.1	60.0–50.1	135.0–90.1	>9.6	20.0–15.1	1.0–20.0	4.0–10.0	0.5–2.0	3.0–20.0	10.0–2.1	0.5–4.0	3.0–4.5	9.5–4.5
Большие, длинные и т.д.	180.0–130.1	25.0–15.1	7.0–4.1	250.0–153.1	50.0–25.1	90.0–70.1	9.5–7.6	15.0–10.1	20.1–30.0	10.1–18.5	2.1–3.0	20.1–36.0	2.0–1.0	4.1–6.0	4.6–8.0	4.4–1.1
Маленькие, короткие и т.д.	130.0–88.1	15.0–6.1	4.0–2.1	153.0–52.1	25.0–15.1	70.0–29.1	7.5–4.6	10.0–5.1	30.1–100.0	18.6–63.0	3.1–8.0	36.1–60.0	0.9–0.4	6.1–13.0	8.1–11.0	1.0–0.9
Очень маленькие, очень короткие и т.д.	88.0–20.0	6.0–1.0	2.0–1.0	52.0–15.0	15.0–4.5	29.0–20.0	4.5–3.0	5.0–1.0	100.1–150.0	63.1–105.0	8.1–15.0	60.1–100.0	0.3–0.1	13.1–25.0	11.1–24.0	0.8–0.1

Рис. 5. Основные абсолютные и относительные морфометрические параметры скелетов сферических радиолярий палеозоя (Афанасьева, 2000): D – диаметр внешней оболочки, dp – диаметр полигональный ячеек внешней оболочки, h – высота шипов, L – длина основных игл, l – длина второстепенных игл, tw – толщина апофизов внешней оболочки, wL – ширина основания основных игл, wl – ширина основания второстепенных игл.

тате наблюдений удалось установить фрагменты трех лучей спикулы (рис. 4, *б*: s) и проследить развитие двух основных игл (рис. 4, *б*: L), являющихся продолжением лучей внутренней спикулы.

Nestelliana glomerosa Afanasieva sp. nov.

Табл. I, фиг. 1–3

Polyentactinia polygonia Foreman, 1963: Gourmelon, 1987, табл. 10, фиг. 1, 5; Braun, Schmidt-Effing, 1988, рис. 23.

Tetragregnon quadrispinosa (Foreman, 1963): Afanasieva, Amon, 2011, табл. 26, фиг. 7; Афанасьева, Амон, 2012, табл. 29, фиг. 7; Афанасьева, 2020, табл. 43, фиг. 3; Afanasieva, 2020, табл. 36, фиг. 7.

Название вида от glomerosus *лат.* – клубкообразный (собравшийся в клубок).

Голотип – ПИН, № 5508/6916-09; Россия, Волго-Уральский бассейн, скв. Мелекесская-1, инт. 1881.7–1883.2 м, обр. 6916; нижний карбон, нижнетурнейский подъярус.

Описание (рис. 2, 4). Скелет субсферический, среднего размера (D = 118–171 мкм). Внутренняя полость скелета заполнена хаотичным переплетением относительно тонких стержневидных апофизов (tw = 3–5 мкм, D/tw = 31.5–39.3). Внешняя оболочка образована разрастанием уплощенных апофизов, формирующих очень большие (D/dp = 6.0–6.8) полигональные отверстия разного размера (от 18 до 25 мкм). Основные иглы удлиненно-конические, очень короткие (L/D = 0.1–0.3) и относительно толстые (L/wL = = 3.2–5.3). На узлах соединения апофизов формируются дополнительные удлиненно-конические иглы: короткие (D/l = 4.1–5.5) и относительно толстые (l/wl = 4.8–5.2). На поверхности апофизов внешней сферы развиты очень длинные конические шипики (D/h = 7.9–10.1).

Размеры в мкм и отношения[2] (рис. 5):

Экз. №	D	dp	tw	L	wL	l	wl	h
5508/6916-09 (голотип)	171	25	5	37	7	31	6	17
5312/15951	126	21	4	16	5	–	–	–
5312/15721	118	18	3	32	8	29	6	15

Экз. №	D/tw	D/dp	D/l	D/h	L/D	L/wL	l/wl	dp/tw
5508/6916-09 (голотип)	34.2	6.8	5.5	10.1	0.2	5.3	5.2	5.0
5312/15951	31.5	6.0	–	–	0.1	3.2	–	5.8
5312/15721	39.3	6.6	4.1	7.9	0.3	4.0	4.8	6.0

Сравнение. От вида N. grassiclatrata sp. nov., характеризующегося короткими основными иглами и хаотичным переплетением очень толстых апофизов, окаймляющих очень большие полигональные отверстия (от 26 до 34 мкм), вид N. glomerosa sp. nov. отличается развитием очень коротких основных игл и очень тонких апофизов, формирующих полигональные отверстия меньшего размера (от 18 до 25 мкм).

Материал. Шесть скелетов: один экз. из типового местонахождения; два экз. из верхнефаменских отложений на р. Пальник-Ю Полярного Урала России; два экз. из среднего–начала верхнего турне гор Монтань-Нуар Франции; один экз. из нижнего визе Франкенвальда Германии.

[2] Статистический анализ абсолютных и относительных значений параметров скелетов радиолярий палеозоя показал устойчивую закономерность изменения размеров скелета, его частей и их соотношений. Наличие таких устойчивых зависимостей позволяет формализовать процесс классификации данных и оперировать при описании видов понятиями “очень большой”, “большой”, “маленький” или “очень маленький”, которым отвечают определенные ранжированные количественные величины (Афанасьева, 2000).

Nestelliana grassiclatrata Afanasieva sp. nov.

Табл. I, фиг. 4, 5

Название вида от grassus *лат.* – толстый и clatratus *лат.* – решетчатый.

Голотип – ПИН, № 5508/6916-07; Россия, Волго-Уральский бассейн, скв. Мелекесская-1, инт. 1881.7–1883.2 м, обр. 6916; нижний карбон, нижнетурнейский подъярус.

Описание. Скелет субсферический, большой (D = 138–162 мкм). Внутренняя полость скелета заполнена хаотичным переплетением очень толстых стержневидных апофизов (tw = 8–10 мкм, D/tw = 16.2–17.3). Внешняя оболочка образована разрастанием уплощенных апофизов, формирующих очень большие (D/dp = 4.8–5.3) полигональные отверстия разного размера (от 26 до 34 мкм). Основные иглы удлиненно-конические, короткие (L/D = 0.4) и относительно толстые (L/wL = 4.8). На узлах соединения апофизов формируются дополнительные удлиненно-конические иглы: короткие (D/l = 3.9–5.8) и очень толстые (l/wl = 3.0–3.8). На поверхности апофизов внешней сферы развиты очень длинные конические шипики (D/h = 12.6–18).

Размеры в мкм и отношения (рис. 5):

Экз. №	D	dp	tw	L	wL	l	wl	h
5508/6916-07 (голотип)	162	34	10	58	12	42	11	9
5312/15818	138	26	8	–	12	24	8	11

Экз. №	D/tw	D/dp	D/l	D/h	L/D	L/wL	l/wl	dp/tw
5508/6916-07 (голотип)	16.2	4.8	3.9	18.0	0.4	4.8	3.8	3.4
5312/15812	17.3	5.3	5.8	12.6	–	–	3.0	3.3

Материал. Два экз. из типового местонахождения и из верхнефаменских отложений на р. Пальник-Ю Полярного Урала России.

* * *

Автор приносит свою искреннюю благодарность А.С. Алексееву, Г.П. Нестелль и В.С. Вишневской за ценные советы и конструктивные рекомендации; Л.И. Кононовой за консультации относительно возраста вмещающих пород; Л.И. Кононовой и В.М. Назаровой за предоставленный материал по радиоляриям; А.Ф. Банникову, Я.М. Кузьминой, М.А. Кнорре и А.В. Коромысловой за ценные советы и замечания при подготовке статьи к печати.

Исследование морфологии радиолярий проводилось на сканирующих электронных микроскопах CamScan и TESCAN на базе Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН). Коллекции радиолярий фаменского яруса верхнего девона № 5312 и турнейского яруса нижнего карбона № 5508 хранятся в ПИН РАН. Измерения элементов скелетов радиолярий и морфометрический анализ абсолютных и относительных значений параметров раковин радиолярий палеозоя проводились по стандартной методике (рис. 5) (Афанасьева, 2000).

Работа выполнена в рамках госзадания ПИН РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афанасьева М.С. Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научн. мир, 2000. 480 с.

Афанасьева М.С. Атлас радиолярий девона Северной Евразии. М.: РАН, 2020. 284 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 297).

Афанасьева М.С., Амон Э.О. Биостратиграфия и палеобиогеография радиолярий девона России. М.: ПИН РАН, 2012. 280 с.

Afanasieva M.S. Devonian Radiolarian Eco-Zones in the Northern Eurasia // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 9. P. 947–1093.

Afanasieva M.S., Amon E.O. Devonian radiolarians of Russia // Paleontol. J. 2011. V. 45. № 11. P. 1313–1532.

Braun A., Schmidt-Effing R. Radiolarienfaunen aus dem tiefen Vise (Unter Karbon) des Frankenwaldes (Bayern) // N. Jb. Paläontol. Mh. 1988. H. 11. S. 645–660.

Foreman H.P. Upper Devonian Radiolaria from the Huron Member of the Ohio Shale // Micropaleontol. 1963. V. 9. № 3. P. 267–304.

Gourmelon F. Les Radiolaires tournaisiens des nodules phosphatés de la Montagne Noire et des Pyrennées centrales // Biostratigraphie du Paléozoïque. 1987. V. 6. P. 1–217.

Vachard D., Izart A., Cózar P. Mississippian (middle Tournaisian–late Serpukhovian) lithostratigraphic and tectonosedimentary units of the southeastern Montagne Noire (Hérault, France) // Géol. France. 2017. № 1. P. 47–88.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1–3. Nestelliana glomerosa sp. nov.: 1 – голотип ПИН, № 5508/6916-09: 1а – штрих = 53 мкм, 1б – штрих = 23 мкм, 1в – штрих = 20 мкм; 2 – экз. ПИН, № 5312/15951, штрих = 36 мкм; 3 – экз. ПИН, № 5312/15721: 3а – штрих = 40 мкм, 3б – штрих = 15 мкм.

Фиг. 4, 5. Nestelliana grassiclatrata sp. nov.: 4 – экз. ПИН, № 5312/15818, штрих = 46 мкм; 5 – голотип ПИН, № 5508/6916-07: 5а – штрих = 20 мкм, 5б – штрих = 59 мкм, 5в – штрих = 15 мкм.

Нижний карбон, нижнетурнейский подъярус; Россия, Волго-Уральский бассейн, скв. Мелекесская-1, инт. 1881.7–1883.2 м, обр. 6916 (фиг. 1, 5). Верхний девон, нижнефаменский подъярус; Россия, Полярный Урал, р. Пальник-Ю (фиг. 2–4).

New Radiolarian Genus *Nestelliana* gen. nov. and New Species of Late Devonian from the Polar Urals and of Early Carboniferous from the Volga-Ural Basin of Russia

M. S. Afanasieva

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

The new radiolarian genus *Nestelliana* gen. nov. and two new species: *N. glomerosa* sp. nov. and *N. grassiclatrata* sp. nov., are described from the deposits of the Lower Carboniferous, Lower Tournasian from the Volga-Ural Basin and the Upper Devonian, Lower Famennian from the of the Polar Urals of Russia.

Keywords: Radiolaria, new genus and species, Lower Famennian, Lower Tournasian, Polar Urals, Volga-Ural Basin, Russia

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, № 1, с. 27–38

УДК 564.1:551.781(477)

РЕВИЗИЯ BATHYTORMUS (CRASSATELLIDAE, BIVALVIA) СРЕДНЕГО ЭОЦЕНА КРИВОГО РОГА (УКРАИНА)

© 2022 г. А. А. Березовский*

Криворожский национальный университет, Кривой Рог, 50027 Украина

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

Поступила в редакцию 03.05.2021 г.
После доработки 31.05.2021 г.
Принята к публикации 31.05.2021 г.

Приводятся результаты ревизии видов Crassatella (Bathytormus) из среднеэоценовых отложений, вскрытых карьерами Ингулецкого горно-обогатительного комбината и Визирка 1 (г. Кривой Рог). Род Bathytormus переведен в ранг подрода. Из состава вида, описанного ранее как Bathytormus cipitis cipitis (Berezovsky, 1998), выделены в новый вид Crassatella (Bathytormus) ignava формы, обладающие на макушечной области валикообразными ребрами. Название C. (B.) cipita оставлено за створками, у которых верхняя часть покрыта расставленными пластинчатыми ребрами. В связи с изменениями объема и диагностических признаков последнего вида и типового подвида приведены их переописания.

Ключевые слова: моллюски, двустворки, палеоген, Украина

DOI: 10.31857/S0031031X22010032

В западном борту карьера Ингулецкого горно-обогатительного комбината (ИнГОКа), расположенного вблизи южной окраины г. Кривой Рог, вскрыта тридцатиметровая толща среднеэоценовых отложений, некоторые слои которой содержат многочисленные створки двустворчатых моллюсков хорошей сохранности (рис. 1).

По количеству обнаруженных видов данное местонахождение находится на первом месте среди всех местонахождений среднеэоценовых моллюсков территории Украины. На сегодня отсюда извлечены створки 160 видов бивальвий (Березовский, 2010).

Одной из особенностей этого местонахождения ископаемой фауны является присутствие большого количества створок новых видов моллюсков. Уже были опубликованы описания новых видов Lithophaga (Білокрыс и др., 1991), Eufistulana и Clavagella (Белокрыс, 1991а), Gastrochaena (Белокрыс, 1991б), Aspidopholas (Белокрыс, 1992), Coralliophaga (Березовский, 1994а), Trigonodesma (Березовский, 1997а), Barbatia (Березовский, 1997б, 2002б), Cardita, Glans, Loxocardium и Nemocardium (Березовский, 1998а), Crassatella (Березовский, 1998б, 2004, 2018б), Chama (Березовский, 2000, 2002а), Pitar и Callista (Березовский, 2005), Miocardiopsis (Березовский, 2007а), Vulsella (Березовский, 2007б), Circe (Березовский, 2008), Acar (Березовский, 2014), Crassatina (Березовский, 2018а). Здесь же обнаружены и представители нескольких новых родов бивальвий (Березовский, 2015).

Среди Crassatellidae из эоценовых отложений карьера ИнГОКа в 1998 г. был описан новый вид Bathytormus cipitis и два его подвида, B. cipitis cipitis и B. cipitis curtus (Березовский, 1998б), а в 2004 г. было опубликовано описание еще одного нового подвида Bathytormus под названием Crassatella (Bathytormus) lamellosa remissa (Березовский, 2004).

Особенностью материала по Bathytormus из среднеэоценовых пород карьера ИнГОКа является наличие в коллекции большого числа целых створок (свыше 700). Часть из них, в основном те, которые извлечены из зеленовато-серых песков кровли малиновской свиты (рис. 1), обладают в той или иной степени потертой наружной поверхностью; непотертые экземпляры встречаются редко. Вместе с тем, большинство створок, извлеченных из серовато-зеленых алевритовых глин подошвы староингулецкой свиты (рис. 1), имеют очень хорошую сохранность, позволяющую судить о весьма нежных элементах их скульптуры.

Наибольшее скопление створок Bathytormus в карьере ИнГОКа характерно для пород кровли малиновской свиты и осадков подошвы староингулецкой свиты. На остальных стратиграфических уровнях моллюски встречаются значительно реже и, как правило, имеют худшую сохранность.

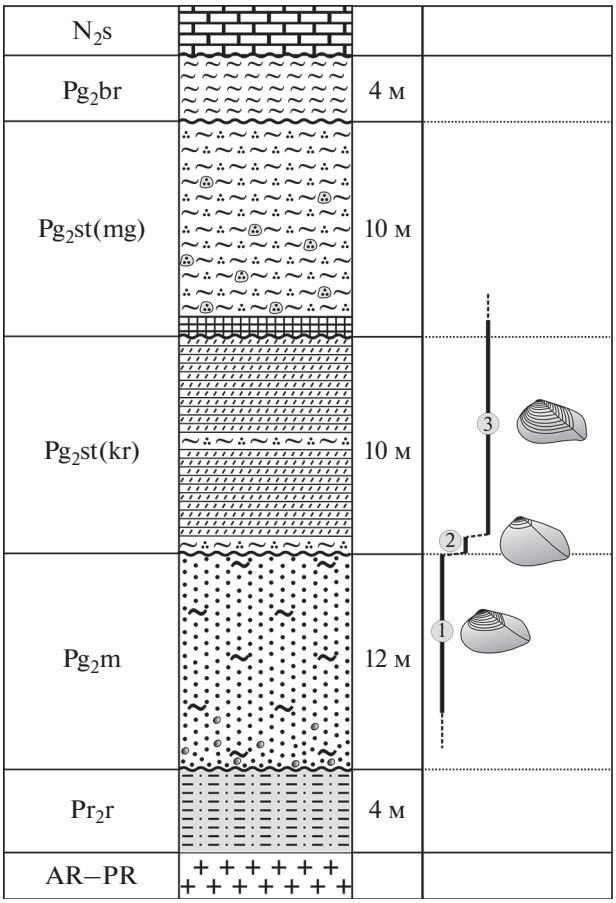

Рис. 1. Геологический разрез западного борта карьера Ингулецкого ГОКа и возрастное распространение подвидов Crassatella (Bathytormus) cipita cipita (Berezovsky). Символами обозначены: AR–PR – архейские и протерозойские магматические и метаморфические породы, Pg_2r – углистая глинисто-песчаная толща среднеэоценовой рахмановской свиты, Pg_2m – толща глинистых песков среднеэоценовой малиновской свиты, $Pg_2st(kr)$ – толща глинисто-алевритовой породы с многочисленными окремненными желваками среднеэоценовых кряжевских слоев староингулецкой свиты, $Pg_2st(mg)$ – толща алевритово-глинистой породы со слоями кремнистых алевролитов (в подошве) среднеэоценовых могилевских слоев староингулецкой свиты, Pg_3br – толща глин со слоями и желваками марганцевой руды нижнеолигоценовой борисфенской свиты, N_2s –неогеновые карбонатные породы сарматского региояруса. Вертикальными пронумерованными линиями показано распространение в разрезе подвидов C. (B.) cipita: 1 – C. (B.) cipita cipita, 2 – C. (B.) cipita curta, 3 – C. (B.) cipita remissa. Справа от литологической колонки указана мощность осадочных палеогеновых толщ.

Среднеэоценовые слои с тем же среднеэоценовым комплексом фауны вскрыты также и в северном борту затопленного карьера Визирка 1, который расположен примерно в 2 км севернее карьера ИнГОКа. Число обнаруженных экземпляров бивальвий из данного местонахождения заметно меньше, но все найденые здесь Bathytormus имеют идеальную сохранность.

Историю изучения Bathytormus из среднеэоценовых отложений Кривого Рога и его окрестностей можно трактовать следующим образом.

Впервые несколько десятков створок Bathytormus отличной сохранности были обнаружены Л.С. Белокрысом в алеврито-глинистой породе карьера Визирка 1. Д.Е. Макаренко отнес их к виду Crassatella lamellosa Lamarck (Макаренко, Белокрыс, 1985).

При первичной диагностике (в 1987–1994 гг.) все Bathytormus из эоценовых пород карьера ИнГОКа также были отнесены к виду Crassatella lamellosa. Этот факт нашел свое отражение в тексте диссертации А.А. Березовского (1994б). В данной работе было отмечено, что от типичных C. lamellosa из лютетских пород Парижского бассейна обнаруженные створки отличаются отсутствием концентрических ребер в нижней половине взрослых створок. Этот факт объяснялся изменчивостью скульптуры или потертостью материала. Было также подмечено, что створки из песков кровли малиновской свиты (рис. 1) карьера ИнГОКа, в своем большинстве, по очертанию отличаются от створок, встречающихся в вышележащем слое алевритовых глин подошвы староингулецкой свиты (рис. 1). Причем, в выборке из слоя песка попадаются редкие створки, не отличимые по контуру от большинства створок, встречающихся в алевритовых глинах. И наоборот, в слое алевритовых глин имеются редкие экземпляры, по контуру идентичные большинству экземпляров из слоя песка. На основании данных фактов был сделан вывод о принадлежности створок из песка и створок из алевритовых глин к одному виду.

Немного позднее, после изучения характера потертости створок и обнаружения редких непотертых экземпляров был сделан вывод о том, что все обсуждаемые створки Crassatella из карьера ИнГОКа всегда в своей нижней части имеют участок наружной поверхности без ребер, причем отсутствие ребер не связано с их потертостью. Кроме того, согласно трактовке родовой диагностики в справочнике “Treatise ...” (Newell, 1969), рассматриваемые створки были отнесены не к роду Crassatella, а к роду Bathytormus. По характеру скульптуры Bathytormus из карьера ИнГОКа был выделен в новый вид Bathytormus cipitis, состоящий из двух подвидов. К подвиду B. cipitis cipitis были причислены створки, встречающиеся в слое песка, а к подвиду B. cipitis curtus – обычно более укороченные экземпляры, характерные для слоя алевритовых глин (Березовский, 1998б).

В 2000–2004 гг. после изучения появившегося нового материала по Bathytormus и после анализа уже имеющегося, было отмечено, что створки Bathytormus из карьера ИнГОКа разделяются на две группы. К первой группе принадлежит большинство створок. Характерной их особенностью является скульптированная концентрическими ребрами макушечная область и безреберная оставшаяся часть наружной поверхности. Ко второй группе были отнесены редко встречающиеся экземпляры, у которых пластинчатыми ребрами была покрыта не только макушечная область, но и средняя часть наружной поверхности. Переходные экземпляры между первой и второй группами раковин обнаружены не были. За первой группой створок было сохранено название B. cipitis cipitis, а вторая была отнесена к новому подвиду B. lamellosa (B. lamellosa remissa) (Березовский, 2004).

После того, как в моей коллекции появились экземпляры типичных B. lamellosa из лютетских отложений Парижского бассейна, стало возможным их непосредственное сравнение со створками Bathytormus из эоценовых отложений Кривого Рога. После тщательного сравнительного анализа был сделан вывод о том, что раковины, отнесенные к B. lamellosa remissa, нельзя причислять к виду B. lamellosa. Кроме того, было замечено, что в слое среднеэоценового песка из карьера ИнГОКа выборка из экземпляров, имеющих концентрические ребра только на макушечной области (подвид B. cipitis cipitis), распадается на две группы. К первой группе принадлежат створки с пластинчатыми ребрами, а ко второй – створки с валикообразными ребрами. Данные факты заставили переизучить все имеющиеся створки Bathytormus из среднеэоценовых пород Кривого Рога и заново провести их идентификацию.

В результате переизучения были получены следующие результаты.

1. Род Bathytormus переведен в ранг подрода. Изменения рода существительного, принятого в качестве названия родового таксона, с мужского (Bathytormus) на женский (Crassatella), повлекло за собой согласование окончаний видовых названий.

Несмотря на то, что в американском справочнике по систематике бивальвий (Newell, 1969) и в российском справочнике по классификации двустворчатых моллюсков (Невесская и др., 2013) Bathytormus трактуется как отдельный род, в процессе изучения многочисленных (около 70) палеогеновых видов Crassatellidae, имеющихся в моей коллекции, было выяснено, что почти все указываемые родовые признаки Bathytormus коррелятивно зависят исключительно от очертания раковины.

Так, в качестве диагностических признаков рода Bathytormus в “Treatise ...” (Newell, 1969) указываются удлиненно-треугольная форма раковины, округленный передний край, зауженный задний, очень маленькие, слабо прозогирные макушки, пластинчатый передний латеральный зуб в правой створке, наклонные кардинальные зубы, сильно удаленные от макушки латеральные зубы, большие мускульные отпечатки, зазубренные края створок и сильно приближенный к краю кардинальной площадки нижний край ямки для внутренней связки. Последний признак, по мнению автора рода Р. Стюарта, является основополагающим при выделении рода Bathytormus (Stewart, 1930).

Изучение различных палеогеновых видов Crassatellidae и их изменчивости показало, что перечисленные выше признаки явно недостаточны для обособления Bathytormus в отдельный род. Только удлиненная, узкая форма створок Bathytormus отчетливо отличает их от створок рода Crassatella. Обособление видов, выделяющихся только своим очертанием раковин, в отдельный род, на мой взгляд, неправильно. К подобному выводу пришли также М. Гилберт и Л. Ван де Пул (Gilbert, Van de Poel, 1970) после изучения различных представителей крассателл из коллекции Королевского ин-та естественных наук Бельгии (Брюссель). Поэтому, опираясь на вышесказанное, в данной статье Bathytormus выделяются в качестве подрода рода Crassatella. Отмечу также, что подробный анализ диагностических признаков Bathytormus и доказательства их зависимости от формы раковины приведены в работе, посвященной описанию Crassatellidae из верхнеэоценовых пород г. Днепра (Березовский, 2018б).

2. Из выборки створок, ранее идентифицировавшихся как Bathytormus cipitis cipitis (Березовский, 1998б), обособлены в новый вид экземпляры, обладающие на макушечной области валикообразными ребрами. Этот вид получил название Crassatella (Bathytormus) ignava sp. nov. Название C. cipitis cipitis оставлено за створками, у которых верхняя часть покрыта расставленными пластинчатыми ребрами.

3. Подвид Crassatella (Bathytormus) lamellosa remissa (Березовский, 2004) переведен в другой вид – C. (B.) cipita в качестве подвида C. (B.) cipita remissa. Выяснено, что экземпляр, который был принят в качестве голотипа подвида B. cipitis remissus, происходит не из песков кровли малиновской свиты, а из толщи алеврито-глинистой породы староингулецкой свиты, залегающей выше (рис. 1). Остальные экземпляры, изображенные в

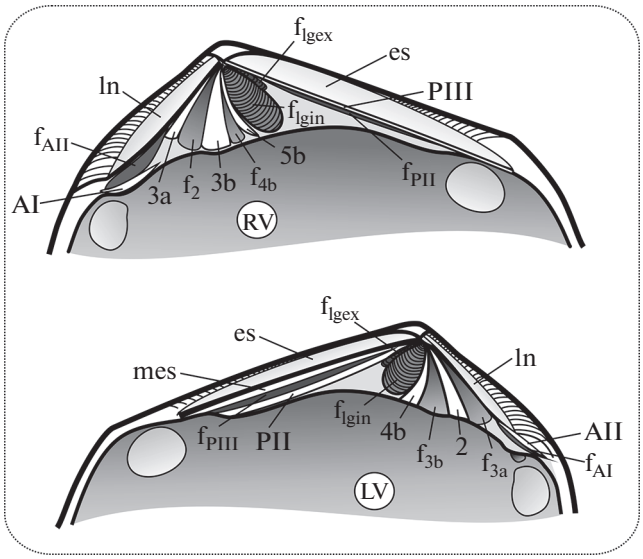

Рис. 2. Строение замочного аппарата представителей Crassatella (Bathytormus). Символами обозначены: RV – правая створка; LV – левая створка; 2, 3a, 3b, 4b, 5b – кардинальные зубы; AI, AII, PII, PIII – латеральные зубы; f_2 – ямка для зуба 2, f_{3a} – ямка для зуба 3a, f_{3b} – ямка для зуба 3b, f_{4b} – ямка для зуба 4b, f_{5b} – ямка для зуба 5b, f_{AI} – ямка для зуба AI, f_{AII} – ямка для зуба AII, f_{PII} – ямка для зуба PII, f_{PIII} – ямка для зуба PIII, f_{lgin} – ямка для внутреннего лигамента, f_{lgex} – ямка для внутренней части наружной связки; mes – смычной край щитка левой створки; es – щиток; ln – лунула.

статье Березовского (2004, рис. 9–12) под названием C. (Bathytormus) lamellosa remissa, отнесены к C. (Bathytormus) cipita cipita.

4. Небольшие, полностью ребристые створки из среднеэоценовых отложений карьера Визирка 1, ранее идентифицированные Д.Е. Макаренко и Л.С. Белокрысом как Crassatella lamellosa, отнесены к молодым экземплярам C. (B.) cipita remissa.

5. Экз. № Bv-187/146, изображенный в статье Березовского (1998б, табл. I, фиг. 10) под названием Bathytormus cipitis cipitis, был принят в качестве голотипа C. (Bathytormus) cipita remissa под номером И-64/01 (Березовский, 2004).

Стратиграфические уровни распространения подвидов C. (Bathytormus) cipita показаны на рис. 1.

Ниже приводится описание нового вида C. (Bathytormus) ignava sp. nov. В связи с тем, что из выборки, ранее полностью относимой к C. (Bathytormus) cipita cipita, большая часть экземпляров была обособлена в новый вид C. (Bathytormus) ignava, ниже приводится также и уточненное описание вида C. cipita и его подвида C. cipita cipita.

Строение геологического разреза участка западного борта карьера ИнГОКа, откуда были извлечены рассматриваемые ниже створки Crassatella, показано на рис. 1. Строение геологического разреза палеогеновых отложений карьера Визирка 1 приведено в работе Макаренко и Белокрыса (1985).

Рис. 3. Юная левая створка Crassatella (Bathytormus) ignava sp. nov., экз. ГМ КНУ, И–401/500 высотой 6.3 мм снаружи, обладающая утолщенными (шириной до 0.3 мм) концентрическими ребрами, ×5; г. Кривой Рог, карьер ИнГОКа; средний эоцен, пески малиновской свиты.

СЕМЕЙСТВО CRASSATELLIDAE FERUSSAC, 1822

Род Crassatella Lamarck, 1799

Подрод Bathytormus Stewart, 1930

Crassatella (Bathytormus) ignava Berezovsky, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1–5 (см. вклейку)

Название вида от ignavus *лат.* – вялый, безжизненный.

Голотип – геологический музей Криворожского национального университета (ГМ КНУ), № И-401/430, левая створка; Украина, окрестности г. Кривой Рог (карьер ИнГОКа); средний эоцен.

Описание (рис. 3). Раковины длиной до 32 мм, умеренновыпуклые, со слабовыступающими макушками, сильно смещенными к переднему краю. С ростом очертание створок меняется от укороченного, округленно-прямоугольного у юных, до удлиненного, округленно-трапециевидного у взрослых экземпляров. Апикальный угол у створок длиной 24–31 мм колеблется от 126° до 135°. Передняя часть створок округлена и оттянута или исключительно вперед, или вперед и немного вниз. Задняя часть – усеченная, оттянута исключительно назад. Передний и нижние края дугообразные. Задний край, а также передняя и задняя ветви кардинального края прямые. Передняя ветвь кардинального края у кончика макушки может иметь более или менее отчетливый прогиб вовнутрь. Переднее и центральные поля створки выпуклые, заднее поле – плоское или слабо вогнутое. Заднее поле отделено от центрального низким, дугообразно прогнутым в сторону переднего края перегибом. Этот перегиб в своей верхней половине отчетливый, угловатый, а в нижней – сглаженный, округленный. При-

мерно посередине заднего поля у некоторых экземпляров имеется очень тонкая (около 0.15 мм), слабо углубленная радиальная бороздка, которая становится видимой только после ориентации створки определенным образом относительно светового потока.

Скульптура наружной поверхности представлена на переднем поле и на передней половине центрального поля низкими, сближенными, тонкими, валикообразными концентрическими ребрами; на задней половине центрального поля – низкими, сближенными, тонкими лентовидными концентрическими ребрами; на заднем поле – тонкими, очень низкими, сильно расставленными, отчетливыми нитевидными концентрическими ребрышками, в промежутках которых находятся более низкие и более тонкие, сильно сближенные концентрические струйки. Макушечная область покрыта достаточно расставленными тонкими валикообразными ребрышками (рис. 3).

Первое ребро появляется на расстоянии около 0.05 мм от кончика макушки. Первые два ребра неотчетливые, прерывистые, чрезвычайно тонкие (около 0.01–0.02 мм толщиной) и низкие, сильно сближенные, нитевидного облика. Нижележащие ребра отличаются от первичных своей заметно большей высотой и толщиной, которые придают им валикообразный облик. Ребра постепенно удаляются друг от друга по направлению к нижнему краю. На юных створках высотой около 2.5 мм наружная поверхность несет 12 ребер. На заднем перегибе расстояние между вершинами третьего и четвертого ребер равно 0.15 мм, расстояние между вершинами одиннадцатого и двенадцатого ребер составляет уже 0.4 мм. Ребра на заднем поле подобных юных створок немного более тонкие и немного более низкие, чем на остальной наружной поверхности.

На центральном поле более крупных экземпляров, ниже 12-го ребра, в интеркостальных промежутках появляются более тонкие и более низкие промежуточные концентрические ребра морщинистого облика. На удалении примерно 6–7 мм от макушки главные и промежуточные ребра сравниваются между собой как по размеру, так и по облику. В результате нижняя часть центрального поля взрослых створок может нести низкие, тонкие (0.3–0.5 мм), валикообразные ребрышки, имеющие ширину интеркостальных промежутков 0.3–0.5 мм. Облик ребер этой нижней части раковины нестабильный. Здесь среди сравнительно толстых ребер (шириной около 0.5 мм) может находиться одно или два более тонких (0.2–0.3 мм толщиной) ребрышка или, наоборот, среди тонких ребрышек может присутствовать одно или два более толстых ребра. Иногда этот участок наружной поверхности несет регулярно расставленные валикообразные ребра одной толщины, а иногда поверхность покрыта нерегулярными, неравномерно расставленными валикообразными ребрами различной толщины. Часто среди ребристой поверхности находятся участки, покрытые только струйками нарастания. Встречаются также створки, у которых на центральном поле после валикообразных макушечных ребер вся оставшаяся наружная поверхность покрыта только нерегулярными, тонкими, сильно сближенными чрезвычайно низкими концентрическими струйками.

Заднее поле с сильно расставленными, очень низкими и тонкими (толщиной около 0.1 мм) концентрическими ребрышками нитевидного облика. Ширина интеркостальных промежутков этих ребер постепенно увеличивается к нижнему краю. На заднем поле у заднего перегиба ширина интеркостальных промежутков на удалении 15 мм от макушки равна около 2 мм. В нижней части заднего поля взрослых створок подобные ребрышки обычно отсутствуют. Здесь поверхность покрыта только нерегулярными, почти вплотную поставленными, очень тонкими (менее 0.05 мм толщиной), нитевидными концентрическими струйками.

Кроме концентрической скульптуры, наружная поверхность створок несет еще и тончайшие, сильно сближенные, очень низкие радиальные струйки. Ширина радиальных струек и их интеркостальных промежутков достигает 0.1 мм.

Строение замочного аппарата типичное для представителей Bathytormus (рис. 2). В правой створке имеются три кардинальных и два латеральных зуба. Средний зуб 3b клиновидный, мощный, высокий. Зубы 3a и 5b пластинчатые, тонкие, низкие. Передний латеральный зуб AI валикообразный, низкий, обособленный, удлиненный. Задний латеральный зуб PIII очень длинный, проходит посередине смычной кромки щитка, придавая ей заостренный облик. В левой створке присутствуют два кардинальных и два латеральных зуба. Кардинальные зубы примерно одинаковы, они клиновидные, высокие. Передний кардинальный зуб немного толще заднего. Латеральный зуб AI валикообразный, тонкий и низкий, проходит посередине смычной грани лунулы. Зуб PII валикообразный, утолщенный, низкий и длинный.

Мускульные отпечатки отчетливые, примерно одинаковые по размеру. Передний отпечаток субовальный, задний – почти круглый, усечен со стороны макушки. Под передней ветвью кардинального края находится маленький, сильно углубленный округлый отпечаток ножного мускула. Мантийная линия достаточно сильно удалена от нижнего края. Изнутри нижний край имеет неотчетливую мелкую зазубренность, которая часто отсутствует на его передней половине. Остальные края гладкие, без зубцов.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Вп	ДЗ	АУ	СУ	СВ	СР
И-401/430	29.5	17.7	5.7	20.8	133°	0.60	0.32	0.71
И-401/23	23.3	15.5	4.7	17.2	130°	0.67	0.30	0.74
И-401/424	22.6	14.0	4.5	15.0	132°	0.62	0.32	0.66
И-401/37	19.8	13.1	3.7	12.9	131°	0.66	0.28	0.65

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

Возрастные изменения. Юные створки будут всегда заметно менее удлиненные, чем взрослые экземпляры (рис. 3). Так, у створок длиной 9 мм средняя степень удлиненности равна 0.77, в то время как у створок длиной 29 мм средняя степень удлиненности равна 0.62.

Замечено колебание толщины макушечных ребер у юных, длиной 5–7 мм экземпляров. На одних створках подобного размера толщина ребер достигает 0.3 мм (рис. 3), а на других – только 0.15 мм.

Изменчивость. Взрослые экземпляры характеризуются достаточно стабильным контуром раковины, но по скульптуре центрального поля выделяются два крайних типа створок, между которыми существуют постепенные переходы:

– с ребристой макушечной областью (высотой 4–5 мм) и с почти гладкой остальной частью наружной поверхности, на которой присутствуют только струйки и бороздки нарастания;

– с наружной поверхностью, полностью покрытой концентрической скульптурой; причем верхняя часть подобных раковин несет регулярные валикообразные ребра, а нижняя часть – нерегулярные морщинистые.

Нижний край раковин может быть как слабо-, так и сильновыпуклым. Задняя ветвь кардинального края прямая или вогнутая. Передняя ветвь кардинального края у макушки прямая или имеет участок, немного прогнутый вовнутрь. Задний край обычно прямой, но у некоторых экземпляров он слабо дуговидный, выпуклый наружу.

Сравнение. Новый вид отличается от совместно с ним встречающегося C. (B.) cipita (Berezovsky) скульптурой наружной поверхности. У него макушечная область покрыта валикообразными, а не пластинчатыми концентрическими ребрами. Кроме того, у C. (B.) ignava передний край изнутри гладкий, а у C. (B.) cipita зазубренный. Очертание створок у C. (B.) cipita и C. (B.) ignava может быть одинаковым, но у C. (B.) ignava обычно задняя часть створки более удлиненная и не имеет участка у заднего перегиба, прогнутого вовнутрь.

Хорошо отличаются друг от друга по скульптуре и юные створки этих видов. На макушечной области у C. (B.) ignava ребра всегда нитевидного, а не пластинчатого облика, интеркостальные промежутки всегда имеют заметно меньшую ширину (см. рис. 3 и фиг. 8, 9, 10 в табл. II). Так, на створках высотой около 7 мм у C. (B.) ignava может насчитываться около 26 валикообразных ребер, в то время как на наружной поверхности створок C. (B.) cipita подобного размера будет присутствовать только около 14 пластинчатых ребер.

От всех остальных представителей Bathytormus C. (B.) ignava sp. nov. отличается скульптурой: тонкими, сравнительно расставленными, рельефными, валикообразными ребрами на макушечной области раковины, очень тонкими, сильно расставленными, очень низкими нитевидными ребрышками на заднем поле и неотчетливыми, нерегулярными, достаточно сближенными валикообразными или морщинистыми ребрами (которые часто отсутствуют) на нижней части центрального поля.

Замечание. Створки этого вида обособлены из выборки, которая ранее полностью относилась к Bathytormus cipitis cipitis (Березовский, 1998б).

Распространение. Средний эоцен Южной Украины, малиновская свита.

Материал. 450 целых створок.

Crassatella (Bathytormus) cipita (Berezovsky, 1998)

Табл. II, фиг. 6–11; табл. III, фиг. 1–13 (см. вклейку)

Bathytormus cipitis: Березовский, 1998б, с. 17, табл. I, фиг. 4–11.

Голотип – ГМ КНУ, № Bv–187/24, левая створка; Украина, окрестности г. Кривой Рог (карьер ИнГОКа); средний эоцен.

Описание (рис. 4, *а*, *б*; 5–7). Раковины длиной до 29 мм, удлиненные, субтрапециевидные, со слабо выступающими макушками, сильно смещенными к переднему краю, умеренно выпуклые. Задний перегиб низкий, но отчетливый, с угловатой вершиной на всем своем протяжении. Апикальный угол у створок длиной 24–29 мм колеблется от 112° до 132°. Передняя часть створок округленная, задняя часть – усеченная. Нижний край может быть как идеально дугообразным, так и иметь слабый прогиб вовнутрь перед задним перегибом. Задний край прямой или слабовыпуклый. Переднее и центральное поля створки выпуклые, заднее поле – плоское или слабовогнутое.

Верхняя часть взрослой раковины покрыта сравнительно широко расставленными, низкими, пластинчатыми концентрическими ребрами. Высота поверхности, покрытой пластинчатыми ребрами, колеблется от 7 до 14 мм. Расстояние меж-

ду ребрами постепенно увеличивается по направлению к нижнему краю и достигает 2.0–2.5 мм. На одном этапе роста наиболее широко ребра расставлены на вершине заднего перегиба.

Нижняя часть наружной поверхности раковины может быть или идеально гладкой, или с линиями нарастания, или с нерегулярными, слабыми концентрическими морщинами.

Между скульптурой верхней и нижней частей раковины существует узкая переходная зона, занятая одним или двумя ребрами переходного, пластинчато-морщинистого облика.

Кроме описанной выше скульптуры, наружная поверхность створок покрыта еще и тончайшими, сильно сближенными, очень низкими радиальными струйками, которые, в свою очередь, пересекаются еще более тонкими и еще более сближенными концентрическими струйками. Ширина радиальных струек и их интеркостальных промежутков достигает 0.1 мм.

Строение замочного аппарата типичное для представителей Bathytormus (рис. 2). В правой створке имеются три кардинальных и два латеральных зуба. Средний зуб 3b клиновидный, мощный, высокий. Зубы 3a и 5b пластинчатые, тонкие, низкие. Передний латеральный зуб AI валикообразный, низкий, обособленный, удлиненный. Задний латеральный зуб PIII очень длинный, проходит посередине смычной кромки щитка, придавая ей заостренный облик. В левой створке присутствуют два кардинальных и два латеральных зуба. Кардинальные зубы примерно одинаковые по размеру, они клиновидные, высокие. Передний кардинальный зуб немного толще заднего. Латеральный зуб AI валикообразный, тонкий и низкий, проходит посередине смычной грани лунулы. Зуб PII валикообразный, утолщенный, низкий и длинный.

Мускульные отпечатки отчетливые, примерно одинаковые по размеру, достигают 4.5 мм в высоту. Передний отпечаток субовальный, имеет вогнутый дугообразный задний край и выпуклый дугообразный передний край. Задний отпечаток округлый, усечен со стороны макушки. Под передней ветвью кардинального края находится маленький, сильно углубленный округлый отпечаток ножного мускула. Мантийная линия отчетливая, заметно удалена от нижнего края. Изнутри нижний и передний края мелкозазубренные, задний край гладкий.

С о с т а в. Три временных подвида: Crassatella (Bathytormus) cipita cipita (Berezovsky) (табл. II, фиг. 6–11), C. (B.) cipita curta (Berezovsky) (табл. III, фиг. 1–8) и C. (B.) cipita remissa Berezovsky (табл. III, фиг. 9–13). Отличие створок различных подвидов C. (B.) cipita отчетливо наблюдается на взрослых экземплярах. Молодые экземпляры этих подвидов могут быть идентичны, но в выборке, в общем, будут отличаться друг от друга, как по контуру, так и по площади, занятой ребрами.

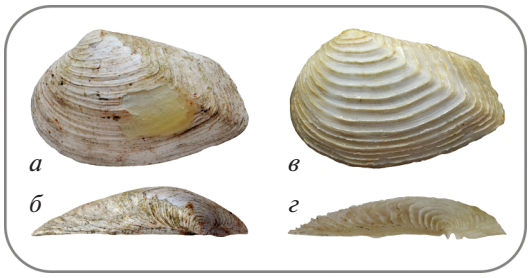

Рис. 4. Очертание и выпуклость левых створок длиной 29 мм Crassatella (Bathytormus) cipita cipita (Berezovsky) и C. (B.) lamellosa Lamarck, ×1: *а*, *б* – C. (B.) cipita cipita, экз. ГМ КНУ, Bv–187/24: *а* – снаружи, *б* – со стороны макушки; *в*, *г* – C. (B.) lamellosa, экз. ГМ КНУ, PB–10/01: *в* – снаружи, *г* – со стороны макушки.

С р а в н е н и е. Вид хорошо отличается от всех других представителей Bathytormus своей оригинальной скульптурой: наличием у взрослых створок в верхней части пластинчатых концентрических ребер, а в нижней части – нерегулярных, сближенных морщин или только линий нарастания.

От C. (B.) lamellosa Lamarck, встречающегося в среднеэоценовых отложениях Европы, данный таксон отличается отсутствием концентрических ребер на нижней части у экземпляров высотой свыше 14 мм, и заметно большей выпуклостью (рис. 4). У створок высотой 18–19 мм выпуклость равна: у C. (B.) cipita около 6 мм, у C. (B.) lamellosa – 4.5–4.7 мм. Кроме этого, C. (B.) cipita отличается также большим наклоном вершин ребер к наружной поверхности, более толстыми, более расставленными радиальными струйками микроскульптуры и постоянным присутствием в интеркостальных промежутках пластинчатых ребер более тонких и низких, нерегулярных, морщинистых концентрических ребрышек. У C. (B.) lamellosa подобные вторичные ребра всегда отсутствуют.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний эоцен Южной Украины, малиновская и староингулецкая свиты.

М а т е р и а л. Около 300 целых створок.

Crassatella (Bathytormus) cipita cipita (Berezovsky, 1998)

Табл. II, фиг. 6–11

Bathytormus cipitis cipitis: Березовский, 1998б, с. 18, табл. I, фиг. 9, 11, non фиг. 10.

Г о л о т и п – ГМ КНУ, № Bv–187/24, левая створка; Украина, окрестности г. Кривой Рог (карьер ИнГОКа); средний эоцен.

О п и с а н и е (рис. 4, *а*, *б*; 5, *а*; 6; 7). Раковины длиной до 29 мм, но почти все обнаруженные

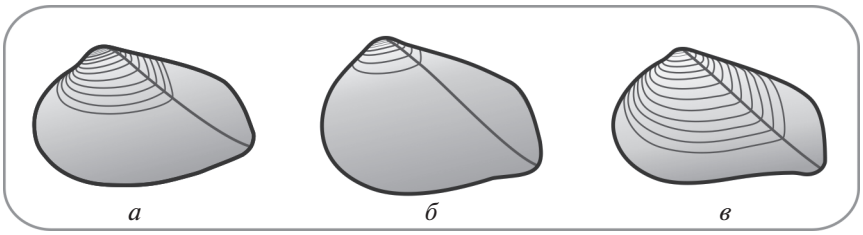

Рис. 5. Очертание и величина площади, занятой пластинчатыми ребрами у типичных взрослых створок различных подвидов Crassatella (Bathytormus) cipita (Berezovsky), ×1: *а* – C. (B.) cipita cipita, *б* – C. (B.) cipita curta, *в* – C. (B.) cipita remissa.

створки не превышают 23 мм, только голотип и еще один экземпляр имеют бóльшую длину. Обычно взрослые створки этого подвида обладают формой очертания, представленной на рис. 5, *а*. Апикальный угол у створок длиной 18–29 мм колеблется от 120° до 132°, среднее значение – 126°. Передняя часть створок в той или иной степени оттянута вперед и вниз, задняя усеченная часть оттянута обычно только назад, но иногда – назад и немного вниз. Нижний край или исключительно дугообразный, или иногда имеет очень слабый прогиб вовнутрь у заднего перегиба. Прямая передняя ветвь кардинального края обычно у кончика макушки имеет слабый прогиб вовнутрь. Задняя ветвь кардинального края прямая или дугообразно вогнутая. Задний перегиб слабо дугообразно прогнут в сторону переднего края. Примерно посередине заднего поля у многих экземпляров имеется очень тонкая (около 0.15 мм), слабо углубленная радиальная бороздка, которая становится видимой только после ориентации створки определенным образом относительно светового потока.

Скульптура наружной поверхности в верхней части раковины представлена регулярными, низкими, расставленными концентрическими ребрами, имеющими низкие, утолщенные, треугольные в поперечном сечении основания, и тонкие (толщиной до 0.15 мм), низкие, пластинчатые вершины. Склоны оснований ребер прямые. Нижние склоны немного более длинные и более полого наклоненные, чем верхние. В верхней части раковины ребра, переходя через задний перегиб, на заднем поле теряют свои возвышенные и утолщенные основания. В результате верхняя часть заднего поля покрыта только расставленными, очень низкими и очень тонкими (до 0.1 мм) концентрическими пластинами. От макушки до горизонтальной линии, удаленной от нее на расстояние около 9 мм, основания ребер постепенно увеличиваются как в высоту, так и в ширину, и достигают у заднего перегиба 1.1 мм в толщину. После этого этапа роста основания ребер начинают резко уменьшаться по высоте, вплоть до полного исчезновения в нижней части раковины. Число ребер центрального поля равно числу ребер заднего поля. Отчетливо скульптированная пластинчатыми ребрами поверхность центрального поля имеет высоту от 7 до 14 мм. Подсчитать точное число пластинчатых ребер не представляется возможным из-за потертости кончика макушки у всех имеющихся крупных экземпляров. Если не учитывать потертый кончик макушки

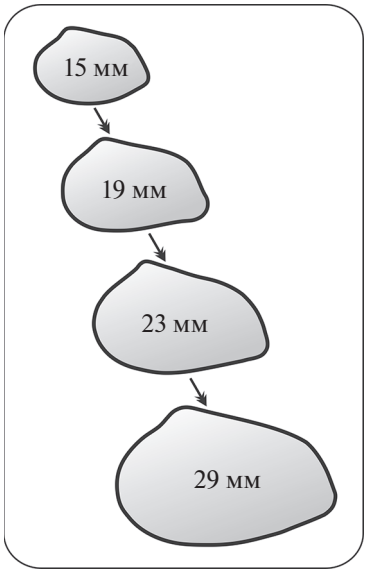

Рис. 6. Изменчивость контура раковины с ростом у Crassatella (Bathytormus) cipita cipita (Berezovsky). Изображены типичные очертания створок длиной 15, 19, 23 и 29 мм, ×1.

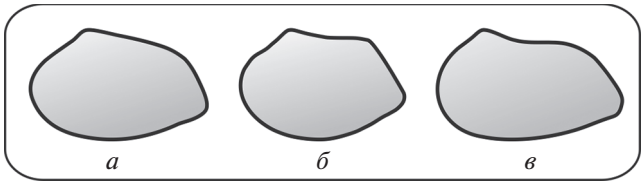

Рис. 7. Различные типы очертаний Crassatella (Bathytormus) cipita cipita (Berezovsky) у взрослых створок высотой около 15 мм, ×1: *а* – типичное очертание, *б* – укороченное очертание, *в* – удлиненное очертание.

высотой около 1 мм, то на створках высотой около 13 мм насчитываются 14–15 пластинчатых ребер. От макушки по направлению к нижнему краю ребра постепенно отодвигаются друг от друга. На самых крупных имеющихся створках расстояние между вершинами двух–трех самых нижних ребер на вершине заднего перегиба достигает 2.4 мм. На вершине заднего перегиба на участке высотой 5 мм, верхняя граница которого удалена от кончика макушки на расстояние 5 мм, умещаются четыре ребра. В интеркостальных промежутках ребер обычно располагаются одна–три более низких, нерегулярных нитевидных или валикообразных концентрических струек, толщиной до 0.3 мм.

В нижней части раковины центральное поле обычно покрыто нерегулярными, низкими, сближенными, неотчетливыми, часто рассеченными вдоль на две части концентрическими морщинами, которые наиболее ясно проявлены в нижней половине передней части центрального поля. Эти морщины могут быть как отчетливыми, так и едва заметными.

В нижней части заднего поля имеются только неровные, очень низкие и очень тонкие, сильно сближенные концентрические струйки нитевидного облика, толщина которых составляет около 0.05 мм. Ширина интеркостальных промежутков этих струек равна 0.3–0.4 мм. Изнутри нижний край створок мелко зазубрен.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Вп	ДЗ	АУ	СУ	СВ	СР
Bv-187/24	28.7	18.2	6.0	20.6	126°	0.63	0.32	0.71
И-131/38	23.2	14.5	4.1	15.4	132°	0.62	0.28	0.66
И-131/443	20.6	13.2	4.2	14.0	129°	0.64	0.32	0.68

Возрастные изменения. Створки высотой около 0.75 мм обладают почти правильным округленно-треугольным очертанием (их степень удлинения равна 0.88) и наружной поверхностью, покрытой четырьмя расставленными, очень рельефными ребрами, имеющими заостренную вершину. Эти створки слабовыпуклые, а их макушка почти центральная, на ее кончике различается гладкий, очень маленький (высотой около 0.1 мм) округленнно-треугольный продиссоконх. Задний перегиб низкий и плавный. У нижнего края продиссоконха находятся два очень низких, чрезвычайно тонких (около 0.01 мм), сильно сближенных (на расстояние около 0.01 мм), нитевидных концентрических ребрышка. Но иногда эти ребрышки отсутствуют. На удалении около 0.05 мм от нижнего нитевидного ребрышка располагается сравнительно высокое, очень рельефное первое пластинчатое концентрическое ребро. Расстояние между вершинами первого и второго пластинчатых ребер равно 0.1 мм. Расстояние между вторым и третьим ребром пластинчатой скульптуры колеблется от 0.10 до 0.15 мм, между третьим и четвертым ребром равно 0.20–0.25 мм.

У слабовыпуклых створок высотой 0.9–1.2 мм происходит постепенное оттягивание задней части назад и вниз. Они имеют резко несимметричное округленно треугольное очертание. В результате подобного развития створки высотой 1.5 мм приобретают укороченное округленно-прямоугольное очертание (передний, нижний и задний края дугообразные; передняя и задняя ветви кардинального края прямые). Их макушка не выступающая, резко смещена вперед, а наружная поверхность покрыта семью пластинчатыми ребрами.

Створки высотой 2.2–2.5 мм имеют уже отчетливо прямоугольное очертание (их степень удлинения равна 0.82–0.83) и выступающую макушечную область.

В общем, юные створки будут всегда заметно менее удлиненными, чем взрослые экземпляры (табл. II, фиг. 8, 9). Так, у створок длиной 7–8 мм обычно средняя степень удлиненности равна 0.84, в то время как у створок длиной 18–29 мм средняя степень удлиненности равна 0.63. Апикальный угол юных экземпляров будет заметно больший, а нижний край более выпуклый.

У многих экземпляров длиной 21–23 мм замечен прогиб вовнутрь задней части нижнего края, у меньших створок подобный прогиб обычно отсутствует. Изменение контура раковин с ростом у типичных C. cipita cipita показано на рис. 6.

Юные и взрослые экземпляры различаются и по степени выпуклости. Так, у створок высотой 6–7 мм средняя степень выпуклости равна 0.24, а у молодых и взрослых высотой 18–29 мм – 0.30.

У створок высотой около 6.5–7.0 мм расстояние между вершинами самых последних ребер равно около 1.1 мм. На створках подобного размера общее число пластинчатых ребер может достигать 14. В их интеркостальных промежутках находятся от одного до трех нитевидных, более тонких и низких промежуточных концентрических ребрышек. Участок макушечной области высотой около 1.5–2 мм за счет отчетливого рельефа ребер имеет ступенчатый поперечный профиль, ниже – сначала слабоволнистый, а затем – не волнистый, плавно выпуклый профиль.

Помимо ребер, почти вся наружная поверхность юных раковин покрыта еще и тончайшими (около 0.1 мм толщиной), сильно сближенными (на расстояние около 0.1 мм), регулярными, правильными радиальными струйками нитевидного облика. Подобная радиальная скульптура замечается уже на удалении около 0.15 мм от кончика макушки. Тончайшие, почти вплотную поставленные друг к другу концентрические струйки,

Таблица 1. Сравнение основных числовых характеристик C. (B.) cipita cipita и C. (B.) cipita curta

Характеристики	Подвид			
	C. (B.) cipita cipita		C. (B.) cipita curta	
	пределы	среднее	пределы	среднее
Степень удлиненности	0.59–0.68	0.63	0.63–0.78	0.69
Степень выпуклости	0.27–0.33	0.30	0.29–0.42	0.34
Степень равносторонности	0.63–0.89	0.71	0.63–0.83	0.70
Апикальный угол	120°–132°	126°	112°–130°	122°

которые покрывают радиальные струйки, появляются на удалении около 0.3 мм от макушки.

Вся наружная поверхность створок высотой до 13–14 мм может быть покрыта сравнительно широко расставленными, пластинчатыми концентрическими ребрами. У более крупных экземпляров нижняя часть центрального поля створок будет или с низкими концентрическими морщинами, или со струйками.

У юных правых створок (высотой 5–7 мм) различаются: высокий весьма отчетливый, обособленный средний кардинальный зуб; очень низкий и тонкий, обособленный задний кардинальный зуб и низкий, тонкий передний кардинальный зуб, частично слившийся с передней ветвью кардинального края. В этой створке имеется только один обособленный нижне-передний латеральный зуб. Он умеренной длины, низкий, тонкий, валикообразный. Под смычной кромкой передней ветви кардинального края находится отчетливая бороздчатая ямка для принятия латерального зуба противоположной створки. На нижней грани смычной кромки задней ветви кардинального края располагается вдавленность для вложения смычной кромки противоположной створки.

У юных левых створок (высотой 5–7 мм) имеются два высоких, узко-клиновидных кардинальных зуба, примерно одинаковых по размеру. Латеральные зубы представлены передним пластинчатым зубом умеренной длины и двумя длинными задними зубами субпластинчатого облика.

У створок 18–29 мм длиной степень удлиненности равна 0.59–0.68, среднее – 0.63; степень выпуклости – 0.27–0.33, среднее 0.30; степень равносторонности – 0.63–0.86, среднее 0.71.

И з м е н ч и в о с т ь. Среди типичных, наиболее часто встречаемых взрослых и молодых створок этого подвида реже всего попадаются как укороченные, так и удлиненные экземпляры (рис. 7). В зависимости от очертания створок изменяется степень изогнутости их нижнего, переднего, заднего и кардинального краев.

Так, нижний край раковин может быть как слабо-, так и сильновыпуклым. Задняя ветвь кардинального края может быть вогнутой или прямой. Передняя ветвь кардинального края обычно у макушки имеет участок, немного прогнутый вовнутрь. Но иногда передняя ветвь кардинального края прямая. Задний край обычно прямой, но у некоторых экземпляров он дуговидный, выпуклый наружу.

С р а в н е н и е. C. (B.) cipita cipita отличается от подвида C. (B.) cipita curta (см. табл. III, фиг. 1–8) иным очертанием и скульптурой (рис. 5). У C. (B.) cipita cipita створки, в общем, более низкие, значение апикального угла больше, больше высота поверхности, занятой пластинчатыми ребрами, и на заднем поле всех створок имеется узкая, серединная радиальная бороздка, а не тонкое серединное нитевидное радиальное ребрышко. У C. (B.) cipita cipita средняя степень удлиненности равна 0.63, у C. (B.) cipita curta – 0.69; у C. (B.) cipita cipita среднее значение апикального угла равно 126°, у C. (B.) cipita curta – 122°; высота наружной поверхности, покрытой пластинчатыми ребрами, у C. (B.) cipita cipita достигает 14 мм, у C. (B.) cipita curta – не превышает 9 мм. Сравнение основных числовых характеристик створок C. (B.) cipita cipita и C. (B.) cipita curta длиной 18–29 мм показано в табл. 1.

C. (B.) cipita cipita отличается от подвида C (B.) cipita remissa (табл. III, фиг. 9–13) контуром большинства раковин, меньшей площадью наружной поверхности, покрытой концентрическими ребрами, и немного более сближенными пластинчатыми ребрами (рис. 4). Так, несмотря на то, что у C. (B.) cipita cipita площадь, покрытая пластинчатыми ребрами, достигает в высоту 14 мм, но обычно высота участка, несущего ребра, меньше. У многих створок C. (B.) cipita cipita высотой около 14 мм участок наружной поверхности вблизи нижнего края без пластинчатых ребер. В то же время, все створки C. (B.) cipita remissa высотой 14 мм всегда полностью покрыты отчетливыми, очень рельефными пластинчатыми ребрами. Только более крупные экземпляры C (B.) cipita remissa имеют у нижнего края участок без пластинчатых ребер.

З а м е ч а н и я. Выше приведено уточненное описание подвида, в сравнении с оригинальным

описанием (Березовский, 1998б), так как из выборки C. (B.) cipita cipita были исключены многочисленные экземпляры, которые в настоящей работе отнесены к виду C. (B.) ignava sp. nov. Кроме этого, описана более подробно их индивидуальная и возрастная изменчивость.

Распространение. Средний эоцен Южной Украины, кровля малиновской свиты.

Материал. 67 створок, наружная поверхность которых хорошо сохранила скульптуру, и около 50 экз., у которых из-за их потертости скульптура просматривается слабо.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белокрыс Л.С. Новые гастрохены (Bivalvia) из эоцена Украины // Палеонтол. журн. 1991а. № 2. С. 9–17.

Белокрыс Л.С. Двустворки-трубкожилы из эоцена Украины // Палеонтол. журн. 1991б. № 4. С. 32–41.

Белокрыс Л.С. Сверлильщик-фоладида (Bivalvia) из эоцена Украины // Палеонтол. журн. 1992. № 4. С. 11–16.

Березовский А.А. Новые виды Coralliophaga (Bivalvia) из эоцена Украины // Палеонтол. журн. 1994а. № 1. С. 11–15.

Березовский А.А. Моллюски среднего эоцена южного склона Украинского щита и их биостратиграфическое значение. Дис. ... канд. геол.-мин. наук. Кривой Рог, 1994б. 259 с.

Березовский А.А. Род Trigonodesma (Bivalvia) и его представители в эоцене Украины // Палеонтол. журн. 1997а. № 3. С. 39–43.

Березовский А.А. Новые виды Barbatia (Bivalvia) из среднего эоцена Украины // Палеонтол. журн. 1997б. № 5. С. 22–26.

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

Березовский А.А. Новые представители Crassatellidae (Bivalvia) из эоцена Украины // Палеонтол. журн. 1998б. № 4. С. 15–21.

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

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

Березовский А.А. Представители рода Barbatia (Bivalvia) в среднем эоцене Криворожского бассейна // Геол.-мін. вісник. 2002б. № 1(8). С. 18–38.

Березовский А.А. Некоторые новые представители рода Crassatella (Bivalvia) из эоцена Украины // Геол.-мін. вісник. 2004. № 2(12). С. 38–50.

Березовский А.А. Представители рода Pitar и Callista (Bivalvia) в среднем эоцене Кривбасса // Геол.-мін. вісник. 2005. № 1(13). С. 37–47.

Березовский А.А. Представители рода Miocardiopsis (Bivalvia) в среднем эоцене Кривбасса // Геол.-мін. вісник. 2007а. № 1(17). С. 12–19.

Березовский А.А. Новые виды Vulsella (Bivalvia) из эоцена Украины // Геол.-мін. вісник. 2007б. № 2(18). С. 19–29.

Березовский А.А. Представители рода Circe (Bivalvia) в эоцене Украины // Геол.-мін. вісник. 2008. № 1(19). С. 77–81.

Березовский А.А. Бивальвии среднего и верхнего эоцена платформенной Украины: таксономическая ревизия, эволюция, палеогеография и палеоэкология. Дис. ... докт. геол. наук. Кривой Рог, 2010. 1161 с.

Березовский А.А. Новые виды рода Acar (Bivalvia) из эоцена Украины // Палеонтол. журн. 2014. № 3. С. 27–34.

Березовский А.А. Новые двустворчатые моллюски семейства Mytilidae из среднего эоцена Украины // Палеонтол. журн. 2015. № 6. С. 20–25.

Березовский А.А. Новые виды Crassatina (Bivalvia) из среднего и верхнего эоцена Украины // Палеонтол. журн. 2018а. № 4. С. 3–15.

Березовский А.А. Новые виды Crassatellidae (Bivalvia) из среднего эоцена Украины // Палеонтол. журн. 2018б. № 5. С. 14–22.

Білокрис Л.С., Аблець В.В., Березовський А.А. Мітиліди–коменсали (Bivalvia) з еоцену України // Палеонтол. зб. 1991. № 28. С. 21–26.

Макаренко Д.Е., Белокрыс Л.С. Среднеэоценовые отложения среднего течения реки Ингулец // Палеонтол. сб. 1985. № 22. С. 78–84.

Невесская Л.А., Попов С.В., Гончарова И.А. и др. Двустворчатые моллюски России и сопредельных стран в фанерозое. М.: Научн. мир, 2013. 524 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 294).

Gilbert M., Van de Poel L. Les Bivalvia fossiles du Cénozoïque étranger des collections de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Oligodontina (2), Astartedontina et Septibranchida // Mém. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg. 1970. Fasc. 84. P. 1–185.

Newell N.D. Family Crassatellidae Ferussac, 1822 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. N. V. 1: Mollusca 6. Bivalvia. N.Y.: Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 1969. P. 573–578.

Stewart R. Gabb's California Cretaceous and Tertiary Lamellibranches // Acad. Natur. Sci. Philad. Spec. Publ. 1930. № 3. P. 1–314.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1–5. Crassatella (Bathytormus) ignava sp. nov., ×2: 1 – голотип ГМ КНУ, И-401/430, левая створка длиной 29.5 мм: 1а – снаружи, 1б – изнутри, 1в – со стороны макушки; 2 – экз. ГМ КНУ, И-401/450, правая створка длиной 29.3 мм: 2а – снаружи, 2б – изнутри; 3 – экз. ГМ КНУ, И-401/02, молодая левая створка длиной 16.0 мм снаружи, покрытая концентрическими ребрами только на макушечной области; 4 – экз. ГМ КНУ, И-401/23, молодая правая створка длиной 23.3 мм снаружи, полностью покрытая концентрическими ребрами; 5 – экз. ГМ КНУ, И-401/424, молодая левая створка длиной 22.6 мм снаружи, полностью покрытая концентрическими ребрами; г. Кривой Рог, карьер Ингулецкого ГОКа; средний эоцен.

Фиг. 6–11. Crassatella (Bathytormus) cipita cipita (Berezovsky): 6 – голотип ГМ КНУ, Bv-187/24, левая створка длиной 28.7 мм, ×2.5: 6а – снаружи, 6б – изнутри, 6в – со стороны макушки, 6г – со стороны макушечной области, хорошо просматривается характер скульптуры заднего поля; 7 – экз. ГМ КНУ, И-131/38, молодая левая створка длиной 23.2 мм снаружи, хорошо видны пластинчатые ребра в верхней части створки и морщинистые, валикообразные ребра в нижней части, ×2.5; 8 – экз. ГМ КНУ, И-131/05, юная правая створка длиной 7.6 мм снаружи, ×4; 9 – экз. ГМ КНУ, И-131/04, юная левая створка длиной 7.3 мм снаружи, ×4; 10 – экз. ГМ КНУ, И-131/09, молодая левая створка длиной 20.0 мм снаружи, ×2; 11 – экз. ГМ КНУ, И-131/443, молодая правая створка длиной 20.6 мм снаружи, ×2; г. Кривой Рог, карьер Ингулецкого ГОКа; средний эоцен.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1–8. Crassatella (Bathytormus) cipita curta (Berezovsky), ×2.2: 1 – экз. ГМ КНУ, Bv-188/129, правая створка длиной 28.5 мм: 1а – снаружи, 1б – изнутри, 1в – со стороны макушки; 2 – экз. ГМ КНУ, Bv-188/10, юная левая створка длиной 11.8 мм снаружи; 3 – экз. ГМ КНУ, Bv-188/01, раковина длиной 28.7 мм, вид со стороны макушки; 4 – голотип подвида ГМ КНУ, Bv-188/130, левая створка длиной 24.8 мм: 4а – снаружи, 4б – изнутри; 5 – экз. ГМ КНУ, Bv-188/60, молодая левая створка длиной 22.9 мм снаружи, с максимально развитой концентрической скульптурой (аномальный экземпляр) (верхняя часть этой створки покрыта расставленными пластинчатыми ребрами, в промежутках которых находятся тонкие и нерегулярные, более низкие морщинистые ребра; нижняя часть створки несет только низкие, сближенные и нерегулярные морщинистые ребра); 6 – экз. ГМ КНУ, Bv-188/133, молодая левая створка длиной 17.3 мм снаружи, полностью покрытая пластинчатыми ребрами; 7 – экз. ГМ КНУ, Bv-188/03, молодая левая створка длиной 17.6 мм снаружи, покрытая пластинчатыми ребрами только в своей верхней части; 8 – экз. ГМ КНУ, Bv-188/200, аномально удлиненная левая створка длиной 27.6 мм снаружи; г. Кривой Рог, карьер Ингулецкого ГОКа; средний эоцен.

Фиг. 9–13. Crassatella (Bathytormus) cipita remissa (Berezovsky), средний эоцен, ×2.2: 9 – голотип подвида ГМ КНУ, И-64/01, правая створка длиной 24.8 мм: 9а – снаружи, 9б – изнутри, 9в – со стороны макушки; г. Кривой Рог, карьер Ингулецкого ГОКа; 10 – экз. ГМ КНУ, И-64/03, молодая левая створка длиной 16 мм снаружи; 11 – экз. ГМ КНУ, И-64/05, правая створка длиной 22 мм снаружи; 12 – экз. ГМ КНУ, И-64/06, левая створка длиной 21.2 мм снаружи; 13 – экз. ГМ КНУ, И-64/07, левая створка длиной 20 мм снаружи; г. Кривой Рог, карьер Визирка-1.

Revision of *Bathytormus* (Crassatellidae, Bivalvia) of the Middle Eocene of Kryvyi Rih (Ukraine)

A. A. Berezovsky

Krivoi Rog National University, Kryvyi Rih, 50027 Ukraine

The results of the revision of *Crassatella* (*Bathytormus*) from the Middle Eocene sediments exposed by the open pits of the Ingulets Mining and Processing Plant and Vizirka-1 (Kryvyi Rih) are presented.

Keywords: Mollusca, bivalves, Paleogene, Ukraine

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, № 1, с. 39–47

УДК 564.581+551.763.12(571.5)

НОВЫЕ БЕЛЕМНИТЫ СЕМЕЙСТВА CYLINDROTEUTHIDIDAE ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА СЕВЕРА ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ (П-ОВ НОРДВИК)

© 2022 г. В. Д. Ефременко[a, b, *]

[a] Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, 630090 Россия
[b] Новосибирский государственный университет, Новосибирск, 630090 Россия
*e-mail: efremenkovd@ipgg.sbras.ru

Поступила в редакцию 05.03.2021 г.
После доработки 09.04.2021 г.
Принята к публикации 09.04.2021 г.

Из рязанских и валанжинских отложений п-ова Нордвик описаны новые виды белемнитов семейства Cylindroteuthididae: Arctoteuthis angusta sp. nov. и Boreioteuthis mirifica sp. nov. Впервые в Восточной Сибири определен вид Lagonibelus necopinus (Gustomesov, 1960), известный ранее только с Северного Урала, и изучены онтогенетические изменения ростров данного вида, что позволило обосновать его подсемейственную и родовую принадлежность.

Ключевые слова: белемниты, рязанский ярус, валанжинский ярус, Арктика, Cylindroteuthididae

DOI: 10.31857/S0031031X22010044

П-ов Нордвик расположен на северо-западе Республики Саха (Якутия), близ юго-восточной части п-ова Таймыр. Рязанские и нижневаланжинские отложения обнажаются на восточной части полуострова, обращенной к Анабарскому заливу; верхний валанжин обнажается в северо-западной его части, обращенной к бухте Нордвик (рис. 1).

Первые находки раннемеловых белемнитов нордвикского разреза были сделаны в 1953 г. и принадлежали Т.М. Емельянцевой и Е.С. Ершовой, из их сборов Н.С. Воронец (1962) описала новый вид Cylindroteuthis subobeliscoides. Следующий этап исследований раннемеловых белемнитов Нордвика связан с полевыми работами геологов НИИГА (ныне ВНИИ Океангеология) под руководством В.Н. Сакса в 1958 г. Результаты изложены в ряде работ, обобщающих данные по позднеюрским и раннемеловым белемнитам Севера СССР (Сакс, Нальняева, 1964, 1966; и др.) В дальнейшем масштабные исследования данного разреза проводились в 1967 и 1975 гг., полученная информация по белемнитам отражена в двух статьях (Басов и др., 1970; Захаров и др., 1983). В ходе полевого сезона 1989 г. О.В. Шенфилем собрано порядка десяти экземпляров белемнитов в нижнемеловой части нордвикского разреза. По результатам изучения распределения белемнитов в нижнемеловых разрезах севера Восточной (Средней) Сибири им предложено зональное расчленение вмещающих отложений, при этом четыре биостратона выделены для нижнего мела п-ова Нордвик (три белемнитовые зоны и один слой с белемнитами) (Шенфиль, 1992). Белемниты, на основании которых было предложено расчленение, монографически не описаны. О.С. Дзюба (2012) по сборам В.А. Захарова, М. Коштяка и М.А. Рогова 2003 г., В.А. Маринова и др. 2007 и 2009 гг., а также Шенфиля 1984–1989 гг. уточнила таксономический состав белемнитов в пограничных волжско-рязанских отложениях, дополнила и уточнила зональное расчленение этого стратиграфического интервала.

Данные по раннемеловым белемнитам п-ова Нордвик выше приграничного юрско-мелового интервала довольно скудны. В частности, валанжин, в т. ч. бывшая “готеривская” часть разреза, по данным предшественников, охарактеризован единичными находками белемнитов (Сакс, Нальняева, 1964, 1966; Захаров и др., 1983). Исследование ранее не востребованных коллекций, собранных в разные годы конца прошлого–начала нынешнего веков В.А. Захаровым, Ю.И. Богомоловым, Ю.И. Плотниковым, О.В. Шенфилем, В.А. Мариновым и А.С. Алифировым, позволило расширить палеонтологическую характеристику нижнемеловых отложений п-ова Нордвик по белемнитам (Ефременко, 2020). В настоящей статье приводится описание двух новых видов, а также вида Lagonibelus necopinus (Gustomesov, 1960), ранее известного только на Северном Урале.

При характеристике геологического распространения таксонов принята точка зрения о поздневаланжинском возрасте зоны Homolsomites bo-

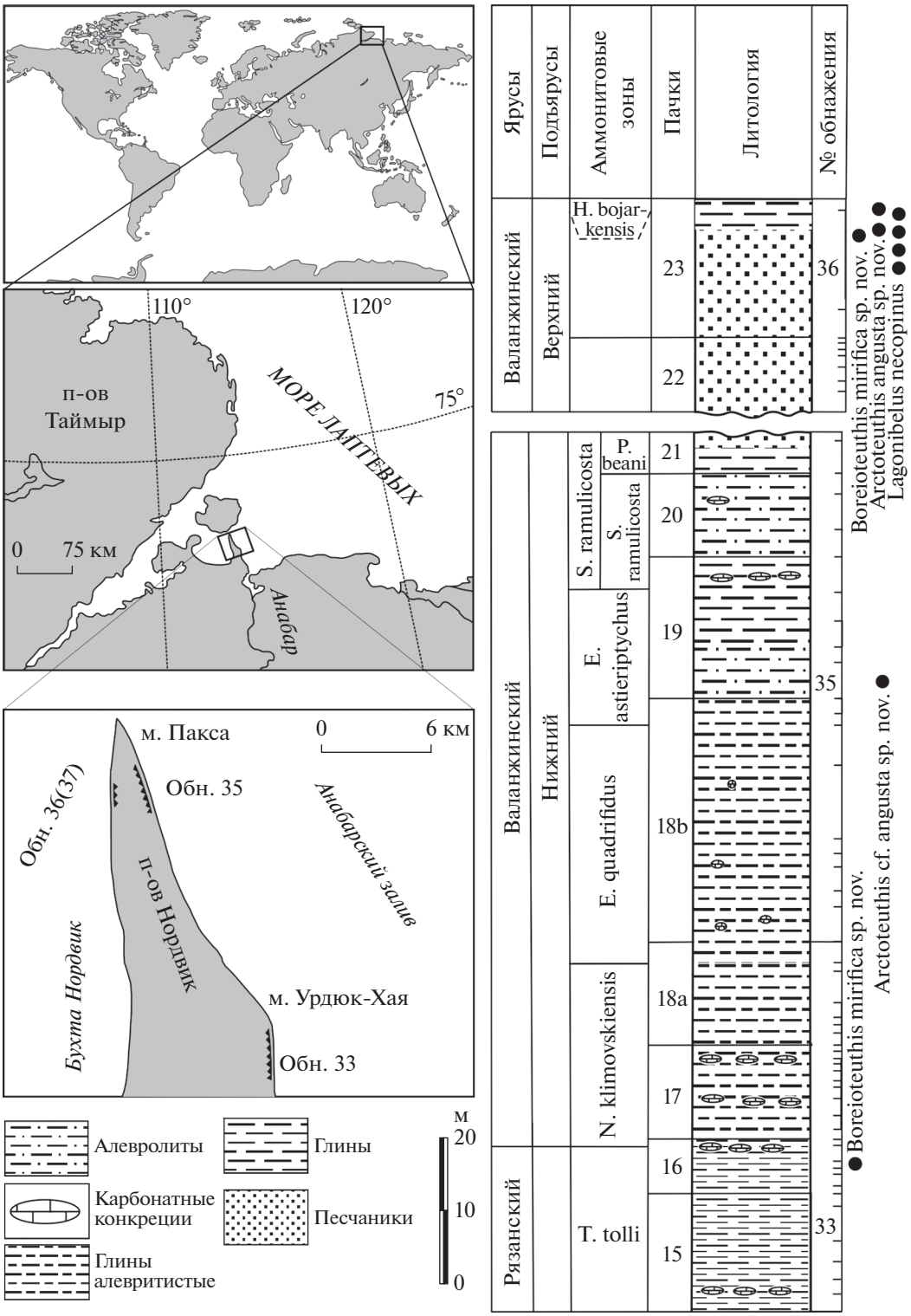

Рис. 1. Расположение обнажений и сводный разрез верхов рязанского яруса – валанжина на п-ове Нордвик, откуда происходят описанные в работе таксоны. Литологическое строение разреза, нумерация обнажений (штрихами показаны границы слоев) и пачек даны по Захарову и др. (1983), за исключением условно выделенного обн. 37 (по полевому дневнику А.С. Алифирова, 2009 г.), которое является верхней частью обн. 36 (послойное сопоставление не известно). Биостратиграфическое расчленение верхов рязанского яруса–нижнего валанжина по: Богомолов (1989), верхнего валанжина – по: Захаров и др. (1983), с коррекцией возраста по: Барабошкин (2021).

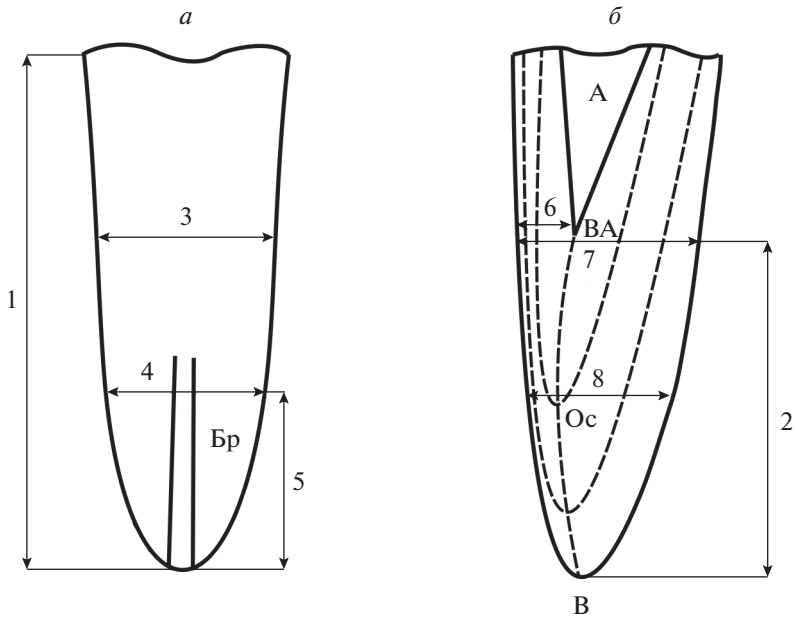

Рис. 2. Элементы морфологии ростров белемнитов и схема их измерений: *а* – брюшная сторона; *б* – продольное сечение в спинно-брюшной плоскости. Элементы морфологии: А – альвеола; В – вершина ростра; ВА – вершина альвеолы; Бр – брюшная борозда; Ос – осевая линия. Производившиеся замеры: 1 – установленная длина ростра (ДУ); 2 – длина послеальвеолярной части (ПА); 3 – диаметр боковой у вершины альвеолы (ББ); 4 – диаметр боковой в привершинной части (бб); 5 – длина привершинной части (ДПЧ); 6 – радиус спинно-брюшной у вершины альвеолы ($R_б$); 7 – диаметр спинно-брюшной у вершины альвеолы (СБ); 8 – диаметр спинно-брюшной в привершинной части (сб).

jarkensis бореальной шкалы (Барабошкин и др., 2006; Барабошкин, 2021), традиционно помещавшейся в основание нижнего готерива (Захаров и др., 1983; и др.). В работе использована нумерация обнажений, слоев и пачек по Захарову и др. (1983), с дополнением из полевого дневника Алифирова полевого сезона 2009 г. (рис. 1).

МЕТОДЫ И ТЕРМИНОЛОГИЯ

Для определения таксономической принадлежности ростров белемнитов применялась система измерений, впервые использованная для юрских и меловых белемнитов В.Н. Саксом и Т.И. Нальняевой (1964) и ставшая на данный момент общепринятой для семейства Cylindroteuthididae (рис. 2). Данная методика позволяет сравнивать между собой ростры различных стадий онтогенеза и разной морфологии. Из относительных параметров вычислялись: относительная длина послеальвеолярной части ростра ПА (%) = ПА (мм)/СБ (мм) × 100 [ПА (%) ростров с обломанной вершиной вычислялось “по факту” с использованием знака “>”, без экстраполяции]; отношение бокового диаметра к спинно-брюшному у вершины альвеолы ББ (%) = = ББ (мм)/СБ (мм) × 100; относительная длина привершинной части ростра ДПЧ (%) = = ДПЧ (мм)/ПА (мм) × 100; отношение спинно-брюшного радиуса к спинно-брюшному диаметру у вершины альвеолы $R_б$ (%) = $R_б$ (мм)/СБ (мм) × 100; отношение бокового диаметра к спинно-брюшному у перехода к привершинной части ростра бб (%) = бб (мм)/сб (мм) × 100. Измерения производились электронным штангенциркулем с разрешающей способностью 0.01 мм. Используемая в разделе терминология для обозначения элементов морфологии ростров предложена Г.Я. Крымгольцем (1960), дополнена Саксом и Нальняевой (1964) и Дзюба (2004). Чтобы избежать чрезмерного употребления количественных показателей, применялись шкалы размерности и удлиненности ростров (табл. 1) (Сакс, Нальняева, 1964; Дзюба, 2004). Для изучения онтогенеза использовалась продольная пришлифовка. Важной характеристикой для определения систематического положения ростра является удлиненность ростра на начальных стадиях развития и ее изменение в онтогенезе, позволяющие разграничивать подсемейства белемнитов (Дзюба, 2011). Изученная коллекция белемнитов хранится в Центре коллективного пользования “Коллекция ГЕОХРОН” при Ин-те нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН под № 2104.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

В данной работе автор придерживается системы надвидовых таксонов цилиндротеутидид, предложенной Дзюба (2011).

Таблица 1. Морфологическая характеристика ростров на основании количественной оценки признаков

Общая длина, мм	Диаметр, мм	Размер ростра	ПА, %	Удлиненность послеальвеолярной части
>200	>30	Очень крупный	<200	Очень короткая
100–200	20–30	Крупный	200–300	Короткая
60–100	10–20	Средний	300–400	Умеренно вытянутая
<50–60	<10	Небольшой	400–600	Вытянутая
			600–850	Сильно вытянутая
			850–1400	Длинная
			>1400	Очень длинная

СЕМЕЙСТВО CYLINDROTEUTHIDIDAE STOLLEY, 1919

ПОДСЕМЕЙСТВО CYLINDROTEUTHIDINAE STOLLEY, 1919

Род Arctoteuthis Sachs et Nalnjaeva, 1964

Arctoteuthis angusta Efremenko, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Название вида от angustus *лат.* – узкий, заостренний.

Голотип – ГЕОХРОН, № 2104/1; север Восточной Сибири, п-ов Нордвик, обн. 36(37) на 60 см выше второго конкреционного горизонта по А.С. Алифирову (полевой дневник 2009 г.); верхний валанжин, зона Homolsomites bojarkensis.

Описание. Ростр крупный, сильно вытянутый, субцилиндрический на всем протяжении. Имеет относительно короткую привершинную часть. Ростр сжат в спинно-брюшном направлении, однако при переходе в привершинную часть может быть незначительно сжат с боков. Узкая и длинная брюшная борозда начинается от вершины ростра и доходит почти до альвеолярной части. Поперечное сечение округлое в альвеолярной части, ближе к вершине ростра наблюдается уплощение брюшной стороны из-за развития борозды. Спинная и брюшная стороны субпараллельны на всем протяжении послеальвеолярной части, вершина смещена к брюшной стороне. Вершина альвеолы приближена к брюшной стороне, $R_б$ порядка 35%. На основании изучения поперечного сечения обломков описанных ростров осевая линия изгибается к брюшной стороне.

Размеры и отношения:

№ экз.	ДУ, мм	ПА, мм	ПА, %	СБ, мм	ББ, мм	ББ, %	ДПЧ, мм	ДПЧ, %	сб, мм	бб, мм	бб, %	$R_б$ (%)
2104/1	109	107	849	12.6	12.8	102	37.0	35	12.4	12.0	97	35
2104/2	118	>118	>803	14.7	15.5	105	44.6	–	14.2	14.8	104	–

Сравнение. По морфологии наиболее близок к A. porrectiformis (Anderson, 1945), от которого отличается более короткой привершинной частью и более длинной брюшной бороздой, протягивающейся до альвеолярной части ростра без существенного расширения в его средней части. От A. harabylensis (Sachs et Nalnjaeva, 1964) и A. pachsensis (Sachs et Nalnjaeva, 1964) новый вид отличается более сильной удлиненностью. В отличие от A. pachsensis описываемый вид, к тому же, имеет более короткую привершинную часть и хорошо развитую брюшную борозду. От A. subporrecta (Bodylevsky, 1960), напротив, отличается несколько меньшей удлиненностью, а также хорошо развитой длинной брюшной бороздой и формой ростра, а точнее – гораздо более короткой привершинной частью и более резко выраженным к ней переходом.

Замечания. Следует отметить ростр A. cf. angusta spec. juv.) (табл. IV, фиг. 6), происходящий из зоны Euryptychites astieriptychus нижнего ва-

ланжина (обн. 35, сл. 34). Ростр является ювенильным (ДУ 89 мм, ПА 68 мм, СБ 7,4 мм), однако уже обладает признаками, свойственными виду A. angusta sp. nov., а именно – субцилиндрической формой ростра, узкой, длинной брюшной бороздой, протягивающейся почти до альвеолярной части, а также уменьшением степени спинно-брюшного сжатия к вершине ростра (ББ 101%, бб 95%). С учетом возможности изменения как удлиненности, так и формы ростра в онтогенезе, для точного подтверждения существования данного вида в нижнем валанжине необходимы находки ростров более поздних стадий онтогенеза в этом интервале.

Материал. Голотип и паратип ГЕОХРОН, № 2104/2 (без сохранившейся альвеолярной части), местонахождение и возраст те же, на 40 см выше первого конкреционного горизонта по А.С. Алифирову. Сборы Алифирова, 2009 г.

ПОДСЕМЕЙСТВО PACHYTEUTHIDINAE STOLLEY, 1919

Род Boreioteuthis Sachs et Nalnjaeva, 1966

Boreioteuthis mirifica Efremenko, sp. nov.

Табл. V, фиг. 3, 4 (см. вклейку)

Название вида от mirificus *лат.* – странный.

Голотип – ГЕОХРОН, № 2104/3; север Восточной Сибири, п-ов Нордвик, обн. 36(37) слой 9 по А.С. Алифирову (полевой дневник 2009 г.); верхний валанжин, зона Homolsomites bojarkensis.

Описание. Ростр среднего размера, умеренно вытянутый, конической формы, заметной сильнее всего при взгляде на брюшную или спинную сторону. В альвеолярной части ростр сжат в спинно-брюшном направлении, в удлиненной привершинной части умеренно сжат с боков. Из-за неравномерно выраженного сжатия заметно изменяется форма поперечного сечения. В альвеолярной части поперечное сечение округлое до субтрапецеидального, наблюдается уплощение брюшной и боковых сторон. В привершинной части из-за сжатия ростра с боков поперечное сечение округлое, уплощенное с брюшной стороны. На брюшной стороне в задней части ростра развивается узкая борозда, которая, постепенно расширяясь, в пределах привершинной части переходит в уплощение, прослеживающееся вплоть до альвеолярной части. Боковые стороны при взгляде со спинной стороны в привершинной части прямолинейные, наклонные к вершине. Вершина ростра приближена к спинной стороне, более прямолинейной, чем брюшная. Альвеола прямая, ее вершина смещена к брюшной стороне, $R_б$ 35–38%.

Размеры и отношения:

№ экз.	ДУ, мм	ПА, мм	ПА, %	СБ, мм	ББ, мм	ББ, %	сб, мм	бб, мм	бб, %	$R_б$ (%)
2104/3	88.7	>61.6	>367	16.8	18.1	108	15.5	14.8	95	38
2104/4	71.0	>57.0	>328	17.4	18.0	103	14.2	14.0	99	35

Сравнение. От B. coartata Sachs et Nalnjaeva, 1966, характеризующегося похожим сужением ростра к вершине, отличается сжатием ростра с боков в привершинной части и прямолинейной спинной стороной. От B. hauthali (Blüthgen, 1936) и B. freboldi (Blüthgen, 1936) отличается короткой брюшной бороздой и более коническим ростром. При этом, B. hauthali и B. freboldi имеют ростры субцилиндрической формы, умеренно сжатые в спинно-брюшном направлении на всем протяжении. От B. shastensis (Anderson, 1938) отличается сильным сужением ростра в привершинной части, иным характером развития брюшной борозды (у B. shastensis борозда широкая и длинная), некоторой трапециевидностью поперечного сечения в альвеолярной части ростра и сдавленностью его с боков в привершинной части.

Материал. Голотип и паратип ГЕОХРОН, № 2104/3, местонахождение то же, обн. 33, слой 48; рязанский ярус, зона Tolla tolli. У обоих ростров отсутствует вершина. Сборы Ю.И. Плотникова 1982 г., А.С. Алифирова 2009 г.

ПОДСЕМЕЙСТВО LAGONIBELINAE GUSTOMESOV, 1977

Род Lagonibelus Gustomesov, 1964

Lagonibelus necopinus (Gustomesov, 1960)

Табл. IV, фиг. 3–5; табл. V, фиг. 1, 2, 5

Cylindroteuthis (Lagonibelus) necopina: Густомесов, 1960, с. 199, табл. 47, фиг. 1.

Lagonibelus (Lagonibelus) cf. necopinus: Сакс, Нальняева, 1964, с. 108, табл. 19, фиг. 5.

Lagonibelus (Lagonibelus) necopinus: Гольберт и др., 1972, с. 159, табл. 5, фиг. 1, 2.

Голотип – Гос. геол. музей им. В.И. Вернадского, Москва, № 86/IV-126; Северный Урал, р. Толья; готерив–баррем (по: Густомесов, 1960). По мнению Сакса (Гольберт и др., 1972), все находки этого вида на р. Толья происходят из верхнего готерива, зоны Speetoniceras versicolor.

Описание. Ростр крупный, сильно вытянутый, на протяжении большей своей части субцилиндрический. Сильно сжат с боков, особенно вблизи альвеолы. В привершинной части наблюдается узкая, слабо выраженная брюшная борозда. Вершина остроконечная, конической фор-

мы. Переход к привершинной части ярко не выражен. Привершинная часть заметно удлинена (ДПЧ 47–62%). Поперечное сечение округленно-субчетырехугольное, до овального.

Альвеола изогнута к брюшной стороне, занимает 1/4 часть ростра, брюшной радиус составляет порядка 38% от спинно-брюшного диаметра. Осевая линия приближена к брюшной стороне. Так как среди имеющегося материала присутствуют как ростры ранних стадий онтогенеза (табл. IV, фиг. 5; табл. V, фиг. 5), так и взрослых особей (табл. IV, фиг. 3, 4; табл. V, фиг. 1, 2), по ним можно установить особенности изменения формы ростра и удлинения послеальвеолярной части по мере взросления белемнита. Так, на ранних стадиях развития ростр имеет менее выраженную цилиндрическую форму, близкую к цилиндро-конической. ПА у взрослых особей составляет 629–812%, при СБ 9.1–9.8 мм – 481–500%. На продольной пришлифовке ростра (табл. IV, фиг. 3) видно, что ювенильный ростр умеренно удлинен (ПА 679% при СБ 7.7 мм), имеет форму, близкую к цилиндро-конической, и остроконечную вершину, что доказывает принадлежность отдельно найденных ростров ранних стадий онтогенеза (табл. IV, фиг. 5; табл. V, фиг. 5) к тому же виду.

Размеры и отношения:

№ экз.	ДУ, мм	ПА, мм	ПА, %	СБ, мм	ББ, мм	ББ, %	ДПЧ, мм	ДПЧ, %	сб, мм	бб, мм	бб, %	$R_б$ (%)
2104/5	171.0	151.0	812	18.6	16.6	89	71.7	47	17.1	15.9	93	38
2104/6	150.3	111.9	629	17.8	16.6	93	69.4	62	17.5	16.4	94	–
2104/7	68.0	49.0	500	9.8	9.5	97	26.0	53	9.2	8.7	95	–
2104/8	54.0	43.8	481	9.1	8.3	91	25.0	57	8.3	8.1	98	–

Изменчивость. На основе имеющегося материала можно установить, что ББ изменяется в пределах 89–97%, бб – от 93 до 98%. Брюшная борозда проявлена слабо, ее сложно зафиксировать вследствие корродированности поверхности ростров, поэтому она может быть заметна лишь на крупных экземплярах.

Сравнение. От L. napaensis (Anderson, 1945) отличается большим удлинением послеальвеолярной части. По сравнению с L. notabilis (Gustomesov, 1960), имеющим округленно-субчетырехугольное поперечное сечение, резко отличается овальным поперечным сечением и большей степенью бокового сжатия.

Замечания. От известного в сибирских разрезах “Lagonibelus superelongatus (Blüthgen, 1936)”, определение которого нуждается в ревизии [номинальный вид является представителем Boreioteuthis (Doyle, Kelly, 1988), тогда как сибирские экземпляры “Lagonibelus superelongatus” частично отнесены к виду Arctoteuthis porrectiformis (Anderson, 1945) (Дзюба, 2004)], отличается удлиненной привершинной частью: у L. necopinus она занимает 1/3 длины ростра, а у “L. superelongatus” 1/5 длины ростра. Ростры L. necopinus могут быть приняты за таковые рода Cylindroteuthis, отличающегося рострами, имеющими большую удлиненность на начальных стадиях развития и постепенно теряющими сильную удлиненность по мере роста. Однако по имеющемуся материалу заметно, что у L. necopinus по мере роста увеличивается удлиненность послеальвеолярной части ростра. Ювенильный ростр, наблюдаемый на пришлифовке, не соответствует параметрам рода Cylindroteuthis, так как недостаточно для этого удлинен. В первоописании L. necopinus представлен неполными рострами, не позволяющими изучение внутреннего строения и не дающими представление о морфологии целых ростров (Густомесов, 1960). Это отчасти касается и последующих работ. Саксом и Нальняевой (1964) был описан неполный ростр L. cf. necopinus, поперечное сечение которого позволяло условно отнести его к данному виду. Самим автором вида принадлежность к роду Lagonibelus обосновывалась сильно эксцентричной альвеолой, являющейся признаком слабого удлинения ростра на начальных стадиях развития (Густомесов, 1960). На имеющемся материале заметно, что альвеола смещена к брюшному краю, но при этом не сильно эксцентрична, хотя ростр ранних стадий онтогенеза, действительно, не обладает сильной удлиненностью. Описание полных ростров L. necopinus впервые было выполнено Саксом (Гольберт и др., 1972) также из типового местонахождения (Северный Урал, р. Толья). При этом впервые описывалось внутреннее строение ростров данного вида. Отмечалось, что на начальных стадиях ростр по относительному удлинению примерно равен взрослому (при диаметре 4 мм ПА около 800%), что характерно для ростров рода Lagonibelus. В предыдущих работах авторами описывается длинная брюшная борозда, выраженная у изучаемых автором данной работы ростов в гораздо меньшей степени. Также изученные ростры

несколько менее сжаты с боков по сравнению с голотипом. Нужно отметить и отличие ростра, изображенного в работе А.В. Гольберта и др. (1972, табл. 5, фиг. 1), от голотипа и восточносибирских экземпляров L. necopinus. Этот ростр имеет заметно меньшее удлинение послеальвеолярной части. Однако в целом отличие уральских находок L. necopinus от восточносибирских не позволяет выделить их в отдельные виды.

Распространение. Верхи верхнего валанжина (зона Homolsomites bojarkensis) севера Восточной Сибири, верхний готерив (зона Speetoniceras versicolor) Северного Урала.

Материал. Четыре ростра хорошей сохранности и два неполных ростра из верхнего валанжина, зоны H. bojarkensis п-ова Нордвик [обн. 36(37)]. Сборы А.С. Алифирова 2009 г.

ОБСУЖДЕНИЕ

Обнаружение новых видов белемнитов обусловлено слабой степенью изученности раннемеловых представителей этой группы головоногих в Арктике, и особенно длиннорострових форм. Это применимо даже к одному из наиболее активно посещаемых палеонтологами разрезов нижнего мела на территории Сибири – разрезу Нордвик, фауна белемнитов валанжинской части которого охарактеризована по единичным находкам. Поэтому установление новых видов белемнитов даже в относительно хорошо изученном рязанском ярусе все еще возможно.

На основании стратиграфического распространения вида Boreioteuthis mirifica sp. nov. (рязанский ярус – верхний валанжин) стоит предполагать обнаружение данного вида в других разрезах Арктики, в которых вскрываются одновозрастные отложения. Несмотря на то, что на п-ове Нордвик остатки этого вида не обнаружены в нижнем валанжине, очевидно, следует ожидать новых находок этого вида на севере Сибири в этом интервале.

Значительно пополнена таксономическая характеристика зоны Homolsomites bojarkensis, из которой происходит большая часть новых находок: B. mirifica sp. nov., характерный и для более древних отложений; Lagonibelus necopinus, известный из верхнего готерива Северного Урала; Arctoteuthis angusta sp. nov., вероятно, появляющийся в разрезе в нижнем валанжине (рис. 1). Среди описанных видов отсутствуют таксоны, которые однозначно могут служить индикаторами верхнего валанжина по причине их более широкого стратиграфического распространения. Однако нахождение в разрезах такого вида, как A. angusta sp. nov., может указывать на стратиграфическое положение вмещающих отложений, вероятно, не ниже аммонитовой зоны Euryptychites astieriptychus нижнего валанжина, а в случае с Lagonibelus necopinus – не ниже верхнего валанжина.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе приведено описание двух новых видов, установленных в нижнемеловых отложениях п-ова Нордвик: Arctoteuthis angusta sp. nov. из верхов верхнего валанжина, представленного двумя экземплярами (предположительно, судя по находке A. cf. angusta sp. nov., встречается также в верхней половине нижнего валанжина); Boreioteuthis mirifica sp. nov. из верхов рязанского яруса и верхнего валанжина, также описанного по двум экземплярам. Третьим описанным видом является Lagonibelus necopinus – вид, известный ранее только из зоны Speetoniceras versicolor верхнего готерива Северного Урала. Автором впервые приводится описание данного вида с севера Восточной Сибири, где он обнаружен в верхах верхнего валанжина. Также впервые изображено продольное сечение ростра L. necopinus, что позволяет полноценно судить о подсемейственной и родовой принадлежности этого вида, так как для того, чтобы отличить виды подсемейства Lagonibelinae, и рода Lagonibelus в частности, от представителей подсемейства Cylindroteuthidinae, необходимо изучить изменение удлиненности ростра в онтогенезе. Ранее определение родовой принадлежности вида L. necopinus основывалось на косвенных данных.

* * *

Автор благодарен О.С. Дзюба (Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск) и А.П. Ипполитову (Геологический институт РАН, Москва) за критический просмотр рукописи и ценные замечания. Автор также признателен А.С. Алифирову (Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН) и В.А. Маринову (ООО “Тюменский нефтяной научный центр”, Тюмень) за предоставленную информацию из полевых дневников. Работа выполнена при поддержке по проекту ФНИ 0331-2019-0004 и является вкладом в проект IGCP 679.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барабошкин Е.Ю. Еще раз о корреляции бореального готерива // Палеонтология, стратиграфия и палеогеография мезозоя и кайнозоя бореальных районов: Матер. науч. онлайн-сессии, 19–22 апреля 2021 г. [электронный ресурс]. Новосибирск: ИНГГ СО РАН, 2021. С. 4–8.

Барабошкин Е.Ю., Гужиков А.Ю., Ямпольская О.Б. Новые данные по стратиграфии пограничных отложений валанжина и готерива р. Ятрия (Приполярный Урал) // Палеонтология, биостратиграфия и палеогеография

бореального мезозоя: Матер. науч. сесс. Новосибирск: Акад. изд-во “Гео”, 2006. С. 64–66.

Басов В.А., Захаров В.А., Иванова Е.Ф. и др. Зональное расчленение верхнеюрских и нижнемеловых отложений на мысе Урдюк Хая (п-ов Пахса, Анабарский залив) // Уч. записки НИИГА. Палеонтология и биостратиграфия. 1970. Вып. 29. С. 14–31.

Богомолов Ю.И. Полиптихиты (аммониты) и биостратиграфия бореального валанжина. Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1989. 200 с.

Бодылевский В.И. Новые позднеюрские белемниты Северной Сибири // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Ч. 2. М.: Госгеолтехиздат, 1960. С. 193–195.

Воронец Н.С. Стратиграфия и головоногие моллюски юрских и нижнемеловых отложений Лено-Анабарского района. Л.: Госгеолтехиздат, 1962. 236 с.

Гольберт А.В., Климова И.Г., Сакс В.Н. Опорный разрез неокома Западной Сибири в Приполярном Зауралье. Новосибирск: Наука, 1972. 177 с.

Густомесов В.А. Новые позднеюрские и валанжинские белемниты европейской части СССР и Северного Зауралья // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Ч. 2. М.: Госгеолтехиздат, 1960. С. 195–210, 468–477.

Дзюба О.С. Белемниты (Cylindroteuthidae) и биостратиграфия средней и верхней юры Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал “Гео”, 2004. 203 с.

Дзюба О.С. Подсемейства в составе Cylindroteuthididae (Belemnitida) // Новости палеонтологии и стратиграфии. 2011. Вып. 16–17. С. 103–108 (Прил. к журн. “Геол. и геофизика”. Т. 52).

Дзюба О.С. Белемниты и биостратиграфия пограничных юрско-меловых отложений севера Восточной Сибири (новые данные по п-ову Нордвик) // Стратигр. Геол. корреляция. 2012. Т. 20. № 1. С. 62–82.

Ефременко В.Д. Новые данные по нижнемеловым белемнитам п-ова Нордвик (север Сибири) // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Матер. X Всеросс. совещ., г. Магадан, 20–25 сент. 2020 г. / Ред. Е.Ю. Барабошкин, А.Ю. Гужиков. Магадан: ОАО “МАОБТИ”, 2020. С. 96–99.

Захаров В.А., Нальняева Т.И., Шульгина Н.И. Новые данные по биостратиграфии верхнеюрских и нижнемеловых отложений на п-ове Пакса, Анабарский залив // Палеобиогеография и биостратиграфия юры и мела Сибири. М.: Наука, 1983. С. 56–99.

Крымгольц Г.Я. Методика определения мезозойских головоногих. Аммониты и белемниты. Л.: Изд-во ЛГУ, 1960. 90 с.

Сакс В.Н., Нальняева Т.И. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты севера СССР. Роды Cylindroteuthis и Lagonibelus. М.–Л.: Наука, 1964. 166 с.

Сакс В.Н., Нальняева Т.И. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты севера СССР. Роды Pachyteuthis и Acroteuthis. М.: Наука, 1966. 216 с.

Сакс В.Н., Нальняева Т.И. Белемниты // Граница юры и мела и берриасский ярус в Бореальном поясе. Новосибирск: Наука, 1972. С. 204–215.

Шенфиль О.В. Белемниты и стратиграфия неокомских отложений севера Средней Сибири // Геологическая история Арктики в мезозое и кайнозое. СПб.: ВНИИ Океангеология, 1992. С. 65–70.

Anderson F.M. Lower Cretaceous deposits in California and Oregon // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1938. V. 16. P. 1–139.

Anderson F.M. Knoxville Series in the California Mesozoic // Geol. Soc. Amer. Bull. 1945. V. 56. № 10. P. 909–1014.

Blüthgen J. Die Fauna und Stratigraphie des Oberjura und des Unterkreide von König Karl Land. Pommern: Grimmer, 1936. 91 s.

Doyle P., Kelly S.R.A. The Jurassic and Cretaceous belemnites of Kong Karls Land, Svalbard // Norsk Polarinst. Skr. 1988. № 189. 77 p.

Объяснение к таблице IV

Все: север Восточной Сибири, п-ов Нордвик.

Фиг. 1, 2. Arctoteuthis angusta sp. nov.: 1 – голотип ГЕОХРОН, № 2104/1: 1а – вид с брюшной стороны, 1б – поперечное сечение вблизи альвеолы, 1в – вид с левой стороны; 2 – экз. ГЕОХРОН, № 2104/2: 2а – вид с брюшной стороны, 2б – вид с левой стороны, 2в – поперечное сечение у вершины альвеолы; обн. 36(37); верхний валанжин, зона Homolsomites bojarkensis.

Фиг. 3–5. Lagonibelus necopinus (Gustomesov, 1960): 3 – экз. ГЕОХРОН, № 2104/6, продольная пришлифовка, линией обозначена форма ростра на ранней стадии развития; 4 – экз. ГЕОХРОН, № 2104/9: 4а – вид с брюшной стороны, 4б – поперечное сечение в послеальвеолярной части, 4в – вид с левой стороны; 5 – экз. ГЕОХРОН, № 2104/8: 5а – вид с брюшной стороны, 5б – поперечное сечение в альвеолярной части, 5в – вид с левой стороны; обн. 36(37); верхний валанжин, зона Homolsomites bojarkensis.

Фиг. 6. Arctoteuthis cf. angusta sp. nov. (spec. juv.); экз. ГЕОХРОН, № 2104/10: 6а – вид с брюшной стороны, 6б – поперечное сечение в альвеолярной части, 6в – вид с левой стороны; обн. 35, сл. 34; нижний валанжин, зона Euryptychites astieriptychus.

Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (*) отмечено положение вершины альвеолы.

Объяснение к таблице V

Все: север Восточной Сибири, п-ов Нордвик.

Фиг. 1, 2, 5. Lagonibelus necopinus (Gustomesov, 1960): 1 – экз. ГЕОХРОН, № 2104/11: 1а – поперечное сечение в альвеолярной части, 1б – вид с брюшной стороны, 1в – вид с левой стороны; 2 – экз. ГЕОХРОН, № 2104/5: 2а – вид с брюшной стороны, 2б – поперечное сечение в альвеолярной части, 2в – вид с левой стороны; 5 – экз. ГЕОХРОН, № 2104/7: 5а – вид с брюшной стороны, 5б – вид с левой стороны, 5в – поперечное сечение в альвеолярной части; обн. 36(37); верхний валанжин, зона Homolsomites bojarkensis.

Фиг. 3, 4. Boreioteuthis mirifica sp. nov.: 3 – экз. ГЕОХРОН, № 2104/4: 3а – вид с брюшной стороны, 3б – вид с левой стороны, 3в – поперечное сечение в альвеолярной части; обн. 33, сл. 48; рязанский ярус, зона Tollia tolli; 4 – голотип ГЕОХРОН, № 2104/3: 4а – вид с брюшной стороны, 4б – вид с левой стороны, 4в – поперечное сечение у вершины альвеолы; обн. 36(37); верхний валанжин, зона Homolsomites bojarkensis.
Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (*) отмечено положение вершины альвеолы.

New Belemnites of the Family Cylindroteuthididae from the Lower Cretaceous of Northern East Siberia (Nordvik Peninsula)

V. D. Efremenko[1, 2]

[1]*Trofimuk Institute of Petroleum-Gas Geology and Geophysics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia*

[2]*Novosibirsk State University, Novosibirsk, 630090 Russia*

New belemnite species of the family Cylindroteuthididae are described from the Lower Cretaceous deposits of the Nordvik Peninsula, namely *Arctoteuthis angusta* sp. nov. and *Boreioteuthis mirifica* sp. nov. For the first time in East Siberia, the species *Lagonibelus necopinus* (Gustomesov, 1960), previously known only from the Northern Urals, was identified, and the ontogenetic changes of the rostra of this species were studied that made it possible to justify its subfamily and generic affiliation.

Keywords: belemnites, Ryazanian, Valanginian, Arctic, Cylindroteuthididae

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, № 1, с. 48–50

УДК 564.81.551.762.3

АКРОКРЕТИДНЫЙ ТИП МИКРОСТРУКТУРЫ РАКОВИНЫ У РОДА KASAGITTELLA MERGL (ОТРЯД LINGULIDA) ИЗ ВЕРХНЕДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОЛГО-УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

© 2022 г. Т. Н. Смирнова[a], *, Е. А. Жегалло[b], **

[a]Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

[b]Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: tatianasmirnova76@bk.ru

**e-mail: ezheg@paleo.ru

Поступила в редакцию 09.03.2021 г.
После доработки 30.08.2021 г.
Принята к публикации 30.08.2021 г.

Впервые описана колумнарно-пластинчатая микроструктура раковины у Kasagittella sp. (отряд Lingulida, семейство Obolidae King, 1846) из верхнего девона (франские отложения) Усть-Черемшанской структурно-фациальной зоны. Данная микроструктура более характерна для отряда Acrotretida.

Ключевые слова: верхний девон, Волго-Уральский регион, Kasagittella, лингулиформные брахиоподы, Obolidae, колумнарно-пластинчатая структура

DOI: 10.31857/S0031031X22010123

Материал, предоставленный Л.И. Кононовой (МГУ), происходит из одной из скважин Усть-Черемшанской структурно-фациальной зоны Камско-Кинельской системы прогибов Волго-Уральской области. Образцы кремнисто-глинистых пород в интервале глубин 2005–2014 м; наряду с лингулидами встречены конодонты: Palmatolepis barba Ziegler et Sandberg, Pa. proversa Ziegler, Pa. kireevae Ovnatanova, Pa. ljaschenkoae Ovnatanova, Pa. luscarensis Klapper, Pa. ormistoni Klapper et al., Polygnatus lodinensis Polsler, Ancyrodella nodosa Ulrich et Bassler. Данный комплекс конодонтов характерен для мендымской свиты верхнего франа (верхний девон), коррелируемой с зоной Early rhenana стандартной конодонтовой шкалы (Фортунатова и др., 1916).

Род Kasagittella Mergl, 2001 описан (Mergl, 2001) из отложений верхнего силура – нижнего девона Баварии. Наши находки, обнаруженные в отложениях верхнего девона Волго-Уральского региона, являются самыми поздними. Описываемая форма отличается от K. klara Mergl, 2001 и раннедевонского вида K. pinguis Mergl, 2001 узкой, сильно вытянутой макушечной частью, узким, глубоким ножным желобком, длинной вентральной псевдоареей.

Kasagittella sp. имеет раковину удлиненно-овальных очертаний, с заостренной макушечной частью. Боковые края выпуклые, незначительно плавноизогнутые. На внутренней поверхности брюшной створки узкий, глубокий ножной желобок (табл. VI, фиг. 1; см. вклейку). Вентральная псевдоарея широкая, длинная, протягивается более чем на треть длины створки, далее переходит в лимб (табл. VI, фиг. 2). Ширина лимба в задней половине створки 150–180 мкм, по направлению вперед на сохранившейся части створки она увеличивается до 250 мкм (табл. VI, фиг. 1). Лимб характеризуется уплощенной внутренней поверхностью и краевым валиком, имеющим в поперечном сечении округлый контур. Ширина валика около 5 мкм. Он отделен от плоской части лимба неглубокой выемкой (табл. VI, фиг. 3). Микроструктура валика тонкогранулированная, гранулы размерами 0.1–0.2 мкм. Выемка между валиком и плоской частью лимба имеет прослой, состоящий из гранул размерами до 0.5 мкм (табл. VI, фиг. 4). На границе с внутренней полостью створки видны волнисто изогнутые линии – отпечатки мускульных волокон (табл. VI, фиг. 6). На сколе почти вертикальной стенки внутренней части лимба видна колумнарно-пластинчатая микроструктура, состоящая из комбинации параллельных пластин и пересекающихся с ними вертикальных образований – колумнов (табл. VI, фиг. 5). Толщина пластин и колумнов равна 2.5 мкм (табл. VI, фиг. 7). На внутренней поверхности створки видны колумнарно-пластинчатая структура и отпечатки мускульных волокон. В

средней части створки преобладают отпечатки мускульных волокон (табл. VI, фиг. 8). Толщина отдельной нитки мускульного волокна местами достигает 1 мкм (табл. VII, фиг. 1; см. вклейку). Под плотным поверхностным слоем на вертикальном срезе лимба хорошо сохранилась колумнарно-пластинчатая структура. Наблюдается расположение отдельных ее частей под углом к соседним ее частям. Расстояние между пластинами в этой микроструктуре 16–18 мкм, толщина пластин и колумнов 1.5–2.0 мкм (табл. VII, фиг. 2). На разных участках изменяется угол наклона отдельных частей колумнарно-пластинчатой микроструктуры, также изменяются расстояние между пластинами и высота колумнов. Толщина пластин и колумнов остается постоянной. На внутренней поверхности створки под внутренним вертикальным склоном лимба также наблюдается расположение под углом отдельных частей колумнарно-пластинчатой структуры по отношению к соседним частям структуры. Ближе к середине створки колумнарно-пластинчатая структура находится по соседству с отпечатками мускулов, имеющих волокнистое строение (табл. VII, фиг. 3). На другом участке при хорошей сохранности этой микроструктуры расстояние между пластинами 14 мкм, длина колумнов также равна 14 мкм (табл. VII, фиг. 4). Характер колумнарно-пластинчатой микроструктуры хорошо виден на внутренней стороне ножного желобка (табл. VII, фиг. 5).

Под прослоем с изогнутыми волокнами различается прослой, сложенный гранулами размером 0.5–0.6 мкм. Ширина выхода данного прослоя 1.5 мкм. Скопления гранул образуют друзы по три–четыре гранулы в одной друзе (табл. VII, фиг. 6). Пластинчатое строение брюшной створки отмечается на боковых краях створки в районе лимба, где выделяются две параллельные пластины (табл. VII, фиг. 7). В средней части створки имеются три параллельные пластины толщиной каждая около 4–5 мкм (табл. VII, фиг. 8).

Наличие колумнарно-пластинчатой микроструктуры раковины изначально было описано для брахиопод отряда Acrotretida (Williams, Holmer, 1992). Позднее появились публикации, в которых такой тип микроструктуры раковины был обнаружен у ряда семейств отряда Lingulida. Обзор этих публикаций приводится в работе Х. Сковстеда и Л. Холмера (Skovsted, Holmer, 2006). К таким семействам отнесены Kyrshabaktellidae Koneva, 1986, Dysoristidae Popov et Ushatinskaya, 1992 и Lingulellotretidae Koneva et Popov, 1983. В работе М. Стренг и др. (Streng et al., 2008) описаны лингулоидные брахиоподы, относящиеся к семейству Eoobolidae Holmer, Popov et Wrona, 1996, имеющие колумнарно-пластинчатую структуру раковины. Полученные результаты изучения микроструктуры раковины на нашем материале из верхнего девона Русской платформы позволили обнаружить колумнарно-пластинчатую структуру раковинного вещества еще у одного лингулиформного семейства, Obolidae King, 1846. Таким образом, из 12 семейств надсемейства Linguloidea пять имеют акротретидную микроструктуру раковины, что свидетельствует о вероятных филогенетических связях отрядов Lingulida и Acrotretida. Для нескольких семейств лингулят строение раковинного вещества остается неизвестным. Для окончательного решения характера родственных отношений этих отрядов требуются дополнительные исследования.

Оригиналы хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), колл. № 5609.

Авторы выражают искреннюю благодарность Л.И. Кононовой и Г.Т. Ушатинской за ценные советы, постоянные консультации и обсуждение основных положений статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Фортунатова Н.К., Зайцева Е.Л., Бушуева М.А. и др. Стратиграфия верхнего девона Волго-Уральского субрегиона // Материалы по актуализации стратиграфических схем. М.: ВНИГНИ, 2016. 176 с.

Mergl M. Lingulate brachiopods of the Silurian and Devonian of the Barrandian (Bohemia, Czech Republic) // Acta Mus. Nat. Pragae. Ser. B. Hist. Natur. 2001. V. 57. № 1–2. P. 1–49.

Skovsted Ch., Holmer L. The Lower Cambrian brachiopod Kyrshabaktella and associated shelly fossils from the Harkless Formation, southern Nevada // GFF. 2006. V. 128. P. 327–337.

Streng M., Holmer L., Popov L., Budd G. Columnar shell structures in early linguloid brachiopods – new data from the Middle Cambrian of Sweden // Earth and Envir. Sci. Trans. Roy. Soc. Edinb. 2008. V. 98. P. 221–232.

Williams A., Holmer L. Ornamentation and shell structure of acrotretoid brachiopods // Palaeontology. 1992. V. 35. Pt 3. P. 656–692.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–8. Kasagittella sp., экз. ПИН, № 5609/51, брюшная створка: 1 – внутренняя поверхность, передний край не сохранился, ножной желобок; масштаб 500 мкм; 2 – макушечная часть, ножной желобок, псевдоарея, переходящая в лимб; масштаб 200 мкм; 3 – наружная краевая часть лимба с валиком; масштаб 5 мкм; 4 – выемка между валиком и лимбом, сферолитовый прослой; масштаб 5 мкм; 5 – тонко гранулированная структура поверхностного слоя лимба, колумнарно-пластинчатая микроструктура; масштаб 20 мкм; 6 – изогнутые отпечатки мускульных волокон; масштаб 20 мкм; 7 – колумнарно-пластинчатая микроструктура раковины на границе с лимбом; масштаб 50 мкм; 8 – колумнарно-пластинчатая микроструктура на границе с отпечатками мускульных волокон на внутренней поверхности

брюшной створки; масштаб 50 мкм; Волго-Уральский регион, скважина Усть-Черемшанской структурно-фациальной зоны; верхний девон, франский ярус, мендымский горизонт.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–8. Kasagittella sp., экз. ПИН, № 5609/51, брюшная створка, внутренняя поверхность: 1 – отпечатки мускульных волокон в средней части створки; масштаб 10 мкм; 2 – расположение под углом соседних участков колумнарно-пластинчатой микроструктуры; масштаб 20 мкм; 3 – ближе к середине участок колумнарно-пластинчатой микроструктуры находится рядом с мускульными волокнами; масштаб 20 мкм; 4 – колумнарно-пластинчатая микроструктура, хорошо сохранились пластины, хуже сохранились сильно перекристаллизованные колумны; масштаб 20 мкм; 5 – колумнарно-пластинчатая микроструктура на внутренней поверхности ножного желобка, различные углы наклона соседних участков, сильная перекристаллизация; масштаб 50 мкм; 6 – сферолитовый прослой (слева), отпечатки мускульных волокон на поверхностном слое (справа); масштаб 10 мкм; 7 – двухслойное строение боковой стороны лимба; масштаб 5 мкм; 8 – трехслойное строении створки в передней обломанной половине без лимба; масштаб 20 мкм; Волго-Уральский регион, скважина Усть-Черемшанской структурно-фациальной зоны; верхний девон, франский ярус, мендымский горизонт.

The Acretretoid Type of Shell Microstructure of Genus *Kasagittella* (Order Lingulida) from the Upper Devonian Deposits of Volgo-Urals Region

T. N. Smirnova[1], E. A. Zhegallo[2]

[1]*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

[2]*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

The microstructure of linguloid species *Kasagittella* sp. of family Obolidae King, 1846 from the Upper Devonian (Fransian) from Ust-Cheremshanian structural-facial zone was described. It was obtained columnar-lamellae shell structure wich is typical of acrotretid brachiopods.

Keywords: Upper Devonian, Volgo-Ural region, *Kasagittella*, linguliformean brachiopods, Obolidae, columnar-lamellae structure

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, № 1, с. 51–66

УДК 564.7

ИНКРУСТИРУЮЩИЕ МШАНКИ ИЗ ВЕРХНЕГО МЕЛА СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ И КРЫМА

© 2022 г. А. В. Коромыслова[a], *, Е. Ю. Барабошкин[b, c], **

[a]Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

[b]Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

[c]Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

*e-mail: koromyslova.anna@mail.ru

**e-mail: ejbaraboshkin@mail.ru

Поступила в редакцию 03.02.2021 г.
После доработки 14.04.2021 г.
Принята к публикации 28.04.2021 г.

Изучены мшанки, инкрустирующие ростры белемнитов, из верхнего мела Среднего Поволжья (окрестности гг. Вольск и Шиханы) и Центрального Крыма (г. Ак-Кая). Из-за плохой сохранности колоний в них отсутствуют многие диагностические признаки, поэтому большинство видов приведено в открытой номенклатуре. Изученные мшанки из Среднего Поволжья происходят из сантона–маастрихта и представлены видами Cyclostomata gen. et sp. indet. (класс Stenolaemata), Herpetopora cf. anglica Lang, Hillmeropora sp., ?Marginaria sp., Pyriporella sp., Tyloporella sp., Rhagasostoma gibbosulum Brydone и Aechmellina cf. anglica (Brydone) (класс Gymnolaemata, отряд Cheilostomata). Мшанки г. Ак-Кая происходят из кампана–маастрихта и включают виды Plagioecia sp. (отряд Cyclostomata), ?Electra sp., ?Conopeum sp. и Anornithopora sp. (отряд Cheilostomata). Сведения о хейлостомных мшанках г. Ак-Кая, а также о сантон-кампанском комплексе мшанок Среднего Поволжья приводятся впервые. Изученные виды мшанок из обоих регионов принадлежат к родам, широко распространенным в верхнемеловых отложениях Евразии и США.

Ключевые слова: Bryozoa, Cyclostomata, Cheilostomata, таксономия, сантон, кампан, маастрихт, Среднее Поволжье, Центральный Крым

DOI: 10.31857/S0031031X22010093

ВВЕДЕНИЕ

Мшанки широко распространены в верхнемеловых отложениях Среднего Поволжья и Крыма (Фогт, 1962; Вискова, 1965, 1972, 2004, 2005; Kvachko, 1995; Koromyslova, Seltser, 2020). Тем не менее, новые находки мшанок из этих регионов свидетельствуют о том, что к настоящему времени их таксономический состав полностью не выявлен.

В данной работе описаны новые комплексы мшанок, установленные в сантоне–маастрихте Саратовской обл. (окрестности двух городов: Вольск и Шиханы, правый берег р. Волги) и кампане–маастрихте Центрального Крыма (гора Ак-Кая, Белогорский р-н). Цель данной работы – расширить наши знания о таксономическом разнообразии и палеобиогеографии позднемеловых мшанок Среднего Поволжья и Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Коллекция ростров белемнитов с инкрустирующими их мшанками была собрана в середине XX в. Д.П. Найдиным [геологический факультет Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова (МГУ)] и хранится в Музее землеведения МГУ (МЗ МГУ), №№ 142 и 144.

Все колонии мшанок, обнаруженные на рострах, были изучены на сканирующих электронных микроскопах (СЭМ) Tescan Vega 2 и Tescan Vega 3 в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка Российской академии наук (ПИН РАН), Москва. Образцы изучались без покрытия с использованием детектора обратного рассеяния (BSE), работающего в низком вакууме (10 Па) при напряжении 20 и 30 кВ. Замеры элементов колоний мшанок были получены с СЭМ-изображений. Приведенные размеры в тексте даны в мкм в следующей последовательности: наблюдаемый диапазон, затем (в скобках) среднее арифметиче-

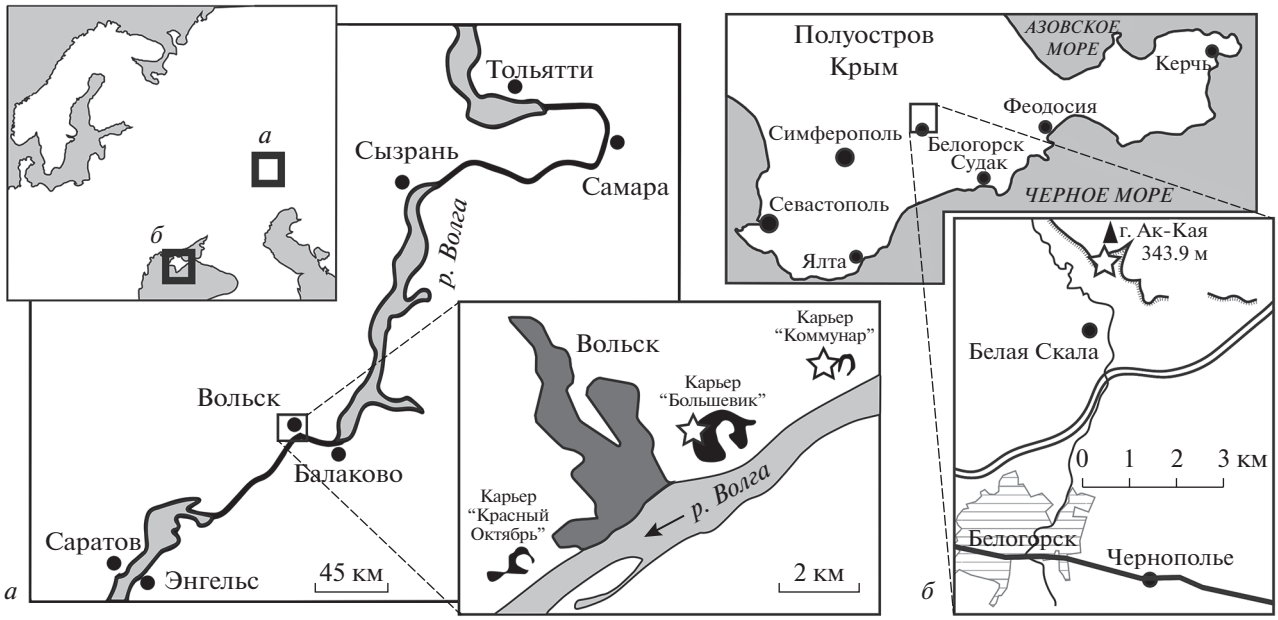

Рис. 1. Схема местонахождений образцов. Звездочкой отмечены места находок.

ское ± стандартное отклонение, количество образцов (N) и общее количество измерений (*n*).

Выделены и измерены следующие элементы колоний: АвД – авикулярий, длина; АвШ – авикулярий, ширина; АзД – автозооид, длина; АзШ – автозооид, ширина; АпД – апертура автозооида, длина; АпШ – апертура автозооида, ширина; КзД – кенозооид, длина; КзШ – кенозооид, ширина; ОвД – овицелла, длина; ОвШ – овицелла, ширина; ОпД – опезия автозооида, длина; ОпШ – опезия автозооида, ширина; ОрД – орифис автозооида, длина; ОрШ – орифис автозооида, ширина; ОпАвД – опезия авикулярия, длина; ОпАвШ – опезия авикулярия, ширина.

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИНКРУСТИРОВАННЫХ РОСТРОВ БЕЛЕМНИТОВ

Изученные образцы белемнитов происходят из двух регионов (рис. 1), из близких к кампану–маастрихту стратиграфических интервалов, хотя их точное положение в разрезах неизвестно.

Первая группа местонахождений относится к карьерам, расположенным в окрестностях Вольска и Шихан в Среднем Поволжье (Саратовская обл., Россия). Из окрестностей Шихан в коллекции присутствует один инкрустированный мшанкой обломок белемнита (экз. МЗ МГУ, № 142/8), который может быть условно определен только до семейства Belemnitellidae Pavlow, 1914 (рис. 2, *а*); происходит он из интервала от сантона до маастрихта.

Стратиграфическая последовательность и распределение белемнитов в разрезах карьеров "Коммунар" и "Большевик" окрестностей Вольска, откуда происходят находки, подробно описаны ранее (Олферьев и др., 2009а, б, 2014; Барабошкин и др., 2019; Сельцер и др., 2020). Разрез представлен известняками, мергелями и писчим мелом общей мощностью около 40–50 м, и охватывает интервал от турона до маастрихта.

Два образца происходят из карьера "Коммунар". Экз. МЗ МГУ, № 144/1 (рис. 2, *б*, *в*) представлен обломками альвеолярной части белемнита; он не может быть определен точнее, чем представитель семейства Belemnitellidae Pavlow, 1914, и поэтому относится к интервалу от сантона до маастрихта. Экз. МЗ МГУ, № 142/4 (прежний номер 5381/3) (рис. 2, *г*) имеет более полную сохранность и может быть определен как Belemnitella ex gr. praecursor Stolley, 1897. Эти белемниты распространены в интервале от верхнего сантона до нижнего кампана.

В каком карьере был найден экз. МЗ МГУ, № 142/7 (рис. 2, *д*), неизвестно. Однако сам образец имеет сравнительно хорошую сохранность и отличается веретеновидной уплощенной в спинно-брюшном направлении формой, характерной для Belemnella licharewi Jeletzky, 1941 и для одноименной зоны верхнего кампана.

Наконец, экз. МЗ МГУ, № 144/2 (прежний номер 6309-5) (рис. 2, *е*), происходящий из карьера "Большевик", также имеет достаточно полную сохранность. Он представлен крупным ростром веретеновидной формы и может быть отнесен к Belemnella lanceolata (von Schlotheim, 1813). Как

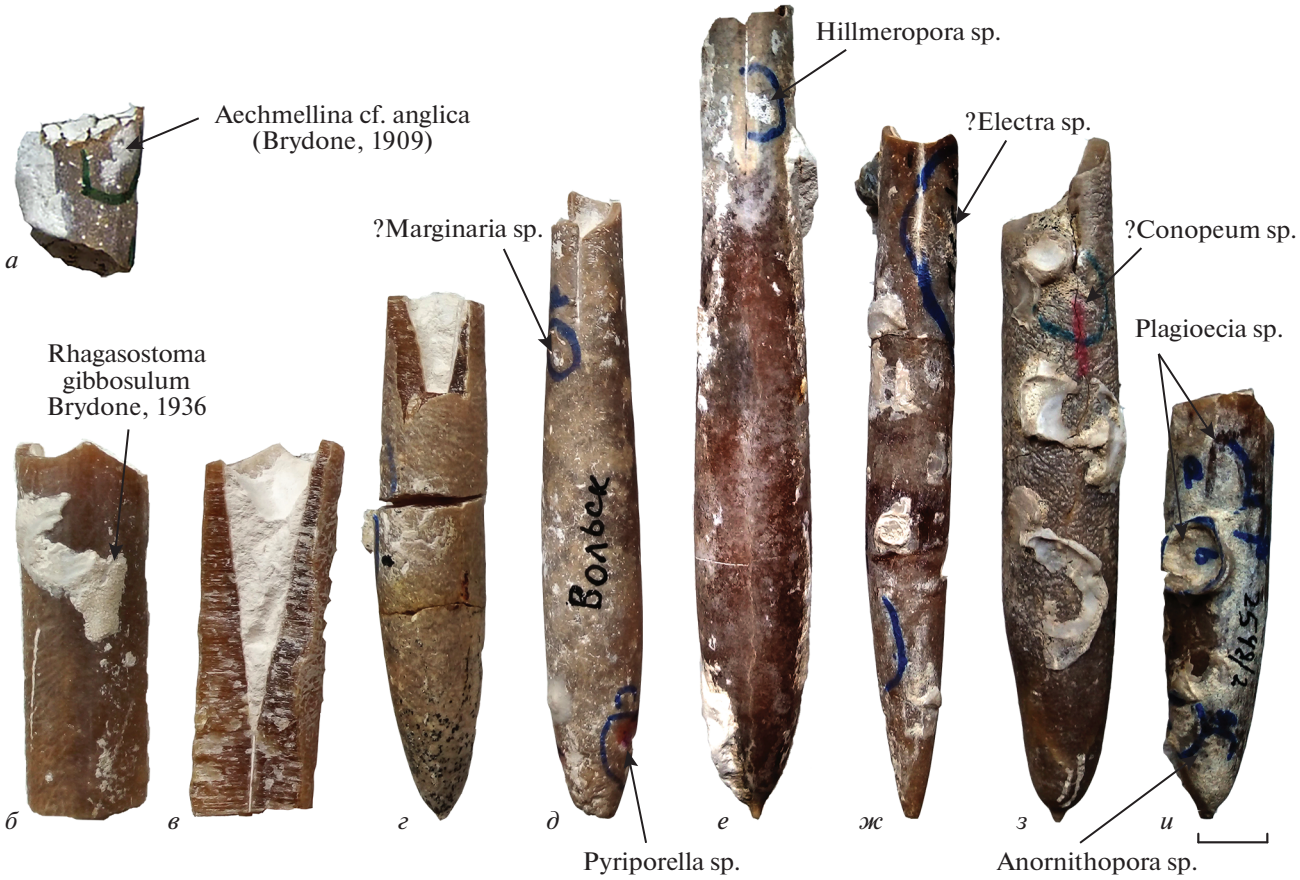

Рис. 2. Ростры белемнитов, инкрустированные мшанками, из верхнего сантона–маастрихта окрестностей Шихан (*а*), Вольска (*б–е*) и г. Ак-Кая (*ж–и*): *а* – ?Belemnitellidae Pavlow, 1914, экз. МЗ МГУ, № 142/8; *б*, *в* – Belemnitellidae Pavlow, 1914, экз. МЗ МГУ, № 144/1; *г* – Belemnitella sp. ex gr. praecursor Stolley, 1897, экз. МЗ МГУ, № 42/4; *д* – Belemnella licharewi Jeletzky, 1941, экз. МЗ МГУ, № 142/7; *е* – B. lanceolata (von Schlotheim, 1813), экз. МЗ МГУ, № 144/2; *ж* – B. lanceolata (von Schlotheim, 1813), экз. МЗ МГУ, № 144/3; *з* – Belemnitella mucronata (von Schlotheim, 1813), экз. МЗ МГУ, № 144/4; *и* – Belemnitellidae Pavlow, 1914, экз. МЗ МГУ, № 144/5. Масштабная линейка: 1 см.

было показано ранее (Барабошкин и др., 2019), данный вид белемнитов характеризует верхнюю часть кампанского яруса и нижнюю часть маастрихтского яруса.

Другое местонахождение – гора Ак-Кая (Белая Скала), расположенная к северу от г. Белогорска (Центральный Крым). Несмотря на то, что этот разрез хорошо обнажен и посещался многими поколениями геологов, детали его строения изучены недостаточно полно. Сведения о строении интересующего нас стратиграфического интервала и распределении белемнитов (по данным А.С. Алексеева) приведены в: Барабошкин и др. (2016). Разрез верхнего кампана–маастрихта представлен здесь толщей мергелей и песчаников (в верхней части) мощностью около 140–150 м, из которых на редких уровнях встречаются ростры белемнитов.

Экз. МЗ МГУ, № 144/3 (прежний номер 5165/9) (рис. 2, *ж*) имеет более полную сохранность и, вероятно, относится к виду Belemnella lanceolata, который был распространен в позднем кампане и раннем маастрихте.

Экз. МЗ МГУ, № 144/4 (прежний номер 5143/1) (рис. 2, *з*), вероятно, является кампанским представителем с коротким скульптированным ростром, определенным как Belemnitella mucronata (von Schlotheim, 1813).

Экз. МЗ МГУ, № 144/5 (прежний номер 2548/2) (рис. 2, *и*) представляет собой фрагмент апикальной части ростра и не может быть определен точнее, чем представитель семейства Belemnitellidae. С учетом строения разреза, этот образец характеризует верхний кампан–маастрихт.

ХАРАКТЕРИСТИКА МШАНОК ИЗ ОКРЕСТНОСТЕЙ ВОЛЬСКА И ШИХАН

Новые находки мшанок из окрестностей Вольска (карьеры “Большевик” и “Коммунар”) и Шихан происходят из интервала сантона–маастрихта. Они принадлежат к восьми видам из классов

Stenolaemata (отряд Cyclostomata) и Gymnolaemata (отряд Cheilostomata).

К первому классу отнесен один вид, **Cyclostomata gen. et sp. indet.** (рис. 3, *а*), экз. МЗ МГУ, № 144/6, белемнит Belemnitella sp. ex gr. praecursor (экз. МЗ МГУ, № 142/4); верхний сантон–нижний кампан. Фрагмент вертикально-растущей булавовидной колонии, 1 мм высотой и 2 мм шириной, с широким основанием, представлен начальной стадией роста, поэтому необходимые диагностические признаки для определения до родового и видового уровня отсутствуют.

Ниже приводится характеристика мшанок отряда Cheilostomata. Из-за плохой сохранности колоний до видового уровня были идентифицированы только три образца, тогда как остальные таксоны приводятся в открытой номенклатуре.

Herpetopora cf. anglica Lang, 1914 (рис. 3, *б*, *в*), семейство Electridae Stach, 1937; экз. МЗ МГУ, № 142/4b, белемнит Belemnitella sp. ex gr. praecursor (экз. МЗ МГУ, № 142/4); верхний сантон–нижний кампан. Колония инкрустирующая, представлена ветвящимися цепочками с унисериально расположенными автозооидами. Автозооиды грушевидные, часто с длинной проксимальной гимноцистой (кауда). По размеру опезии автозооидов (Д/Ш = 2.09) колония может быть предположительно отнесена к виду H. anglica (см. Thomas, Larwood, 1960; Taylor, McKinney, 2006). Этот вид имеет широкое распространение и известен из отложений верхнего турона–маастрихта Западной Европы и Северной Америки (Taylor, 1988, 2002; Martha et al., 2017). В Европе H. anglica встречается с верхнего турона до низов кампана (Taylor, McKinney, 2006). Другой близкий вид, H. laxata (d'Orbigny, 1853), встречается, в основном, в кампане и маастрихте и отличается от H. anglica более короткими и узкими апертурами автозооециев (Thomas, Larwood, 1960).

Размеры основных элементов колонии: АзД (с кауда) 470–850 мкм (646 ± 171 мкм; N = 1, *n* = 5); АзШ 200–340 мкм (274 ± 52 мкм; N = 1, *n* = 5); ОпД (= 'ha' в: Thomas, Larwood, 1960) 380–575 мкм (437 ± 92 мкм; N = 1, *n* = 4); ОпШ (= 'la' в: Thomas, Larwood, 1960) 160–265 мкм (209 ± 43 мкм; N = 1, *n* = 4).

Hillmeropora sp. (рис. 2, *е*; 3, *г*, *д*), семейство Calloporidae Norman, 1903; экз. МЗ МГУ, № 144/2a, белемнит Belemnella lanceolata (экз. МЗ МГУ, № 144/2); верхний кампан–нижний маастрихт. Колония инкрустирующая мультисериальная; поровые камеры крупные. Автозооиды яйцевидной формы и радиально расходятся от анцеструлы (в изученной колонии она разрушена), опезия крупная (Д/Ш = 1.45). Гимноциста полностью окружает криптоцисту: в проксимолатеральных частях ее ширина варьирует от 30 до 150 мкм, очень узкая в дистальной части. Криптоциста погруженная, узкая в дистальной части и расширяется к проксимальной, однако ее границы в проксимальной части трудно различимы. Овицеллы образованы гимноцистой дистального зооида, эндооеций разрушен. Основания шипов, авикулярии и кенозооиды отсутствуют. Изученная колония может быть отнесена к недавно установленному роду Hillmeropora Martha, Niebuhr et Scholz, 2017, поскольку имеет признаки, отвечающие его диагнозу (Martha et al., 2017). От типового вида этого рода (Hillmeropora pavonina Martha, Niebuhr et Scholz, 2017 из верхнего турона Германии) вольский экземпляр отличается более узкой и погруженной криптоцистой, более короткими автозооидами (вместо АзД 505–651 мкм у H. pavonina), более длинными и узкими опезиями (вместо ОпД 233–296 мкм и ОпШ 215–271 у H. pavonina) и более мелкими овицеллами (вместо ОвД 117–172 мкм и ОвШ 187–240 у H. pavonina).

Размеры основных элементов колонии: АзД (с гимноцистой) 410–540 мкм (485 ± 48 мкм; N = 1, *n* = 12); АзШ (с гимноцистой) 320–600 мкм (400 ± ± 80 мкм; N = 1, *n* = 12); ОпД 290–320 мкм (307 ± ± 15 мкм; N = 1, *n* = 3); ОпШ 190–240 мкм (213 ± 25 мкм; N = 1, *n* = 3); ОвД 130–170 мкм (143 ± 12 мкм; N = 1, *n* = 12); ОвШ 120–160 мкм (138 ± 13 мкм; N = 1, *n* = 12).

?Marginaria sp. (рис. 2, *д*; 3, *е–и*), семейство Calloporidae; экз. МЗ МГУ, № 142/7d, белемнит Belemnella licharewi (экз. МЗ МГУ, № 142/7); верхний кампан. Колония инкрустирующая мультисериальная; поровые камеры крупные. Автозооиды грушевидные с крупной опезией (Д/Ш = 1.37). Гимноциста наиболее развита в проксимальной части и полностью окружает узкую криптоцисту. Присутствуют две пары дистальных оснований шипов. Овицеллы образованы гимноцистой дистального зооида, эндооеций разрушен. Авикулярии овальные, с хорошо развитой гимноцистой (?), образуют скопления на отдельных участках колонии. Изученный экземпляр предположительно может быть отнесен к роду Marginaria Römer, 1840, так как в колонии присутствуют скопления мелких авикуляриев, неравномерно разбросанные между автозооидами. Также для представителей этого рода характерно развитие опезиальных шипов (Voigt, 1989). У ?Marginaria sp. присутствуют две пары дистальных оснований шипов, как и у некоторых представителей рода Wilbertopora Cheetham, 1954, напр., W. ostiolatoides Martha, Niebuhr et Scholz, 2017 из верхнего турона Германии. Однако мелкие авикулярии W. ostiolatoides межзооидальные без широкой гимноцисты и скоплений не образуют (Martha et al., 2017). От представителей рода Flustrellaria d'Orbigny, 1853, у которых также могут быть развиты мелкие авикулярии, ?Marginaria sp. отличается развитием только дистальных шипов, а не по всему краю опезии. От описанных видов

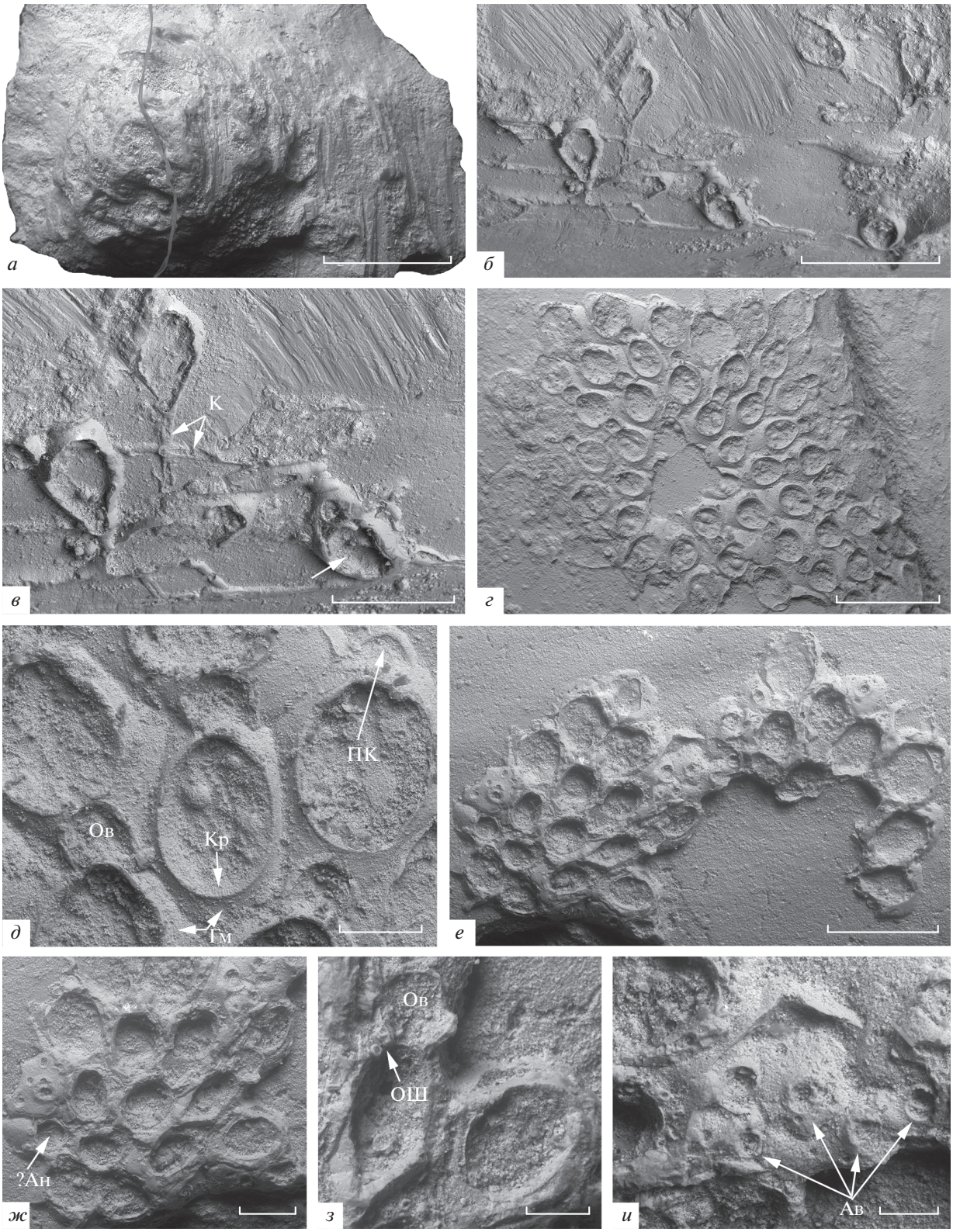

Рис. 3. Мшанки из верхнего сантона-маастрихта окрестностей Вольска: *а* – Cyclostomata gen. et sp. indet., экз. МЗ МГУ, № 144/6; *б*, *в* – Herpetopora cf. anglica Lang, 1914, экз. МЗ МГУ, № 142/4b, на *в* стрелкой показан автозооид с разрушенной закрывающей пластиной; *г*, *д* – Hillmeropora sp., экз. МЗ МГУ, № 144/2a; *е*–*и* – ?Marginaria sp., экз. МЗ МГУ, № 142/7d. Обозначения: Ав: авикулярий; ?Ан: анцеструла; Гм: гимноциста; К: кауда; Кр: криптоциста; Ов: овицелла; ОШ: основания шипов; ПК: поровая камера. Масштабные линейки: *а*, *в*, *е* – 500 мкм; *б*, *г* – 1 мм; *д*, *ж* – 200 мкм; *з*, *и* – 100 мкм.

рода Marginaria из кампана–маастрихта США (Taylor, McKinney, 2006) и маастрихта Мадагаскара (Di Martino et al., 2018) отличается присутствием опезиальных шипов.

Размеры основных элементов колонии: АзД (с гимноцистой) 260–310 мкм (292 ± 22 мкм; N = 1, *n* = 5); АзШ 160–240 мкм (206 ± 32 мкм; N = 1, *n* = 5); ОпД 160–180 мкм (170 ± 10 мкм; N = 1, *n* = 5); ОпШ 110–140 мкм (124 ± 13 мкм; N = 1, *n* = 5); ОвД 90–110 мкм (100 ± 10 мкм; N = 1, *n* = 3); ОвШ 90–110 мкм (97 ± 11 мкм; N = 1, *n* = 3).

Pyriporella sp. (рис. 2, *д*; 4, *а–в*), семейство Calloporidae; экз. МЗ МГУ, № 142/7с, белемнит Belemnella licharewi (экз. МЗ МГУ, № 142/7); верхний кампан. Колония инкрустирующая мультисериальная; поровые камеры крупные. Автозооиды яйцевидной формы с крупной опезией (Д/Ш = 1.31). Гимноциста хорошо развита в проксимолатеральной части, криптоциста узкая. Присутствует пара дистолатеральных и пара латеральных оснований шипов. Овицеллы отсутствуют. Авикулярии редкие межзооидальные столбовидные. Изученная колония представлена начальной стадией роста и отличается от других видов рода Pyriporella Canu, 1911 очень редкими межзооидальными авикуляриями, тогда как у P. pedunculata (Shaw, 1967) и P. lacucarinatensis Taylor et McKinney, 2006 из кампана и маастрихта США (Taylor, McKinney, 2006), P. sagittaria (Brydone, 1910) из кампана Англии (Taylor, 2002) и типового вида P. ameghinoi Canu, 1911 из датского яруса Аргентины (Brezina et al., 2021) авикулярии адвентивные, многочисленные, часто развиты на гимноцисте автозооидов. Количество оснований шипов, а также наличие редких авикуляриев на начальной стадии роста сближает Pyriporella sp. с видом P. lacucarinatensis. Однако у изученной Pyriporella sp. автозооиды короткие и узкие (вместо АзД 458–582 мкм, АзШ 242–431 мкм), а опезии более мелкие (вместо ОпД 268–359 мкм, ОпШ 123–260 мкм у P. lacucarinatensis). Кроме того, у изученного экземпляра овицеллы отсутствуют, а у P. lacucarinatensis они гиперстомиальные. Несмотря на указанные отличия, фрагментарность изученной колонии не позволяет устанавливать новые виды.

Размеры основных элементов колонии: АзД 330–460 мкм (408 ± 58 мкм; N = 1, *n* = 6); АзШ 220–280 мкм (248 ± 20 мкм; N = 1, *n* = 6); ОпД 210–270 мкм (240 ± 22 мкм; N = 1, *n* = 5); ОпШ 170–200 мкм (184 ± 11 мкм; N = 1, *n* = 5); АвД 250–290 мкм (270 ± 28 мкм; N = 1, *n* = 2); АвШ 100–120 мкм (110 ± 14 мкм; N = 1, *n* = 2); ОпАвД 110–120 мкм (150 ± 7 мкм; N = 1, *n* = 2); ОпАвШ 60–80 мкм (70 ± 14 мкм; N = 1, *n* = 2).

Tyloporella sp. (рис. 4, *г*, *д*), семейство Onychocellidae Jullien, 1882; экз. МЗ МГУ, № 142/4с, белемнит Belemnitella sp. ex gr. praecursor (экз. МЗ МГУ, № 142/4); верхний сантон–нижний кампан. Колония крупная, инкрустирующая, мультисериальная. Автозооиды с редуцированной гимноцистой, хорошо развитой криптоцистой и крупной опезией (Д/Ш = 0.95). Авикулярии мелкие, дистолатерально направленные, расположены по одному дистально над каждой опезией автозооида. Овицеллы не наблюдались. Почти вся поверхность колонии, за исключением ее дистального края, стерта, и в связи с этим данный экземпляр может быть определен только до рода. Мшанка Tyloporella sp. отличается от типового вида рода Tyloporella Voigt, 1989, T. reussi Voigt, 1989, происходящего из сеномана Германии (Voigt, 1989; Martha et al., 2017), а также от ?T. lata (Canu, 1911) из маастрихта Мадагаскара (Di Martino et al., 2018) дистолатерально направленными авикуляриями, тогда как у перечисленных выше видов авикулярии направлены дистально. От T. smithi Di Martino et Taylor, 2013 из позднего кампана–маастрихта Объединенных Арабских Эмиратов (Di Martino, Taylor, 2013) и T. cretacea (Canu et Bassler, 1926) из маастрихта США (Taylor, McKinney, 2006) изученный экземпляр отличается дистолатеральным направлением авикуляриев вместо проксимолатерального.

Размеры основных элементов колонии: АзД 650–840 мкм (767 ± 81 мкм; N = 1, *n* = 6); АзШ 390–490 мкм (432 ± 39 мкм; N = 1, *n* = 6); ОпД 280–300 мкм (292 ± 9 мкм; N = 1, *n* = 4); ОпШ 260–360 мкм (310 ± 48 мкм; N = 1, *n* = 4); АвД 160–180 мкм (167 ± 10 мкм; N = 1, *n* = 4); АвШ 100–110 мкм (102 ± 5 мкм; N = 1, *n* = 4).

Rhagasostoma gibbosulum Brydone, 1936 (рис. 2, *б*; 4, *е–и*), семейство Onychocellidae; экз. МЗ МГУ, № 144/1а, белемнит Belemnitellidae (экз. МЗ МГУ, № 144/1); сантон–маастрихт. Колония инкрустирующая, мультисериальная. Анцеструла округлая, диаметром 370 мкм. Автозооиды с терминальной D-образной опезией (Д/Ш = 0.98), редуцированной проксимальной гимноцистой и хорошо развитой криптоцистой. Авикулярии межзооидальные с асимметричным рострумом. Овицеллы не наблюдались. Р. Брайдоном (Brydone, 1936) в качестве голотипа R. gibbosulum была описана инкрустирующая колония из среднего кампана Англии, тогда как позже к этому виду были отнесены стержневидные колонии из кампанского отторженца Белоруссии и нижнего маастрихта Германии (Koromyslova et al., 2018b). Вольский экземпляр отличается от ранее описанных экземпляров более крупными опезиями автозооидов.

Размеры основных элементов колонии: АзД 400–560 мкм (494 ± 50 мкм; N = 1, *n* = 12); АзШ 290–430 мкм (367 ± 40 мкм; N = 1, *n* = 12); ОпД 120–165 мкм (136 ± 13 мкм; N = 1, *n* = 12); ОпШ 120–160 мкм (140 ± 13 мкм; N = 1, *n* = 12);

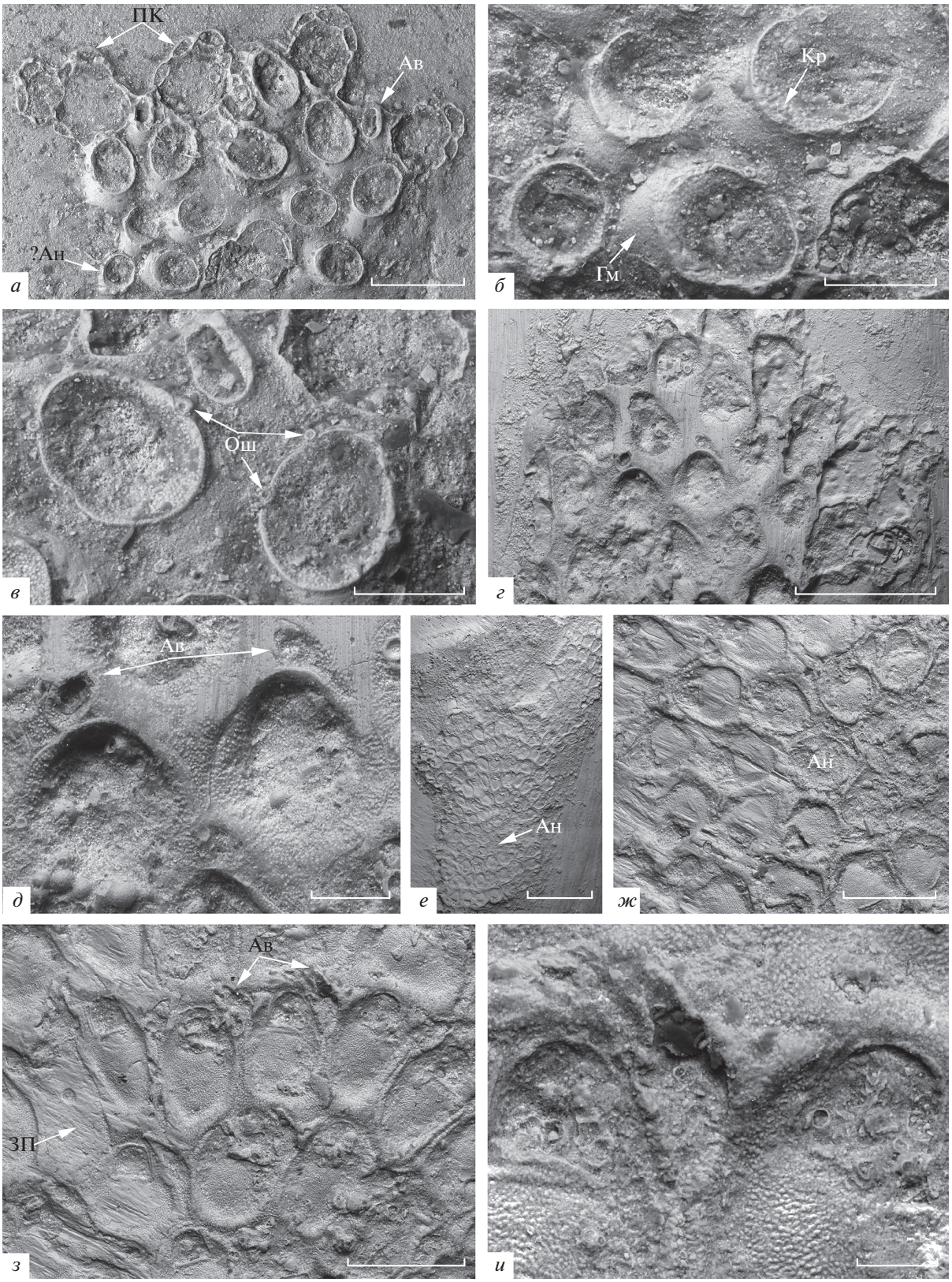

Рис. 4. Мшанки из сантона–маастрихта окрестностей Вольска: *а–в* – Pyriporella sp., экз. МЗ МГУ, № 142/7с; *г*, *д* – Tyloporella sp., экз. МЗ МГУ, № 142/4с; *е–и* – Rhagasostoma gibbosulum Brydone, 1936, экз. МЗ МГУ, № 144/1а. Обозначения: Ав: авикулярий; ?Ан: и Ан: анцеструла; Гм: гимноциста; ЗП: закрывающая пластина; Кр: криптоциста; ОШ: основания шипов; ПК: поровые камеры. Масштабные линейки: *а*, *ж*, *з* – 500 мкм; *г* – 1 мм; *б*, *в*, *д* – 200 мкм; *е* – 2 мм; *и* – 100 мкм.

АвД 290–365 мкм (326 ± 37 мкм; N = 1, *n* = 4); АвШ 80–120 мкм (99 ± 17 мкм; N = 1, *n* = 4); ОпАвД 60 мкм (60 ± 0 мкм; N = 1, *n* = 2); ОпАвШ 50–60 мкм (55 ± 7 мкм; N = 1, *n* = 2).

Aechmellina cf. anglica (Brydone, 1909) (рис. 2, *а*; 5), семейство Onychocellidae; экз. МЗ МГУ, № 142/8b, белемнит ?Belemnitellidae (экз. МЗ МГУ, № 142/8); сантон–маастрихт. Колония инкрустирующая, мультисериальная. Анцеструла не наблюдалась. Автозооиды яйцевидной формы. Гимноциста отсутствует; криптоциста занимает большую часть фронтальной поверхности, выпуклая. Опезия терминальная округло-треугольная, узкая (Д/Ш = 0.40), с короткими проксимолатеральными опезиулярными выемками; дистальный край приподнят, ростральный, с одним центральным основанием шипа (рис. 5, *г*, *д*); проксимальный край прямой, утолщенный, гладкий. Авикулярии межзооидальные, мелкие, каплевидной формы, с симметричным рострумом. Овицеллы не наблюдались. Ранее эта мшанка была ошибочно определена как Cheethamia cf. aktolagayensis Koromyslova, Baraboshkin et Martha, 2018 (см. Коромыслова, Барабошкин, 2021). Однако дальнейшее исследование показало, что изученный экземпляр имеет большое сходство с видом Aechmellina anglica, описанным из нижнего маастрихта Англии (Brydone, 1909). Присутствие дистальных шипов у типовых экземпляров этого вида, а также у экземпляров, описанных Э. Фогтом из нижнего маастрихта г. Хвалынска, Саратовская обл., Россия (Фогт, 1962), и позднего мела Легердорфа, Германия (Voigt, 1949), не указано. Тем не менее, отмечается, что некоторые экземпляры A. anglica могут иметь дистальные основания шипов (Voigt, 1959). От мшанок A. anglica, описанных Фогтом (1962) из нижнего маастрихта г. Хвалынска, A. cf. anglica отличается более крупными автозооидами.

От типового вида рода Aechmellina Taylor, Martha et Gordon, 2018, A. falcifera (Voigt, 1949), происходящего из нижнего кампана Германии, изученный экземпляр отличается узкой округлотреугольной опезией [у A. falcifera она полуэллиптическая (Taylor et al., 2018)] и выпуклой криптоцистой. Форма опезии и выпуклая криптоциста сближает A. cf. anglica с видами A. stenostoma (Voigt, 1930) из маастрихта о. Рюген, Западного Копетдага, р. Эмбы, плато Актолагай и плато Устюрт (Voigt, 1930, 1967; Никулина, 2001; Koromyslova et al., 2018a); A. lahuseni (Voigt, 1967) из маастрихта плато Устюрт, р. Эмбы и п-ова Мангышлак (Voigt, 1967); A. seriata (Levinsen, 1925) из маастрихта островов Мён и Рюген (Levinsen, 1925; Voigt, 1959), а также с A. viskovae Koromyslova, Baraboshkin et Martha, 2018 из нижнего маастрихта плато Актолагай (Koromyslova et al., 2018a). Однако A. cf. anglica отличается от этих четырех видов мелкими каплевидными авикулариями, тогда как у A. stenostoma авикулярии длинные со стреловидным симметричным рострумом, у A. lahuseni авикулярии длинные с лопатовидным симметричным рострумом, а у A. seriata и A. viskovae авикулярии мелкие овальные.

Размеры основных элементов колонии: АзД 570–765 мкм (668 ± 61 мкм; N = 1, *n* = 8); АзШ 410–510 мкм (462 ± 38 мкм; N = 1, *n* = 8); ОпД 70–90 мкм (79 ± 8 мкм; N = 1, *n* = 8); ОпШ 180–210 мкм (200 ± 11 мкм; N = 1, *n* = 8); АвД 200–260 мкм (226 ± 20 мкм; N = 1, *n* = 8); АвШ 90–115 мкм (106 ± 10 мкм; N = 1, *n* = 8).

ХАРАКТЕРИСТИКА МШАНОК ГОРЫ АК-КАЯ

Новые находки мшанок из кампана–маастрихта г. Ак-Кая принадлежат классам Stenolaemata и Gymnolaemata. Из-за плохой сохранности колоний все виды приводятся в открытой номенклатуре. Представителями стенолемат является вид Plagioecia sp. (отряд Cyclostomata), гимнолемат – виды ?Electra sp., ?Conopeum sp. и Anornithopora sp. (отряд Cheilostomata). Ниже приводится характеристика этих мшанок.

Plagioecia sp. (рис. 2, *и*; 6, *а–ж*), семейство Plagioeciidae Canu, 1918; экз. МЗ МГУ, №№ 144/5a, 144/5b, 144/5c, белемнит Belemnitellidae (экз. МЗ МГУ, № 144/5); верхний кампан–маастрихт. Несколько мультисериальных однослойных колоний инкрустировали ростр белемнита и внутреннюю поверхность раковины моллюска, прикрепленной к тому же ростру. Мшанки отнесены к роду Plagioecia Canu, 1918 на основании обнаруженного у одной из колоний крупного серповидного гонозооида (875 мкм длиной и 1985 мкм шириной), крыша которого пронизана перистомами автозооидов (рис. 6, *а*, *б*), что является характерным для представителей этого рода (Harmelin, 1976; Taylor, Sequeiros, 1982; Taylor, McKinney, 2006; Martha et al., 2019). Однако оэциопора не была выявлена. Некоторые апертуры автозооидов закрыты терминальными диафрагмами (рис. 6, *ж*). Псевдопоры не наблюдались. Особенностью Plagioecia sp. из кампана–маастрихта г. Ак-Кая, также как и некоторых других представителей этого рода, P. cristata Taylor et McKinney, 2006 из маастрихта США и ‘Plagioecia’ sp. из нижнего маастрихта плато Актолагай (Taylor, McKinney, 2006; Koromyslova et al., 2018a), является наличие срединного киля вдоль передней стенки автозооидов, достигающего проксимального края апертуры (рис. 6, *в*, *д*, *ж*). Изученный экземпляр отличается от P. cristata большими размерами апертур (вместо 45–90 мкм в диаметре у P. cristata), а от ‘Plagioecia’ sp. меньшими размерами апертур (вместо АпД 90–190 мкм и АпШ 80–110 мкм у ‘Plagioecia’ sp.). Кроме того, гонозооид актола-

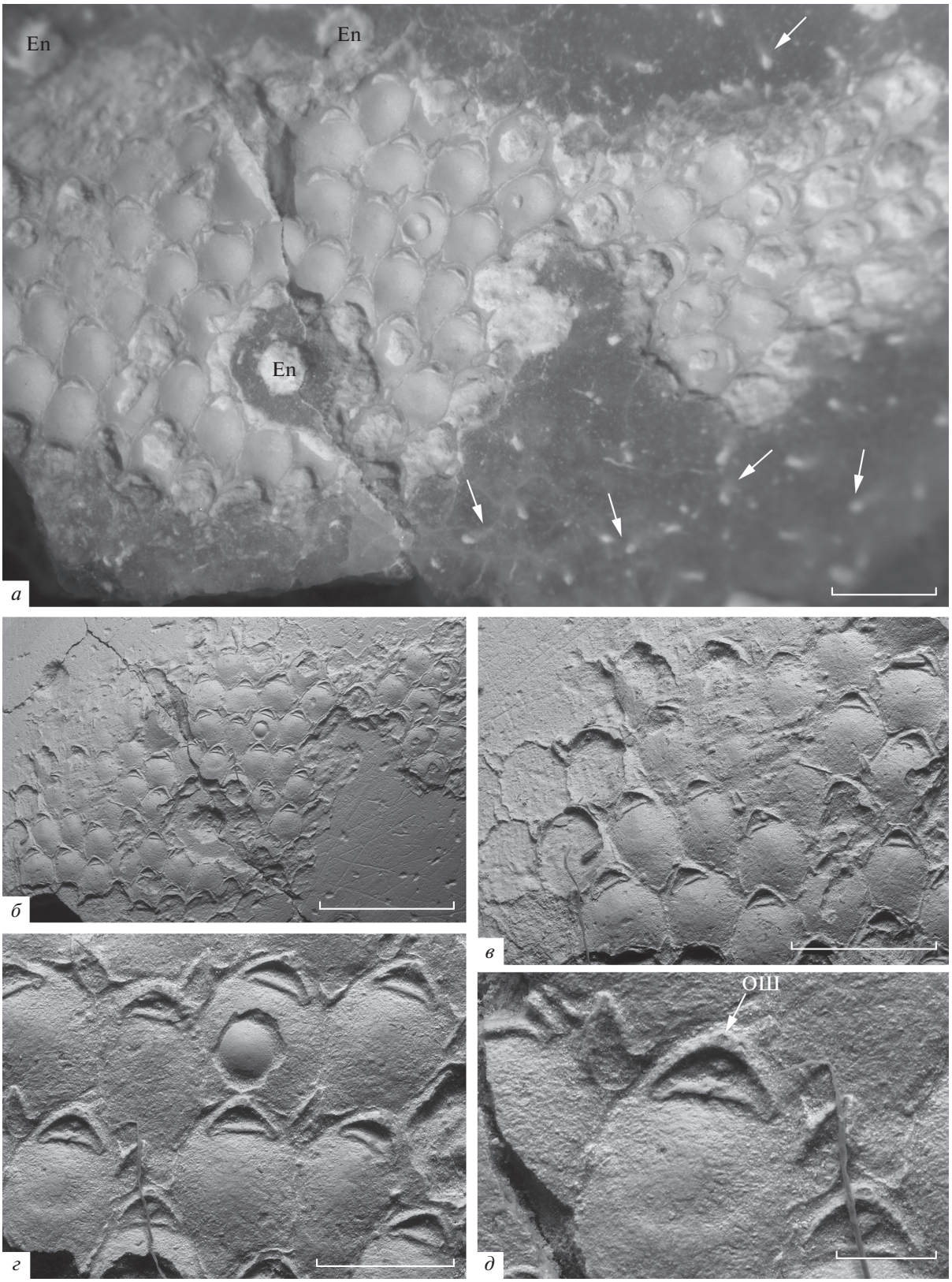

Рис. 5. Мшанки из сантона–маастрихта окрестностей Шихан: *а* – Aechmellina cf. anglica (Brydone, 1909), экз. МЗ МГУ, № 142/8b и Voigtella sp., экз. МЗ МГУ, № 142/8a (сверления мшанок показаны стрелками), фотография сделана на микроскопе Leica M165C; *б–д* – A. cf. anglica, экз. МЗ МГУ, № 142/8b. Обозначения: En: сверления, оставленные губками Entobiai sp.; ОШ: основания шипов. Масштабные линейки: *а*, *в* – 1 мм; *б* – 2 мм; *г* – 500 мкм; *д* – 200 мкм.

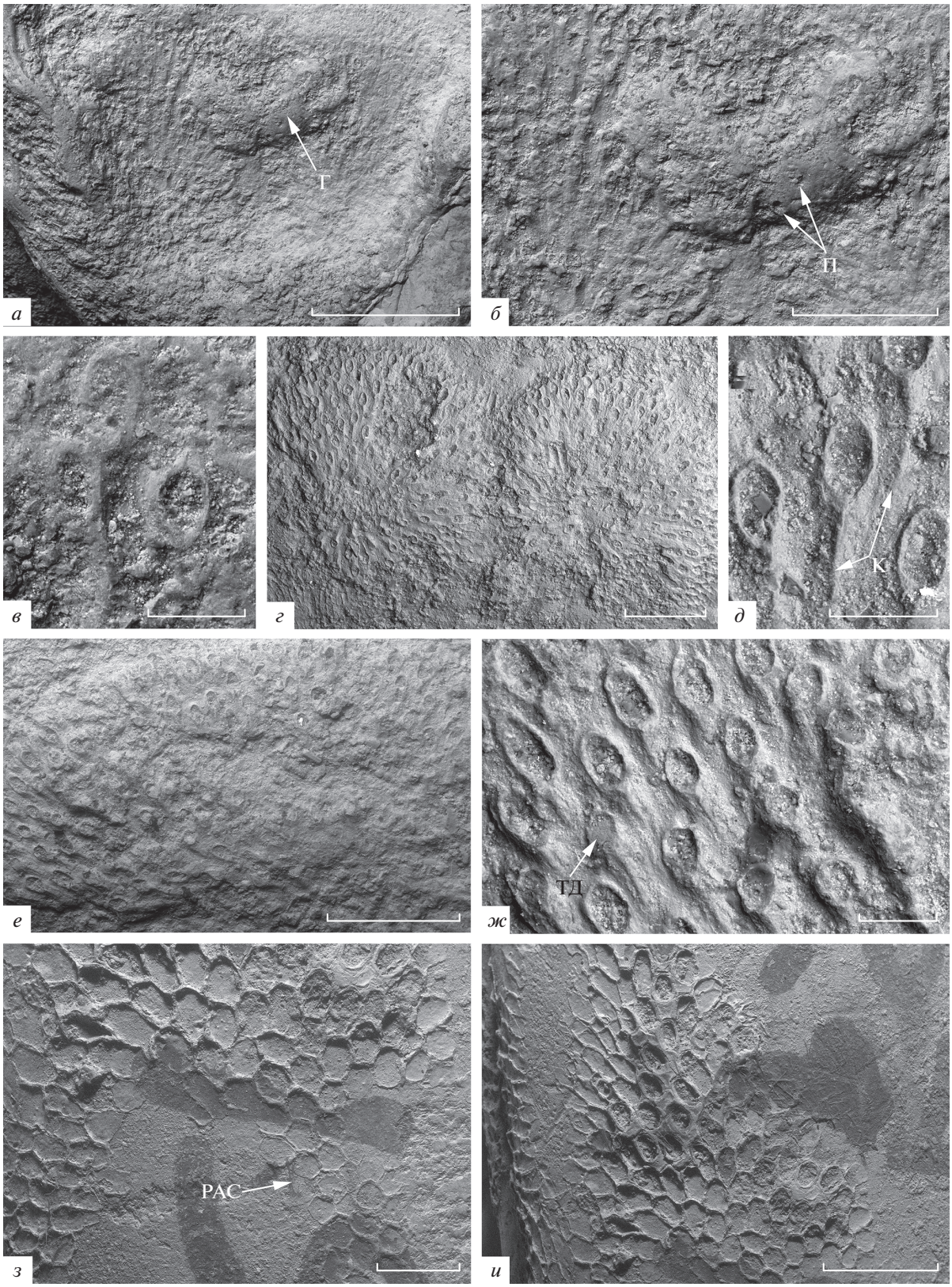

Рис. 6. Мшанки из кампана–маастрихта г. Ак-Кая: *а–ж* – Plagioecia sp.: *а–в* – экз. МЗ МГУ, № 144/5b; *г*, *д* – экз. МЗ МГУ, № 144/5c; *е*, *ж* – экз. МЗ МГУ, № 144/5a; *з*, *и* – ?Electra sp., экз. МЗ МГУ, № 144/3a. Обозначения: Г: гонозооид; К: киль; П: перистом; РАС: ранняя астогенетическая стадия; ТД: терминальная диафрагма. Масштабные линейки: *а*, *и* – 2 мм; *б*, *г*, *е*, *з* – 1 мм; *в*, *д*, *ж* – 200 мкм.

гайского вида не пронизан апертурами автозооидов.

Размеры основных элементов колонии: АпД 100–150 мкм (128 ± 18 мкм; N = 3, *n* = 13); АпШ 80–100 мкм (85 ± 7 мкм; N = 3, *n* = 13).

?Electra sp. (рис. 2, *ж*; 6, *з*, *и*; 7, *а*, *б*), семейство Electridae; экз. МЗ МГУ, № 144/3а, белемнит Belemnella lanceolata (экз. МЗ МГУ, № 144/3); верхний кампан–нижний маастрихт. Колония инкрустирующая, мультисериальная. Автозооиды с хорошо развитой проксимальной гимноцистой; криптоциста узкая. Опезии крупные, овальные; присутствует два дистолатеральных шипа и один проксимальный. Овицеллы, авикулярии и кенозооиды не наблюдались. Вид предположительно отнесен к роду Electra Lamouroux, 1816. Особенностью этого рода является хорошо развитая гимноциста, которая может иметь разное количество шипов, включая медиальный шип, расположенный под проксимальным краем опезии. Однако плохо сохранившаяся ранняя астогенетическая стадия (рис. 6, *з*) не позволяет определить, имела ли изученная колония "сложную многорядную" форму роста, характерную для представителей этого рода (Silén, 1987; Taylor, McKinney, 2006). Кроме того, виды, обладающие схожей морфологией, недавно были описаны в составе рода Conopeum Gray, 1848 (см. Gordon et al., 2020).

Вид ?Electra sp. вместе с E. everretti Taylor et McKinney, 2006 из маастрихта Северной Каролины США, очевидно, являются самыми древними представителями этого рода. Изученный вид отличается от E. everretti более крупными автозооидами и их опезиями (вместо АвД 300–420, АвШ 120–210, ОпД 165-240, ОпШ 90–150 у E. everretti).

Размеры основных элементов колонии: АзД 670–810 мкм (720 ± 48 мкм; N = 1, *n* = 5); АзШ 370–435 мкм (399 ± 24 мкм; N = 1, *n* = 6); ОпД 430–480 мкм (457 ± 21 мкм; N = 1, *n* = 6); ОпШ 270–330 мкм (295 ± 23 мкм; N = 1, *n* = 6).

?Conopeum sp. (рис. 2, *з*; 7, *в*, *г*), семейство Electridae; экз. МЗ МГУ, № 144/4а, белемнит Belemnitella mucronata (экз. МЗ МГУ, № 144/4); кампан. Колония инкрустирующая, мультисериальная, анцеструла и ранняя астогенетическая стадия не сохранились. Автозооиды с редуцированной гимноцистой и узкой криптоцистой. Опезия крупная, овальная. Мелкие треугольные зооиды, предположительно, кенозооиды, нерегулярно развиты между автозооидами. Поровые камеры, основания шипов, овицеллы и авикулярии не наблюдались. Изученный экземпляр предположительно отнесен к роду Conopeum, поскольку автозооиды имеют морфологию, характерную для представителей этого рода, а также в колонии присутствуют структуры, подобные кенозооидам, которые часто наблюдаются у представителей этого рода (Taylor, McKinney, 2006; Gordon et al., 2020; Taylor, Rogers, 2021). Имеющийся фрагмент колонии имеет сходство с родом Eokotosokum Taylor et Cuffey, 1992 из маастрихта Канады (Taylor, Cuffey, 1992), выражающееся в морфологии автозооидов и присутствии структур, подобных кенозооидам. Однако от типового вида этого рода E. bicystosum (Allan et Sanderson, 1945) мшанка ?Conopeum sp. отличается более узкой криптоцистой, а также отсутствием дистальной пары оснований шипов. Кроме того, для рода Eokotosokum характерна "сложная многорядная" форма роста колонии (Taylor, Cuffey, 1992), о чем нельзя сказать с уверенностью для ?Conopeum sp. из-за фрагментарности колонии.

Размеры основных элементов колонии: АзД 460–600 мкм (526 ± 43 мкм; N = 1, *n* = 12); АзШ 240–330 мкм (297 ± 33 мкм; N = 1, *n* = 12); ОпД 310–400 мкм (349 ± 27 мкм; N = 1, *n* = 12); ОпШ 150–250 мкм (192 ± 28 мкм; N = 1, *n* = 12); КзД 230–340 мкм (278 ± 47 мкм; N = 1, *n* = 5); КзШ 110–150 мкм (130 ± 19 мкм; N = 1, *n* = 5).

Anornithopora sp. (рис. 2, *и*; 7, *д*–*к*), семейство Cribrilinidae Hincks, 1879; экз. МЗ МГУ, №№ 144/5d, 144/5f, 144/5g, белемнит Belemnitellidae (экз. МЗ МГУ, № 144/5); верхний кампан-маастрихт. Колония инкрустирующая, мультисериальная, дистальная поровая камера небольшая. Предполагаемая анцеструла округлая, около 190 мкм диаметром (рис. 7, *д*). Автозооиды с редуцированной гимноцистой и выпуклым фронтальным щитом, который состоит из 10–14 ребер, соединенных четырьмя–пятью перекладинами, формирующими мелкие межреберные поры; дистальная пара ребер сливается, образуя слегка приподнятую апертурную перемычку с центральным выступом (рис. 7, *з*, *и*). Орифис D-образный с пятью или больше шипами по дистальному краю (рис. 7, *з*). Овицеллы гиперстомиальные со срединным швом (рис. 7, *и*, *к*). Авикулярии и кенозооиды не наблюдались. Несколько плохо сохранившихся колоний, обрастающих один ростр белемнита, отнесены к роду Anornithopora Lang, 1916. Согласно П. Тэйлору и Ф. Маккини (Taylor, McKinney, 2006), к этому роду следует относить крибриморфных мшанок, которые имеют крошечные зооиды и относительно небольшое количество ребер, а также один тип межзооидальных авикуляриев независимо от их встречаемости. Изученный образец наиболее близок по морфологии автозооидов к A. spooneri (Butler et Cheetham, 1958) из кампана–маастрихта США (Taylor, McKinney, 2006), однако отличается от него отсутствием авикуляриев и более крупными автозооидами и их орифисами (вместо АзД 260–340 мкм и АзШ 170–270 мкм, ОрД 40–70 мкм и ОрШ 60–90 мкм у A. spooneri).

Размеры основных элементов колонии: АзД 340–470 мкм (396 ± 44 мкм; N = 3, *n* = 8);

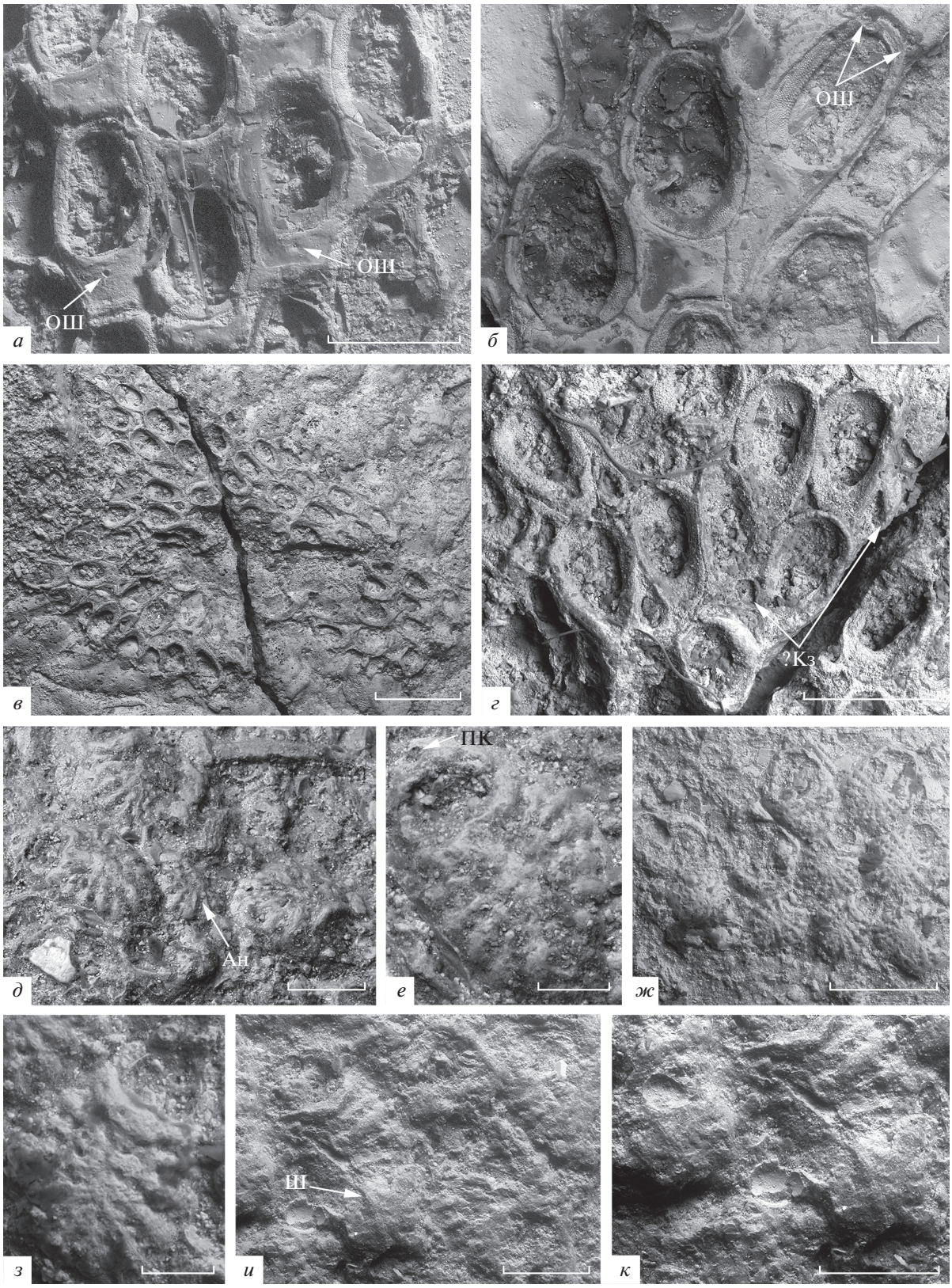

Рис. 7. Мшанки из кампана-маастрихта г. Ак-Кая: *а*, *б* – ? Electra sp., экз. МЗ МГУ, № 144/3a; *в*, *г* – ?Conopeum sp., экз. МЗ МГУ, № 144/4a; *д*–*к* – Anornithopora sp.: *д*, *е* – экз. МЗ МГУ, № 144/5f; *ж*, *з* – экз. МЗ МГУ, № 144/5d; *и*, *к* – экз. МЗ МГУ, № 144/5g. Обозначения: Ан: анцеструла; ?Кз: предполагаемые кенозооиды; ОШ: основания шипов; ПК: поровая камера; Ш: шов. Масштабные линейки: *а*, *ж*, *г* – 500 мкм; *б*, *д*, *и*, *к* – 200 мкм; *в* – 1 мм; *е*, *з* – 100 мкм.

АзШ 220–310 мкм (274 ± 29 мкм; N = 3, *n* = 8); ОрД 70–90 мкм (82 ± 8 мкм; N = 3, *n* = 5); ОрШ 90–110 мкм (100 ± 10 мкм; N = 3, *n* = 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Комплекс мшанок из сантона–кампана Среднего Поволжья описан впервые. Он включает в себя виды: Cyclostomata gen. et sp. indet., Herpetopora cf. anglica Lang, 1914, ?Marginaria sp., Pyriporella sp. и Tyloporella sp. Кроме того, в интервале сантона–маастрихта встречены виды Rhagasostoma gibbosulum и Aechmellina cf. anglica, а в интервале верхнего кампана–нижнего маастрихта обнаружен вид Hillmeropora sp. Ранее из Среднего Поволжья были известны мшанки только из верхнего турона и маастрихта (Фогт, 1962; Вискова, 1965, 1972, 1992, 2004, 2005; Kvachko, 1995; Koromyslova, Seltser, 2020), которые не включают рассмотренных в статье таксонов.

Виды Herpetopora cf. anglica и Rhagasostoma gibbosulum имеют широкое географическое распространение. Первый происходит из отложений верхнего турона–маастрихта Западной Европы и США (Taylor, 1988, 2002; Taylor, McKinney, 2006; Martha et al., 2017), второй вид – из среднего кампана–нижнего маастрихта Англии, Белоруссии и Германии (Brydone, 1936; Koromyslova et al., 2018b). Возможно, к виду R. gibbosulum принадлежит мшанка, описанная Г. Пугачевской (Pugaczewska, 1965) как Onychocella sp., инкрустирующая ростр Belemnitella sp. из верхнего кампана–маастрихта окрестностей Мельника (Польша). Вид Hillmeropora sp. относится к роду, известному ранее только из верхнего турона Германии (Martha et al., 2017). Экземпляр ?Marginaria sp. отнесен к роду, известному из позднего мела Европы (Voigt, 1989; Martha et al., 2017), кампана–маастрихта США (Taylor, McKinney, 2006), маастрихта Мадагаскара (Di Martino et al., 2018) и миоцена Индии (Guha, Gopikrishna, 2007). Род Pyriporella известен из кампана Англии (Taylor, 2002), кампана–маастрихта США (Taylor, McKinney, 2006), датского яруса Аргентины (Canu, 1911; Brezina et al., 2021) и неогена Индии (Sonar, Pawar, 2016). Род Tyloporella встречен в сеномане Германии (Voigt, 1989; Martha et al., 2017), маастрихте Мадагаскара (Di Martino et al., 2018), верхнем кампане–маастрихте ОАЭ (Di Martino, Taylor, 2013) и маастрихте США (Taylor, McKinney, 2006). К недавно установленному роду Aechmellina отнесены виды, широко распространенные в позднем мелу Евразии и Северной Америки (Taylor et al., 2018).

Многочисленные сверления мшанок Voigtella sp. (отряд Ctenostomata из класса Gymnolaemata) были обнаружены на ростре, инкрустированном мшанкой Aechmellina cf. anglica (рис. 5, *а*). На других позднемеловых рострах белемнитов из Среднего Поволжья ранее были встречены сверления, принадлежащие мшанкам ?Voigtella prima (Voigt, 1962) и ?V. cf. prima (окрестности Вольска), а также V. regalis Pohowsky, 1978 (окрестности г. Сенгилей, Ульяновская обл.) (Фогт, 1962; Voigt, Soule, 1973; Pohowsky, 1978; Вискова, 1992; Коромыслова, Барабошкин, 2021).

Изученный комплекс мшанок из кампана–маастрихта г. Ак-Кая включает в себя виды Plagioecia sp. (отряд Cyclostomata), ?Electra sp., ?Conopeum sp. и Anornithopora sp. (отряд Cheilostomata). Сведения о хейлостомных мшанках для этого района приводятся впервые. Ранее только два представителя отряда Cyclostomata, Osculipora (=Desmepora) semicylindrica (Römer, 1840) и Crisina macropora (Marsson, 1887), были описаны из верхнего маастрихта г. Ак-Кая (Вискова, 1972, 1992). За исключением O. semicylindrica и Anornithopora sp., все остальные виды изученного комплекса принадлежат к родам (Crisina, Plagioecia, Conopeum, Electra), существующим в современных морях. Род Anornithopora известен из кампана Англии (Lang, 1916), кампана–маастрихта США (Taylor, McKinney, 2006), маастрихта Мадагаскара (Di Martino et al., 2018), палеоцена Дании (Berthelsen, 1962) и Германии (Voigt, 1925). Род Plagioecia имеет широкое стратиграфическое и географическое распространение, начиная с байоса (Taylor, McKinney, 2006). Меловые представители рода Conopeum известны из верхнего сеномана Туркменистана (Фаворская, 1990, 1996), верхнего турона Германии (Martha et al., 2017), кампана–маастрихта США (Taylor, McKinney, 2006) и ОАЭ (Di Martino, Taylor, 2013), верхнего мела Индии (Guha, Nathan, 1996). ?Electra sp., отмеченный здесь, вместе с E. everretti из маастрихта США, вероятно, являются самыми древними представителями этого рода.

ВЫВОДЫ

Впервые приведены сведения о комплексах мшанок из сантона–кампана Среднего Поволжья и кампана–маастрихта г. Ак-Кая (Центральный Крым), поселявшихся на рострах белемнитов, которые формировали твердые субстраты позднемеловых бассейнов. Изученные формы принадлежат к родам, широко распространенным в верхнемеловых отложениях Евразии и США. Представители родов мшанок, описанных из кампана–маастрихта г. Ак-Кая, кроме того, встречаются и в современных морях.

Наиболее полные данные имеются по позднемеловым мшанкам Европы, Среднего Поволжья и плато Актолагай (Западный Казахстан), выявляющие сходство комплексов. Из первых двух регионов известно 14 общих видов: Phormopora irregularis Marsson, 1887, P. langethalii (Marsson, 1887), Sulcocava cristata Orbigny, 1854, Stomatopo-

ropsis multigemmans (Illies, 1974), Diplosolen pavonius Voigt, 1929, Herpetopora cf. anglica, Dionella trifaria (von Hagenow, 1846), Hoplitaechmella nitescens (Brydone, 1914), H. vespertilio (von Hagenow, 1839), Stichomicropora biconstricta (von Hagenow, 1839), Rhagasostoma gibbosulum, R. cf. saltans (Brydone, 1930), Aechmellina anglica и Luganella goldfussi (von Hagenow, 1839) (Фогт, 1962; Вискова, 1972, 1992, 2004; Koromyslova, Seltser, 2020). Из верхнего мела Среднего Поволжья и плато Актолагай известно четыре общих вида – Voigtella regalis, ?V. cf. prima, Cheethamia aktolagayensis и R. cf. saltans (Pohowsky, 1978; Koromyslova et al., 2018a; Коромыслова, 2020; Koromyslova, Seltser, 2020).

* * *

Работа выполнена в рамках темы госзадания АААА-А16-116033010096-8 (МГУ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барабошкин Е.Ю., Аркадьев В.В., Копаевич Л.Ф. Опорные разрезы меловой системы Горного Крыма // Путеводитель полевых экскурсий Восьмого Всероссийского совещания 26 сентября–3 октября 2016 г. / Ред. Е.Ю. Барабошкин. Симферополь: Издат. Дом ЧерноморПресс, 2016. 90 с.

Барабошкин Е.Ю., Беньямовский В.Н., Гужиков А.Ю. и др. Комплексное изучение пограничного интервала кампана / маастрихта в Поволжье (Россия) и на плато Актолагай (Западный Казахстан) Русской плиты // Проблемы геологии и расширение минерально-сырьевой базы стран Евразии: Матер. междунар. науч. конф. / Ред. Г.Ж. Жолтаев. Алматы: ТОО “Ин-т геол. наук К.И. Сатпаева”, 2019. С. 69–79.

Вискова Л.А. Позднемеловые мшанки рода Meliceritites Среднего Поволжья // Палеонтол. журн. 1965. № 3. С. 49–58.

Вискова Л.А. Позднемеловые мшанки Cyclostomata Поволжья и Крыма. М.: Наука, 1972. 96 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 132).

Вискова Л.А. Морские постпалеозойские мшанки. М.: Наука, 1992. 187 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 250).

Вискова Л.А. Мшанки рода Stomatoporopsis Illies, 1981 (Tubuliporina, Stenolaemata), и их первые находки в маастрихте Среднего Поволжья и Мангышлака // Палеонтол. журн. 2004. № 6. С. 64–72.

Вискова Л.А. Новые мшанки (Tubuliporina, Stenolaemata) из верхнего мела Среднего Поволжья (Россия) // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 56–62.

Коромыслова А.В. Новые данные о мшанках нижнего маастрихта плато Актолагай (Западный Казахстан) // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Матер. X Всерос. совещ. / Ред. Е.Ю. Барабошкин, А.Ю. Гужиков. Магадан: ОАО “МАОБТИ”, 2020. С. 120–121.

Коромыслова А.В., Барабошкин Е.Ю. Сверлящие мшанки и другие следы биоэрозии в позднемеловых белемнитах из Среднего Поволжья и Западного Казахстана // Палеонтология, биостратиграфия и палеогеография мезозоя и кайнозоя бореальных районов: Матер. науч. онлайн-сессии, 19–22 апреля 2021 г. [электронный ресурс] / Ред. Н.К. Лебедева, А.А. Горячева, О.С. Дзюба, Б.Н. Шурыгин. Новосибирск: ИНГГ СО РАН, 2021. С. 101–106.

Никулина Е.А. Изменение закономерностей развития зооидных почек в эволюции мшанок отряда Cheilostomata и появление многорядных форм // Палеонтол. журн. 2001. № 5. С. 58–63.

Олферьев А.Г., Беньямовский В.Н., Иванов А.В. и др. Верхнемеловые отложения севера Саратовской области. Статья 1. Разрез карьера ‘‘Большевик” в окрестностях Вольска // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2009а. Т. 84. Вып. 2. С. 5–22.

Олферьев А.Г., Беньямовский В.Н., Иванов А.В. и др. Верхнемеловые отложения севера Саратовской области. Статья 2. Биостратиграфическое расчленение разреза карьера “Большевик” в окрестностях Вольска // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2009б. Т. 84. Вып. 4. С. 29–46.

Олферьев А.Г., Сельцер В.Б., Алексеев А.С. и др. Верхнемеловые отложения севера Саратовской области. Статья 3. Биостратиграфическое расчленение разреза карьера “Красный Октябрь” на южной окраине г. Вольска // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2014. Т. 89. Вып. 6. С. 45–76.

Сельцер В.Б., Первушов Е.М., Калякин Е.А. О сантонских отложениях вольских меловых карьеров // Недра Поволжья и Прикаспия. 2020. Вып. 102. С. 61–81.

Фаворская Т.А. Хейлостомные мшанки из позднего сеномана юго-западных отрогов Гиссарского хребта // Ежегодн. ВПО. 1990. Т. 33. С. 51–63.

Фаворская Т.А. Практическое руководство по макрофауне России и сопредельных территорий. Мшанки мезокайнозоя. СПб.: ВСЕГЕИ, 1996. 81 с.

Фогт Э. Верхнемеловые мшанки европейской части СССР и некоторых сопредельных областей. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962. 125 с.

Berthelsen O. Cheilostome Bryozoa in the Danian deposits of east Denmark // Danmarks Geol. Unders. 1962. V. 83. P. 1–290.

Brezina S.S., Taylor P.D., Romero M.V. et al. Upper Maastrichtian and Danian bryozoans from Northern Patagonia, Argentina // Cret. Res. 2021. V. 125. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.104845

Brydone R.M. Notes on new or imperfectly known Chalk Bryozoa (Polyzoa) // Geol. Mag. N. S. 1909. V. 6. P. 337–339.

Brydone R.M. Further notes on new or imperfectly known Chalk Polyzoa. Part III. (Semieschara, Micropora, Cryptostoma, etc.). London: Privately published, 1936. P. 61–90.

Canu F. Iconographie des Bryozoaires fossiles de l’Argentine // An. Museo Nac. Hist. Natur. Buenos Aires. Ser. 3. 1911. V. 14. P. 215–288.

Di Martino E., Taylor P.D. First bryozoan fauna from a tropical Cretaceous carbonate: Simsima Formation, United Arab Emirates–Oman border region // Cret. Res. 2013. V. 43. P. 80–96.

Di Martino E., Martha S.O., Taylor P.D. The Madagascan Maastrichtian bryozoans of Ferdinand Canu–Systematic revision and scanning electron microscopic study // Ann. Paléontol. 2018. V. 104. P. 101–128.

Gordon D.P., Sutherland J.E., Perez B.A et al. The bryozoan genus Conopeum (Electridae) in New Zealand, with description of a new species and discussion of the morphological and genetic characters of Conopeum seurati (Canu, 1928) // J. Natur. Hist. 2020. V. 54. P. 947–970.

Guha A.K., Nathan D.S. Bryozoan fauna of the Ariyalur Group (Late Cretaceous). Tamilnadu and Pondicherry, India // Palaeontol. Ind. (N. Ser.). 1996. V. 49. P. 1–217.

Guha A.K., Gopikrishna K. New calloporid (Bryozoa, Cheilostomata) species from Tertiary sequences of western Kachchh, Gujarat // J. Geol. Soc. India. 2007. V. 70. P. 121–130.

Harmelin J.-G. Le sous-ordre des Tubuliporina (bryozoaires cyclostomes) en Méditerranée. Écologie et systématique // Mém. Inst. Océanogr. 1976. V. 10. P. 1–326.

Koromyslova A.V., Baraboshkin E.Y., Martha S.O. Late Campanian to late Maastrichtian bryozoans encrusting on belemnite rostra from the Aktolagay Plateau in western Kazakhstan // Geobios. 2018a. V. 51. P. 307–333.

Koromyslova A.V., Taylor P.D., Martha S.O., Riley M.. Rhagasostoma (Bryozoa) from the Late Cretaceous of Eurasia: Taxonomic revision, stratigraphy and palaeobiogeography // Eur. J. Taxonomy. 2018b. V. 490. P. 1–66.

Koromyslova A.V., Seltser V.B. Early Maastrichtian cheilostome bryozoans from the middle Volga River region // Paläontol. Z. 2020. V. 94. P. 697–714.

Kvachko V.I. Late Cretaceous and Paleocene bryozoans of the genus Lunulites from the middle Volga, Crimea, and Mangyshlak // Paleontol. J. 1995. V. 29. № 4. P. 36–45.

Lang W.D. A revision of the "cribrimorph" Cretaceous Polyzoa // Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 8. 1916. V. 18. P. 81–112, 381–410.

Levinsen G.M.R. Undersøgelser over Bryozoerne i den danske Kridtformation. Efter Forfatterens død udg. af K. Brünnich Nielsen og Th. Mortensen. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter // Naturvid. Math. Afdeling. 1925. № 7. P. 283–445.

Martha S.O., Niebuhr B., Scholz J. Cheilostome Bryozoen // Geol. Saxonica. 2017. V. 62. P. 11–52.

Martha S.O., Taylor P.D., Rader W.L. Early Cretaceous cyclostome bryozoans from the early to middle Albian of the Glen Rose and Walnut formations of Texas, USA // J. Paleontol. 2019. V. 93. № 2. P. 244–259.

Pohowsky R.A. The boring ctenostomate Bryozoa: Taxonomy and paleobiology based on cavities in calcareous substrata // Bull. Amer. Paleontol. 1978. V. 73. № 301. P. 1–192.

Pugaczewska H. Les organismes sédentaires sur les rostres des bélemnites du Crétacé supérieur // Acta Palaeontol. Pol. 1965. V. 10. P. 73–95.

Silén L. Colony growth pattern in Electra pilosa (Linnaeus) and comparable encrusting bryozoans // Acta Zool. (Stockholm). 1987. V. 68. Iss. 1. P. 17–34.

Sonar M.A., Pawar R.V. Some calloporid (Bryozoa: Cheilostomata) species from the Cenozoic sediments of Western Kachchh, Gujarat // J. Geol. Soc. India. 2016. V. 88. P. 47–54.

Taylor P.D. Colony growth pattern and astogenetic gradients in the Cretaceous cheilostome bryozoan Herpetopora // Palaeontology. 1988. V. 31. P. 519–549.

Taylor P.D. Bryozoans // Fossils of the Chalk. 2nd ed. / Eds A.B. Smith, D.J. Batten. L.: Palaeontol. Assoc., 2002. C. 53–75.

Taylor P.D., Cuffey R.J. Cheilostome bryozoans from the Upper Cretaceous of the Drumheller area, Alberta, Canada // Bull. Brit. Museum (Natur. Hist.), Geol. 1992. V. 48. P. 13–24.

Taylor P.D., Martha S.O., Gordon D.P. Synopsis of 'onychocellid' cheilostome bryozoan genera // J. Natur. Hist. 2018. V. 52. P. 1657–1721.

Taylor P.D., McKinney F.K. Cretaceous Bryozoa from the Campanian and Maastrichtian of the Atlantic and Gulf Coastal Plains, United States // Scripta Geol. 2006. V. 132. P. 1–346.

Taylor P.D., Rogers R.R. A new cheilostome bryozoan from a dinosaur site in the Upper Cretaceous (Campanian) Judith River Formation of Montana // J. Paleontol. 2021. V. 95. № 5. P. 965–973.

Taylor P.D., Sequeiros L. Toarcian bryozoans from Belchite in north-east Spain // Bull. Brit. Museum (Natur. Hist.), Geol. 1982. V. 36. P. 117–129.

Thomas H.D., Larwood G.P. The Cretaceous species of Pyripora d'Orbigny and Rhammatopora Lang // Palaeontology. 1960. V. 3. P. 370–386.

Voigt E. Neue cribrimorphe Bryozoen aus der Familie der Pelmatoporidae in Kreidegeschieben Anhalts // Z. Geschiebeforsch. 1925. Bd 1. P. 97–104.

Voigt E. Morphologische und stratigraphische Untersuchungen über die Bryozoenfauna der oberen Kreide. I. Teil. Die cheilostomen Bryozoen der jüngeren Oberkreide in Nordwestdeutschland, im Baltikum und in Holland // Leopoldina: Ber. Kais.-Dtsch. Akad. Naturforsch. Halle. 1930. № 6. S. 379–579.

Voigt E. Cheilostome Bryozoen aus der Quadratenkreide Nordwestdeutschlands // Mitt. Geol. Staat. Hamburg. 1949. H. 19. S. 1–49.

Voigt E. Revision der von F. v Hagenow 1838-1850 aus der Schreibkreide von Rügen veröffentlichten Bryozoen // Geologie. 1959. V. 8. S. 1–80.

Voigt E. Oberkreide-Bryozoen aus den asiatischen Gebieten der UdSSR // Mitt. Geol. Staat. Hamburg. 1967. H. 36. S. 5–95.

Voigt E. Beitrag zur Bryozoen-Fauna des sächischen Cenomaniums // Abh. Staat. Mus. Miner. Geol. Dresden. 1989. Bd 36. P. 8–87.

Voigt E., Soule J.D. Cretaceous burrowing bryozoans // J. Paleontol. 1973. V. 47. № 1. P. 21–33.

Encrusting Bryozoans from the Upper Cretaceous of the Middle Volga Region and Crimea

A. V. Koromyslova[1], E. Yu. Baraboshkin[2, 3]

[1]*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

[2]*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

[3]*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

Bryozoans encrusting belemnite rostra from the Upper Cretaceous of the Middle Volga region (environs of Volsk and Shikhany) and Central Crimea (Ak-Kaya) are studied. Due to the poor preservation of the colonies, they lack many diagnostic features; therefore, most of the species are listed in an open nomenclature. The studied bryozoans from the Middle Volga region originate mainly from the Santonian to Maastrichtian and are represented by the species Cyclostomata gen. et sp. indet. (class Stenolaemata), *Herpetopora* cf. *anglica* Lang, *Hillmeropora* sp., ?*Marginaria* sp., *Pyriporella* sp., *Tyloporella* sp., *Rhagasostoma gibbosulum* Brydone and *Aechmellina* cf. *anglica* (Brydone) (class Gymnolaemata, order Cheilostomata). Bryozoans from Ak-Kaya come from the Campanian to Maastrichtian and include the species *Plagioecia* sp. (order Cyclostomata), ?*Electra* sp., ?*Conopeum* sp. and *Anornithopora* sp. (order Cheilostomata). Information about cheilostome bryozoans from Ak-Kaya, as well as about the Santonian to Campanian of bryozoan complex from the Middle Volga region, is presented for the first time. The studied species of both regions belong to genera common in the Upper Cretaceous of Eurasia and the United States.

Keywords: Bryozoa, Cyclostomata, Cheilostomata, taxonomy, Santonian, Campanian, Maastrichtian, Middle Volga region, Central Crimea

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, № 1, с. 67–74

УДК 565.734:551.763.1(571)

РУЧЕЙНИКИ (INSECTA, TRICHOPTERA: BAISSOFERIDAE, CALAMOCERATIDAE, PHILOPOTAMIDAE) ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА ЗАБАЙКАЛЬЯ (МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ БАЙСА)

© 2022 г. И. Д. Сукачева[a, *], Д. С. Аристов[a, b, **]

[a] Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка, РАН, Москва, 117647 Россия

[b] Череповецкий государственный университет, Череповец, 162602 Россия

*e-mail: lab@palaeoentomolog.ru

**e-mail: danil_aristov@mail.ru

Поступила в редакцию 15.04.2021 г.
После доработки 09.06.2021 г.
Принята к публикации 09.06.2021 г.

Из нижнемелового местонахождения Байса (Забайкалье) по находкам имаго описано четыре новых вида и два новых рода ручейников: Pardoferus vitimicus gen. et sp. nov. и Baissoferus elegans sp. nov. (Baissoferidae), Aniburia hirta gen. et sp. nov. (Calamoceratidae) и Juraphilopotamus heteroclitus sp. nov. (Philopotamidae). Baissoferus sinitsae перенесен в род Pardoferus. Дана определительная таблица рода Baissoferus. Приведены данные по стратиграфическому и географическому распространению ископаемых представителей семейства Calamoceratidae.

Ключевые слова: Insecta, ручейники, нижний мел, новые таксоны

DOI: 10.31857/S0031031X22010135

Местонахождение Байса по обилию найденных ископаемых остатков (только насекомых здесь собрано около 20000 экз.) и по исключительно хорошей их сохранности является несомненным лагерштеттом (Сукачева, 1968; Кузьмина, 1985; Zherikhin et al., 1998; Иванов, 2006). Насекомоносные отложения вскрыты р. Витим (приток р. Лены) на ее левом берегу в 9 км ниже устья р. Байсы (Забайкалье, Бурятия, Еравнинский р-н) и относятся к зазинской свите, аптский ярус нижнего мела (http://palaeoentomolog.ru/bibl/entomocomplex.html). Байсинские отложения образовались в межгорном озере глубиной 20–30 м (Лямина, 1970), расположенном среди гранитного массива. Мощные слои битуминозных сланцев свидетельствуют о существовании в озере зоны бескислородного гиполимниона (Zherikhin et al., 1998).

К настоящему времени в местонахождении Байса собрано более 1000 экз. ручейников (около 300 экз. имаго и около 700 экз. личиночных домиков: Сукачева, Аристов, 2021). Предварительный послойный палеоэкологический анализ местонахождения на основании остатков насекомых дан ранее (Сукачева, 1968; Кузьмина, 1985; Zherikhin et al., 1998). Описание байсинского разреза приводится Г.Г. Мартинсоном (1961).

Почти все описываемые в настоящей статье крылья ручейников были найдены в 31-м слое. Остатки насекомых также были собраны из слоев 35, 23, 22, 21, 7, 4, 2. Представители водной фауны в байсинских ориктоценозах составляют около 90% (Сукачева, 1968). Например, в 31-м слое Ephemeroptera – 1–3%, Odonata – 20–40%, Corixidae (Heteroptera) – 4%. Доминируют водные личинки Coptoclava (Coleoptera) – 50%. Основная масса личиночных домиков также встречается в 31-м слое, и построены они, главным образом, из очень плотно уложенных песчинок (0.5–1 мм); длина домиков 15–17 мм. Этот тип домиков близок к современным Limnephilidae. Вероятно, они могут принадлежать представителям самой массовой группы ручейников из 31-го слоя – крупным Vitimotauliidae. Также в 31-м слое изредка встречаются постройки иного типа, состоящие из остатков внутреннего чехла с включениями песчинок (0.5–0.7 мм), но также принадлежащие подотряду цельнощупиковых – Integripalpia (Сукачева, 1968).

Анализ особенностей среды обитания водных насекомых в этом местонахождении показывает, что это был водоем довольно открытого типа, малозаросший, возможно даже, слабопроточный (Сукачева, 1968).

Наиболее многочисленными ручейниками в местонахождении Байса, как и в мелу Северного полушария в целом, являются представители семейства Vitimotauliidae (Сукачева, 1968; Sukacheva, Jarzembowski, 2001). В настоящей работе описываются новые представители семейств Baissoferidae, Calamoceratidae и Philopotamidae.

ОТРЯД TRICHOPTERA

ПОДОТРЯД INTEGRIPALPIA

СЕМЕЙСТВО BAISSOFERIDAE SUKATSHEVA, 1968

Типовой род – Baissoferus Sukatsheva, 1968.

Диагноз. Насекомые средних размеров, длина передних крыльев до 14 мм. Крылья удлиненные, яйцевидные, с закругленной вершиной, без апикального развилка (F_4). Длина крыла примерно в три раза больше ширины. Sc и R прямые, слабо изогнутые у вершин, длинные. RS разветвляется проксимальнее ветвления M. Ячеи DC и TC закрытые. Ячея MC открыта. Развилок F_5 начинается много проксимальнее всех остальных апикальных развилков. CuP и A_1 оканчиваются на заднем крае крыла в разных или в одной точке. На переднем крыле иногда есть рисунок.

Состав. Два рода из мезозоя Забайкалья и Монголии.

Замечания. Некоторые роды семейства Baissoferidae сходны с родами семейства Limnephilidae, например, с Archaeophylax Mosely et Kimmins, 1953 (Mosely, Kimmins, 1953): длинная ячея DC, довольно короткая ячея TC, расположение вершин развилков F_1–F_3 на одном уровне, длинный развилок F_5, окончание CuP и A_1 в одной точке на заднем крае крыла (как у некоторых видов рода Baissoferus) и коленообразный изгиб CuA перед ее окончанием в этом случае, наличие поперечных жилок rs_2–rs_3 и rs_4–m_1. Однако, существенные на наш взгляд отличия, такие как гораздо более широкие костальное и субкостальное поля, гораздо более длинная A_2 по сравнению с A_1, другой тип жилки cu_2–cup и меньшие размеры (длина передних крыльев 9.0–14 мм, у Archaeophylax 17 мм) и тот факт, что Limnephilidae, как известно, появились в геологической летописи только с верхнего миоцена (Carpenter, 1931), позволяет подтвердить обособленность этого семейства.

Род Pardoferus Sukatsheva et Aristov, gen. nov.

Название рода от рода Baissoferus и pardus *лат.* – барс; м.р.

Типовой вид – P. vitimicus sp. nov.

Диагноз. Средних размеров насекомые. Все апикальные развилки сидячие. Ствол M_{1+2} в 2.4 раза короче ствола M_{3+4}. CuP и A_1 оканчиваются проксимальнее середины длины крыла. CuP резко загибается перед впадением в задний край крыла. Окончание CuP десклеротизовано. A_2 короче A_1 более чем в 1.7 раза.

Видовой состав. Кроме типового вида, P. sinitsae (Sukatsheva et Vassilenko, 2013), comb. nov. из верхней юры – нижнего мела Бурятии.

Сравнение. Новый род сходен с родом Baissoferus, от которого отличается короткой A_2 и резким изгибом CuP перед ее впадением в задний край крыла. У рода Baissoferus A_2 длинная, CuP не загнута коленчатообразно.

Замечания. Baissoferus sinitsae Sukatsheva et Vassilenko, 2013 из местонахождения Черновские Копи (Сукачева, Василенко, 2013) перенесен в новый род на основании короткой A_2 и резкого изгиба CuP.

Pardoferus vitimicus Sukatsheva et Aristov, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида – от реки Витим.

Голотип – ПИН, № 3064/8243 (8251а), прямой и обратный отпечатки полного переднего и фрагмента заднего крыла; Россия, Республика Бурятия, Еравненский р-н, левый берег р. Витим в 9 км ниже устья р. Байсы, местонахождение Байса, сл. 31; нижний мел, апт, зазинская свита.

Описание (рис. 1, *а*, *б*). Переднее крыло довольно узкое, с вытянутой вершиной и сужающееся к заднему концу. Длина больше ширины в 2.2 раза. Наибольшая ширина крыла на уровне вершины A_2. Передний край крыла слабовыпуклый. Вершина расположена между окончаниями RS_4 и M_1. R прямой. RS отходит от R и CuA от M в базальной четверти крыла. Sc прямая, длинная с широким развилком на конце, оканчивается в начале четвертой четверти длины крыла. Костальное поле очень широкое. Субкостальное поле неравномерно узкое – в первой четверти длины крыла оно вдвое уже костального, а в третьей четверти оно по ширине равно костальному. Ствол RS в 2 раза короче ячеи DC. Основание развилка F_1 расположено немного проксимальнее оснований F_2 и F_3, начинающихся на одном уровне, но заметно дистальнее основания F_5. Все апикальные развилки сидячие. Развилки F_2 и F_3 немного расширяются при впадении в край крыла. Поперечные жилки r–rs_1, rs_2–rs_{3+4} и rs_4–m_1 прямые. Ячея TC короткая, только в 2 раза длиннее своего короткого ствола, закрыта слабо косой поперечной жилкой m_{3+4}–cua_1. Передний конец ее расположен много дистальнее развилка M, задний – чуть дистальнее основания F_5. M ветвится немного проксимальнее середины длины крыла. Имеется четкая жилка cua_2–cup. CuP перед впадением в задний край крыла образует коленчатый

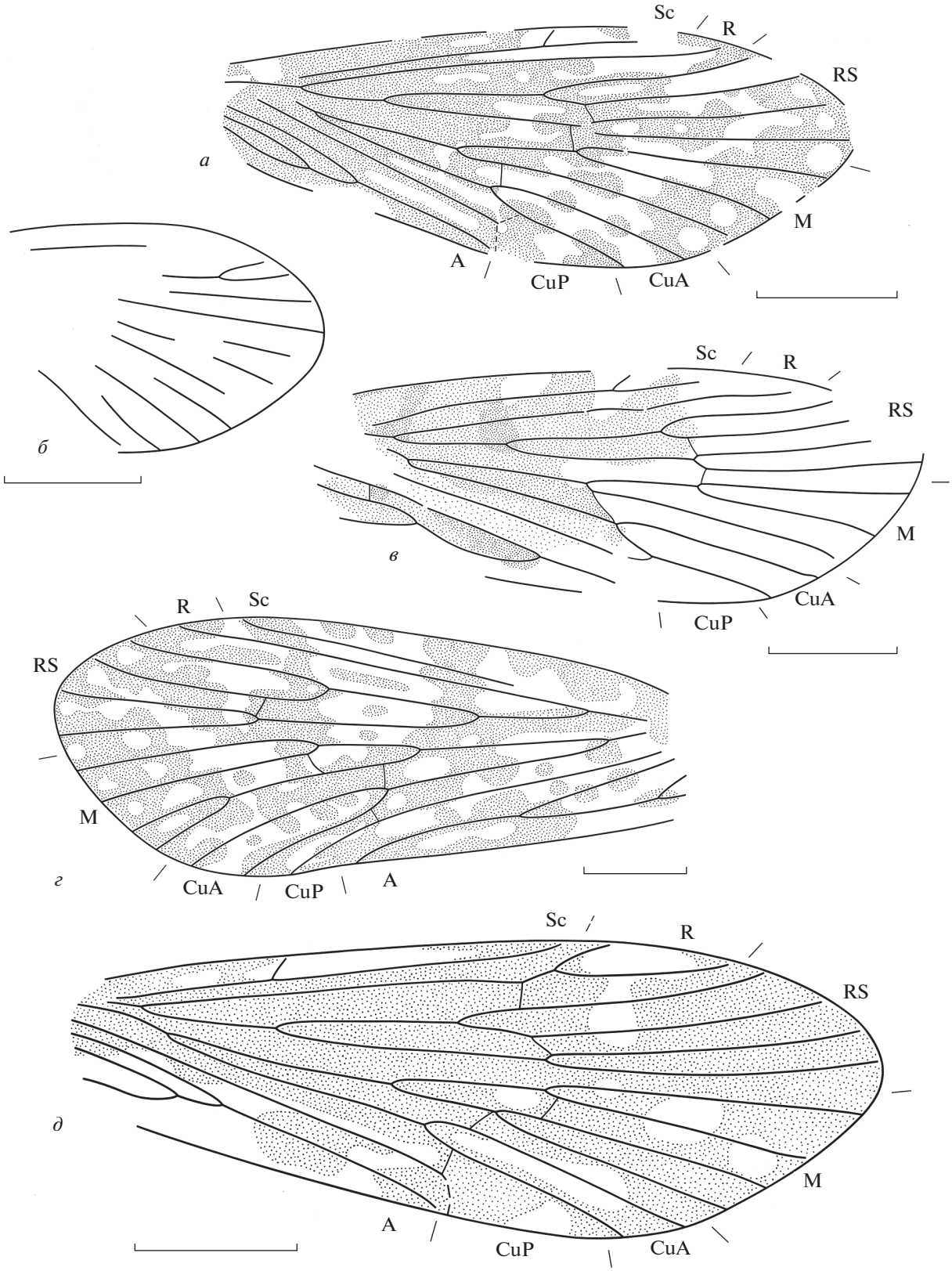

Рис. 1. Представители семейств Baissoferidae, Calamoceratidae и Philopotamidae: *а*, *б* – Pardoferus vitimicus sp. nov., голотип ПИН, № 3064/8243 (8251а): *а* – переднее крыло, *б* – фрагмент заднего крыла; *в* – Baissoferus elegans sp. nov., голотип ПИН, № 3064/8195; *г* – Aniburia hirta sp. nov., голотип ПИН, № 3064/8189; *д* – Juraphilopotamus heteroclitus sp. nov., голотип ПИН, № 4210/5281, переднее крыло; Бурятия, местонахождение Байса; нижний мел, аптский ярус, зазинская свита. Длина масштабной линейки 2 мм.

изгиб. Сам конец CuA десклеротизован. A_2 короче A_1 в 2.1 раза. A_3 короче A_2 в 1.7 раза. Вершина заднего крыла закругленная. Развилок на передней ветви RS гораздо короче развилка на задней ветви RS.

Размеры в мм: длина переднего крыла 9.0, ширина 4.0.

Сравнение. Новый вид наиболее сходен с P. sinitsae (Sukatsheva et Vassilenko, 2013), comb. nov. из местонахождения Черновские Копи, от которого отличается прямым R. У P. sinitsae R изогнутый (Сукачева, Василенко, 2013).

Материал. Голотип.

Род Baissoferus Sukatsheva, 1968

Типовой вид – B. latus Sukatsheva, 1968.

Диагноз. RS ветвится значительно проксимальнее середины длины крыла, RS_{1+2} и RS_{3+4} разветвляются на середине третьей четверти длины крыла. Имеется поперечная жилка rs_{2+3}–m_{1+2}. Жилка A_2 длинная, в 1.4 раза короче A_1.

Видовой состав. Пять видов из нижнего мела России и Монголии (см. определительную таблицу видов рода).

Определительная таблица видов рода Baissoferus по жилкованию передних крыльев

1(8) Развилок F_2 сидячий

2(5) Ствол RS равной длины со стволом RS_{1+2}

3(4) Поперечная жилка rs_2–rs_3 прямая, без изгиба. Крыло не окрашено.....B. latus Sukatsheva, 1968 (нижний мел, Байса, Бурятия)

4(3) Поперечная жилка rs_2–rs_3 косая, слабо дугообразно изогнута. Крыло окрашено.....B. nigrapex Sukatsheva, 1968 (нижний мел, Байса, Бурятия)

5 (2) Ствол RS_{1+2} не равен по длине стволу RS_1

6(7) Ствол RS в 1.3 раза длиннее ствола RS_{1+2}.....B. udaensis Sukatsheva, 1982 (нижняя–средняя юра, Уда, Бурятия)

7(6) Ствол RS в 1.2 раза короче ствола RS_{1+2}.....B. elegans sp. nov. (нижний мел, Байса, Бурятия)

8 (1) Развилок F_2 стебельчатый.....B. immemoris Sukatsheva, 1992 (нижний мел, Бон-Цаган, Монголия)

Baissoferus elegans Sukatsheva et Aristov, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 2

Название вида elegans *лат.* – изящный.

Голотип – ПИН, № 3064/8195, прямой отпечаток полного переднего крыла; Россия, Республика Бурятия, местонахождение Байса, сл. 31; нижний мел, апт, зазинская свита.

Описание (рис. 1, *в*). Переднее крыло довольно широкое, с вытянутой вершиной, слабо сужающееся к основанию. Длина больше ширины в 2.6 раза. Передний край крыла слабовыпуклый. Вершина расположена напротив окончания RS_4. Sc и R длинные, оканчиваются в начале дистальной четверти крыла. Sc с широким развилком у вершины. Костальное и субкостальное поля одинаково широкие. RS отходит от R и CuA от M в базальной четверти крыла. Ствол RS в 1.8 раза короче ячеи DC. Основание развилка F_1 расположено немного проксимальнее оснований развилков F_2 и F_3. Основание F_3 находится немного дистальнее основания F_2 и F_1, основание F_5 расположено много проксимальнее основания F_3. Развилок F_2 с небольшим стебельком. Развилок F_3 немного расширяется при окончании, в отличие от всех других развилков. Поперечные жилки r–rs_1, rs_2–rs_{3+4} и rs_4–m_1 прямые. Ячея TC довольно длинная, в 1.1 раза длиннее своего ствола, закрыта косой поперечной жилкой m_{3+4}–cua_1. Передний конец ее расположен чуть дистальнее развилка M, задний – чуть дистальнее основания F_5. M разветвляется у середины длины крыла. Имеется четкая длинная жилка cua_2–cup. A_2 короче A_1 в 1.3 раза. A_3 короче A_2 в 2 раза. Анальное поле довольно узкое.

Размеры в мм: длина крыла 11.0, ширина 4.0.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО CALAMOCERATIDAE ULMER, 1905

Современные представители семейства – насекомые средних размеров (длина передних крыльев 10–13 мм) с широкими крыльями, иногда с густым волосяным покровом. Жилкование передних крыльев полное. Ячеи DC, MC и TC закрытые. RS разветвляется дистальнее ветвления M. F_4 иногда стебельчатый. В передних крыльях дистальный конец R часто загнут и оканчивается на RS_1, не доходя до края крыла. Личинки средних и крупных размеров, домики строят из чисто растительных материалов (фрагментов листьев, отрезков стеблей злаков, кусочков древесины с выгрызенной сердцевиной или из детрита), обитают в стоячих или медленно текучих, хорошо прогреваемых заросших водоемах. Питаются личинки детритом и водорослями. В настоящее время семейство насчитывает 11 родов со 129 видами, в основном тропического и субтропического распространения (Mosely, Kimmins, 1953; Арефина, Леванидова, 1997). Находки ископаемых Calamoceratidae – см. табл. 1.

Таблица 1. Стратиграфическое и географическое распространение ископаемых представителей семейства Calamoceratidae

Возраст		Местонахождение	Таксон	Источник
Неоген	Миоцен	Доминиканский янтарь	Phylloicus velteni Wichard, 2007	Wichard, 2007
Палеоген	Эоцен	Балтийский янтарь	Ganonema regulare Ulmer, 1912	Ulmer, 1912
			Rhabdoceras fusculum Ulmer, 1912	Ulmer, 1912
			Electroganonema magna Wichard, 2013	Wichard, 2013
Мел	Поздний мел	Уголяк, Россия	Calamodontus granduevus Botosaneanu et Wichard, 1983	Botosaneanu, Wichard, 1983
		Бирманский янтарь	Bipectinata orientalis Wichard et al., 2020	Wichard et al., 2020
			Cretaganonema dongi Wichard et al., 2018	Wichard et al., 2018
	Ранний мел	Кунварра, Австралия	gen. sp., куколка	
		Байса, Россия	Aniburia hirta sp. nov.	
		Вельд, Англия	Palaeocentropus placidus Sukatsheva et Jarzembowski, 2001	Sukacheva, Jarzembowski, 2001
		Черновские Копи, Россия	Anisocalamus mixtus Sukatsheva et Vasilenko, 2018	Сукачева, Василенко, 2018

У большинства представителей Calamoceratidae R впадает не в край крыла, а в концевую часть RS_1. Однако даже среди таких форм встречаются виды, например, рода Anisocentropus McLachlan, 1863 [A. latifascia (Walker, 1852) и A. banghaasi Ulmer, 1909)], найденные в Австралии, у которых R впадает в край крыла. Среди ископаемых представителей каламоцератид встречаются как типичные формы (напр., Ganonema regulare Ulmer, 1912 из балтийского янтаря), так и те, у которых R впадает прямо в край крыла (напр., Bipectinata orientalis Wichard et al., 2020 из Бирманского янтаря). Ко второй группе принадлежит и описываемый ниже вид из местонахождения Байса.

Род Aniburia Sukatsheva et Aristov, gen. nov.

Название рода от рода Anisocentropus McLachlan, 1863 и Бурятии; ж.р.

Типовой вид – A. hirta sp. nov.

Диагноз. Насекомые среднего размера, крылья довольно широкие с четкой вершиной. Sc и R параллельны, прямые. Ячеи DC, MC и TC закрытые. Ячея DC очень длинная, начинается проксимальнее ячеи MC. Ячея TC короткая. Развилки F_1 и F_2 начинаются на одном уровне. Развилок F_4 очень короткий. Развилок F_5 длинный. CuP и A_1 длинные, оканчиваются далеко друг от друга.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Описываемый род отнесен к семейству Calamoceratidae по жилкованию передних крыльев, сходному со многими современными и ископаемыми формами (закрытые ячеи DC, MC и TC и крупные размеры. Новый род сходен с Palaeocentropus Sukatsheva et Jarzembowski, 2001 (нижний мел Англии) и Anisocalamus Sukatsheva et Vasilenko, 2018 (верхняя юра–нижний мел России) и современным родом Anisocentropus McLachlan, 1863 (Африка, Австралия и тропическая Азия) по обилию волосяного покрова на крыльях и впадению R в передний край крыла. Новый род, имея много общего с родом Anisocalamus, отличается впадением CuP и A_1 в задний край крыла далеко друг от друга. Эта черта объединяет его не только с некоторыми ископаемыми родами, например, с Ganonema Ulmer, 1912, но и с современным Anisocentropus, отличаясь от Palaeocentropus. Aniburia сходен с родом Anisocalamus из Черновских Копей (Россия) очень коротким развилком F_4 (о роде Anisocalamus см.: Сукачева, Василенко, 2018). От рода Ganonema новый вид отличается гораздо более проксимальным началом ячеи DC по сравнению с началом ячеи MC.

Aniburia hirta Sukatsheva et Aristov, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 3

Название вида hirta *лат.* – обросшая шерстью.

Голотип – ПИН, № 3064/8189, прямой отпечаток почти полного переднего крыла; Россия, Республика Бурятия, местонахождение Байса, сл. 31; нижний мел, апт, зазинская свита.

Описание (рис. 1, *г*). Переднее крыло довольно широкое, длина больше ширины в 2.3 раза. Sc длинная, прямая, с развилком на конце, оканчивается в середине третьей четверти длины крыла на уровне впадения базальной ветви CuA в задний край крыла. Костальное поле широкое, в 1.4 раза шире субкостального. R прямой. Развилок F_1 шире остальных. Развилки F_1 и F_2 длинные, начинаются на одном уровне. Ячея DC длинная, только в четыре раза короче длины крыла, с закругленной вершиной, закрыта косой поперечной жилкой rs_2–rs_3. Ячея MC остроконечная, в 1.4 раза короче ячеи DC, закрыта слабо дугообразной поперечной жилкой m_2–m_{3+4}. Основание развилка F_3 с жилкой m_2–m_{3+4} образует область между стволами M_{1+2} и M_{3+4} с двугранной замыкающей стороной. Ячея TC короткая, только в 1.2 раза длиннее ячеи MC. Поперечная жилка cua_2–cup короткая. CuP и A_1 длинные, параллельные, оканчиваются на заднем крае крыла в разных точках далеко друг от друга, немного дистальнее середины длины крыла. A_2 короткая, вдвое короче A_1. CuP перед окончанием плавно загибается к заднему краю крыла.

Размеры в мм: длина сохранившегося фрагмента переднего крыла – 13.0, ширина 5.0, вероятная полная длина крыла 15.5.

Замечания. Короткие развилки F_4 характерны для крыльев самок. Такое же явление наблюдается, например, у австралийского представителя семейства Plectrotarsidae – Plectrotarsus minor Mosely et Kimmins, 1953 (Mosely, Kimmins, 1953). Область между стволами M_{1+2} и M_{3+4} с двугранной замыкающей стороной встречается у современного Anisocentropus latifascia (Calamoceratidae). Отличие в том, что у последнего она находится между развилками F_4 и F_5, а не между F_3 и F_4. У A. hirta sp. nov. F_4 очень короткий, начинается намного дистальнее начала развилков F_1–F_3, стебельчатый F_5 длинный.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО PHILOPOTAMIDAE STEPHENS, 1936

Подробная характеристика семейства, родовой и видовой состав, стратиграфическое и географическое распространение ископаемых представителей дано ранее (Wang et al., 2009; Сукачева, Аристов, 2020). Philopotamidae – одно из наиболее древних среди современных семейств ручейников подотряда Annulipalpia (Сукачева, 1973; Дмитриев и др., 2018). В местонахождении Байса оно найдено впервые.

Род Juraphilopotamus Wang, Zhao et Ren, 2009

Замечание. Диагноз, сравнение и подробная характеристика рода даны ранее (Wang et al., 2009; Сукачева, Аристов, 2020). Новый вид отнесен к Juraphilopotamus по закрытым ячеям DC, MC и TC и наличию развилка на R.

Juraphilopotamus heteroclitus Sukatsheva et Aristov, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 4

Название вида heteroclitus *лат.* – странный.

Голотип – ПИН, № 4210/5281, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Россия, Республика Бурятия, местонахождение Байса, сл. 22; нижний мел, апт, зазинская свита.

Описание (рис. 1, *д*). Крыло довольно узкое, его длина больше ширины в 2.5 раза. Передний край крыла прямой. Вершина находится между RS_4 и M_1. Наибольшая ширина крыла находится на уровне впадения CuA_2 в задний край крыла. Субкостальное поле в 1.6 раза уже костального. Sc довольно короткая, оканчивается дистальнее середины длины крыла, чуть проксимальнее середины третьей четверти длины крыла. Слабая косая ветвь Sc на уровне середины второй четверти крыла. R прямой, с большим продолговатым развилком. Перед развилком начинается слабый изгиб прямо над поперечной жилкой r–rs_1. Ячея DC закрыта косой поперечной жилкой rs_2–rs_3. Ячея DC очень длинная, так же, как и длинная ячея MC. Ствол развилка F_2 в 1.7 раза длиннее ствола развилка F_1. RS разветвляется чуть проксимальнее точки ветвления M у начала второй четверти длины крыла. Ячея MC закрыта косой поперечной жилкой m_2–m_3. Ствол развилка F_4 длиннее ствола развилка F_3 в 1.1 раза. Ячея TC закрыта косой поперечной жилкой m_4–cua_1, расположенной дистальнее вершин развилков F_4 и F_5. Вершина развилка F_5 расположена чуть проксимальнее середины длины крыла и немного дистальнее развилков RS и M. CuP и A_1 впадают очень близко друг к другу в задний край крыла примерно на середине его длины. CuP плавно изгибается перед своим окончанием. A_2 и A_3 очень короткие (может быть, смяты).

Размеры в мм: длина крыла 11.0, ширина 4.0.

Сравнение. Новый вид отличается от трех других видов рода (J. lubricus Wang, Zhao et Ren, 2009, ср. юра Даухугоу, Китай; J. funeralis Sukatsheva et Vasilenko, 2020, ср. юра Кубеково, Россия; J. callidus Sukatsheva et Aristov, 2020, н. мел Хасуртыя, Россия) необыкновенно длинной ячеей DC, составляющей треть длины крыла. У остальных видов рода она составляет меньше одной пятой длины крыла.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арефина Т.И., Леванидова И.М. 24. Calamoceratidae // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. V. Ч. I. Ручейники и чешуекрылые. Владивосток: Дальнаука, 1997. С. 152–154.

Дмитриев В.Ю., Аристов Д.С., Башкуев А.С. и др. Разнообразие насекомых от карбона до современности // Палеонтол. журн. 2018. № 6. С. 53–61.

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

Кузьмина С.А. Новые прямокрылые семейства Phasmomimidae из нижнего мела Забайкалья // Палеонтол. журн. 1985. № 3. С. 59–65.

Лямина Н.Я. Стратиграфия и фации нижнемеловых отложений некоторых впадин Витимского плоскогорья // Зап. Забайкальск. фил-ла Геогр. об-ва СССР. 1970. Т. 49. С. 14–20.

Мартинсон Г.Г. Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений Сибирской платформы, Забайкалья и Монголии // Тр. Байкальск. лимнол. станции АН СССР. 1961. Т. 19. 333 с.

Сукачева И.Д. Мезозойские ручейники (Trichoptera) Забайкалья // Палеонтол. журн. 1968. № 2. С. 59–75.

Сукачева И.Д. Новые ручейники (Trichoptera) из мезозоя Средней Азии // Палеонтол. журн. 1973. № 3. С. 100–107.

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

Сукачева И.Д., Аристов Д.С. Новые ручейники (Insecta: Trichoptera) семейства Vitimotauliidae и Philopotamidae из местонахождения Хасуртый (нижний мел России) с кратким обзором ископаемой мировой фауны // Палеонтол. журн. 2020. № 4. С. 54–63.

Сукачева И.Д., Аристов Д.С. Новые данные о меловых ручейниках семейства Vitimotauliidae (Insecta: Trichoptera) из Бурятии (местонахождение Хасурты) // Палеонтол. журн. 2021. № 4. С. 35–40.

Сукачева И.Д., Василенко Д.В. Новые таксоны ручейников (Insecta, Trichoptera) 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.

Botosaneanu L., Wichard W. Upper-Cretaceous Siberian and Canadian amber caddisflies (Insecta: Trichoptera) // Bijdr. Dierkunde. 1983. V. 52. № 2. P. 187–217.

Carpenter F.M. Insects from the Miocene (Latah) of Washington. 6. Trichoptera // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1931. V. 21. № 2. P. 319–322.

Mosely M.E., Kimmins D.E. The Trichoptera (Caddis Flies) of Australia and New Zealand. L.: Trustees Brit. Museum (Natur. Hist.). 1953. 550 p.

Sukacheva I.D., Jarzembowski E.A. Fossil caddis-flies (Insecta: Trichoptera) from the Early Cretaceous of Southern England II // Cret. Res. 2001. V. 22. P. 685–694.

Ulmer G. Die Trichopteren des Baltischen Bernsteins // Beitr. Naturk. Preuss. 1912. Hf. 10. S. 1–380.

Wang M., Zhao Y., Ren D. New fossil caddisfly from Middle Jurassic of Daohugou, Inner Mongolia, China (Trichoptera: Philopotamidae) // Progr. in Natur. Sci. 2009. V. 19. P. 1427–1431.

Wichard W. Overview and descriptions of caddisflies (Insecta: Trichoptera) in Dominican amber (Miocene) // Stuttg. Beitr. Naturk., Ser. B (Geol. Paläontol.). 2007. Bd 336. P. 1–51.

Wichard W. Overview and Descriptions of Trichoptera in Baltic Amber. Remagen – Oberwinter: Verlag Kessel, 2013. 230 p.

Wichard W., Espeland M., Müller P., Wang B. New species of caddisflies with bipectinate antennae from Cretaceous Burmese amber (Insecta, Trichoptera: Odontoceratidae, Calamoceratidae) // Eur. J. Taxonomy. 2020. V. 653. P. 1–17. https://doi.org/10.5852/ejt.2020.653

Wichard W., Espeland M., Wang B. Caddisflies with unusual hair-fans on the legs in Cretaceous Burmese amber (Insecta, Trichoptera) // Palaeodiversity. 2018. № 11. P. 21–28.

Zherikhin V.V., Mostovski M.B, Vršansky P. et al. The unique Lower Cretaceous locality of Baissa and other contemporaneous insect-bearing sites in North and West Transbaikalia // Proc. 1st Palaeoentomol. Conf., Moscow, 1998. Bratislava: AMBA Projects, 1998. P. 185–192.

Объяснения к таблице VIII

Фиг. 1. Pardoferus vitimicus sp. nov., голотип ПИН, № 3064/8243 (8251a), общий вид.

Фиг. 2. Baissoferus elegans sp. nov., голотип ПИН, № 3064/8195, переднее крыло.

Фиг. 3. Aniburia hirta sp. nov., голотип ПИН, № 3064/8189, переднее крыло.

Фиг. 4. Juraphilopotamus heteroclitus sp. nov., голотип ПИН, № 4210/5281, переднее крыло.

Все: Бурятия, местонахождение Байса; нижний мел, аптский ярус, зазинская свита.

Caddisflies (Insecta: Trichoptera, Baissoferidae, Calamoceratidae, Philopotamidae) from the Lower Cretaceous Locality Baissa in Transbaikalia (Russia)

I. D. Sukatsheva[1], D. S. Aristov[1, 2]

[1]*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

[2]*Cherepovets State University, Cherepovets, 162602 Russia*

New taxa of caddisflies, *Pardoferus vitimicus* gen. et sp. nov., *Baissoferus elegans* sp. nov. (Baissoferidae), *Aniburia hirta* gen. et sp. nov. (Calamoceratidae) and *Juraphilopotamus heteroclitus* sp. nov. (Philopotamidae), are described from the Aptian of Baissa in Transbaikalia. *Baissoferus sinitsae* is transferred to genus *Pardoferus*. Key to species of *Baissoferus* is provided. Global time and space distribution of fossil Calamoceratidae is reviewed.

Keywords: Insecta, caddisflies, Lower Cretaceous, new taxa

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, № 1, с. 75–84

УДК 565.733.3:551.761(575.22)

СТРЕКОЗЫ СЕМЕЙСТВА KENNEDYIDAE (ODONATA: ARCHIZYGOPTERA) ИЗ СРЕДНЕГО-ВЕРХНЕГО ТРИАСА КИРГИЗИИ

© 2022 г. А. С. Фелькер*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

**e-mail: felkafelka95@gmail.com*

Поступила в редакцию 24.12.2020 г.
После доработки 13.04.2021 г.
Принята к публикации 20.04.2021 г.

Из средне–верхнетриасовых отложений киргизского местонахождения Джайлоучо (Мадыген) описано два новых вида стрекоз семейства Kennedyidae: Kennedya madygensis sp. nov. и K. ferganensis sp. nov. Они были выделены на основе сборов 2007 и 2009 гг. Дается переописание вида K. carpenteri Pritykina, 1981. Отдельно обсуждаются особенности строения узелка кеннедиид.

Ключевые слова: Odonata, Archizygoptera, Kennedyidae, средний–верхний триас, Киргизия, новые виды

DOI: 10.31857/S0031031X22010056

ВВЕДЕНИЕ

Урочище Мадыген расположено в предгорьях Туркестанского хребта, близ одноименного кишлака на юго-западе Киргизии (Баткенский р-н, Ошская обл.). Местонахождение является одним из самых крупных по количеству ископаемых остатков насекомых (более 23 тыс.). Оно было открыто в 1933 г. Е.А. Кочневым, который отнес к Мадыгену примерно 10 км^2 окружающей территории, позже поделенных на несколько площадей по сторонам света (Shcherbakov, 2008). Насекомоносные слои входят в состав мадыгенской свиты, представленной преимущественно чередованием обломочных пород с подчиненным количеством пластов углей и глинистых сланцев (Сикстель, 1960; Shcherbakov, 2008). По остаткам флоры возраст свиты установлен как ладин–карнийский (Добрускина, 1982), однако большая часть остатков насекомых представлена видами, характерными для карния (Shcherbakov, 2008). В то же время, в отложениях довольно многочисленны докарнийские формы из отрядов Blattodea, Odonata, Orthoptera, Protorthoptera s.l., что не позволяет делать однозначные выводы о времени образования основных насекомоносных слоев и предполагает использование неопределенной датировки ладин–карний в качестве наиболее приемлемой (Притыкина, 1981; Shcherbakov, 2008). Опубликовано немало работ с более подробными данными по истории изучения, геологическому строению и палеонтологическому составу комплекса местонахождения Мадыген (Сикстель, 1960; Притыкина, 1981; Добрускина, 1982; Копылов, 2014; Dobruskina, 1995; Shcherbakov, 2008; Voigt et al., 2017).

Наибольшее число ископаемых остатков насекомых (более 15 тыс. экз.) известно из отложений северной площади Мадыгена, носящей собственное название Джайлоучо. Именно в этой части местонахождения сосредоточен практически весь комплекс стрекоз (Притыкина, 1981). В работе 1981 г. Л.Н. Притыкина разделяет его на три группы по геологическому распространению: эндемики Джайлоучо (сем. Triadophlebiidae, Mitophlebiidae, Zygophlebiidae, Xamenophlebiidae и Batkeniidae), палеозойские реликты, известные из других регионов (сем. Triadotypidae и Kennedyidae) и стрекозы, распространенные в более молодых мезозойских отложениях (сем. Protomyrmeleontidae и Triassolestidae). В последние годы состав первой группы претерпел значительные изменения. Ранее считавшиеся эндемичными триадофлебииды и зигофлебииды сейчас известны из триасовых отложений Оренбуржья (местонахождение Петропавловка, оленекский ярус) и Тунчуаня, Китай (обн. Кишуйхе, ладинский ярус) (Zheng et al., 2017a, b; Фелькер, Василенко, 2019; Shcherbakov et al., 2020).

К палеозойским реликтам Джайлоучо относится единичный экземпляр триасовых представителей инфраотряда Meganeuromorpha – Reisia sogdiana (Pritykina, 1981), сем. Triadotypidae, также известных из Франции и Германии (Притыкина, 1981; Nel et al., 2001). Однако большую часть группы составляют самые молодые представители кеннедиид: Kennedya gracilis Pritykina, 1981 и

K. carpenteri Pritykina, 1981. Само семейство Kennedyidae, включаемое в инфраотряд Kennedyomorpha подотряда Archizygoptera, объединяет небольших стебельчатокрылых стрекоз, характерным признаком которых является разреженное жилкование крыльев. Большинство представителей семейства найдено в пермских отложениях Северной Америки (кунгурских местонахождениях Эльмо и Мидко в США), а также Европы: местонахождения Чекарда (Пермский край, кунгурский ярус), Тюлькино (Пермский край, уфимский ярус), Сояна (Архангельская обл., казанский ярус), Китяк (Кировская обл., казанский ярус), Исады (Вологодская обл., северодвинский ярус), Вязовка (Оренбургская обл., северодвинский ярус) (Tillyard, 1925; Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1947; Nel et al., 2012; Felker, 2020; Фелькер, 2021б). Единичные кеннедииды найдены в пограничной пермо-триасовой толще западносибирского местонахождения Бабий Камень (Фелькер, 2021а). В большинстве вышеуказанных местонахождений, за исключением Исад, Эльмо и Мидко, представители этого семейства относительно редки и известны только по единичным экземплярам.

В отложениях Джайлоучо представлен довольно крупный комплекс кеннедиид, включающий четыре вида, два из которых были описаны Притыкиной (1981). Однако, учитывая появление нового материала кеннедиид из этого местонахождения, а следовательно, и изменение части диагностических признаков, вид K. carpenteri нуждается в переописании (Nel et al., 2012; Felker, 2020; Фелькер, 2021б).

Ревизуемые в настоящей статье экземпляры типовой серии K. carpenteri были собраны в ходе экспедиций Каратау-Мадыгенского отряда Палеонтологического ин-та АН СССР (ПИН) (начальник отряда А.Г. Шаров) в 1962 г. (экз. ПИН, № 2069/37), 1964–1965 гг. (экз. ПИН, №№ 2240/1798 и 2555/616) и 1967 г. (экз. ПИН, №№ 2785/2, 6). Экз. ПИН, №№ 5330/80 и 5343/195 найдены экспедиционными отрядами ПИН РАН под руководством Е.Н. Курочкина (2007 г.) и А.С. Шмакова (2009 г.).

Все описываемые и ревизуемые виды происходят из местонахождения Мадыген (Джайлоучо), Центральная Азия, Ошская обл., Баткенский р-н, северная площадь урочища Мадыген, на западюго-запад от горы Курбан-Таш; средний–верхний триас, ладинский–карнийский ярусы, мадыгенская свита.

При описании материала использованы следующие обозначения жилок: A – анальная жилка; An_1, An_2 – антенодальные поперечные жилки; Arc – дужка; Asn – заметная поперечная жилка, расположенная между R_1 и R_2 на интервале от дужки до узелка; br – опорная жилка птеростигмы; C – костальная жилка; CuA – передняя кубитальная жилка; CuP – задняя кубитальная жилка; IR_2, IR_3 – интеркалярные радиальные жилки; MA – передняя медиальная жилка; N – узелок; n – нодальная жилка (опорная жилка узелка); Pn – постнодальные поперечные жилки; Psn – постсубнодальные поперечные жилки; Pt – птеростигма; q – дискоидальная ячейка; R_1, R_2, R_3, R_{4+5} – ветви радиуса; Rs – радиальный сектор; Sc – субкостальная жилка; sn – субнодальная поперечная жилка; sq – субдискоидальная ячейка.

Типовой материал хранится в лаб. артропод ПИН РАН, колл. №№ 2069, 2240, 2555, 2785, 5330, 5343.

Автор выражает благодарность Д.В. Василенко за помощь в подготовке рукописи, Р.А. Ракитову за помощь в фотографировании материала на электронном сканирующем микроскопе TeScan Vega3 и А.П. Расницыну за прочтение рукописи и ценные замечания.

Работа поддержана грантом Российского научного фонда 21-14-00284.

ОТРЯД ODONATA

ПОДОТРЯД ARCHIZYGOPTERA

СЕМЕЙСТВО KENNEDYIDAE TILLYARD, 1925

Род Kennedya Tillyard, 1925

Kennedya carpenteri Pritykina, 1981

Табл. IX, фиг. 1–5 (см. вклейку)

Kennedya carpenteri: Притыкина, 1981, с. 34, 35, 84, 85, рис. 22, табл. VII, фиг. 4, 5, табл. XIII, фиг. 4; Nel et al., 2012, с. 15; Felker, 2020, с. 735, 736, 741; Фелькер, 2021а, с. 55, 58; 2021б, с. 45–47, рис. 3, *а–д*.

Голотип – ПИН, № 2785/2; позитивный и негативный отпечатки трех частично наложенных друг на друга крыльев и птероторакса хорошей сохранности; местонахождение Мадыген (Джайлоучо); средний–верхний триас, ладинский–карнийский ярусы, мадыгенская свита.

Описание (рис. 2, *а–г*; 3, *а*, *б*). N полный по строению, n и sn находятся прямо под ним без смещения друг относительно друга (на экз. ПИН, №№ 2555/616, 2069/37 и 2240/1798 sn немного смещена в дистальном направлении; см. Изменчивость). Asn и продолжающая ее в следующем поле поперечная жилка расположены на одной прямой. Постнодальное и постсубнодальное поля одинаковые по ширине на интервале от N до Pt. Pn жилок не менее 5, Psn – не менее 3, расположены с заметным смещением друг относительно друга. Pt довольно крупная, в длину равна двум–трем нижележащим ячейкам между R_2 и Rs; по форме – трапециевидная, ее задний край слегка выпуклый. Опорная жилка Pt (br) расположена под ее серединой.

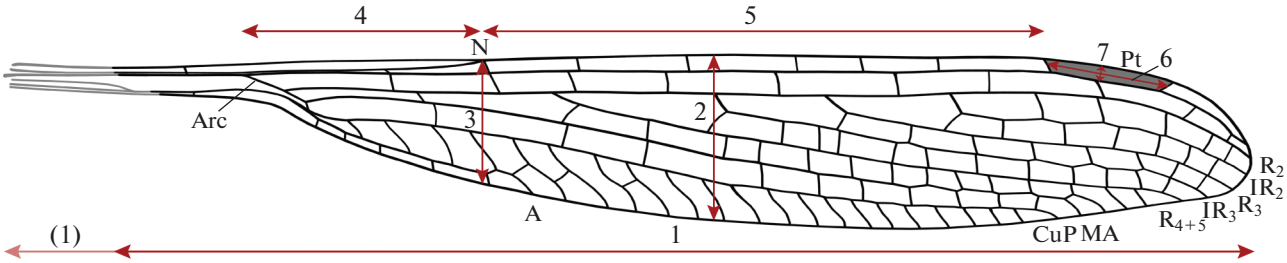

Рис. 1. Измерения крыла кеннедиид: 1 – длина крыла (в скобках указана та же характеристика для реконструированного крыла паратипа Kennedya carpenteri Pritykina ПИН, №2785/6 с учетом деформации сжатия и паратипа ПИН, № 2555/616 – с учетом растяжения); 2 – максимальная ширина на уровне основания IR_3; 3 – узелковая ширина; 4 – расстояние от Arc до N; 5 – расстояние от N до Pt; 6 – длина Pt; 7 – ширина Pt.

Дужка (Arc), по-видимому, расположена немного дистальнее An_2, расстояние от ее начала до Asn в 1.5 раза больше расстояния от Asn до N. Дискоидальная ячейка (q) открытая (на экз. ПИН, №№ 2555/616 и 2240/1798 слегка деформирована, см. Замечания). Передний край q в полтора раза короче длины Arc. Субдискоидальная ячейка (sq) слегка изогнута и заметно расширена в дистальной части, ее базальный край расположен немного дистальнее уровня ответвления MA от Rs (на экз. ПИН, №№ 2555/616 и 2240/1798 sq деформирована, см. Замечания). Основания ветвей радиуса расположены примерно на одинаковом расстоянии друг от друга. Расстояние между N и основанием R_{4+5} может слегка изменяться на разных экземплярах типовой серии (см. Изменчивость). Основание R_{4+5} расположено немного дистальнее N, основание IR_3 – в проксимальной трети расстояния между N и Pt, основание R_3 – в дистальной трети того же расстояния, основание IR_2 – заметно проксимальнее Pt.

A выходит на край крыла на уровне N или немного дистальнее его, имеет Y-образное соединение с несколькими поперечными жилками на заднем крае крыла. Вершина CuP расположена на уровне проксимальной трети Pt, вершина MA находится на уровне середины Pt, вершины остальных жилок расположены дистальнее Pt. Между дистальной стороной sq и окончанием A находятся от 2 до 5 поперечных жилок; между вершинами A и CuP на задний край крыла выходят не менее 17 поперечных жилок, некоторые из них образуют двойные ряды ячеек; между вершинами CuP и MA – 1–2 поперечные жилки, между MA и R_{4+5} – 2–3 поперечные жилки. Кубито-анальное поле широкое, втрое больше поля между A и задним краем крыла. Интеркалярные жилки и дистальная часть MA слегка зигзагообразные. Поперечное жилкование в дистальной части крыла заметно учащенное.

Р а з м е р ы в мм (см. таблицу). Измерения показаны на рис. 1.

И з м е н ч и в о с т ь. В размерах, а также строении и соотношении некоторых крыловых структур экземпляров типовой серии прослеживается ряд отличий. Реконструированная длина крыльев экземпляров этой серии варьирует в пределах от 24.6 до 29.3 мм (см. Размеры). По-видимому, это вписывается в рамки возможной внутривидовой изменчивости, характерной для рода Kennedya. Так, голотип K. mirabilis из местонахождения Эльмо имеет размеры 44.0 × 5.8 мм; в то же время, экз. MCZ, № 3971 того же вида из указанного местонахождения практически вдвое меньше, его размеры – 25.0 × 3.3 мм (Carpenter, 1933).

Экз. ПИН, №	Признаки						
	1	2	3	4	5	6	7
2785/2 (п. кр.)	34.5	4.5	3.3	–	15.5	3.5	0.4–0.6
2785/2 (1-е з. кр.)	29.3	–	–	6.0	12.8	3.0	0.4–0.5
2785/2 (2-е з. кр.)	29.6	4.7	3.9	6.4	13.2	3.1	0.4–0.5
2785/6	22.3 (25.1)	5.1 (3.7)	3.6 (3.0)	4.9	11.4	2.6	0.3–0.4
2555/616	38.2 (28.8)	3.1 (4.2)	2.2 (3.3)	6.4 (4.9)	17.6 (13.4)	2.9 (2.3)	0.3 (0.4)
2069/37	21.6 (28.2)	3.4	2.5 (2.7)	–	13.2	2.7	0.4
2240/1798	11.6 (24.6)	2.9 (3.4)	2.1 (2.4)	4.3	–	–	–

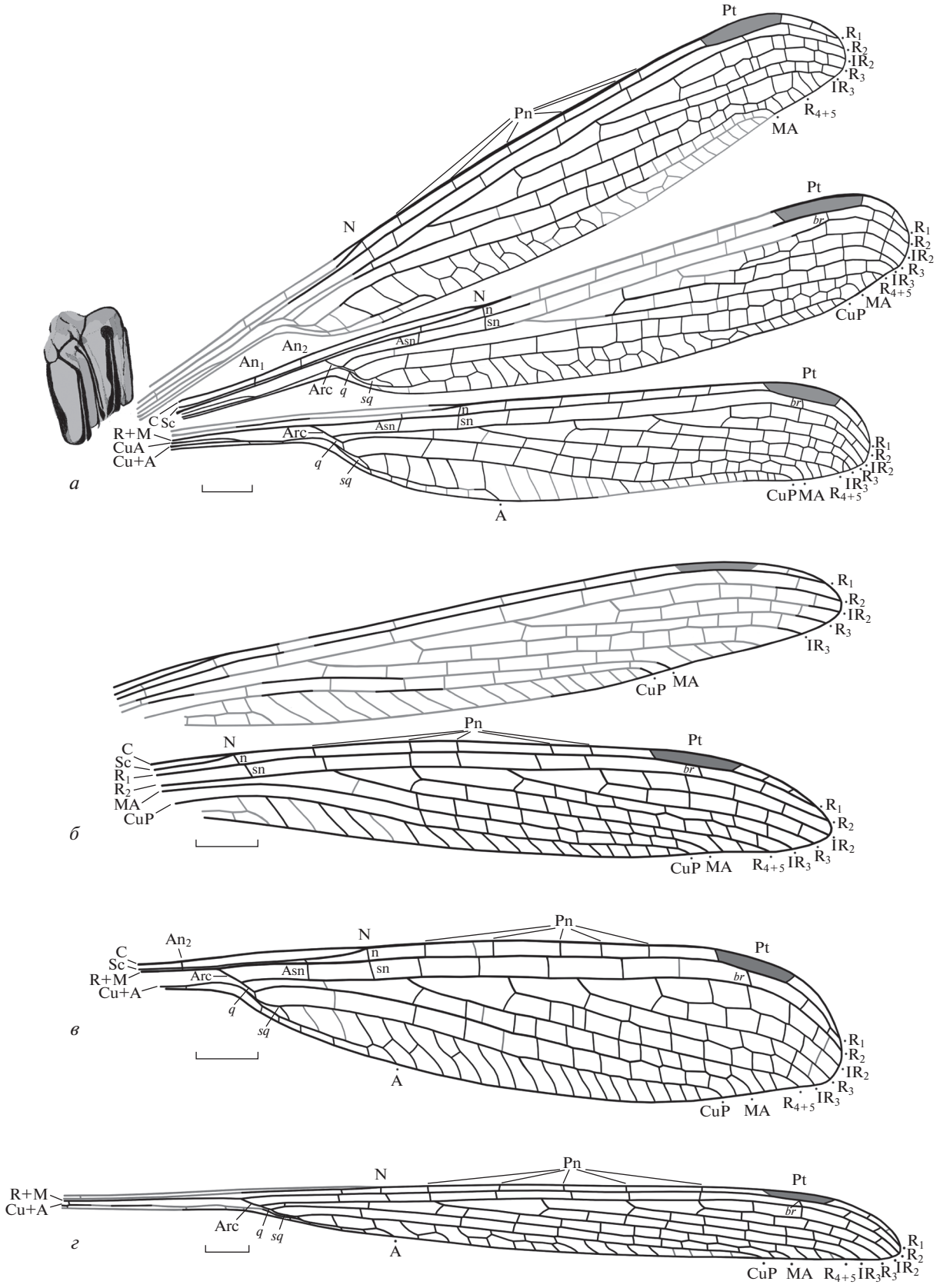

Рис. 2. Kennedya carpenteri Pritykina, 1981, экземпляры типовой серии, прорисовки: *а* – голотип ПИН, № 2785/2; *б* – паратип ПИН, № 2069/37; *в* – паратип ПИН, № 2785/6; *г* – паратип ПИН, № 2555/616; Киргизия, Джайлоучо (Мадыген); ладинский–карнийский ярусы, мадыгенская свита. Обозначения названий жилок см. в тексте. Масштабный отрезок – 2 мм.

Среди вариаций жилкования выделяется различное положение sn относительно n в узелке, а следовательно, и особенности формирования N (см. Обсуждение). На голотипе (рис. 2, *а*) и экз. ПИН, № 2785/6 (рис. 2, *в*) sn лежит на одной прямой с n; на экз. ПИН, №№ 2069/37 (рис. 2, *б*), 2555/616 (рис. 2, *г*) и 2240/1798 (рис. 3, *а*) sn смещена дистальнее n и N.

Второй характеристикой, изменяемой внутри экземпляров типовой серии, является положение Asn и основания R_{4+5} относительно N. Так, на голотипе расстояние между N и основанием R_{4+5} втрое (на экз. ПИН, № 2785/6 – вдвое) меньше расстояния между Asn и N, а на экз. ПИН, №№ 2555/616, 2069/37 и 2240/1798 – N равноудален от Asn и основания R_{4+5}.

Сравнение. Ревизуемый вид больше других схож с позднепермским видом K. suchonensis в размерах и некоторых особенностях жилкования, в частности, положении основания R_{4+5} и количестве Pn и Psn жилок, но отличается от него открытой q, большей длиной CuP и MA и частым поперечным жилкованием в дистальной части крыла. С K. azari, K. ivensis, K. pritykinae и K. suchonensis сходен формой Pt, с K. gracilis и K. suchonensis – положением br, с K. fraseri и K. suchonensis – длиной и формой A. От всех известных видов отличается большим числом Pn и Psn жилок; от всех видов, за исключением K. suchonensis, – большей длиной и проксимальным положением основания IR_2. От большинства известных кеннедий, за исключением K. kedrovkensis и K. suchonensis, отличается большей шириной кубито-анального поля.

Замечания. Несколько экземпляров типовой серии (паратипы ПИН, №№ 2069/37, 2240/1798 и 2555/616) подверглись деформации растяжения вмещающей породы – обычному явлению для находок из Джайлоучо. Методика реконструкции исходного облика остатков, основанная на вычислении усредненных пропорций соотношения длины и ширины ископаемых и современных ксиелид (Hymenoptera, Xyelidae) предложена в работе Д.С. Копылова (2014). Схожим способом получены реконструированные размеры преобразованных крыльев вышеуказанных экземпляров K. carpenteri. В качестве основы для реконструкции были взяты наиболее полные экземпляры типовой серии похожего по форме и жилкованию крыла позднепермского вида K. suchonensis, а также голотип K. carpenteri (по-видимому, недеформированный), для которого известны расположенные в разных плоскостях крылья, по форме и размерам сходные с крыльями кеннедий из других местонахождений.

Экз. ПИН, № 2555/616 (рис. 2, *г*) заметно вытянут. Вследствие этого некоторые структуры крыла видоизменены: так, наблюдается деформация дискоидальной области крыла. В частности, жилки CuP и R + M (Arc) в составе базального края q заметно сближены, что приводит к образованию клиновидно-вытянутой формы дискоидальной ячейки, сходной с таковой у позднепермского вида K. suchonensis (Исады, северодвинский ярус). В то же время, несмотря на сильное сближение CuP и R + M, дискоидальная ячейка этого экземпляра остается базально открытой, в отличие от той же структуры у северодвинского вида (Фелькер, 2021б). Следует отметить, что сближение CuP и R + M в базальной области q отмечается только на трех экземплярах мадыгенских стрекоз: двух из типовой серии K. carpenteri (экз. ПИН, №№ 2240/1798 и 2555/616), а также голотипе K. gracilis (экз. ПИН, № 2785/23). У остальных кеннедиид с сохранившейся переходной областью от стебелька к крыловой пластинке (голотип и экз. ПИН, № 2785/6 типовой серии K. carpenteri, голотип K. madygensis) q имеет обычную форму с параллельными не сближенными передним и задним краями.

Сильное сжатие экз. ПИН, № 2785/6 (рис. 2, *в*), вероятно, также обусловлено деформацией вмещающей породы.

Судя по всему, экз. ПИН, № 2240/1798 (рис. 3, *а*) является аберрантным, вследствие изменения характерного для кеннедиид строения sq. Обычно эта структура представлена цельной треугольной пластинкой, ограниченной с переднего и заднего краев ветвями CuP и A. Дистальный край sq по сути является обычной, слегка наклоненной поперечной жилкой, в интерпретации Р. Тильярда носящей название cua (Tillyard, 1925). У экз. ПИН, № 2240/1798 область, топологически соответствующая sq, имеет овально-вытянутую форму и состоит из трех пластинок.

Материал. Голотип и паратипы ПИН, №№ 2069/37, 2240/1798, 2555/616 и 2785/6 из типового местонахождения.

Kennedya ferganensis Felker, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 6

Название вида от Ферганской долины, на юге которой находится местонахождение.

Голотип – ПИН, № 5343/195; позитивный отпечаток, представленный средней частью крыла, и негативный – практически полный; местонахождение Мадыген (Джайлоучо); средний–верхний триас, ладинский–карнийский ярусы, мадыгенская свита.

Описание (рис. 3, *в*, *г*). N – полный по строению, n расположена прямо под ним, sn немного смещена в дистальном направлении. Asn находится в 5 раз ближе к уровню вершины A, чем к N. Pn жилок 5, Psn – 3, расположены со смещением друг относительно друга. Pt небольшого размера,

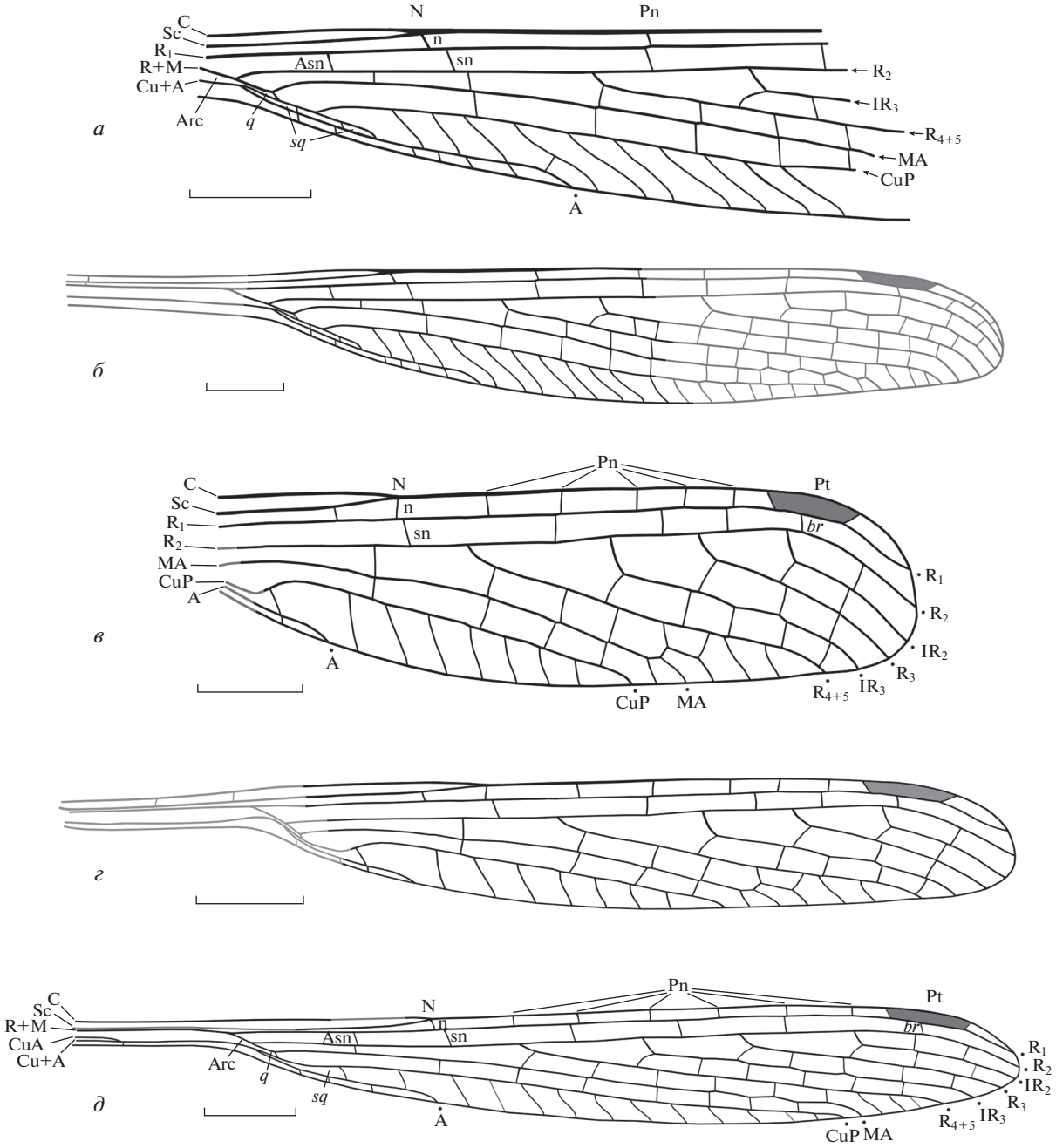

Рис. 3. Паратип Kennedya carpenteri Pritykina, 1981 и новые виды стрекоз семейства Kennedyidae из средне–верхнетриасовых отложений Киргизии, Джайлоучо (Мадыген); ладинский–карнийский ярусы, мадыгенская свита: *а*, *б* – K. carpenteri Pritykina, 1981, паратип ПИН, № 2240/1798: *а* – прорисовка остатка, *б* – реконструированное крыло (восстановленные элементы жилкования показаны серым); *в*, *г* – K. ferganensis sp. nov., голотип ПИН, № 5343/195: *в* – прорисовка остатка, *г* – реконструированное крыло; *д* – K. madygensis sp. nov., голотип ПИН, № 5330/80, прорисовка остатка (реконструированные элементы жилкования показаны серым). Обозначения названий жилок см. в тексте. Масштабный отрезок – 2 мм.

трапециевидной формы; передний и задний ее края параллельны друг другу, дистальный край наклонен заметно сильнее проксимального, br расположена на уровне проксимальной трети Pt. Основания ветвей радиуса расположены дистальнее N. Основание R_{4+5} находится вдвое ближе к N, чем к основанию IR_3. Основания IR_3, R_3 и IR_2 равноудалены друг от друга. Основание IR_2 расположено под проксимальной четвертью Pt.

A короткая, выходит на край крыла заметно проксимальнее N и даже Asn. Вершина CuP находится на уровне дистальной трети расстояния

между N и Pt, примерно под основанием IR_3. Вершина MA расположена проксимальнее Pt, примерно на уровне основания R_3. Между дистальной стороной sq и окончанием A поперечных жилок нет, между вершинами A и CuP на задний край крыла выходят 7 простых поперечных жилок, между вершинами CuP и MA – 1 поперечная жилка, между MA и R_{4+5} – 3, первая из которых Y-образная. IR_3 слегка зигзагообразная в дистальной части, остальные продольные жилки практически прямые.

Размеры в мм. Длина сохранившегося остатка (дистальная половина крыла) – 13.4 (примерная длина реконструированного крыла – 17.8), максимальная ширина сохранившегося фрагмента (скорее всего, постбуриально расширенного) – 3.5, узелковая ширина – 3.2. Расстояние от N до Pt – 7.0. Длина Pt – 1.6, ширина Pt – 0.3.

Сравнение. С K. ivensis новый вид сходен очень короткой A, с K. tyulkinensis – положением br. От всех видов рода Kennedya, за исключением K. tyulkinensis, новый вид отличается меньшими размерами крыла и относительно короткой CuP; от K. carpenteri, K. madygensis, K. suchonensis и K. tyulkinensis – меньшей длиной IR_2 и дистальным положением ее основания; от K. azari, K. gracilis, K. ivensis, K. mirabilis, K. pritykinae – базальным положением основания IR_2; от K. carpenteri, K. ivensis, K. mirabilis и K. tyulkinensis – смещением sn относительно n и узелка.

Замечания. Базальная часть крыла примерно до уровня sq не сохранилась. Вероятно, крыло слегка деформировано – растянуто по ширине.

Материал. Голотип.

Kennedya madygensis Felker, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 7

Название вида от местонахождения и урочища Мадыген.

Голотип – ПИН, № 5330/80; позитивный и негативный отпечатки почти целого крыла хорошей сохранности; местонахождение Мадыген (Джайлоучо); средний–верхний триас, ладинский–карнийский ярусы, мадыгенская свита.

Описание (рис. 3, *д*). N – полный, n находится прямо под ним, sn смещена в дистальном направлении. N равноудален от Asn и продолжающей ее в следующем поле поперечной жилки в проксимальном направлении, и первой пары Pn и Psn – в дистальном. Постнодальное поле немного уже постсубнодального на участке от N до Pt. Pn жилок 6, Psn – 3. Pn и Psn жилки смещены друг относительно друга. Pt небольшая, трапециевидная, передний и задний ее края параллельны друг другу, дистальный и проксимальный края имеют практически одинаковый наклон, br расположена на уровне дистальной трети Pt.

Arc средней длины, расстояние от ее начала до Asn в 1.5 раза больше расстояния от Asn до N; q открытая. Передний край q вдвое короче Arc. Субдискоидальная ячейка узкая, длинная, слегка изогнутая, ее базальный край расположен на уровне ответвления MA от Rs. Основания ветвей радиуса расположены на равном расстоянии друг от друга, дистальнее N. Основание R_{4+5} расположено в проксимальной 1/5 части расстояния между N и Pt, основание IR_3 – на середине этого расстояния, основание R_3 – в дистальной трети того же расстояния, основание IR_2 – немного проксимальнее Pt.

A прямая, короткая, ее вершина находится на уровне N. CuP длинная, ее вершина расположена немного проксимальнее Pt. MA слегка зигзагообразная в дистальной части, ее вершина находится на уровне основания IR_2. Вершины остальных продольных жилок расположены дистальнее Pt. Между дистальной стороной sq и окончанием A находится одна поперечная жилка, между вершинами A и CuP – 11 простых поперечных жилок, между вершинами MA и R_{4+5} – 3 поперечные жилки. Задний край крыла слегка расширен. Кубито-анальное поле неширокое. IR_3 слегка зигзагообразная, остальные радиальные и интеркалярные жилки прямые.

Размеры в мм. Длина сохранившегося остатка – 20.6 (примерная длина реконструированного крыла – 22.0), максимальная ширина сохранившегося фрагмента (скорее всего, слегка суженного) – 2.5, узелковая ширина – 1.6. Расстояние от Arc до N – 4.3, от N до Pt – 9.9. Длина sq – 2.1, Pt – 1.8, ширина Pt – 0.2.

Сравнение. Новый вид наиболее похож на K. kedrovkensis и K. pritykinae по форме и длине A, но отличается от них меньшей шириной кубито-анального поля, базальным положением Asn и удлиненной sq. С K. ferganensis и K. gracilis сходен формой Pt, с K. azari, K. ivensis и K. mirabilis – длиной CuP и шириной заднего края крыла. От K. tyulkinensis и K. ferganensis новый вид отличается положением br и большими размерами крыла, от остальных известных видов, за исключением K. kedrovkensis – заметно меньшими. От K. carpenteri и K. suchonensis отличается меньшими размерами IR_2, от остальных видов, кроме K. kedrovkensis (для которого этот признак не известен) – заметно большими. От всех видов, за исключением K. carpenteri и K. suchonensis, отличается большим числом Pn жилок, от K. carpenteri, K. ivensis, K. mirabilis и K. tyulkinensis – смещением sn относительно n и узелка.

Материал. Голотип.

ОБСУЖДЕНИЕ

Переописание вида K. carpenteri, предложенное в настоящей статье, вызвано выявлением нескольких интересных особенностей, связанных с изменением строения некоторых крыловых структур среди экземпляров типовой серии. Наиболее важные различия сосредоточены в нодальной области. На голотипе и паратипе ПИН, № 2785/6 субнодальная жилка (sn) продолжает нодальную (n) без смещения, а на паратипах ПИН, №№ 2069/37, 2555/616 и 2240/1798 sn расположена заметно дистальнее n и N, образуя так называемый "несовершенный" ступенчатый узелок.

Узелок, наряду с Arc и первичными антенодальными жилками, является одной из наиболее древних структур, известной для большинства современных и ископаемых стрекоз, за исключением меганеврид. У Ф. Фрезера он трактуется как дистальное окончание костантенодального комплекса крыла и представляет нешарнирное соединение C (косты) и Sc (субкосты) в месте перегиба последней к переднему краю крыла (Tillyard, Fraser, 1938). У всех современных и большинства ископаемых групп в состав узелка входят нодальная (n) и субнодальная (sn) поперечные жилки, обеспечивающие соединение основной структуры с радиальными жилками (R_1 и R_2). Сложное строение узелка, по сути представляющего собой целый комплекс расположенных в определенном порядке продольных (C; Sc) и поперечных (n; sn) жилок, предполагает невозможность его независимого образования в разных группах стрекоз.

Различное положение и соотношение n и sn, по-видимому, отражает несколько стадий формирования узелка у ископаемых стрекоз. Так, у первых карбоновых протозигоптер (Jacquesoudardia magnifica и Bechlya ericrobinsoni) и раннепермских кеннедиид перпендикулярная sn смещена относительно n. У известных исключительно из пермских отложений пермагрионид sn заметно наклонена к n и всегда продолжает ее без смещения. При этом у самых ранних кунгурских и казанских представителей родов Solikamptilon Zalessky, 1948 и Permolestes Martynov, 1932 sn имеет заметно большую длину и наклон, чем у уржумского Epilestes Martynov, 1937 и вучапинского Permagrion Tillyard, 1928 (Tillyard, 1928; Nel et al., 2012). Вероятно, это объясняется постепенным преобразованием sn из простой постнодальной поперечной жилки в часть узелковой структуры и "подтягиванием" ее к уровню N (Tillyard, Fraser, 1938). У большинства мезо-кайнозойских и современных стрекоз укороченные sn и n расположены без смещения и входят в состав N. Среди них выделяется группа Archizygoptera, у представителей которой наблюдается довольно примитивное ступенчатое (sn смещена относительно n) и даже неполное (n и sn отсутствуют) строение N. Наиболее многочисленные и разнообразные архизигоптеры – протомирмелеонтиды – характеризуются сильной редукцией продольного жилкования при заметном увеличении поперечного. Их узелок представлен только основной структурой продольных жилок (завершение C и перегиб Sc), не несущей n и sn. По-видимому, именно отсутствие настоящего полного узелка является основным фактором заметного усиления поперечного жилкования (An и Pn) переднего края крыла. У остальных архизигоптер, в состав которых сейчас включают и семейство Kennedyidae (Nel et al., 2012), наблюдаются разные типы строения узелка: как с выравненными ("настоящий" узелок), так и со смещенными n и sn (ступенчатый, "несовершенный" узелок). Так, первый тип представлен у ранне- и среднепермских видов Kennedya azari Nel et al., 2012, K. ivensis Nel et al., 2012, K. tyulkinensis Felker, 2020, Progoneura kityakensis Felker, 2020, а также двух экземпляров типовой серии триасового K. carpenteri (Притыкина, 1981; Nel et al., 2012; Felker, 2020). Ступенчатый узелок, со смещенной sn, присутствует у остальных кеннедиид и большинства известных архизигоптер (сем. Voltzialestidae, Luiseiidae и др.). Притыкина (1981) отмечает, что этот признак (полное строение узелка) носит "приспособительный" некоррелируемый характер в разных группах стрекоз. То есть, у протозигоптер, мезо-кайнозойских и современных стрекоз этот признак сохраняется на довольно высоких уровнях, вплоть до надсемейства (Tillyard, Fraser, 1938; Nel et al., 2012). В то же время, у архизигоптер наблюдаются разные по степени сформированности узелки (ступенчатый и совершенный) даже в пределах одного вида. По-видимому, это связано с тем, что их узелок имеет довольно примитивное строение, при котором sn еще не входит в его состав и, по сути, является обычной постсубнодальной поперечной жилкой (у Protomyrmeleontidae, соответственно, обе жилки – n и sn – не являются узелковыми структурами). Это вполне подтверждает предположение об эволюции узелка от ступенчатого, характерного для карбоновых, ранне- и среднепермских архизигоптер через узелок пермских пермагрионид, с "подтягиваемой" sn, к совершенному – у современных стрекоз. Присутствие несовершенного узелка, со смещенной или, по-видимому, отсутствующей sn, у более молодых позднепермских и триасовых архизигоптер (в том числе, кеннедиид), скорее всего, связано с уменьшением размеров крыла и коррелятивным преобразованием его жилкования (Притыкина, 1981). Уникальный по строению узелок мезозойских Protomyrmeleontidae, в котором отсутствуют n и sn, видимо, также связан с усиленной специализацией жилкования в сторону уменьшения размеров и компактизации формы крыла.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Добрускина И.А. Триасовые флоры Евразии. М.: Наука, 1982. 182 с.

Копылов Д.С. Новые пилильщики подсемейства Madygellinae (Hymenoptera, Xyelidae) из среднего-верхнего триаса Киргизии / Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 37–45. https://doi.org/10.7868/S0031031X14060087

Притыкина Л.Н. Новые триасовые стрекозы Средней Азии // Новые ископаемые насекомые с территории СССР / Ред. Вишнякова В.Н., Длусский Г.М., Притыкина Л.Н. М.: Наука, 1981. С. 5–42.

Сикстель Т.А. Стратиграфия континентальных отложений верхней перми и триаса Средней Азии. Ташкент: Изд-во СамГУ, 1960. 147 с. (Тр. Ташкентского гос. ун-та. Т. 176. Кн. 3).

Фелькер А.С. Первые стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Protozygoptera) из пограничных пермо-триасовых отложений Кузнецкого бассейна России // Палеонтол. журн. 2021а. № 2. С. 52–59. https://doi.org/10.31857/S0031031X21020057

Фелькер А.С. Новые стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Protozygoptera) из верхнепермских отложений Вологодской области // Палеонтол. журн. 2021б. № 4. С. 41–49. https://doi.org/10.31857/S0031031X21040061

Фелькер А.С., Василенко Д.В. Древнейшие стрекозы семейства Triadophlebiidae из нового местонахождения Петропавловка (граница нижнего и среднего триаса Приуралья) // Палеострат-2019. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтологии МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. Прогр. и тез. докл. / Ред. Алексеев А.С., Назарова В.М. М.: ПИН РАН, 2019. С. 66.

Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Part 2. The orders Paleodictyoptera, Protodonta and Odonata // Amer. J. Sci. Ser. 5. 1931. V. 21. P. 97–139. https://doi.org/10.2475/ajs.s5-21.122.97

Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Part 6: Delopteridae, Protelytroptera, Plectoptera and a new collection of Protodonata, Odonata, Megasecoptera, Homoptera and Psocoptera // Proc. Amer. Acad. Arts & Sci. 1933. V. 68. № 11. P. 411–505. https://doi.org/10.2307/20022959

Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Part 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plectoptera, and Protoperlaria // Proc. Amer. Acad. Arts & Sci. 1939. V. 73. № 3. P. 29–70. https://doi.org/10.2307/25130151

Carpenter F.M. Lower Permian insects from Oklahoma. Part 1. Introduction and the orders Megasecoptera, Protodonata, and Odonata // Proc. Amer. Acad. Arts & Sci. 1947. V. 76. № 2. P. 25–54. https://doi.org/10.2307/20023497

Dobruskina I.A. Keuper (Triassic) flora from Middle Asia (Madygen, southern Fergana) // New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull. 1995. V. 5. P. 1–49.

Felker A.S. New damselflies of the family Kennedyidae from Permian deposits of European Russia // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 7. P. 734–742. https://doi.org/10.1134/S0031030120070047

Nel A., Bethoux O., Bechly G. et al. The Permo-Triassic Odonatoptera of the "Protodonate" grade (Insecta: Odonatoptera) // Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.). 2001. V. 37. № 4. P. 501–525.

Nel A., Bechly G., Prokop J. et al. Systematics and evolution of Paleozoic and Mesozoic damselfly like Odonatoptera of the Protozygopteran grade // J. Paleontol. 2012. V. 86. № 1. P. 81–104. https://doi.org/10.1666/11-020.1

Shcherbakov D.E. Madygen, Triassic Lagerstätte number one, before and after Sharov // Alavesia. 2008. V. 2. P. 113–124.

Shcherbakov D.E., Timm T., Tzetlin A.B. A probable oligochaete from an Early Triassic Lagerstätte of the southern Cis-Urals and its evolutionary implications // Acta Palaeontol. Pol. 2020. V. 65. № 2. P. 219–233. https://doi.org/10.4202/app.00704.2019

Tillyard R.J. Kansas Permian insects. Part 5. The orders Protodonata and Odonata // Amer. J. Sci. Ser. 5. 1925. V. 10. P. 41–73. https://doi.org/10.2475/ajs.s5-10.55.41

Tillyard R.J. A Permian fossil damselfly wing from the Falkland Islands // Trans. R. Entomol. Soc. Lond. 1928. V. 76. № 1. P. 55–63. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1928.tb01187.x

Tillyard R.J., Fraser F.C. A reclassification of the order Odonata based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing // Austral. Zool. 1938. V. 9. P. 125–169.

Voigt S., Buchwitz M., Fischer J. et al. Triassic life in an inland lake basin of the warm-temperate biome – the Madygen Lagerstätte (Southwest Kyrgyzstan, Central Asia) // Terrestrial Conservation Lagerstätten: Windows into the Evolution of Life on Land / Eds. Fraser N.C., Sues H.-D. Edinburgh: Dunedin Acad. Press, 2017. P. 65–104.

Zheng D.R., Nel A., Wang B. et al. The first Triassic 'Protodonatan' (Zygophlebiidae) from China: stratigraphical implications // Geol. Mag. 2017a. V. 154. № 1. P. 169–174. https://doi.org/10.1017/S0016756816000625

Zheng D., Nel A., Wang H. et al. The first Late Triassic Chinese triadophlebiomorphan (Insecta: Odonatoptera): biogeographic implications // Sci. Rep. 2017b. V. 7. № 1. P. 1–7. https://doi.org/10.1038/s41598-017-01710-7

Объяснение к таблице IX

Все образцы из Киргизии, Джайлоучо (Мадыген); ладинский–карнийский ярусы.

Фиг. 1–5. Kennedya carpenteri Pritykina, 1981: 1 – голотип ПИН, № 2785/2; 2 – паратип ПИН, № 2785/6; 3 – паратип ПИН, № 2069/37; 4 – паратип ПИН, № 2555/616; 5 – паратип ПИН, № 2240/1798.

Фиг. 6. Kennedya ferganensis sp. nov., голотип ПИН, № 5343/195.

Фиг. 7. Kennedya madygensis sp. nov., голотип ПИН, № 5330/80.

Масштабный отрезок соответствует 2 мм.

Damselflies of the Family Kennedyidae (Odonata: Archizygoptera) from the Middle–Upper Triassic of Kyrgyzstan

A. S. Felker

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

Two new species of Kennedyidae: *Kennedya madygensis* sp. nov and *K. ferganensis* sp. nov. are described from the Middle-Upper Triassic deposits Dzhayloucho (Madygen) locality in Kyrgyzstan based on the new material collected 2007 and 2009. *K. carpenteri* Pritykina, 1981 is redescribed and variation in its discoidal and other structures is demonstrated. Structure and transformation of the Nodus in Kennedyidae is discussed.

Keywords: Odonata, Archizygoptera, Kennedyidae, Middle–Upper Triassic, Kyrgyzstan, new species

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, № 1, с. 85–90

УДК 56.016.3:551.734.3(571.17)

НОВЫЕ СРЕДНЕДЕВОНСКИЕ КОНОДОНТЫ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО СКЛОНА САЛАИРА (ЮГ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

© 2022 г. Н. Г. Изох*

Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, 630090 Россия

**e-mail: izokhng@ipgg.sbras.ru*

Поступила в редакцию 22.12.2020 г.
После доработки 17.08.2021 г.
Принята к публикации 17.08.2021 г.

Описаны новые виды Belodella salairica sp. nov. и Caudicriodus yolkini sp. nov. из типовых выходов мамонтовского и заречного горизонтов среднего девона северо-восточного склона Салаира.

Ключевые слова: конодонты, средний девон, мамонтовский и заречный горизонты, Салаир, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0031031X2201007X

Разнофациальные нижне- и среднедевонские отложения северо-восточного склона Салаира характеризуются большим разнообразием фауны (Девонская ..., 1973). Наиболее полные их разрезы вскрыты в карьерах и придорожных выемках в окрестностях г. Гурьевска и г. Прокопьевска (рис. 1). В среднем девоне Салаира выявлено большое таксономическое разнообразие конодонтов (Ржонсницкая и др., 1990; Ключевые разрезы..., 2004; Middle-Upper ..., 2011; и др.). Установленные ассоциации включают в себя, в основном, космополитные таксоны родов Polygnathus, Icriodus, Tortodus, характеризующие зоны partitus, costatus, kockelianus и renanus/varcus эйфельского и живетского ярусов. При изучении конодонтов были встречены таксоны, которые следует отнести к новым видам родов Caudicriodus и Belodella.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РОДОВ CAUDICRIODUS И BELODELLA

Род Belodella. В составе рода Belodella известны виды, у которых зубчики расположены, в основном, вдоль заднего края, и только у одного из таксонов развиты мелкие зубчики вдоль переднего края – B. anomalis Cooper (Cooper, 1974). В коллекции конодонтов из среднедевонских отложений Салаира найдены экземпляры, у которых, кроме ряда зубчиков вдоль заднего края, развиты еще и два дополнительных ряда зубчиков вдоль передней стороны с внутренней и внешней боковых сторон. Наличие этих морфологических элементов отличает новый вид B. salairica sp. nov. от известных видов данного рода.

Род Caudicriodus. Таксоны рода Caudicriodus характеризуются развитием внешнего задне-бокового отростка, изгибающегося от каспа, последнего зубчика продолжения среднего ряда зубчиков (Bultynck, 1976). Первые таксоны рода Caudicriodus появляются в пограничных отложениях силура и девона – C. woschmidti woschmidti (Ziegler, 1960). Большее биоразнообразие этого рода отмечается в нижнем девоне, а начиная со среднего девона их находки не были известны (Carls, Gandl, 1969; Bultynck, 1976, 2003). В эмских отложениях нижнего девона Салаира (окрестности г. Гурьевска) ранее были установлены таксоны C. amplus (Izokh), C. vicinus (Izokh), C. longicavatus (Izokh) и C. sigmoidalis (Carls et Gandl) (Изох, 1990; Ржонсницкая и др., 1990). В последовательности видов C. amplus, C. vicinus и C. longicavatus прослеживаются постепенные изменения в форме базальной полости и формировании коротких поперечных ребер, с тенденцией развития косо направленных к среднему ряду зубчиков на передней части платформы (рис. 2, *а*, фиг. 1–3; 2, *б*). C. amplus характеризуется широкой базальной полостью с широкой шпорой и крупными поперечными ребрами на платформе. У C. vicinus наблюдается сужение базальной полости и шпоры. Боковые зубчики на верхней поверхности образуют тонкие поперечные ребра, косо расположенные в передней части платформы. Для C. longicavatus характерна удлиненная базальная полость со слабовыраженной шпорой и удлиненные тонкие ребра на платформе.

При изучении новых коллекций из среднедевонских отложений Салаира найдены конодонты, которые по наличию задне-бокового отростка

Рис. 1. Местонахождение изученных разрезов среднего девона: 1 – Малосалаиркинский карьер, 2 – Придорожные карьеры (БС-091 и БС-093) на западной окраине г. Прокопьевска.

и развитой боковой шпоре наиболее близки к роду Caudicriodus, и они отнесены к новому виду C. yolkini sp. nov. (рис. 2, *а*, фиг. 4–8; 2, *б*). Этот вид характеризуется небольшим задне-боковым отростком, на котором имеются один или два зубчика и/либо ребро, а на верхней стороне платформы развиты длинные поперечные ровные ребра. Предком нового вида, вероятно, может быть эмский вид C. vicinus (Izokh, 1990). Следует отметить, что совместное нахождение этих таксонов в верхнем эмсе и нижнем эйфеле Салаира пока не установлено. Однако, тенденция изменения морфологических признаков (формирование поперечных ребер на платформе) свидетельствует о родстве салаирских таксонов. Новый вид C. yolkini sp. nov., вероятно, является завершающим элементом в филогении рода Caudicriodus, многочисленные таксоны которого были известны ранее только в нижнем девоне (Carls, Gandl, 1969; Bultynck, 1976, 2003).

Достоверность определения среднедевонского возраста отложений, в которых установлены новые таксоны, доказана находками фауны (конодонты, брахиоподы и аммоноидеи) в изученных разрезах (Ключевые разрезы..., 2004; Middle-Upper..., 2011; Язиков, 2014; Изох и др., 2020; и др.).

МАТЕРИАЛ

Коллекция конодонтов получена из карбонатных и терригенно-карбонатных пород малосалаиркинских и пестеревских слоев мамонтовского горизонта (Б-8318, Я-882), акарачкинских и сафоновских слоев заречного горизонта (БС-091, БС-093). Изученные отложения вскрыты в карьерах и придорожных выемках в окрестностях городов Гурьевска и Прокопьевска Кемеровской обл. Описания разрезов и их литологические колонки с распространением других групп фауны приведены в ряде публикаций (Ключевые разрезы..., 2004; Middle-Upper..., 2011; Язиков, 2014; Изох

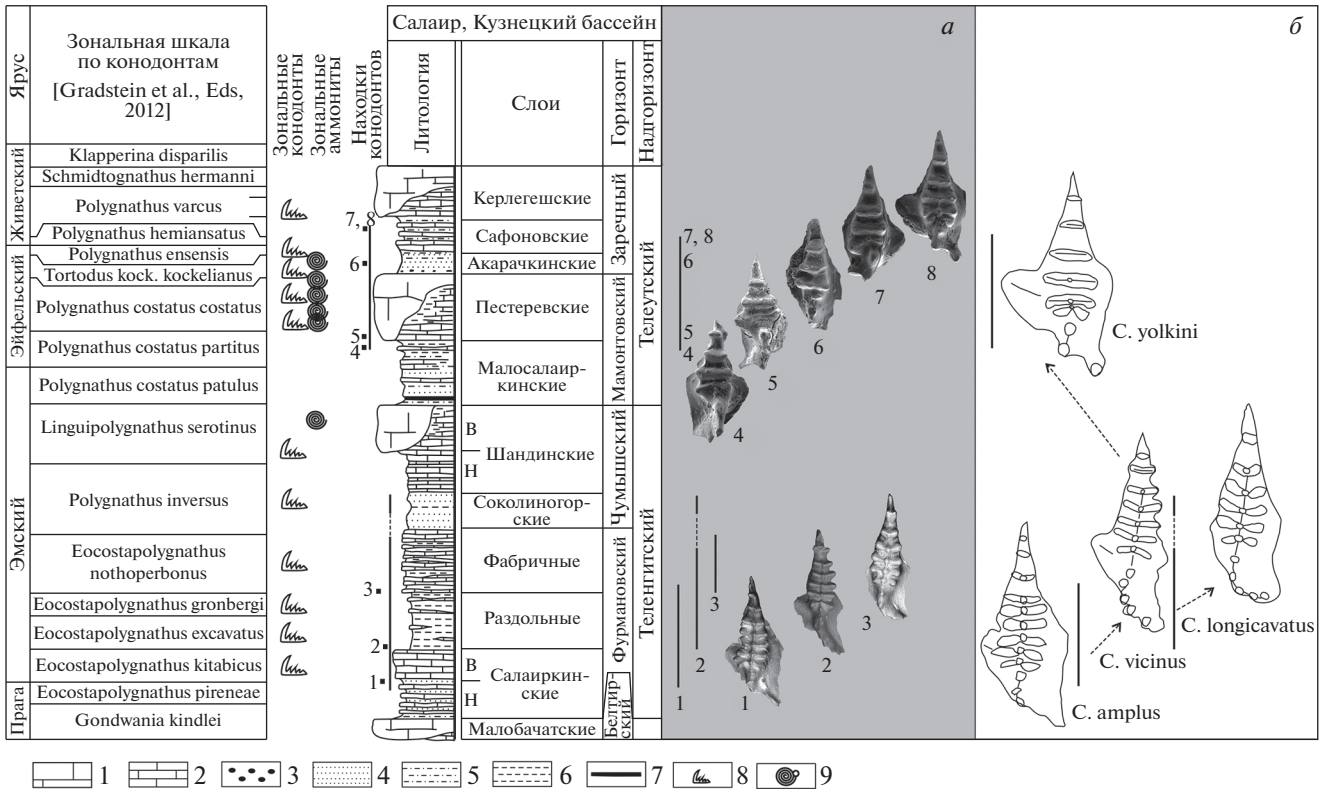

Рис. 2. Стратиграфическая схема нижнего и среднего девона Салаира (по: Язиков и др., 2016, с уточнениями), распространение конодонтов рода Caudicriodus (*а*) и их филогенетические связи (*б*). Обозначения: 1 – известняки массивные, 2 – известняки слоистые, 3 – гравелиты, 4 – песчаники, 5 – алевролиты, 6 – аргиллиты, 7 – уголь, 8 – конодонты, 9 – аммоноидеи. Конодонты: 1 – Caudicriodus amplus (Izokh, 1990), голотип; 2 – C. vicinus (Izokh, 1990), голотип; 3 – C. longicavatus (Izokh, 1990), голотип; 4–8 – C. yolkini sp. nov. (8 – голотип).

и др., 2020; и др.). Образцы на микрофауну собраны автором из четырех разрезов, расположенных в окрестностях г. Гурьевска (Малосалаиркинский карьер, разрезы Б-8318 и Я-882) и г. Прокопьевска (БС-091 и БС-093) (рис. 1). Вес образцов составлял от двух до 10 кг. Коллекция конодонтов была получена путем химического препарирования образцов слабыми растворами уксусной кислоты (5–7%) с использованием стандартной методики. Выделенные элементы хорошей и удовлетворительной сохранности коричневого цвета. Фотографирование конодонтов было проведено в Аналитическом центре коллективного пользования ИГМ СО РАН на сканирующем электронном микроскопе фирмы TESCAN MIRA3. Изучение коллекции проводилось под бинокулярным микроскопом Stemi 2000 фирмы ZEISS. Коллекция конодонтов хранится в Ин-те нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН (ИНГГ СО РАН).

При описании элементов родов Caudicriodus и Belodella была использована терминология, опубликованная в “Treatise ...” по конодонтам (Clark et al., 1981).

Автор выражает глубокую благодарность В.М. Назаровой, К. Наркиевич и П. Бултинку за консультации при просмотре коллекции конодонтов, а также О.Т. Обут за ценные замечания при подготовке статьи.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

КЛАСС CONODONTA

СЕМЕЙСТВО BELODELLIDAE KHODALEVICH ET TSCHERNICH, 1973

Род Belodella Ethington, 1959

Belodella salairica Izokh, sp. nov.

Табл. X, фиг. 7–8 (см вклейку)

Название вида – от Салаирского кряжа.

Голотип – ИНГГ СО РАН, № БС091/9; Кемеровская обл., зап. окраина г. Прокопьевска, левый борт безымянного ручья, впадающего справа в руч. Егос, разрез БС-091, слой 14, образец БС-091-14/2.0 м; средний девон, эйфельский ярус, конодонтовая зона kockelianus, заречный горизонт, акарачкинские слои (табл. X, фиг. 7).

Описание. Конический элемент высокий, плавно изгибается назад в верхней его части. Бо-

ковые стороны плоские и гладкие. Вдоль заднего края расположены зубчики прямые, мелкие, частые, тесно сидящие и направленные назад. Передняя сторона элемента неширокая, уплощенная и выступает в виде узкого карниза над боковыми сторонами элемента. Вдоль этого выступа с внутренней и внешней сторон элемента развиты многочисленные прямые мелкие короткие зубчики, направленные назад и заканчивающиеся перед изгибом зубца. Поперечное сечение основания элемента имеет узкотреугольное очертание, короткая сторона которого расположена вдоль его передней стороны.

Базальная полость глубокая, симметричная, ее вершина расположена вблизи плавного изгиба элемента у его верхнего конца.

Размеры в мкм. Длина элемента 900–1000, ширина элемента 300–400, толщина элемента 100 (по переднему краю).

Сравнение. Новый таксон по наличию дополнительных зубчиков вдоль переднего края наиболее близок к треугольному элементу B. anomalis Cooper, 1974 из силурийских отложений Австралии (Cooper, 1974, табл. 1, фиг. 9), но отличается от него более плавным изгибом зубца в верхней его части и развитием зубчиков вдоль передней стороны элемента с внешней и внутренней его частей. По форме зубца и по узкотреугольному очертанию его основания новый таксон близок к B. resima (Philip), от которого отличается наличием развитых многочисленных мелких зубчиков вдоль передней стороны зубца.

Замечания. Выявленные ряды зубчиков вдоль переднего края с внутренней и внешней сторон элемента можно было увидеть только при фотографировании с большим увеличением на сканирующем электронном микроскопе TESCAN MIRA3. Вероятно, такой же характер зубчатости вдоль переднего края можно наблюдать у экземпляров, определенных как Coelocerodontus (=Belodella) triangularis (Stauffer, 1940), из среднедевонских отложений вблизи г. Монтемóр-у-Нóву (Montemor-o-Novo) на юге Португалии (Van den Boogaard, 1972, рис. 3).

Распространение. Северо-восточный склон Салаира, зап. окраина г. Прокопьевска, разрез БС-091; верхняя часть эйфельского яруса, зона kockelianus, нижний и средний живет, зоны timorensis (?) и rhenanus/varcus; заречный горизонт, акарачкинские и сафоновские слои.

Материал. Придорожный карьер: разрез БС-091, обр. БС-091-14/2.0 м (1 экз.), верхняя часть акарачкинских слоев; обр. БС-091-9/4.0 м (3 экз.) и обр. БС-091-3/3.7 м (1 экз.), сафоновские слои.

СЕМЕЙСТВО ICRIODONTIDAE MÜLLER ET MÜLLER, 1957

Род Caudicriodus Bultynck, 1976

Caudicriodus yolkini Izokh, sp. nov.

Табл. X, фиг. 1–6

Icriodus norfordi Chatterton: Ржонсницкая и др., 1990, табл. XI, фиг. 12–14.

Название вида в память известного биостратиграфа Е.А. Ёлкина.

Голотип – ИНГГ СО РАН, № БС091/5; Кемеровская обл., г. Прокопьевск, левый борт безымянного ручья, левого притока руч. Егос, разрез БС-091, слой 7, образец БС-091-7/2.6 м; средний живет, конодонтовая зона rhenanus/varcus (=difficilis), заречный горизонт, сафоновские слои (табл. X, фиг. 5; рис. 2, *а,* фиг. 8).

Описание (рис. 2, *а*, фиг. 4–8). Платформа I элемента треугольного очертания с прямыми поперечными ребрами на треугольной платформе и коротким задне-боковым отростком. Передний конец платформы заострен. Продольная ось прямая. Зубчики среднего и боковых рядов образуют от трех до пяти слившихся поперечных ребер. В последнем ряду зубчики обособляются, но связаны между собой четкими ребрышками. Заднее продолжение среднего ряда зубчиков состоит из двух высоких вертикальных зубчиков, направленных вверх. Касп слегка крупнее и выше, чем соседний зубчик, и немного наклонен назад. От каспа в задне-боковом направлении с резким изгибом от 90° до 120° отходит короткий отросток, сдавленный с боков. Верхний его край заострен, вдоль него могут быть развиты один или два зубчика и/или тонкое ребро.

Основание элемента наиболее широкое в средней его части и с внешней стороны несет широкую шпору, направленную вбок.

Базальная полость на нижней стороне элемента большая, наиболее широкая в средней его части за счет развития боковой шпоры. К переднему и заднему концам элемента она продолжается в виде узких желобков.

Аппарат не определен. В образцах совместно с платформенными элементами Caudicriodus не обнаружены конические элементы, характерные для аппарата икриодонтид.

Размеры в мкм. Голотип (табл. X, фиг. 5): длина элемента 800, ширина элемента 400, высота элемента 340. Паратипы: длина от 630 до 900, ширина от 300 до 440, высота от 280 до 360.

Сравнение. От известных таксонов рода Caudicriodus новый вид отличается формированием поперечных прямых параллельных ребер на платформе и развитием короткого задне-бокового отростка с одним или двумя зубчиками и/или ребром.

Замечания. В синонимику нового вида включен таксон Icriodus norfordi Chatterton, установленный в малосалаиркинских слоях (Малосалаиркинскй карьер, окрестности г. Гурьевска) (Ржонсницкая и др., 1990; табл. XI, фиг. 12–14). Этот экземпляр следует отнести к новому виду Caudicriodus yolkini. Он характеризуется наличием заднебокового короткого отростка с ребром по верхнему его краю, прямых поперечных ребер на шпинделе и вертикально ориентированных зубчиков на заднем продолжении среднего ряда. Эти морфологические элементы характерны для нового вида Caudicriodus.

Распространение. Северо-восточный склон Салаира; эйфельский ярус и низы среднего живета, зоны partitus, costatus, kockelianus, rhenanus/varcus (=difficilis); мамонтовский (малосалаиркинские и пестеревские слои) и заречный горизонты (акарачкинские и сафоновские слои).

Материал. Восемь экз. хорошей и удовлетворительной сохранности: г. Гурьевск, Малосалаиркинский карьер, разрез Б-8318, обр. Б-8318-15А (1 экз.); разрез Я-882, обр. Я-882-30 (1 экз.); окраина г. Прокопьевска, придорожные карьеры: разрез БС-093, обр. БС-093-21/2.0 м (1 экз.); разрез БС-091, обр. БС-091-7/2.6 м (2 экз.) и обр. Е-834-7/4 (=БС-091-7/2.6 м) (4 экз.).

Исследование выполнено в рамках проекта ФНИ № 0331-2019-0003, а также автор координирует свои исследования с программами работ по проекту 652 IGCP.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Изох Н.Г. Икриодусы теленгитского надгоризонта Салаира (конодонты, девон, эмс) // Новое в палеонтологии и биостратиграфии палеозоя Азиатской части СССР. Новосибирск: Наука, 1990. С. 107–111 (Тр. ИГиГ АН СССР. Вып. 770).

Изох Н.Г., Соболев Е.С., Попов Б.М., Щербаненко Т.А. Биостратиграфические корреляционные уровни заречного горизонта среднего девона Салаира // Биогеография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020. С. 68–70.

Ключевые разрезы девона Рудного Алтая, Салаира и Кузбасса. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. 104 с.

Ржонсницкая М.А., Тимофеева О.Б., Гагиев М.Х. Конодонты среднего девона Салаира // Конодонты эйфельского яруса среднего девона / Ред. В.Г. Халымбажда. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1990. С. 46–56.

Язиков А.Ю. Брахиоподы и биостратиграфия среднего девона складчатого обрамления Кузнецкого бассейна. Автореф. дис. ... канд. геол-мин. наук. Новосибирск, 2014. 19 с.

Bultynck P. Le Silurien supérieur et le Devonien inférieur de la Sierra de Guadarrama (Espagne Centrale). Troisième partie: Icriodiformes, Pelekysgnathiformes et Polygnathiformes // Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg. Sci. Terre. 1976. V. 49. № 5. P. 1–74.

Bultynck P. Devonian Icriodontidae: biostratigraphy, classification and remarks on paleoecology and dispersal // Rev. Esp. Micropaleontol. 2003. V. 35. № 3. P. 295–314.

Carls P., Gandl J. Stratigraphie und Conodonten des Unter-Devons der Ostlichen Iberischen Ketten (NE-Spanien) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abhandl. 1969. Bd 132. S. 155–218.

Clark D.L, Sweet W.C., Bergstrom S.M. et al. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part W, Miscellanea, suppl. 2. Conodonta. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. of America & Univ. Kansas Press, 1981. 202 p.

Cooper B.J. New forms of Belodella (Conodonta) from the Silurian of Ausralia // J. Paleontol. 1974. V. 48. № 6. P. 1120–1125.

Middle–Upper Devonian and Lower Carboniferous Biostratigraphy of Kuznetsk Basin. Field Excursion Guidebook. Intern. Conf. “Biostratigraphy, paleogeography and events in Devonian and Lower Carboniferous” (SDS/IGCP 596 joint field meeting) / Eds. N.K. Bakharev, N.G. Izokh, O.T. Obut, J.A. Talent. Novosibirsk: Publ. House of SB RAS, 2011. 98 p.

Van den Boogaard M. Conodont faunas from Portugal and southwestern Spain. Part 1. A Middle Devonian fauna from near Montemor-o-Novo // Scripta Geol. 1972. V. 13. P. 1–11.

Объяснение к таблице X

Конодонты мамонтовского и заречного горизонтов среднего девона Салаира. Месторасположения разрезов с находками конодонтов: Б-8318 и Я-882 – западный и южный борта Малосалаиркинского карьера, окрестности г. Гурьевска; БС-091 и БС-093 – придорожные карьеры на зап. окраине г. Прокопьевска. Шкала – 100 мкм.

Фиг. 1–6. Caudicriodus yolkini sp. nov.: 1 – экз. № Б8318/1: 1а – вид сверху, 1б – вид снизу, 1в – вид сбоку; эйфельский ярус, малосалаиркинские слои, мамонтовский горизонт, обр. Б-8318-15А; 2 – экз. № Я882/1, вид сверху; эйфельский ярус, пестеревские слои, мамонтовский горизонт, обр. Я-882/30; 3 – экз. № БС093/5: 3а – вид сверху, 3б – вид сбоку, 3в – вид снизу; эйфельский ярус, акарачкинские слои, заречный горизонт, обр. БС-093-21/2.0 м; 4 – экз. № БС091/6: 4а – вид сверху, 4б – вид снизу, 4в – вид сбоку; средний живет, сафоновские слои, заречный горизонт, обр. БС-091-7/2.6 м; 5 – голотип № БС091/5: 5а – вид сверху, 5б – вид снизу, 5в – вид сбоку; местонахождение и возраст те же; 6 – экз. № БС091/7: 6а – вид сверху, 6б – вид снизу, 6в – вид сбоку; местонахождение и возраст те же, обр. Е-834-7/4 (=БС-091-7/2.6 м).

Фиг. 7, 8. Belodella salairica sp. nov.: 7 – голотип № БС091/9: 7а – вид сбоку, 7б – вид сбоку (×150); эйфельский ярус, акарачкинские слои, заречный горизонт, обр. БС-091-14/2.0 м; 8 – экз. № БС091/10, вид сбоку; живетский ярус, сафоновские слои, заречный горизонт, обр. БС-091-9/4.0.

New Middle Devonian Conodonts from the North East Salair (South of the West Siberia)

N. G. Izokh

Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia

New Middle Devonian conodonts of the *Belodella salairica* sp. nov. and *Caudicriodus yolkini* sp. nov. were described from the type section of the Mamontovo and Zarechnoe horisons of the Salair (south of the West Siberia).

Keywords: conodonts, Middle Devonian, Mamontovo and Zarechnoe horisons, Salair, West Siberia

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, № 1, с. 91–96

УДК 568.1-551.761

О ПСЕВДОЗУХИЯХ TSYLMOSUCHUS DONENSIS И SCYTHOSUCHUS BASILEUS ИЗ РАННЕГО ТРИАСА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2022 г. А. Г. Сенников*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

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

Поступила в редакцию 18.03.2021 г.
После доработки 31.03.2021 г.
Принята к публикации 05.04.2021 г.

На основании переизучения всех материалов по ранним архозаврам из раннетриасового местонахождения Донская Лука род и вид Scythosuchus basileus Sennikov, 1999 рассматривается как младший синонимом Tsylmosuchus donensis Sennikov, 1990. Приведен ревизованный диагноз рода Tsylmosuchus, который предположительно отнесен к семейству Ctenosauriscidae. Tsylmosuchus был легко построен и способен к быстрому передвижению. Постановка конечностей у него, вероятно, была уже частично парасагиттальной.

Ключевые слова: Archosauria, Pseudosuchia, морфология, образ жизни, ранний триас, Восточная Европа

DOI: 10.31857/S0031031X2106012X

Среди местонахождений раннетриасовых позвоночных Восточно-Европейской платформы и Приуральского краевого прогиба особое место занимает местонахождение Донская Лука, расположенное в пределах небольшого поля нижнего триаса на юго-восточном склоне Воронежской антеклизы, по правому борту долины р. Дон (Рыков, Очев, 1966; Сенников, 1999, 2011, 2012; Новиков и др., 2001, 2002; Новиков, 2018). Вмещающие отложения относятся к липовской свите гамского горизонта яренского надгоризонта верхнеоленекского подъяруса нижнего триаса. Несмотря на фрагментарность остатков позвоночных, фаунистический комплекс этого местонахождения занимает первое место в раннем триасе Восточной Европы по таксономическому разнообразию как наземных, так и морских форм. В составе фауны тетрапод местонахождения Донская Лука были определены: темноспондильные амфибии Parotosuchus panteleevi Otschev, Trematosaurus galae Novikov, Yarengia sp., Melanopelta sp., Batrachosuchoides ochevi Novikov et Shishkin, Rhytidosteidae gen. indet., хрониозухии–быстровианиды Dromotectum abditum Shishkin, Novikov et Fortuny, проколофоны Orenburgia enigmatica (Tchudinov et Vjuschkov) и два новых неописанных проколофона, один из которых близок к южноафриканскому Kitchingnathus, трилофозавры Coelodontognathus ricovi Otschev, C. donensis Otschev, Vitalia grata Ivachnenko, Doniceps lipovensis Otschev et Rykov, эозавроптеригии Tanaisosaurus kalandadzei Sennikov, пролацертилии–танистрофеиды Augustaburiania vatagini Sennikov, текодонты – рауизухии Tsylmosuchus donensis Sennikov, Scythosuchus basileus Sennikov и ктенозаврисциды Bystrowisuchus flerovi Sennikov, возможно, ранние эритрозухиды Garjainia sp., каннемейероидные дицинодонты Putillosaurus sennikovi Surkov (Новиков и др., 2001, 2002; Сенников, 2008, 2012; Новиков, 2018).

РАННИЕ АРХОЗАВРЫ ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ДОНСКАЯ ЛУКА

Полевые исследования и раскопки на Донской Луке, проведенные И.В. Новиковым и А.Г. Сенниковым в последние годы, дали многочисленные новые материалы, что позволяет пересмотреть характеристику и точнее оценить состав таксонов ранних архозавров из этого местонахождения. В составе фауны тетрапод Донской Луки первоначально был описан по неполному шейному позвонку Tsylmosuchus donensis как небольшой рауизухид с удлиненной шеей (Сенников, 1990, 1995). Одновременно с Tsylmosuchus donensis было выделено два других вида в составе этого рода – Tsylmosuchus jakovlevi и T. samariensis из раннеоленекских отложений с территории европейской части России. Позднее, на основании фрагментарных остатков преимущественно круп-

ных текодонтов, из местонахождения Донская Лука был описан Scythosuchus basileus как массивный рауизухид с короткой шеей (Сенников, 1999). Одним из диагностических признаков S. basileus считались гипертрофированно утолщенные, сильно ругозистые дорсальные концы остистых отростков шейных и переднетуловищных позвонков. Затем по новым находкам из этого же местонахождения был выделен новый род и вид ктенозаврисцид Bystrowisuchus flerovi (Сенников, 2012), к которому был отнесен экз. ПИН, № 1043/145, неполный переднетуловищный позвонок с очень высоким остистым отростком из типовой серии S. basileus.

В результате ревизии всего описанного и вновь полученного материала по архозавроморфам из местонахождения Донская Лука оказалось, что образец ПИН, № 1043/144 – неполный шейный позвонок небольшого размера, выбранный в качестве голотипа Scythosuchus basileus (рис. 1, *г*), по размеру и форме сходен с голотипом и шейными позвонками типовой серии Tsylmosuchus jakovlevi. Расположение остистого отростка преимущественно в задней части тела шейного позвонка и наклон остистого отростка немного вперед у голотипа S. basileus (рис. 1, *в*, *г*) сходны с таковыми у голотипа и шейных позвонков типовой серии T. jakovlevi (рис. 1, *а*, *б*). Степень расширения, утолщения и ругозистости дорсального конца остистого отростка голотипа S. basileus сравнима и только несколько больше, чем у шейных позвонков T. jakovlevi и T. samariensis. В то же время, высота остистого отростка голотипа S. basileus немного меньше, чем у шейных позвонков T. jakovlevi и T. samariensis.

Сравнение голотипа Scythosuchus basileus с голотипом Tsylmosuchus donensis затрудняется отсутствием большей части тела позвонка у первого и большей части невральной дуги у второго. Однако насколько можно судить по сохранности, размеры и форма тела позвонка голотипа S. basileus сходны с таковыми голотипа T. donensis. Несколько меньшая длина тела голотипа S. basileus по сравнению с длиной шейных позвонков T. donensis может объясняться его неполной сохранностью или более каудальным положением в шейном отделе. Степень развития постдиапофизарного гребня у голотипа S. basileus весьма сходна с таковой у шейных позвонков T. donensis. Кажущиеся отличия голотипа S. basileus (ПИН, № 1043/144) от шейных позвонков T. donensis (голотип ПИН, № 1043/42 и экз. ПИН, № 1043/1343) (рис. 1, *д*, *е*) – более высокий и узкий спинномозговой канал, более вертикальное расположение сочленовных фасеток пре- и постзигапофизов и более длинные спинопостзигапофизарные пластины, соединяющие дорсальную поверхность постзигапофизов с остистым отростком у голотипа S. basileus – могут быть отчасти обусловлены плохой сохранностью и возможной деформацией (сжатием с боков) этого образца, а также очевидным повреждением и неправильной его склейкой и реставрацией во время препарирования. В то же время, нельзя исключить и некоторую индивидуальную или сериальную изменчивость этих признаков у T. donensis. В последнем случае по вышеуказанным признакам голотип S. basileus более сходен с голотипом и шейными позвонками типовой серии T. jakovlevi, чем T. donensis.

Исходя из вышеизложенного, можно предположить, что голотип Scythosuchus basileus, скорее всего, принадлежит Tsylmosuchus donensis. Tsylmosuchus donensis Sennikov, 1990 имеет приоритет перед позднее выделенным Scythosuchus basileus Sennikov, 1999. Поэтому Scythosuchus basileus Sennikov, 1999 следует считать младшим синонимом Tsylmosuchus donensis Sennikov, 1990.

Другие образцы из типовой серии Scythosuchus basileus – короткие остистые отростки с гипертрофированно утолщенными сильно ругозистыми дорсальными концами (апофизарными окостенениями), иногда с выступающими вбок, вперед и назад краями, образующими как бы шляпку над отростком, принадлежат, очевидно, другому таксону текодонтов, и являются не шейными, а переднеспинными, что стало ясно при изучении новых материалов из Донской Луки. Эта часть типовой серии S. basileus, на которой в значительной степени строился его диагноз, и ряд вновь найденных образцов, проясняющих особенности морфологии позвоночного столба этого до сих пор не известного крупного представителя псевдозухий, заслуживают выделения в новый род и вид в составе семейства Rauisuchidae.

Относительно систематического положения рода Tsylmosuchus и родственных ему родов следует отметить следующее. Первоначально автор предполагал, что это ранние грацильные рауизухиды, вероятно, близкие к предкам попозаврид (Сенников, 1990, 1995). Удлиненными шейными позвонками Tsylmosuchus среди рауизухий напоминает попозавроидов (попозаврид и ктенозаврисцид), хотя подобная форма позвонков встречается и в других семействах ранних архозавров. Более диагностична седловидная форма подвздошной кости, известной у Tsylmosuchus jakovlevi, с утолщенной и загнутой внутрь краниальной частью дорсальной пластины (очевидно, гомологичной краниальному отростку), как у попозаврид и ктенозаврисцид. Однако супраацетабулярный гребень у Tsylmosuchus развит гораздо слабее, чем у представителей этих семейств, особенно попозаврид, а краниальный отросток дорсальной пластины подвздошной кости не выражен. Учитывая то, что с получением новых данных представления о системе рауизухий далеки от

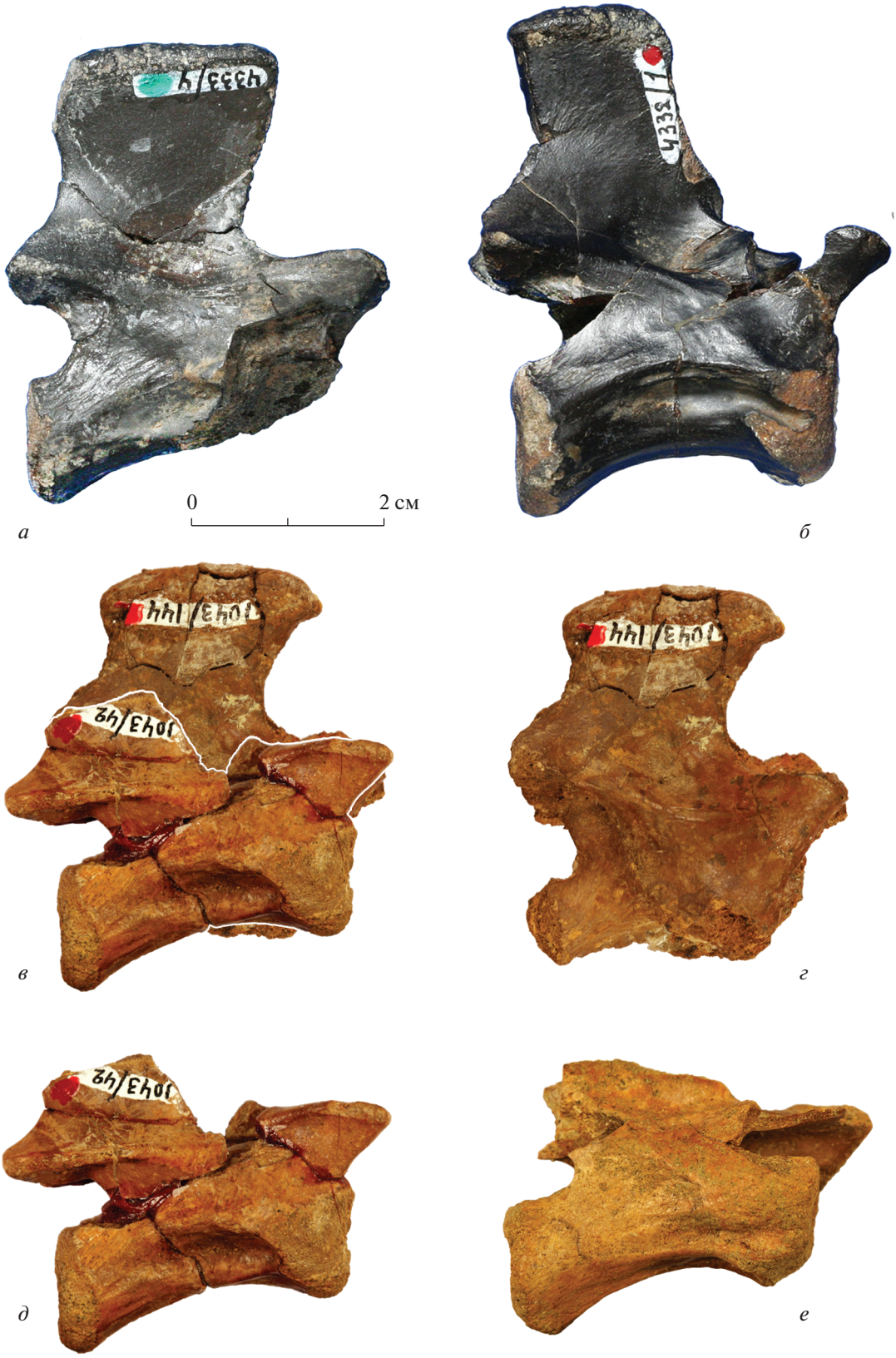

Рис. 1. Шейные позвонки представителей Tsylmosuchus из нижнего триаса Восточной Европы (Россия), латеральная сторона (вид справа): *а*, *б* – Tsylmosuchus jakovlevi Sennikov, 1990: *а* – экз. ПИН, № 4333/4, *б* – голотип ПИН, № 4332/1; *в*–*е* – T. donensis Sennikov, 1990: *в* – реконструкция шейного позвонка по голотипу ПИН, № 1043/42 и экз. ПИН, № 1043/144 (голотип Scythosuchus basileus Sennikov, 1999), *г* – неполный шейный позвонок, экз. ПИН, № 1043/144 (голотип S. basileus Sennikov, 1999), *д* – голотип ПИН, № 1043/42, шейный позвонок без остистого отростка, *е* – экз. ПИН, № 1043/1343, шейный позвонок без остистого отростка.

окончательного оформления, а имеющиеся материалы по Tsylmosuchus donensis немногочисленны и фрагментарны, автор условно относит род Tsylmosuchus к ранним, архаичным, слабо специализированным попозавроидам, вероятно, ктенозаврисцидам. Ревизованный диагноз рода приведен ниже.

ПОДОТРЯД PSEUDOSUCHIA

ИНФРАОТРЯД RAUISUCHIA

НАДСЕМЕЙСТВО POPOSAUROIDEA NOPSCA, 1928

СЕМЕЙСТВО (?) CTENOSAURISCIDAE KUHN, 1964

Род Tsylmosuchus Sennikov, 1990

Thecodontosaurus: Яковлев, 1916, с. 163 (part.); Ефремов, 1940, с. 25 (part.).

Protorosauria gen. indet.: von Huene, 1940, с. 11.

Chasmatosuchus: Очев, 1979, с. 104 (part.).

Tsylmosuchus: Сенников, 1990, с. 3; 1995, с. 32; Ивахненко и др., 1997, с. 27; Gower, Sennikov, 2000, с. 154.

Scythosuchus: Сенников, 1999, с. 45 (part.).

Типовой вид – Tsylmosuchus jakovlevi Sennikov, 1990.

Диагноз. Небольшой ктенозаврисцид с длиной тела 1.5–2 м. Шейные позвонки удиненные, платиамфицельные. Тела шейных позвонков довольно высокие, имеют посередине длины небольшой пережим. Отношение длин тел шейных позвонков к высоте спереди 2.1–2.4, ось тела отклоняется от горизонтали на 10°–15°. Диапофизы и парапофизы шейных позвонков умеренно выступают, расположены у переднего края тела. Киль слабо выражен. Постдиапофизарный гребень довольно хорошо развит. Невральная дуга узкая. Остистые отростки средней высоты, слабо расширяются вверху. Презигапофизы и постзигапофизы косо расположены. Сочленовные площадки постзигапофизов небольшие. Туловищные позвонки с умеренно удлиненными остистыми отростками. Передний отросток дорсальной лопасти подвздошной кости отсутствует, верхний ее край утолщен, седловидно прогнут, передний конец его расширен и загнут внутрь. Супраацетабулярный гребень слабо развит, немного выступает на небольшом участке спереди.

Видовой состав. T. jakovlevi Sennikov, 1990, T. samariensis Sennikov, 1990 и T. donensis Sennikov, 1990, все – нижний триас, оленекский ярус, Восточная Европа.

Сравнение. Tsylmosuchus отличается от остальных ктенозаврисцид меньшими размерами, отсутствием переднего отростка дорсальной лопасти подвздошной кости, слабее развитым супраацетабулярным гребнем. От остальных ктенозаврисцид, кроме Energosuchus, – менее высокими остистыми отростками туловищных позвонков. От Bystrowisuchus – более удлиненными шейными позвонками; от Energosuchus – менее удлиненными шейными позвонками, меньшей их амфицельностью, большим отклонением оси их тела от горизонтали, большей высотой сочленовных поверхностей тел, менее выступающими диапофизами шейных позвонков, расположением диапофизов на переднем краю тела, лучше выраженным килем, более высоким спинномозговым каналом, более узкой невральной дугой, более косым расположением пре- и постзигапофизов, более высокими остистыми отростками туловищных позвонков.

Tsylmosuchus donensis Sennikov, 1990

Tsylmosuchus donensis: Сенников, 1990, с. 8, рис. 1, *ж*, *з*; 1995, с. 34, рис. 11в, г; Ивахненко и др., 1997, с. 27, табл. 61, рис. 3; Gower, Sennikov, 2000, с. 155.

Scythosuchus basileus (part.): Сенников, 1999, с. 45, рис. 1, *г*.

Голотип – ПИН, № 1043/42, шейный позвонок; Волгоградская обл., Иловлянский р-н, местонахождение Донская Лука; нижний триас, оленекский ярус, верхнеоленекский подъярус, яренский надгоризонт, гамский горизонт, липовская свита.

Описание (рис. 1, *в–е*). Отношение длины тел шейных позвонков к высоте спереди около 2.4, ось тела позвонка отклоняется от горизонтали на 10°. Спинномозговой канал шейных позвонков довольно широкий и низкий. Киль на вентральной поверхности тел шейных позвонков в виде одного медиального гребня или нескольких слабовыраженных гребней. Остистый отросток шейного позвонка небольшой высоты, соединен с постзигапофизами средней высоты гребнями (спинопостзигапофизальными пластинами). Дорсальный конец остистого отростка шейного позвонка умеренно расширен, с ругозистой поверхностью. Постдиапофизарный гребень шейных позвонков довольно хорошо развит. Невральная дуга шейных позвонков довольно широкая. Пре- и постзигапофизы шейных позвонков полого расположены. Сочленовные площадки постзигапофизов шейных позвонков с расширениями.

Размеры. Мелкий текодонт с общей длиной тела около 1.5 м. Длина тела среднешейных позвонков 29–32 мм, высота спереди – 12–13 мм.

Сравнение. Отличается от T. jakovlevi и T. samariensis меньшим отклонением оси тела шейных позвонков от горизонтали, более широкой невральной дугой, менее высоким спинномозговым каналом, более полого расположенными пре- и постзигапофизами, меньшей высотой остистых отростков, более расширенным и ругозистым дорсальным концом остистого отростка шейного позвонка. От T. jakovlevi – килем в виде нескольких гребней, более обширными сочленовными площадками постзигапофизов.

Материал. Экз. ПИН, № 1043/144, неполный шейный позвонок (голотип Scythosuchus basileus Sennikov, 1999); экз. ПИН, № 1043/1316, остистый отросток эпистрофея; экз. ПИН, № 1043/1317, невральная дуга шейного позвонка; экз. ПИН, № 1043/539, заглазничная кость; экз. ПИН, № 1043/528, чешуйчатая кость; экз. ПИН, №№ 1043/534, 535, 839, 887, 935, 1343, шейные позвонки; экз. ПИН, №№ 1043/541–543, 635, 825, туловищные позвонки; все из типового местонахождения.

АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ TSYLMOSUCHUS

При рассмотрении эволюции архозавроморф весьма информативными представляются шейные позвонки, демонстрирующие большую морфологическую пластичность и разнообразную специализацию, обусловленную морфофункциональными особенностями шеи и головы. В строении шейных позвонков наиболее ярко отражается характер способа питания и локомоции, то есть, важнейшие черты экологического типа животного и направления адаптивных преобразований в данной группе (Сенников, 1990, 1995). Наиболее вероятно, что исходными для архозавров являются неспециализированные, слабоудлиненные шейные позвонки ранних протерозухид и эупаркериид. Гигантские робустные эритрозухиды с огромной головой и, соответственно, короткой шеей, первые суперхищники среди архозавров, охотившиеся на самую крупную добычу среди современных им тетрапод (Сенников, 1995; Sennikov, 1996; Maidment et al., 2020), обнаруживают тенденцию к резкому укорочению шейных позвонков.

В адаптивной радиации рауизухий намечаются два типа строения, соответствующие, вероятно, двум основным филогенетическим линиям: 1) относительно небольшие и грацильные попозавроиды с длинной шеей и небольшой головой и 2) более крупные и массивные рауизухоиды с короткой шеей и большой головой (Сенников, 1990, 1995, 2012). У первых шейные позвонки обнаруживают тенденцию к удлинению, а у вторых – к некоторому укорочению. У попозавроидов подвздошные кости и, соответственно, вертлужные впадины слабо отклонены вбок и ориентированы в основном латерально, а у рауизухоидов – сильно отклоняются вбок вплоть до вентральной ориентации вертлужной впадины (типичный рауизуховый тазобедренный сустав; Сенников, 1990, 1995). Близкая к парасагиттальной постановка бедренной кости без развития медиальной головки достигается в обеих линиях развития. Однако при этом у типичных попозавроидов терминальная головка бедренной кости упирается в основном в вентральную поверхность гипертрофированно выступающего супраацетабулярного гребня, а у продвинутых рауизухоидов – преимущественно в отклоненную вентрально вертлужную впадину. Среди восточноевропейских рауизухий к грацильным длинношеим формам, вероятно, ранним попозавроидам, относятся Tsylmosuchus, Vytshegdosuchus, Dongusia и Energosuchus, а к ранним массивным короткошеим рауизухидам, вероятно, принадлежат Jaikosuchus, Vjushkovisaurus и Jushatyria (Сенников, 1990, 1995, 2012). Таким образом, эти две линии развития наметились уже в начале триаса. В то же время следует отметить, что у ранних восточноевропейских рауизухий различия грацильных длинношеих и массивных короткошеих форм проявляются еще не столь резко, как у сильно специализированных средне- и позднетриасовых форм.

Локомоторный аппарат попозавроидов, очевидно, специализировался в направлении способности к более быстрой локомоции, вплоть до двуногих позднетриасовых форм, таких, как попозаврид Poposaurus Mehl, 1915 (Gauthier et al., 2011; Schachner et al., 2011) или шувозаврид Effigia Nesbitt et Norell, 2006 (Nesbitt, Norell, 2006). Бипедализм, вероятно, имевший место у попозаврид и шувозаврид, не был характерен для псевдозухий, в том числе, ктенозаврисцид, которые в подавляющем большинстве были четвероногими. Tsylmosuchus, как и другие попозавроиды, был легко построен и, очевидно, способен к быстрому передвижению. Постановка конечностей у него, судя по строению подвздошной кости, вероятно, была уже частично парасагиттальной. Таким образом, по строению локомоторного аппарата Tsylmosuchus мог быть небольшим, активным, быстро бегающим хищником, способным к преследованию добычи. Длинная шея обеспечивала цильмозуху большую подвижность головы, что способствовало более удобному схватыванию жертвы. Цильмозух, вероятно, охотился преимущественно на небольших позвоночных.

Относительно короткошеие рауизухиды с большой головой, скорее всего, были засадными хищниками (Chatterjee, Majumdar, 1987). Это были типично четвероногие псевдозухии, достигавшие в среднем и позднем триасе крупных и гигантских размеров и как суперхищники занимавшие вершину пищевой пирамиды.

Таким образом, в составе фауны тетрапод Донской Луки присутствуют несколько родов и видов текодонтов – мелкий попозавроид (?ктенозаврисцид) Tsylmosuchus donensis, крупный ктенозаврисцид Bystrowisuchus flerovi и новый крупный базальный архозавр (вероятно, рауизухид), заслуживающий выделения в новый род и вид, а также, возможно, ранний эритрозухид Garjainia sp. Scythosuchus basileus рассматривается как младший синоним Tsylmosuchus donensis. Поскольку ассоциация разрозненных и фрагментарных костных остатков и выделение на основе этого новых таксонов всегда в определенной степени

гипотетична, вышеизложенные выводы в дальнейшем, особенно при получении более полных материалов по ранним архозаврам из местонахождения Донская Лука и уточнения системы рауизухий, могут быть скорректированы.

* * *

Автор выражает благодарность д-ру Д. Гауэ (Dr. David Gower, Natural History Museum, London, UK) за ценные консультации и обсуждение материалов по архозавроморфам из местонахождения Донская Лука. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-04-00070-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ефремов И.А. Предварительное описание новых форм пермской и триасовой фауны наземных позвоночных СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1940. 156 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 10. Вып. 2).

Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).

Новиков И.В. Раннетриасовые амфибии Восточной Европы: эволюция доминантных групп и особенности смены сообществ. М.: РАН, 2018. 358 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 296).

Новиков И.В., Сенников А.Г., Миних А.В. и др. Новые данные по раннетриасовым позвоночным в местонахождении “Донская Лука” (Волгоградская область). Статья I // Изв. Высш. учебн. завед. Геол. и разведка. 2001. № 6. С. 33–38.

Новиков И.В., Сенников А.Г., Миних А.В. и др. Новые данные по раннетриасовым позвоночным в местонахождении “Донская Лука” (Волгоградская область). Статья II // Изв. Высш. учебн. завед. Геол. и разведка. 2002. № 2. С. 43–53.

Очев В.Г. Новые раннетриасовые архозавры с востока Европейской части СССР // Палеонтол. журн. 1979. № 1. С. 104–109.

Рыков С.П., Очев В.Г. О местонахождении триасовых позвоночных на Донской Луке // Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Вып. 3. Ч. 2. Мезозой. Саратов: Изд-во Саратовск. ун-та, 1966. С. 58–62.

Сенников А.Г. Новые данные по рауизухидам Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1990. № 3. С. 3–16.

Сенников А.Г. Ранние текодонты Восточной Европы. М.: Наука, 1995. 142 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 263).

Сенников А.Г. Эволюция посткраниального скелета архозавров в связи с новыми находками раннетриасовых рауизухид в России // Палеонтол. журн. 1999. № 6. С. 44–56.

Сенников А.Г. Подкласс Archosauromorpha // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1 / Ред. Ивахненко М.Ф., Курочкин Е.Н. М.: ГЕОС, 2008. С. 266–318.

Сенников А.Г. Новые танистрофеиды (Reptilia: Archosauromorpha) из триаса Европы // Палеонтол. журн. 2011. № 1. 82–96.

Сенников А.Г. Первый ктенозаврисцид (Reptilia: Archosauromorpha) из раннего триаса Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2012. № 5. С. 53–66.

Яковлев Н.Н. Триасовая фауна позвоночных из пестроцветной толщи Вологодской и Костромской губернии // Геол. вестник. 1916. Т. 2. № 4. С. 157–165.

Chatterjee S., Majumdar P.K. Tikisuchus romeri, a new rauisuchid reptile from the Late Triassic of India // J. Paleontol. 1987. V. 61. P. 787–793.

Gauthier J.A., Nesbitt S.J., Schachner E.R. et al. The bipedal stem crocodilian Poposaurus gracilis: inferring function in fossils and innovation in archosaur locomotion // Bull. Peabody Mus. Natur. Hist. 2011. V. 52. P. 107–126.

Gower D.J., Sennikov A.G. Early archosaurs from Russia // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 140–159.

Huene F. von. Eine Reptilfauna aus der ältesten Trias Nordrusslands // N. Jb. Mineral. Abt. B. 1940. Bd 84. S. 1–23.

Maidment S.C.R., Sennikov A.G., Ezcurra M.D. et al. The postcranial skeleton of the erythrosuchid archosauriform Garjainia prima from the Early Triassic of European Russia // R. Soc. Open Sci. 2020. V. 7: 201089. P. 1–36. https://doi.org/10.1098/rsos.201089

Nesbitt S.J., Norell M.A. Extreme convergence in the body plans of an early suchian (Archosauria) and ornithomimid dinosaurs (Theropoda) // Proc. Roy. Soc. Lond. B. 2006. V. 73. P. 1045–1048.

Schachner E.R., Manning P.L., Dodson P. Pelvic and hindlimb myology of the basal archosaur Poposaurus gracilis (Archosauria: Poposauroidea) // J. Morphol. 2011. V. 272. P. 1464–1491.

Sennikov A.G. Evolution of the Permian and Triassic tetrapod communities of Eastern Europe // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1996. V. 120. P. 331–351.

On Pseudosuchians *Tsylmosuchus donensis* and *Scythosuchus basileus* from the Early Triassic of Eastern Europe

A. G. Sennikov

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

Based on re-study of all materials on the early archosaurs from the Early Triassic Donskaya Luka locality the genus and species *Scythosuchus basileus* Sennikov, 1999 is considered as a junior synonym of *Tsylmosuchus donensis* Sennikov, 1990. The revised diagnosis of the genus *Tsylmosuchus*, which is presumably attributed to the family Ctenosauriscidae, is presented. *Tsylmosuchus* was lightly built and capable to fast locomotion. Position of its limbs was probably already partially parasagittal.

Keywords: Archosauria, Pseudosuchia, morphology, mode of life, Early Triassic, Eastern Europe

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, № 1, с. 97–106

УДК 599.742.2.(569.742.2):551.793(470.5)

ПЕЩЕРНЫЕ МЕДВЕДИ (URSUS SPELAEUS SENSU LATO) УРАЛА

© 2022 г. Д. О. Гимранов[a], *, П. А. Косинцев[a], **

[a] Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620144 Россия

*e-mail: djulfa250@rambler.ru

**e-mail: kpa@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 08.06.2021 г.
После доработки 10.06.2021 г.
Принята к публикации 15.06.2021 г.

Приведены обобщенные результаты восьмидесятилетних исследований биологии, распространения, времени обитания и вымирания, таксономии и филогении, а также взаимодействия с человеком большого [Ursus (Spelaearctos) kanivetz Vereshchagin, 1973] и малого [Ursus (Spelaearctos) ex gr. savini–rossicus] пещерных медведей на Урале.

Ключевые слова: пещерные медведи, Ursus spelaeus, Ursus rossicus, Ursus savini, Ursus kanivetz, Урал, поздний плейстоцен, морфология, распространение, биология

DOI: 10.31857/S0031031X22010068

Пещерные медведи [Ursus (Spelaearctos) spp.] – группа типичных представителей позднеплейстоценового (мамонтового) фаунистического комплекса, широко распространенных в Европе и Северной Азии (Барышников, 2007; Sher et al., 2011). Вплоть до начала XXI в. считалось, что в позднем плейстоцене существовало два вида пещерных медведей: большой пещерный медведь Ursus spelaeus Rosenmüller, 1794 и малый пещерный медведь U. savini Andrews, 1922, или U. rossicus Borissiak, 1930 (Kurtèn, 1995; Барышников, 2007). В настоящее время по молекулярным данным (Barlow et al., 2021) в группе больших пещерных медведей различают три вида: U. spelaeus и U. eremus Rabeder, Hofreiter, Nagel et Withalm, 2004 (распространены в Западной Европе), а также U. kanivetz Vereshchagin, 1973 (распространен в Центральной и Восточной Европе и на Урале; Knapp et al., 2009; Rabeder et al., 2011; Stiller et al., 2014; Baryshnikov, Puzachenko, 2019, 2020). В группе малых пещерных медведей выделяют U. savini (Западная Европа) и U. rossicus (Северный Кавказ, Восточная Европа, Урал, Алтай, Западная и Восточная Сибирь) (Борисяк, 1930; Spassov et al., 2017; Baryshnikov, Puzachenko, 2019, 2020; Barlow et al., 2021).

На Урале в позднем плейстоцене совместно обитали большой и малый пещерные медведи. В это время здесь существовали самые северные популяции обоих видов и проходила восточная граница ареала большого пещерного медведя. Здесь их ареалы имели наибольшую протяженность с севера на юг – более 1300 км. Они проходили через районы с разными природно-климатическими характеристиками. Все это обуславливает важность Урала для изучения общих проблем микроэволюции, филогеографии, экологии и биологии большого и малого пещерных медведей.

Пещерные медведи Урала изучаются более 80 лет; за это время накоплен огромный объем данных, отражающих как частные, так и общие вопросы их биологии, морфологии, филогенеза и взаимодействия с человеком. Эти данные опубликованы в более чем 160 работах и обобщены в настоящей публикации.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПЕЩЕРНЫХ МЕДВЕДЕЙ УРАЛА

Впервые кости пещерных медведей были найдены в Уньинской пещере на Северном Урале Э. Гофманом в 1847 г. (Гофман, 1856), но их видовая принадлежность была определена только в XX в. Первые научные коллекции костей пещерных медведей были получены в ходе раскопок пещер Южного Урала С.Н. Бибиковым в 1937 г. (Громов, 1948).

В истории изучения пещерных медведей Урала можно выделить несколько этапов. На первом этапе, который длился с конца 1940-х до конца 1980-х гг., происходило накопление данных о местонахождениях костей пещерных медведей. Были открыты и описаны десятки местонахождений на Северном, Среднем и Южном Урале (Громов, 1948; Карачаровский, 1951; Верещагин, 1957; Верещагин, Кузьмина, 1962; Гуслицер, Канивец,

1965; Кузьмина, 1971, 1975; Гуслицер, Павлов, 1987). В это время были проведены первые исследования изменчивости и был определен таксономический статус обитавших на Урале пещерных медведей (Кузьмина, 1971; Верещагин, 1973). Установлено, что на Урале обитали две формы пещерных медведей: большой пещерный медведь Ursus spelaeus kanivetz Vereshchagin, 1973 и малый пещерный медведь Ursus uralensis Vereshchagin, 1973 (Верещагин, 1973).

Второй этап длился с конца 1980-х гг. до конца 2000-х гг. В этот период начато целенаправленное изучение экологии пещерных медведей Урала (Косинцев, 1988; Смирнов и др., 1990; Косинцев, Воробьев, 2001). Появляются первые радиоуглеродные даты, полученные по костям пещерных медведей (Косинцев и др., 2003; Барышников, 2007; Pacher, Stuart, 2009). Существенно увеличивается число работ по изучению изменчивости и таксономии пещерных медведей Урала (Vereschagin, Baryshnikov, 2000; Baryshnikov, Foronova, 2001; Кузьмина, 2002; Барышников, 2003, 2007; Сатаев, 2006; Baryshnikov, 2006). Продолжают публиковаться данные о местонахождениях с остатками пещерных медведей (Смирнов и др., 1990; Сатаев, 1995; Яковлев и др., 2000; Улитко, 2003; Косинцев, Сатаев, 2005; Ражев и др., 2005). К концу этого периода были выявлены морфологические характеристики малого пещерного медведя, а также получены данные о половом и возрастном составе популяций большого и малого пещерных медведей по репрезентативным материалам из нескольких местонахождений Среднего и Южного Урала.

Последний этап начался в конце 2000-х гг. и продолжается по настоящее время. В этот период активно используются молекулярно-генетические методы (Stiller et al., 2009, 2010, 2014; Knapp et al., 2009; Gretzinger et al., 2019; Knapp, 2019; Barlow et al., 2021). В результате анализа ядерной ДНК установлена таксономическая самостоятельность и определено время дивергенции филетических линий малого и большого пещерных медведей Урала, а также оценено их морфологическое своеобразие. Для изучения изменчивости медведей начинают широко использоваться многомерные статистические методы (Baryshnikov, Puzachenko, 2011, 2017, 2019, 2020; Baryshnikov et al., 2018, 2019). Получены первые данные о взаимодействии человека и пещерных медведей Урала (Широков и др., 2011; Котов и др., 2020; Гимранов и др., 2021а). Продолжаются описания новых местонахождений остатков пещерных медведей (Kosintsev et al., 2016; Фадеева и др., 2019; Юрин, 2020; Danukalova et al., 2020; Gimranov, Kosintsev, 2020; Fadeeva et al., 2020; Гимранов и др., 2021б; Косинцев и др., 2021).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПЕЩЕРНЫХ МЕДВЕДЕЙ НА УРАЛЕ

Практически все остатки пещерных медведей на Урале происходят из местонахождений пещерного типа. Имеется только одно местонахождение открытого типа – стоянка среднего палеолита Богдановка на Южном Урале (Широков и др., 2011), в которой найдены остатки малого пещерного медведя. На Полярном Урале остатков пещерных медведей не обнаружено (Bachura, Kosintsev, 2007).

На Северном Урале насчитывается шесть местонахождений (рис. 1, *а*, *б*) с костями пещерных медведей (Кузьмина, 1971; Косинцев, Воробьев, 2001). Самым северным местонахождением остатков большого пещерного медведя является грот Большая Дроватница (63°57′ с.ш., 57°37′ в.д.) (Кузьмина, 1971). В регионе известно одно местонахождение малого пещерного медведя – Медвежья пещера (62°05′ с.ш., 58°05′ в.д.) (Гимранов и др., 2021б). Находки костей пещерного медведя в гроте Шайтанский на восточном склоне Северного Урала (Косинцев, Бородин, 1990) не подтвердились.

На Среднем Урале имеются 18 местонахождений с костями большого пещерного медведя и четыре местонахождения с малым пещерным медведем (рис. 1, *а*, *б*). Находки пещерных медведей ранее были указаны в пещерах Язьвинская, Першинская (Косинцев, Воробьев, 2001) и гроте Безымянном (Петрин, Смирнов, 1977; Косинцев, Воробьев, 2001). При пересмотре этих материалов нами установлено, что костные остатки из этих местонахождений в действительности принадлежат бурому медведю.

На Южном Урале насчитываются 28 местонахождений с остатками большого пещерного медведя и два местонахождения с малым пещерным медведем (рис. 1, *а*, *б*). Ранее были указаны находки пещерных медведей в пещерах Бейдинская и Улуир 2 (Юрин, 2011), Смеловская 2 (Кузьмина, 2000; Косинцев, Воробьев, 2001; Kosintsev, 2007; Юрин, 2011) и Капова (Кузьмина, Абрамсон, 1997; Косинцев, Воробьев, 2001). Ревизия этих материалов показала, что их невозможно идентифицировать ближе, чем до рода Ursus. Они могут принадлежать как пещерному, так и бурому медведю.

Анализ географического распространения находок указывает на присутствие большого пещерного медведя только в местонахождениях западного склона Урала, тогда как малый пещерный медведь найден на обоих склонах (рис. 1). Не вызывает сомнения, что Уральские горы не могли быть физическим препятствием для перехода большого пещерного медведя на восточный склон, поэтому его отсутствие на восточном склоне пока не имеет обоснованных объяснений.

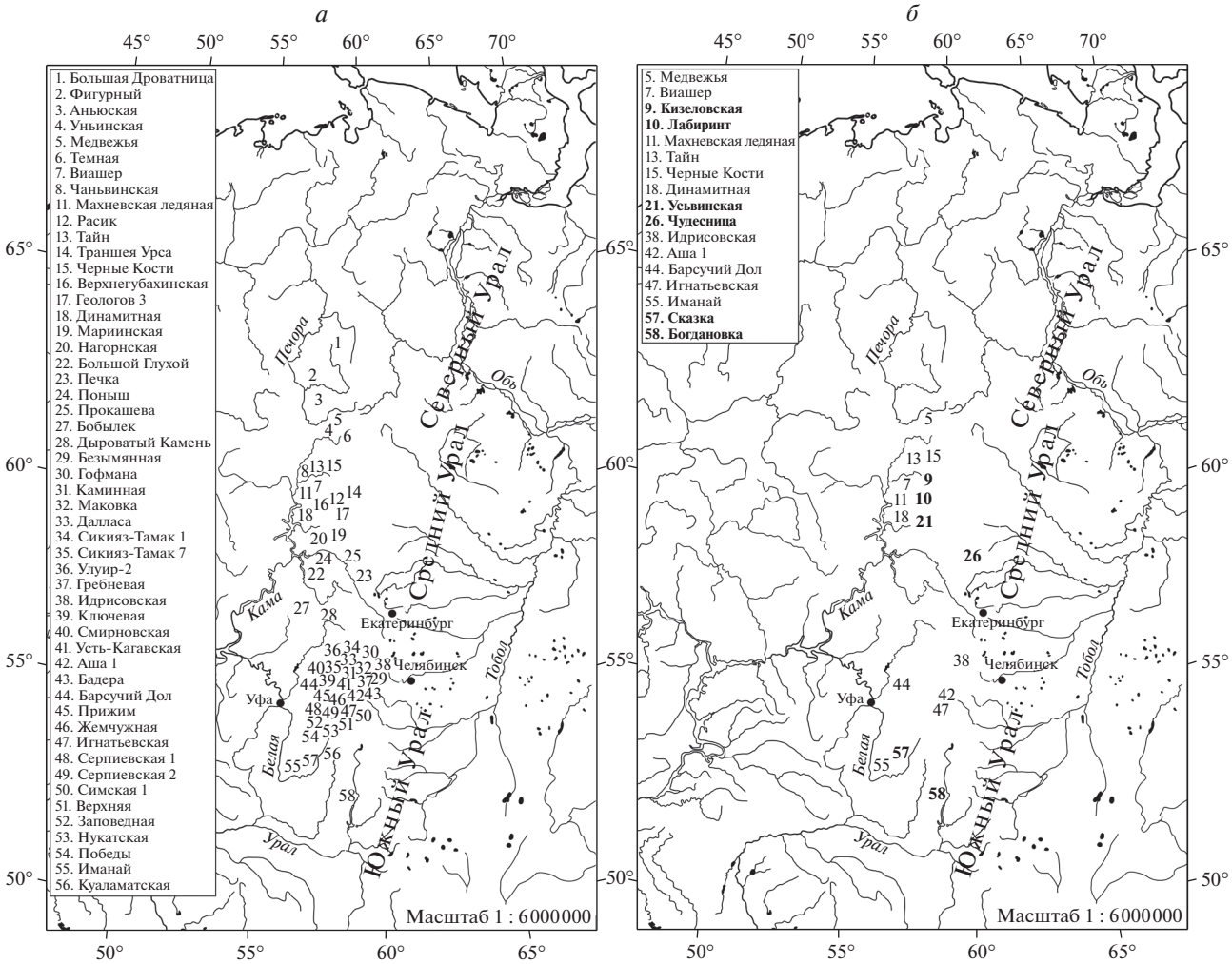

Рис. 1. Карта-схема местонахождений Урала с остатками пещерных медведей: *а* – местонахождения большого пещерного медведя, *б* – местонахождения малого пещерного медведя. Полужирным шрифтом выделены номера и названия местонахождений, где обнаружены остатки только малого пещерного медведя.

Оба вида пещерных медведей – растительноядные животные (Naito et al., 2020), в связи с чем симпатрия их ареалов может косвенно указывать на существенные различия их рационов питания. Можно предположить, что на восточном склоне Урала и далее в Сибири ряд основных пищевых видов растений большого пещерного медведя отсутствовал, или же продуктивность их ценопопуляций была недостаточно высокой. Это же может объяснить и ограничение продвижения обоих видов на север.

ТАКСОНОМИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ПЕЩЕРНЫХ МЕДВЕДЕЙ УРАЛА

В настоящее время пещерных медведей Урала относят к двум видам: большому U. kanivetz и малому U. ex gr. savini–rossicus. Они хорошо различаются по строению бакулюма (Верещагин, 1973), по размерам и пропорциям черепа (Baryshnikov, Puzachenko, 2011), нижней челюсти (Baryshnikov et al., 2018), щечных зубов (Vereschagin, Baryshnikov, 2000; Baryshnikov, Puzachenko, 2019, 2020; Гимранов и др., 2021б) и метаподий (Baryshnikov, Puzachenko, 2017). Достоверность этих различий недавно была подтверждена анализом ядерной ДНК (Barlow et al., 2021).

С течением времени представления о таксономической принадлежности пещерных медведей с Урала неоднократно менялись. Первые находки были отнесены к большому пещерному медведю U. spelaeus (Громов, 1948). Все последующие находки крупной формы пещерного медведя также относили к этому виду. В 1973 г. по материалам из Медвежьей пещеры был описан самостоятельный подвид большого пещерного медведя U. spelaeus kanivetz (Верещагин, 1973). Это название использовалось и в дальнейшем (Барышников,

1981, 2003, 2007; Абрамов, Барышников, 1990; Baryshnikov, Puzachenko, 2011). Позднее по материалам из пещеры Тайн был описан подвид U. s. bliznetshovi Kuzmina, 2002 (Кузьмина, 2002), который впоследствии был сведен в младшие синонимы U. s. odessanus von Nordmann, 1858, наряду с U. spelaeus kanivetz (Барышников, 2003). Впоследствии самостоятельность подвида U. s. kanivetz была восстановлена (Барышников, 2007).

Изучение митохондриальной ДНК по образцам из пещеры Медвежья показало, что большой пещерный медведь с Северного Урала относится к гаплогруппе "ingressus" (Knapp et al., 2009; Stiller et al., 2009), представители которой ранее были выделены в самостоятельный вид U. ingressus Rabeder et al., 2004 (Rabeder et al., 2004). Позднее это подтвердилось новыми исследованиями митохондриальной ДНК медведей (Stiller et al., 2014; Gretzinger et al., 2019). Пещера Медвежья представляет собой типовое местонахождение для U. spelaeus kanivetz Vereshchagin, 1973. Таким образом, согласно "Международному кодексу зоологической номенклатуры", последнее название имеет приоритет, и вид должен быть обозначен как U. kanivetz Vereshchagin, 1973 (=U. ingressus Rabeder et al., 2004) (Baryshnikov, Puzachenko, 2017). Пещерные медведи из местонахождений "грот Большой Глухой" на Среднем Урале и "Серпиевская пещера" на Южном Урале также относятся к гаплогруппе "ingressus" (Stiller et al., 2009). Таким образом, все большие пещерные медведи Урала относятся к U. kanivetz. Анализ ядерной ДНК подтвердил генетическое своеобразие и видовую самостоятельность большого пещерного медведя Урала (Barlow et al., 2021).

Малый пещерный медведь из Кизеловской пещеры на Среднем Урале первоначально был отнесен к U. rossicus Borissiak, 1930 (Верещагин, 1959), а позднее был выделен в самостоятельный вид U. uralensis (Верещагин, 1973). В дальнейшем эта форма обозначалась либо как U. rossicus uralensis (Барышников, 1981; Верещагин, 1982), либо как U. rossicus (Vereschagin, Baryshnikov, 2000; Baryshnikov, Foronova, 2001; Кузьмина, 2002; Косинцев, 2003; Яковлев и др., 2005). В 2003 г. вид U. rossicus Borissiak, 1930 был сведен в синонимы U. savini Andrews, 1922, а подвид U. r. uralensis Vereshchagin, 1973, соответственно, стал обозначаться как U. savini uralensis (Барышников, 2003). На протяжении ряда последующих лет остатки малого пещерного медведя с территории Урала относили к U. savini Andrews, 1922 (Косинцев, Сатаев, 2005; Барышников, 2007; Kosintsev, 2007; Широков и др., 2011; Sher et al., 2011; Kosintsev, Bachura, 2013; Kosintsev et al., 2016; Косинцев, 2019; Gimranov, Kosintsev, 2020; Fadeeva et al., 2020; Danukalova et al., 2020; Силаев и др., 2020). В то же время, другие исследователи продолжали использовать название U. rossicus, основываясь, в том числе, и на молекулярно-генетических данных (Маркова и др., 2008; Pacher, Stuart, 2009; Danukalova et al., 2009; Baryshnikov, Puzachenko, 2011, 2017, 2019, 2020; Фадеева и др., 2011; Stiller et al., 2014; Baryshnikov et al., 2018; Бачура, Косинцев, 2019; Knapp, 2019; Puzachenko et al., 2020; Barlow et al., 2021). До проведения ревизии морфологических и молекулярно-генетических данных по малым пещерным медведям Урала, Восточной и Западной Европы мы относим малого пещерного медведя Урала к группе Ursus ex gr. savini–rossicus (Котов и др., 2020; Гимранов и др., 2021а, б; Павлова и др., 2021).

Неопределенное таксономическое положение имеет мелкая форма пещерного медведя из пещеры Верхней на Южном Урале. Ее определяли как Spelaearctos cf. rossicus (Sataev, 1996), S. rossicus (Яковлев и др., 2005) или Ursus (Spelaearcos) cf. spelaeus deningeroides Mottl, 1964 (Р.М. Сатаев, личн. сообщ.). В итоге было сделано заключение о невозможности точного видового определения, и эта форма была обозначена как U. (Spelaearcos) sp. (Сатаев, 2008). Тем не менее, в ряде публикаций эта находка включена в списки фаун как U. cf. deningeri hercynicus (Danukalova et al., 2008), U. savini (Kosintsev et al., 2016) и U. cf. deningeri (Danukalova et al., 2020).

Представления о филогенетических отношениях пещерных медведей Урала первоначально строились на результатах морфологического анализа. Большой пещерный медведь Урала по результатам многомерного анализа размеров черепа (Baryshnikov, Puzachenko, 2011), нижней челюсти (Baryshnikov et al., 2018), верхних зубов (Baryshnikov, Puzachenko, 2019), нижних зубов (Baryshnikov, Puzachenko, 2020) и метаподий (Baryshnikov, Puzachenko, 2017) объединяется с другими выборками большого пещерного медведя (U. spelaeus s.l.). По результатам анализа размеров зубов U. rossicus из пещеры Кизеловской наряду с медведями из Краснодара и Южной Сибири, а также U. savini Andrews, 1922 из местонахождения "Bacton Forest Bed" объединились в одну кладу, отдельную от U. spelaeus (Baryshnikov, Foronova, 2001). Объединенная выборка малого пещерного медведя, с включением выборки уральской формы, по результатам анализа размеров черепа, нижней челюсти, зубов и метаподий (Baryshnikov, Puzachenko, 2011, 2017, 2019, 2020; Baryshnikov et al., 2018) формирует самостоятельную кладу, отдельную от других пещерных медведей.

В последние годы по результатам анализа митохондриальной ДНК были реконструированы следующие группировки медведей: клада "U. spelaeus", включающая в себя "spelaeus", "ladinicus", "eremus", а также клада U. kanivetz (=U. ingressus), включающая в себя U. rossicus с Урала (Stiller

et al., 2014; Knapp, 2019). Последнее плохо согласуется с морфологическими данными.

Анализ ядерной ДНК медведей Европы и Урала дал совершенно другую картину филогенетических взаимоотношений пещерных медведей (Barlow et al., 2021). Были выявлены две клады, одна из которых включает в себя всех больших пещерных медведей (U. spelaeus s.l.) Европы и Урала, а вторая – только малого пещерного медведя (U. rossicus) из пещеры Кизеловской на Урале. Малый пещерный медведь Урала представляет собой глубоко дивергировавшую изолированную филогенетическую линию и третью крупную группу пещерных медведей, наряду с европейской (U. spelaeus s.l.) и кавказской (U. kudarenis s.l.). Анализ ядерного генома подтверждает валидность таксона U. kanivetz, который реконструируется как сестринская группа к европейским линиям spelaeus и ingressus. Результаты анализа ядерного генома полностью подтверждают результаты морфологического анализа (Baryshnikov, Puzachenko, 2011, 2017, 2019, 2020; Baryshnikov et al., 2018). Таким образом, филогения пещерных медведей, построенная ранее по результатам анализа митохондриальной ДНК, представляется некорректной.

В последнее время получены оценки времени дивергенции разных форм пещерных медведей. Медианная оценка дивергенции малого пещерного медведя Урала (U. rossicus) и большого пещерного медведя (U. spelaeus s.l.) по ядерной ДНК составляет около 880 тыс. лет назад, а отделение U. kanivetz от группы “spelaeus–ingressus”, согласно этим данным, произошло около 400 тыс. л. н. (Barlow et al., 2021).

БИОЛОГИЯ ПЕЩЕРНЫХ МЕДВЕДЕЙ УРАЛА

Наиболее репрезентативные данные получены по биологии большого пещерного медведя. По выборкам из нескольких местонахождений определены половая и возрастная структуры части популяции, погибшей во время зимней спячки. Определение пола проводилось по размерам костей (пещеры Медвежья, Тайн, Геологов 3 и Аша 1) и клыков (пещера Игнатиевская). Соотношение самцов и самок в пещере Тайн составляет примерно 1 : 3, в пещерах Медвежьей, Геологов 3 и Игнатиевской – 1 : 2 и в пещере Аше 1 – 1 : 1 (Косинцев, Воробьев, 2001; Кузьмина, 2002). Во всех выборках, кроме выборки из Аши 1, соотношения полов достоверно отличаются от соотношения 1 : 1. Очевидно, что в большинстве случаев самки чаще погибали во время спячки, чем самцы. Этому дано объяснение на основании аналогии с биологией бурого медведя, у которого беременные самки и самки с детенышами обычно залегают в спячку раньше самцов и прохолостовавших самок, занимая наиболее удобные места для спячки. Вероятно, такая черта поведения была свойственна и пещерным медведям. Если это так, то пещерные медведи залегали в спячку поодиночке (или же самка с детенышами), а не группами, иначе различия соотношения самцов и самок были бы менее выражены (Косинцев, Воробьев, 2001).

Соотношение возрастных групп оценивалось различными критериями. В выборках из пещер Тайн и Геологов 3 оно было определено по размерам костей и прирастанию эпифизов, в результате чего было выделено несколько возрастных групп (0–1 год, 1–2 года, 2–3 года, 3–4 года, старше 4 лет). В обеих пещерах доминируют особи в возрасте 1–2 и 2–3 лет (58 и 75% соответственно), новорожденные особи (0–1 год) составляют 9.5 и 2.3%, а взрослые особи (старше 4 лет) – 18 и 34%. В пещерах Игнатиевской и Аше 1 возрастной состав был определен по степени стертости коронки резцов (I1-2 и i1-2), для которых было выделено семь стадий стирания (Смирнов и др., 1990). В пещере Аше 1 среди погибших доминировали полувзрослые (21%) и взрослые особи (63%). В трех древних слоях пещеры Игнатиевской преобладали молодые (19–28%) и полувзрослые (22–26%) особи, а в позднем слое доминировали молодые особи (47%). Различия между выборками из пещер Игнатиевской и Аши 1 статистически достоверны (Смирнов и др., 1990), при этом причины таких существенных различий возрастной структуры неясны.

Паразитологический анализ копролитов большого пещерного медведя из Игнатиевской пещеры показал, что он был инвазирован нематодой Baylisascaris transfuga Rudolphi, 1819 (Сивкова, Косинцев, 2021), специфичной для семейства Ursidae.

Данных по биологии малого пещерного медведя получено меньше. На основе анализа размеров костей установлено, что соотношение самцов и самок в пещере Иманай составляет 3 : 1 (Gimranov, Kosintsev, 2020), а в Кизеловской – 1 : 2 (Vereschagin, Baryshnikov, 2000). Численность взрослых особей в пещере Иманай составляет 84% (Gimranov, Kosintsev, 2020), в Кизеловской – 52% (Верещагин, 1982). Получены первые данные о возрасте и сезоне гибели единичных особей малого пещерного медведя по регистрирующим структурам в зубах (Прилепская, Барышников, 2019; Гимранов и др., 2021а).

По результатам морфологического анализа отмечено, что малый пещерный медведь был формой еще более пастбищного типа, чем большой пещерный медведь (Верещагин, 1973), что подтверждается данными анализа изотопных подписей C^{13} и N^{15} (Силаев и др., 2020). Патологические изменения отмечены на единичных костях пе-

щерных медведей Урала (Косинцев, Воробьев, 2001).

Выявленные характеристики биологии большого и малого медведей Урала существенно различаются не только между видами, но и для отдельных изученных палеопопуляций. Подобные значительные внутривидовые различия пока не находят объяснения.

ХРОНОЛОГИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ПЕЩЕРНЫХ МЕДВЕДЕЙ НА УРАЛЕ

Самые древние остатки большого и малого пещерных медведей на Урале найдены в Игнатиевской (раскоп V, слой 10) и Серпиевской 1 (слой 3) пещерах (Смирнов и др., 1990). Они входили в состав Серпиевской фауны, датируемой концом среднего [конец морской изотопной стадии (МИС) 6] или началом позднего (МИС 5е) плейстоцена (Фадеева и др., 2019; Danukalova et al., 2020). Остатки обоих видов найдены в местонахождениях последнего межледниковья (микулинское, казанцевское, эемское, МИС 5е; Fadeeva et al., 2020). За исключением Серпиевской фауны, остатки пещерных медведей на Урале найдены в фаунах, которые включают в себя только виды, типичные для позднеплейстоценового (мамонтового) фаунистического комплекса (Kosintsev et al., 2016).

Более точно время обитания и вымирания пещерных медведей на Урале позволяют определить радиоуглеродные даты. До получения радиоуглеродных дат по костям пещерных медведей время вымирания определялось в диапазоне 104–120 тыс. л. н. (Верещагин, 1971; Кузьмина, 1971, 2002; Косинцев, Воробьев, 2001). К настоящему времени по костям большого пещерного медведя из местонахождений Урала получено 26 конечных радиоуглеродных дат и 11 запредельных, а по костям малого пещерного медведя – 14 конечных дат и две запредельные даты (Косинцев и др., 2003; Барышников, 2007; Pacher, Stuart, 2009; Косинцев и др., 2020). Среди дат, полученных по костям большого пещерного медведя, есть несколько относительно поздних. Две даты из пещеры Виашер (19550 ± 230, SOAN-4526; 22650 ± 670, SOAN-4515) и одна из пещеры Верхней (22750 ± ± 1210, LU-3714) (Косинцев и др., 2003; Барышников, 2007) совпадают с самыми поздними датами, полученными по костям большого пещерного медведя Европы (Baca et al., 2016; Gretzinger et al., 2019). Вероятно, вымирание большого пещерного медведя произошло синхронно на всем его ареале в течение последнего ледникового максимума (начало МИС 2, LGM). Дат по костям малого пещерного медведя получено значительно меньше. Все они соответствуют МИС 3 (Косинцев и др., 2003; Gimranov, Kosintsev, 2020), и только одна дата из Кизеловской пещеры (18800 ± ± 340, ИГАН-340) попадает в МИС 2. По образцам из этой пещеры получено еще 11 дат, все из которых древнее 30 тыс. лет (Pacher, Stuart, 2009; Barlow et al., 2021). Вероятно, наиболее поздняя дата омоложена. Косвенно это подтверждает тот факт, что ни в одном из многочисленных местонахождений крупной териофауны на Урале, датируемых периодом МИС 2, не найдено костей малого пещерного медведя. Таким образом, анализ хронологии находок большого и малого пещерных медведей показывает, что в конце среднего плейстоцена (конец МИС 6?) и на протяжении большей части позднего плейстоцена (МИС 5–МИС 3) большой и малый пещерные медведи сосуществовали на территории Урала.

ЧЕЛОВЕК И ПЕЩЕРНЫЕ МЕДВЕДИ НА УРАЛЕ

Высказывавшееся ранее предположение о существовании систематической охоты на пещерных медведей в палеолите Урала (Кузьмина, 1971; Верещагин, 1973) не подтвердилось. На палеолитических стоянках Урала не найдено костей большого пещерного медведя (Kosintsev, Plasteeva, 2015), за исключением переотложенных (Гуслицер, Канивец, 1965). На более чем 50 тыс. просмотренных костных остатках большого пещерного медведя из 52 местонахождений не найдено следов от орудий и искусственных повреждений. Из 14 тыс. костей малого пещерного медведя только на пяти костях (мустьерская стоянка Богдановка на Южном Урале; Широков др., 2011) имеются следы от орудий. Также в пещере Иманай на Южном Урале найден череп малого пещерного медведя с отверстием, пробитым каменным орудием (Котов и др., 2020; Гимранов и др., 2021а) Таким образом, на Урале имеются свидетельства лишь единичных случаев охоты только на малого пещерного медведя.

ПРИЧИНЫ ВЫМИРАНИЯ ПЕЩЕРНЫХ МЕДВЕДЕЙ НА УРАЛЕ

Предложено несколько причин вымирания пещерных медведей: в частности, из-за изменения режима весенних паводков, в результате чего во время ранних оттепелей вода могла заливать пещеры и затапливать спящих животных, а также в результате дегенеративного вырождения изолированных популяций (Верещагин, 1971, 1973, 1982). Вымирание могло произойти в результате действия нескольких факторов: морфофункциональной сверхспециализации (пасторальная специализация и низкий уровень обмена веществ); исчезновение ландшафта холодных степей в начале голоцена и смена погодных условий; истребление человеком и конкуренция с ним за “удобные” пещеры (Верещагин, 1973).

Причиной вымирания также мог быть биоценотический фактор. Пещерные медведи были зональными элементами мамонтовой биоты и вымерли в результате ее распада в конце плейстоцена. Указан механизм вымирания – недостаточное воспроизводство популяций в результате повышенной смертности неполовозрелых особей во время зимней спячки. При этом объяснении исключаются как антропогенный фактор, так и фактор дегенеративного вырождения (Косинцев, Воробьев, 2001).

В последнее время для выяснения причин вымирания представителей "мамонтовой" фауны используют результаты анализа древней ДНК сопряженно с данными по динамике климата, деятельности человека и другим параметрам (Lorenzen et al., 2011; Murray et al., 2017; Knapp, 2019). В то же время, для палеопопуляций медведей Урала такие данные пока отсутствуют.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Научное изучение пещерных медведей Урала продолжается более 80 лет. За это время собрано и изучено более 50 тыс. костей большого пещерного медведя (U. kanivetz) из 52 местонахождений и около 14 тыс. костей малого пещерного медведя (U. ex gr. savini–rossicus) из 17 местонахождений. Установлено их совместное обитание на западном склоне Урала на протяжении большей части позднего плейстоцена (МИС 5–МИС 3). Показано, что большой пещерный медведь не населял восточный склон Урала. В результате анализа ядерной ДНК установлена таксономическая самостоятельность и определено время дивергенции филетических линий малого и большого пещерных медведей Урала. Получены морфометрические характеристики костей и зубов обоих видов. Изучены возрастная и половая изменчивость размеров и пропорций ряда костей и зубов. Получены оценки возрастного и полового состава погибших особей в пещерах Кизеловской, Тайн и Геологов 3 на Среднем Урале, а также в пещерах Игнатиевской, Аше 1 и Иманай на Южном Урале. Фактов добычи человеком большого пещерного медведя не обнаружено. Выявлены единичные факты добычи малого пещерного медведя. Вымирание на Урале малого пещерного медведя произошло около 26 тыс., а большого пещерного медведя – около 20 тыс. л. н.

Следует отметить различную степень изученности пещерных медведей Урала. Значительно лучше изучен большой пещерный медведь, о малом пещерном медведе данных значительно меньше. Остаются не полностью изученными крупные коллекции остатков большого и малого пещерных медведей из пещер: Махневская ледяная, Тайн и Геологов 3 на Среднем Урале, Барсучий Дол, Заповедная и Победа на Южном Урале. Имеется недостаточное число радиоуглеродных дат и данных по стабильным изотопам (C^{13}, N^{15}, O^{18}, $^{87}Sr/^{86}Sr$). Генетическое разнообразие пещерных медведей Урала также остается почти неизученным.

Авторы благодарны рецензентам за замечания и рекомендации, которые позволили улучшить качество публикации и обсудить ряд дискуссионных вопросов. Благодарим музей Института экологии растений и животных УрО РАН за предоставленную информацию. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-14-50162 и финансовой поддержке РНФ, проект № 20-74-00041.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов А.В., Барышников Г.Ф. Каталог типовых экземпляров коллекции Зоологического института АН СССР. Млекопитающие (Mammalia). Вып. 2. Хищные (Carnivora), хоботные (Proboscidea), десмостилии (Desmostilia). Л.: Наука, 1990. 23 с.

Барышников Г.Ф. Отряд Хищные – Carnivora, Bowdich, 1821 // Каталог млекопитающих СССР / Ред. И.М. Громов, Г.И. Баранова. Л.: Наука, 1981. С. 236–292.

Барышников Г.Ф. Систематика и филогения семейства медвежьих (Carnivora, Ursidae). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2003. 52 с.

Барышников Г.Ф. Семейство медвежьих (Carnivora, Ursidae). СПб.: Наука, 2007. 542 с.

Бачура О.П., Косинцев П.А. Ареалы млекопитающих на Урале в конце позднего плейстоцена // Зоол. журн. 2019. Т. 98. С. 933–948.

Борисяк А.А. Ursus spelaeus rossicus nov. n. // Докл. АН СССР. 1930. Т. 8. С. 102–104.

Верещагин Н.К. "Следы" древней жизни на Северном Урале // Природа. 1957. № 4. С. 103–104.

Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.

Верещагин Н.К. Охоты первобытного человека и вымирание плейстоценовых млекопитающих в СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 69. С. 200–232.

Верещагин Н.К. Краниологическая характеристика современных и ископаемых медведей // Зоол. журн. 1973. Т. 52. С. 920–930.

Верещагин Н.К. Кизеловская пещера – ловушка зверей на Среднем Урале // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1982. Т. 111. С. 37–44.

Верещагин Н.К., Кузьмина И.Е. Раскопки в пещерах Северного Урала // Природа. 1962. № 3. С. 76–78.

Гимранов Д.О., Косинцев П.А., Бачура О.П. и др. Малый пещерный медведь (U. ex gr. savini-rossicus) как объект охоты древнего человека // Вестн. археол. антропол. этногр. 2021а. Т. 21. № 2. С. 5–14.

Гимранов Д.О., Павлова М.В., Нанова О.Г. и др. Новые данные о распространении малого пещерного медведя (Ursus ex gr. savini-rossicus) на Урале // Докл. РАН. Науки о жизни. 2021б. Т. 499. С. 291–295.

Гофман Э. Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой. СПб.: Тип. Имп. Акад. наук, 1856. 376 с.

Гуслицер Б.И., Канивец В.И. Пещеры Печорского Урала. М.: Наука, 1965. 134 с.

Гуслицер Б.И., Павлов П.Ю. О первоначальном заселении северо-востока Европы. Сыктывкар: Коми фил-л АН СССР, 1987. 24 с.

Громов В.И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (млекопитающие, палеолит). М.: Изд-во АН СССР, 1948. 521 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 64).

Карачаровский В.В. Позднечетвертичная фауна бассейна р. Юрюзань (Южный Урал) // Матер. иссл. археол. СССР. 1951. Т. 2. № 21. С. 244–269.

Косинцев П.А. О структуре популяции пещерного медведя Южного Урала // Экология популяций. Новосибирск, 1988. С. 120–121.

Косинцев П.А. Крупные млекопитающие Урала в плейстоцене и голоцене // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2003. С. 55–72.

Косинцев П. А. Палеонтологические находки в пещерах // Атлас пещер России. М.: Русс. геогр. об-во, 2019. С. 54–59.

Косинцев П.А., Бородин А.В. Териофауна восточного склона Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 212. С. 120–134.

Косинцев П.А., Воробьев А.А. Биология большого пещерного медведя (Ursus spelaeus Ros. et Hein.) на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС, 2001. С. 266–278.

Косинцев П.А., Воробьев А.А., Орлова Л.А. Абсолютные даты по ископаемым медведям (род Ursus) Среднего Урала // Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. Междунар. совещ. М.: РФФИ, 2003. С. 174–175.

Косинцев П.А., Гимранов Д.О., Лавров И.А. и др. Новое массовое захоронение пещерных медведей (Carnivora, Ursidae, Ursus kanivetz Vereshchagin, 1973) на Среднем Урале // Докл. РАН. Науки о жизни. 2021. Т. 498. С. 245–248.

Косинцев П.А., Сатаев Р.М. Фауна млекопитающих из местонахождения Аша I (Юж. Урал) // Фауна Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Рифей, 2005. С. 113–147.

Котов В.Г., Румянцев М.М., Гимранов Д. О. Стоянка среднего палеолита в пещере Иманай–1 на Южном Урале: предварительные итоги археологических исследований // Orient. Stud. 2020. Т. 13. № 5. С. 1271–1291.

Кузьмина И.Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 49. С. 44–122.

Кузьмина И.Е. Некоторые данные о млекопитающих Среднего Урала в позднем плейстоцене // Бюлл. комисс. изуч. четвертич. пер. АН СССР. 1975. № 43. С. 63–77.

Кузьмина И.Е. Пещерные медведи Урала // Фауна Урала в плейстоцене и голоцене: сб. науч. тр. Екатеринбург: Изд-во “Университет”, 2002. С. 136–145.

Кузьмина И.Е., Абрамсон Н.И. Остатки млекопитающих в Каповой пещере на Южном Урале // Пещерный палеолит Урала. Междунар. науч. конф. Уфа: Изд-во Ин-та истории, языка и лит-ры УфНЦ РАН, 1997. С. 124–127.

Кузьмина С.А. Фаунистические данные по позднепалеолитической стоянке Смеловская II на Южном Урале // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Челябинск: Рифей, 2000. С. 137–153.

Маркова А.К., ван Кольфсхотен Т., Бохнкке Ш. и др. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). М.: КМК, 2008. 549 с.

Павлова М.В., Гимранов Д.О., Нанова О.Г. и др. Распространение малого пещерного медведя (Ursus ex gr. savini-rossicus) на Урале // Теоретические и прикладные аспекты палеонтологии. Матер. LXVI сесс. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020. С. 121–122.

Петрин В.Т., Смирнов Н.Г. Палеолитические памятники в гротах Среднего Урала и некоторые вопросы палеолитоведения Урала // Вопр. археол. Урала. 1977. Вып. 14. С. 56–71.

Прилепская Н.Е., Барышников Г.Ф. Определение возраста и сезона гибели пещерных медведей по цементу и дентину зубов // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Матер. LXV сесс. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2019. С. 262–263.

Ражев Д.И., Косинцев П.А., Улитко А.И. Фауна крупных млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена из грота Бобылек (Средний Урал) // Фауна Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Рифей, 2005. С. 190–211.

Сатаев Р.М. Сравнительная характеристика ископаемых фаун из пещер “Победа” и “Заповедная” // Ежегодник – 1994. Информ. материалы. Уфа: УНЦ РАН, 1995. С. 40–42.

Сатаев Р.М. Остатки медведя (Spelaearctos) sp. и носорога Stephanorhinus sp. из пещеры Верхняя (Южный Урал) // Фауна и флора Северной Евразии в позднем кайнозое. Екатеринбург–Челябинск: Рифей, 2008. С. 137–146.

Сивкова Т.Н., Косинцев П.А. Первая находка яиц нематоды Baylisascaris transfuga Rudolphi, 1819 (Ascaridoidea, Nematoda) в позднем плейстоцене // Докл. РАН. Науки о жизни. 2021. Т. 499. С. 26–28.

Силаев В.И., Паршукова М.Н., Гимранов Д.О. и др. Минералого-геохимические особенности пещерной фоссилизации костного детрита на примере плейстоценовой пещеры Иманай (Южный Урал) // Вестн. Перм. ун-та. Геол. 2020. № 4. С. 323–358.

Смирнов Н.Г., Большаков В. Н., Косинцев П.А. и др. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 245 с.

Улитко А.И. Локальные фауны крупных млекопитающих из отложений пещеры Дыроватый Камень на реке Серга (Средний Урал) // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2003. С. 185–192.

Фадеева Т.В., Косинцев П.А., Гимранов Д.О. Млекопитающие горной части Южного Урала в последнее межледниковье // Зоол. журн. 2019. Т. 98. С. 1304–1322.

Фадеева Т.В., Косинцев П.А., Кадебская О.И. и др. Результаты исследований зоогенных отложений пещеры Махневская ледяная (Пермский край) // Пещеры. 2011. Вып. 34. С. 71–99.

Широков В.Н., Волков Р.Б., Косинцев П.А. и др. Палеолитическая стоянка Богдановка (Южный Урал) // Росс. археол. 2011. № 1. С. 111–125.

Юрин В.И. Животные и пещеры Южного Урала // Из опыта исследований спелеообъектов Южного Урала и Зауралья. Челябинск: Цицеро, 2011. С. 126–144.

Юрин В.И. Биостратиграфические исследования отложений верхнего плейстоцена и голоцена пещеры Сикияз-Тамак 7 (Южный Урал, Россия) // Пещеры челябинской области: история открытий и результаты исследований 2011–2020. Челябинск: Край Ра, 2020. С. 225–243.

Яковлев А.Г., Данукалова Г.А., Алимбекова Л.И. и др. Биостратиграфическая характеристика геологического памятника природы “Пещера Нукатская” // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Челябинск: Рифей, 2000. С. 81–104.

Яковлев А.Г., Данукалова Г.А., Алимбекова Л.И. и др. Биостратиграфическая характеристика отложений позднего неоплейстоцена–голоцена в районе памятника природы “водопад Атыш” (Южный Урал) // Фауна Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Рифей, 2005. С. 260–304.

Baca M., Popović D., Stefaniak K. et al. Retreat and extinction of the Late Pleistocene cave bear (Ursus spelaeus sensu lato) // Sci. Natur. 2016. V. 103. P. 1–17.

Bachura O., Kosintsev P. Late Pleistocene and Holocene small- and large-mammal faunas from the Northern Urals // Quatern. Intern. 2007. V. 160. P. 121–128.

Barlow A., Paijmans J., Alberti F. et al. Middle Pleistocene genome calibrates a revised evolutionary history of extinct cave bears // Curr. Biol. 2021. V. 31. P. 1771–1779.

Baryshnikov G. Morphometrical variability of cheek teeth of cave bears // Sci. Ann., School Geol. Aristotle Univ. Thessaloniki. 2006. V. 98. P. 81–102.

Baryshnikov G.F., Foronova I.V. Pleistocene small cave bear (Ursus rossicus) from the South Siberia, Russia // Cadernos Lab. Xeolóxico Laxe Coruña. 2001. V. 26. P. 373–398.

Baryshnikov G., Gimranov D., Kosintsev P. Variability of the upper incisors in the cave bears (Carnivora, Ursidae) from the Caucasus and Urals // C. R. Palevol. 2019. V. 18. P. 209–222.

Baryshnikov G., Puzachenko A. Craniometrical variability in the cave bears (Carnivora, Ursidae): multivariate comparative analysis // Quatern. Intern. 2011. V. 245. P. 350–368.

Baryshnikov G., Puzachenko A. Morphometric analysis of metacarpal and metatarsal bones of cave bears (Carnivora, Ursidae) // Foss. Impr. 2017. V. 73. P. 7–47.

Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Y. Morphometry of upper cheek teeth of cave bears (Carnivora, Ursidae) // Boreas. 2019. V. 48. P. 581–604.

Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Y. Morphometry of lower cheek teeth of cave bears (Carnivora, Ursidae) and general remarks on the dentition variability // Boreas. 2020. V. 49. P. 562–593.

Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Y., Baryshnikova S.V. Morphometric analyses of cave bear mandibles (Carnivora, Ursidae) // Rev. Paléobiol. 2018. V. 37. P. 379–393.

Danukalova G., Kosintsev P., Yakovlev A. et al. Quaternary deposits and biostratigraphy in caves and grottoes located in the Southern Urals (Russia) // Quatern. Intern. 2020. V. 546. P. 84–124.

Danukalova G., Yakovlev A., Alimbekova L. et al. Biostratigraphy of the Upper Pleistocene (Upper Neopleistocene) – Holocene deposits of the Lemeza River valley of the Southern Urals region (Russia) // Quatern. Intern. 2008. V. 190. P. 38–57.

Danukalova G., Yakovlev A., Kosintcev P. et al. Quaternary fauna and flora of the Southern Urals region: (Bashkortostan Republic) // Quatern. Intern. 2009. V. 201. P. 13–24.

Fadeeva T., Kosintsev P., Lapteva E. et al. Makhnevskaya Ledyanaya Cave (Middle Urals, Russia): Biostratigraphical reconstruction // Quatern. Intern. 2020. V. 546. P. 135–151.

Gimranov D.O., Kosintsev P.A. Quaternary large mammals from the Imanay Cave // Quatern. Intern. 2020. V. 546. P. 125–134.

Gretzinger J., Molak M., Reiter E. et al. Large-scale mitogenomic analysis of the phylogeography of the Late Pleistocene cave bear // Sci. Rep. 2019. V. 9: 10700. https://doi.org/10.1038/s41598–019–47073–z

Knapp M. From a molecules’ perspective – contributions of ancient DNA research to understanding cave bear biology // Histor. Biol. 2019. V. 31. P. 442–447.

Knapp M., Rohland N., Weinstock J. et al. First DNA sequences of Asian cave bear fossils reveal deep divergences and complex phylogeographic patterns // Mol. Ecol. 2009. V. 18. P. 1225–1238.

Kosintsev P.A. Late Pleistocene large mammal faunas from the Urals // Quatern. Intern. 2007. V. 160. P. 112–120.

Kosintsev P.A., Bachura O.P. Late Pleistocene and Holocene mammal fauna of the Southern Urals // Quatern. Intern. 2013. V. 284. P. 161–170.

Kosintsev P.A., Gasilin V.V., Gimranov D.O. et al. Carnivores of the Ural in the late Pleistocene and Holocene // Quatern. Intern. 2016. V. 420. P. 145–155.

Kosintsev P.A., Plasteeva N.A. Paleolithic hunting in the Urals (Russia) // Forgotten times and spaces: New perspectives in paleoanthropological, paleoetnological and archeological studies / Ed. S. Sázelová, M. Novák, A. Mizerová. Brno: Inst. Archeol. Czech Acad. Sci., Masaryk Univ., 2015. P. 91–97.

Kurtén B. The cave bear story: life and death of a vanished animal. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1995. 163 p.

Lorenzen E.D., Nogues-Bravo D., Orlando L. et al. Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans // Nature. 2011. V. 479. P. 359–364.

Murray G.G.R., Soares A.E.R., Novak B.J. et al. Natural selection shaped the rise and fall of passenger pigeon genomic diversity // Science. 2017. V. 954. P. 1–14.

Naito Y., Meleg I., Robu M. et al. Heavy reliance on plants for Romanian cave bears evidenced by amino acid nitrogen isotope analysis // Sci. Rep. 2020. V. 10: 6612. https://doi.org/10.1038/s41598-020-62990-0

Pacher M., Stuart A.J. Extinction chronology and palaeobiology of the cave bear (Ursus spelaeus) // Boreas. 2009. V. 38. P. 189–206.

Puzachenko A.Y., Titov V.V., Kosintsev P.A. Evolution of the European regional large mammals assemblages in the end

of the Middle Pleistocene – the first half of the Late Pleistocene (MIS 6–MIS 4) // Quatern. Intern. 2020. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.08.038

Rabeder G., Hofreiter M., Nagel D. et al. New taxa of Alpine Cave Bears (Ursidae, Carnivora) // Actes 9e Symp. Intern. sur l'ours des cavernes, Entremont-le-Vieux (Savoie, France). V. 2. Lyon: Museum Lyon, 2004. P. 49–67.

Rabeder G., Hofreiter M., Stiller M. Chronological and systematic position of cave bear fauna from Ajdovska jama near Krško (Slovenia) // Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 2011. V. 20. P. 79–85.

Sataev R.M. Question on a geological age Spelaearctos cf. rossicus out of the cave "Verchnaya" in South Ural // INQUA–SEQS Symposium. Abstracts. Netherlands, Kerkrade, 1996. P. 86.

Sher A.V., Weinstock J., Baryshnikov G.F. et al. The first record of "spelaeoid" bears in Arctic Siberia // Quatern. Sci. Rev. 2011. V. 30. P. 2238–2249.

Spassov N., Hristova L., Ivanova S. et al. First record of the "small cave bear" in Bulgaria and the taxonomic status of bears of the Ursus savini Andrews – Ursus rossicus Borissiak group // Foss. Impr. 2017. V. 73. P. 275–291.

Stiller M., Baryshnikov G., Bocherens H. et al. Withering away–25.000 years of genetic decline preceded cave bear extinction // Mol. Biol. Evol. 2010. V. 27. P. 975–978.

Stiller M., Knapp M., Stenzel U. et al. Direct multiplex sequencing (DMPS) a novel method for targeted high–throughput sequencing of ancient and highly degraded DNA // Gen. Res. 2009. V. 19. P. 1843–1848.

Stiller M., Molak M., Prost S. et al. Mitochondrial DNA diversity and evolution of the Pleistocene cave bear complex // Quatern. Intern. 2014. V. 339–340. P. 224–231.

Vereschagin N., Baryshnikov G. Small cave bear Ursus (Spelearctos) rossicus uralensis from the Kizel Cave in the Ural (Russia) // Geoloski zborn. 2000. № 15. P. 53–66.

Cave Bears (*Ursus spelaeus* Sensu Lato) of the Urals

D. O. Gimranov[1], P. A. Kosintsev[1]

[1]*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia*

This paper summarizes the results of eighty years of studies of the distribution, biology, habitat and extinction, taxonomy and phylogeny, interaction with humans of cave bear (*Ursus* (*Spelaearctos*) *kanivetz* Vereschagin, 1973) and small cave bear (*U.* (*S.*) ex gr. *savini-rossicus*) on Urals.

Keywords: cave bears, *Ursus spelaeus*, *Ursus rossicus*, *Ursus savini*, *Ursus kanivetz*, Urals, Late Pleistocene, morphology, distribution, biology

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, № 1, с. 107–116

УДК 551.732:561.251

МИКРОСФЕРЫ В СИЛУРЕ ГОРНОГО АЛТАЯ: МОРФОЛОГИЯ, ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ, БИОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ

© 2022 г. Н. В. Сенников[a, b, *], Н. В. Новожилова[a, b, **], Р. А. Хабибулина[a, ***], В. А. Лучинина[a, ****]

[a] Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, 630090 Россия

[b] Новосибирский национальный исследовательский университет, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: sennikovnv@ipgg.sbras.ru

**e-mail: novozhilovanv@ipgg.sbras.ru

***e-mail: khabibulinara@ipgg.sbras.ru

****e-mail: luchininava@ipgg.sbras.ru

Поступила в редакцию 16.10.2020 г.
После доработки 14.04.2021 г.
Принята к публикации 12.05.2021 г.

В силурийских осадочных образованиях в центральной части Горного Алтая при растворении известняков обнаружены две группы сферических образований: микросферы диаметром 90–120 мкм и нанофоссилии (наносферы) диаметром 5–18 мкм. Их двухслойные и многослойные стенки слагаются стандартизированными по размерам микрокристаллами сидерита, замещенного гетитом. Низкое содержание кальция (менее 0.5%) не позволяет относить алтайские микросферы к кальцисферам. Алтайские силурийские микросферы и нанофоссилии (наносферы) предположительно отнесены к биоминерализованным остаткам домиков-панцирей различных генераций эвгленовых водорослей.

Ключевые слова: силур, известняки, микросферы и нанофоссилии (наносферы), микрокристаллы, биоминерализация, эвгленовые водоросли, Горный Алтай

DOI: 10.31857/S0031031X2201010X

ВВЕДЕНИЕ

В настоящей статье приведена информация по изучению округлых микрообъектов, обнаруженных в силурийских осадочных образованиях на Горном Алтае. Подобные по форме микросферы известны в палеозое достаточно давно (Williamson, 1880; Rust, 1935). По химическому составу и морфологии их разделяют на две группы: кальцисферы и фрамбоиды пирита.

Кальцисферы (calcispheres) – сферические или эллипсоидные известковые ($CaCO_3$) фоссилии неясного происхождения. Они состоят из полой центральной камеры (30–500 мкм) и внешней оболочки (3–170 мкм). Большинство специалистов придерживаются мнения об их биогенном происхождении; кальцисферы интерпретируются как диагенетически измененные остатки радиолярий, фораминифер, репродуктивных органов круглых червей, акритарх, цист динофлагеллят, вольвоксовых и ульвофициевых зеленых водорослей и харовых водорослей (Kazmierczak, 1975, 1976; Marszalek, 1975; Servais et al., 2009 и др.).

Первые доказательства водорослевой природы палеозойских кальцисфер опубликовали И. Казмерчак и Д. Маршалек (Kazmierczak, 1975, 1976, 1981; Marszalek, 1975). Они отнесли их представителей из девонских известняков Польши к классам Volvocophyceae и Ulvophyceae в составе отдела зеленых водорослей. Позднее, в лудловско-пржидольских известняках Северной Земли были найдены известковые оболочки зооспорангий харовых водорослей (Берченко и др., 1993).

В конце прошлого века для палеозойских кальцисфер появились новые термины – известковые микрофоссилии и нанофоссилии (Munnecke et al., 1999). Позже (Dixon, 2010) в Арктической Канаде были найдены округлые карбонатные образования внутри силурийских кораллов, которые получили наименование микросферы. Это были примеры изучения микросфер в шлифах. Исследования микросфер карбонатного состава с применением методик химической обработки на шведском палеозойском материале позволили получить новые результаты (Munnecke, Servais, 1996, 2008; Munnecke et al., 1999, 2000; Servais et al., 2009; Versteegh et al., 2009) и сравнивать

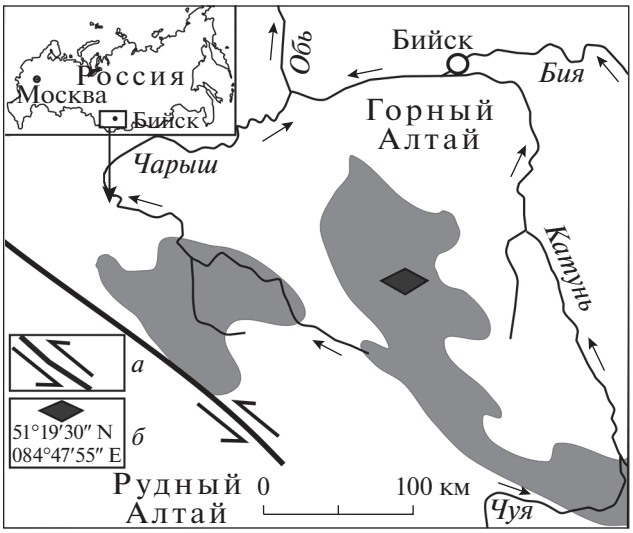

Рис. 1. Площадное распространение силурийских пород на Горном Алтае и местоположение изученного разреза: *а* – зона сдвигов крупнейших региональных блоков, *б* – расположение алтайских силурийских микросфер.

их с палиноморфами, акритархами и другими фаунистическими и флористическими группами.

К принципиально другой категории округлых микрообъектов, встречающихся в осадочных породах, относятся фрамбоиды пирита (FeS_2 – 46.6% Fe, 53.4% S). Такие объекты впервые описал Г. Раст (Rust, 1935). Фрамбоиды имеют размеры от 1 до 250 мкм, но, как правило, их диаметр не превышает 50 мкм (Савельева и др., 2013). Состоят фрамбоиды из изометричных прилегающих друг к другу микрокристаллов, одинаковой формы и размера. Фрамбоиды могут иметь внутри свободную полость. Многие исследователи считают, что фрамбоиды пирита имеют преимущественно биогенное происхождение (Федорова и др., 1988; Герасименко, Заварзин, 1993; Астафьева и др., 2005; Савельева и др., 2013; Рейхард, 2014; Budagaeva, Barkhutova, 2018; Лукин, Гафич, 2018). По материалам современных донных осадков Белого моря было зафиксировано, что фрамбоиды пирита образуются чаще всего на кремниевых панцирях диатомовых водорослей и на карбонатных раковинах фораминифер (Рейхард, 2014). Другими исследователями (Wilkin, Barnes, 1997; Астафьева и др., 2005) было отмечено, что сферическая форма таких микрообъектов формируется в самом процессе образования агрегатов пирита, а не за счет явления псевдоморфоза по округлым микрообъектам. Кроме того, было установлено (Астафьева и др., 2005), что фрамбоиды пирита из микрокристаллов в форме пентагон-додекаэдров, октаэдров и тетраэдров имеют преимущественно биогенное происхождение, а фрамбоиды кубической формы формируются исключительно при химических реакциях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При изучении силурийских разрезов лудловско-пржидольского стратиграфического интервала в Ануйско-Чуйской структурно-фациальной зоне северо-западной части Горного Алтая описана серия разрезов (рис. 1), в которых были отобраны образцы для химической обработки с целью получения микропалеонтологических объектов – конодонтов, остракод и других микрофоссилий. Лудловский и раннепржидольский интервал в исследуемом районе представлен карбонатными и терригенно-карбонатными породами куимовской свиты, а средне–позднепржидольский, относимый к черноануйской свите, сложен преимущественно терригенными породами с редкими прослоями и линзами известняков. Куимовская и черноануйская свиты охарактеризованы представительными комплексами брахиопод, трилобитов, остракод, табулят, ругоз, строматопорат, криноидей, конодонтов (Кульков, 1966, 1967; Поленова, 1970; Елкин и др., 1974; Ивановский, Кульков, 1974; Миронова, 1978; Гутак и др., 2000; Сенников и др., 2001, 2019; Sennikov et al., 2008; Краснов, Кульков, 2009).

Лабораторная химическая обработка уксусной кислотой алтайского материала позволила получить из одной из пачек разреза Бурта-3 (рис. 2) многочисленные объемные экземпляры относительно крупных, округлых микросфер (от 90 мкм до 120 мкм) (табл. XI, XII; см. вклейку). В отличие от других известных в осадочных образованиях микросфер, состоящих из кальцита светлых тонов, алтайские микросферы (как крупные, так и более мелкие – см. далее) имеют черный цвет. Темным цветом они скорее похожи на фрамбоиды пирита, чем на светло-серые кальцисферы. Изучение строения стенок алтайских микросфер и исследование их химического состава проводились на сканирующем микроскопе (СЭМ) TEXCAN-MIRA (Ин-т геологии и минералогии СО РАН, Новосибирск), оснащенном энергодисперсионным спектрометром INCAEnergy 350 (микрозондом), позволяющим делать анализ состава в различных точках микросфер.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате исследований было установлено, что внешняя оболочка алтайских микросфер сложена высокоупорядоченными микрокристаллами, а это по принципу строения напоминало фрамбоиды пирита. Микрокристаллы алтайских микросфер преимущественно ориентированы длинными ося-

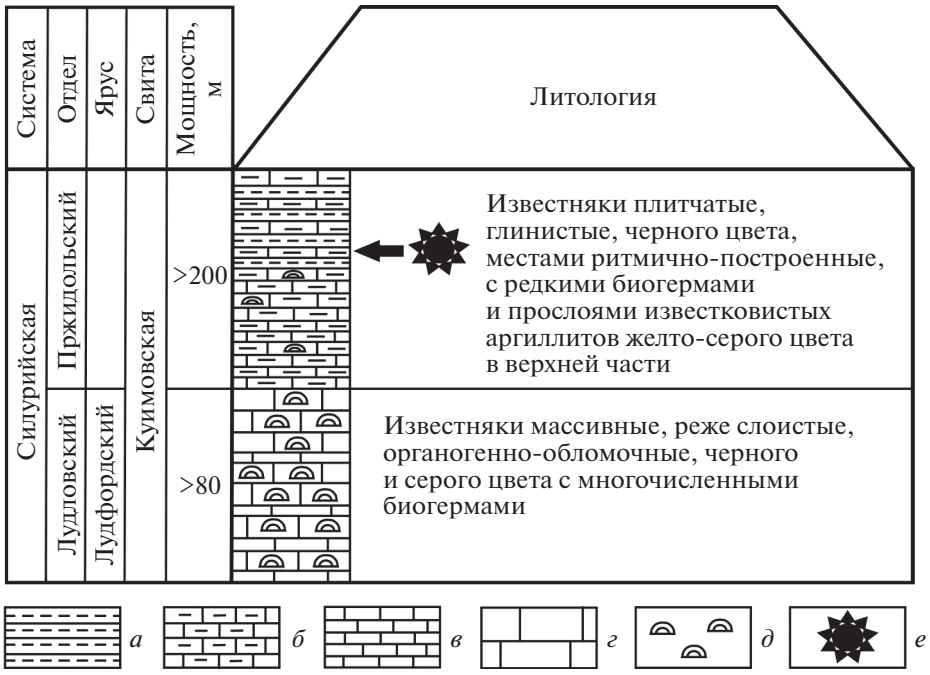

Рис. 2. Стратиграфическая колонка алтайского силурийского разреза с микросферами. Стрелкой показан стратиграфический уровень находок микросфер: *а* – аргиллиты, *б* – глинистые известняки, *в* – тонкоплитчатые известняки, *г* – массивные известняки, *д* – биогермы, *е* – микросферы.

ми по радиусу сферы (табл. XI, фиг. 1; табл. XII, фиг. 4). Микрокристаллы прилегают друг к другу, редко наблюдается их срастание.

Хорошая сохранность алтайских крупных микросфер уже на первом этапе исследований с помощью СЭМ показала, что они имеют соприкосновение со сростками более крупных и различных по размерам кристаллов, отличающихся от стандартизированных по размерам микрокристаллов стенки самой микросферы (табл. XI, фиг. 5, 9; табл. XII, фиг. 1). Очевидно, что в процессе поздне- или постдиагенетических преобразований, вероятнее всего, формировалась именно эта генерация из крупных кристаллов. Следовательно, генерация микрокристаллов, слагающая стенки микросфер, должна была образовываться на самой ранней стадии диагенеза или до начала диагенеза осадков.

Микрокристаллы, из которых сформирована стенка алтайских микросфер, образовались либо биогенным путем до осаждения осадка с захоронением микросфер, либо на самой ранней стадии диагенеза при преобразованиях (биоминерализации) уже первично минерализованных стенок каких-либо микроорганизмов. Считается, что развитие биоминеральных структур обусловлено наличием матриц из продуктов метаболизма (Барсков, 1975; Чувашов и др., 1987; Становление..., 2014).

Другое предположение, дополняющее и детализирующее эту гипотезу, заключается в том, что микрокристаллы могли образоваться на стенках каких-то организмов при начале диагенеза, за счет аномально повышенного содержания определенных химических элементов в такой стенке и повышенных содержаний этих же элементов в окружающей среде. Однако поскольку микрокристаллы на стенках микросфер высокоупорядочены и относительно строго стандартизированы по размеру, то они должны были появиться на первичной органической матрице до начала масштабных диагенетических преобразований, которые могли бы и должны были деструктурировать такую матрицу. Следует отметить, что в некоторых случаях наблюдается отклонение от строгой выдержанности размеров микрокристаллов, которое, вероятно, является следствием их маломасштабных позднедиагенетических преобразований.

Изучение алтайских крупных микросфер с помощью СЭМ обнаружило двухслойное (может быть в отдельных случаях и многослойное) строение их стенок (табл. XI, XII). Это показывает, что такая двойная (или многослойная) структура стенки возникла еще до начала осадконакопления и, тем более, до последующих процессов диагенеза. То есть, гипотетические материнские организмы, на стенках которых происходила биоминерализация, должны были иметь прижизненную (исходную) двухслойную (и) или многослойную стенку, сложенную однообразными микрозернами.

Таблица 1. Химический состав алтайских силурийских микросфер

Точка	Total	Si	Al	Fe	Mn	Mg	Ca	Na	K	Zn	S	Cl	O	Минерал
1	110.77	2.53	0.64	57.05	0.21	0.74	0.36	0.31	–	0.36	–	–	46.58	Гетит
2	96.8	1.78	0.66	56.35	0.25	0.69	0.44	0.38	0.16	0.42	0.15	0.16	35.38	Гетит
3	86.94	1.86	0.86	54.64	0.21	0.6	0.47	0.69	0.4	–	0.14	0.17	26.9	Оксид
4	85.92	1.74	0.7	54.5	–	0.34	0.42	–	0.21	0.6	0.17	0.18	26.82	Оксид
5	64.79	1.22	1.84	43.53	–	0.68	0.28	0.19	0.28	–	0.19	0.23	16.34	Оксид

Внешний вид большинства из сохранившихся в хорошем состоянии после воздействия кислотой микрокристаллов в стенке алтайских “микросфер” походит на формы кристаллов сидерита ($FeCO_3$). Исследование с помощью анализатора СЭМ различных микрокристаллов в стенках микросфер (табл. XII, фиг. 1, 2) показало, что эти образования по составу (Fe – более 50%, S – менее 0.2%) отвечают минералам группы железа, и их можно отнести к гетиту (FeOOH) (табл. 1). Наряду с индикатором континентальных условий в зонах окисления, а также в болотах и ручьях (Геологический..., 2010), минерал гетит является показателем среды мелководных морских водоемов с обстановками, насыщенными кислородом и с глубинами до 10 м (Захаров, 2016). Алтайский материал происходит из известняков, содержащих на различных стратиграфических уровнях типичные морские организмы – табуляты, ругозы, криноидеи, конодонты (рис. 2). В связи с этим, и с учетом габитуса алтайских микрокристаллов, можно предположить, что они являются псевдоморфозами гетита (FeOOH) по сидериту ($FeCO_3$). По составу (Fe – более 50%, S – менее 0.2%) алтайские крупные микросферы не могут быть отнесены к классическим фрамбоидам пирита, хотя форма их кристаллов напоминает кристаллы пирита во фрамбоидах биогенного происхождения.

Известно, что диагенетические и постдиагенетические процессы минерализации имеют прямую зависимость от состава среды, а менее тесную связь – с составом первичного (в том числе биологического) субстрата, хотя “вклад” состава первичного субстрата в общий химический состав конечного продукта диагенеза может быть достаточно значимым. В то же время, следует отметить, что исследование химического состава панцирей-оболочек 12 видов ныне живущих эвгленовых водорослей рода Trachelomonas Ehrenberg (Poniewozik, 2017) показало, что их клетки практически не поглощают и не накапливают марганец. В алтайском силурийском материале содержание марганца в микросферах не превышает 0.25%, а в некоторых кристаллах ниже предела обнаружения. В той же работе (Poniewozik, 2017) определено, что содержание железа в оболочке современных Trachelomonas в среднем достигает 25–40%, что несколько ниже, чем у изученных силурийских крупных микросфер (табл. 1).

Рассматриваемые микрообъекты образовывались при микробиальной деятельности с формированием стенки оболочки из микрокристаллов по “первичным” микросферам. Сами “первичные” микросферы должны были иметь биологическую природу, что подтверждается двумя следующими обстоятельствами. Первое – только кристаллографически оформленные минеральные компоненты на стенках организмов, формирующиеся непосредственно во время их жизни за счет продуктов метаболизма, имеют ограниченный диапазон размеров микрокристаллов, что объясняется матричной формой биоминерализации (Барсков, 1975; Чувашов и др., 1987; Становление..., 2014). Второе – на стенках большинства исследуемых алтайских силурийских крупных микросфер были обнаружены сравнительно мелкие микросферы (диаметром от 5 до 18 мкм) с твердой оболочкой. Несмотря на их относительно крупные размеры (более 1000 нм), будем именовать такие мелкие микросферы, по аналогии с нанопланктоном (Геологический..., 2011) и с учетом ранее используемых терминов (Munnecke et al., 1999, 2000; Munnecke, Servais, 2008), нанофоссилиями (или наносферами). Вероятнее всего, эти алтайские нанофоссилии являются либо дочерними юными генерациями организмов хозяев – крупных материнских микросфер, либо, что менее вероятно, симбионтами с ними других более мелких организмов. Обратим внимание, что стенки таких наносфер также сложены стандартизированными, но значительно более мелкими микрокристаллами, практически нанокристаллами. Такие мелкие микрокристаллы образуются на матричной основе по мелким зернам стенки мелких микросфер (наносфер) биогенного происхождения и не увеличиваются далее в размерах при диагенетических преобразованиях. Таким образом, относительно крупные микрокристаллы формируются на крупных микросферах, а мелкие микрокристаллы – на наносферах. Это происходит на стенках тех организмов-хозяев, которые вследствие гибели прекратили свой рост. Этот факт, по нашему мнению, является доказательством того, что микрокристаллы наносфер начинают образовываться на стенке-панци-

ре организма-хозяина сразу после его смерти, но до начала диагенетических преобразований. Продолжительность такого процесса кристаллообразования может быть очень короткой, до нескольких дней, до момента захоронения в осадке.

Среди современных микроорганизмов внешнюю твердую (минерализованную) стенку некальцитового состава имеют некоторые водоросли. Так, среди Chlorophyta (напр., Chlamydomonadales) есть роды, у которых оболочка инкрустирована (в том числе, с образованием сплошного покрова) солями кальция, кремнезема или железа (Чувашов и др., 1987; Urzica et al., 2013). В отделе Euglenophyta (Euglenales) у некоторых представителей имеется наружный твердый панцирь (лорика), пропитанный солями железа, не прилегающий плотно к протопласту (Dawes, 1998; Лемеза, 2008; Poniewozik, 2017).

Полученная в процессе исследований информация о двойных (или многослойных) стенках алтайских микросфер, состоящих из минералов группы железа, вкупе с присутствием разных (крупно- и мелкоразмерных) генераций, позволяет предположить исходно биогенный генезис этих округлых образований. Изученные алтайские силурийские микросферы и наносферы являют собой минералогический феномен, сформировавшийся на оболочках организмов по прижизненно сгенерированным зернам из продуктов их жизнедеятельности. Вероятно, такими “исходно-материнскими” организмами были водоросли, относящиеся к Euglenophyta (Dujardin, 1841; Маслов, 1963; Conforti, 1999, 2010; Poniewozik, 2017).

Эвгленовые водоросли обитают как в пресноводных, так и в морских условиях (Маслов, 1963; Marine..., 1969; Сафонова, 1984; Conforti, 1999, 2010; Москалец, Лихачев, 2006; Лемеза, 2008; Solórzano et al., 2011; Servat et al., 2015; Juráň, 2016; Poniewozik, 2017). При неблагоприятных условиях у некоторых эвгленовых формируются покоящиеся цисты с толстыми оболочками (от двухслойных до многослойных). В ископаемом состоянии известны остатки нескольких родов, отнесенных к эвгленовым водорослям. Роды Trachelomonas и Phacus Dujardin известны из палеогена и неогена, а роды Ophiobolus Wetzel и Dimastigobolus Deflandre встречены в мелу (Bradley, 1929; Маслов, 1963). В последние время (Strother et al., 2020) было убедительно доказано, что представители рода Moyeria Thusu, ранее относимые к сборной группе микроорганизмов – акритархам (или, дискуссионно, к эвгленовым водорослям – Gray, Boucot, 1989) – должны быть включены в группу Euglenida. Различные виды рода Moyeria известны из разрезов верхнего ордовика (катийский ярус), а также лландоверийского, венлокского и лудловского отделов силура Прибалтики и Северной Америки (Strother et al., 2020). Следовательно, рассматриваемые алтайские силурийские микросферы, сформировавшиеся, как было предположено выше, по оболочке-панцирю (“домику” – лорике) эвгленовых водорослей, относятся к раннему этапу стратиграфического интервала распространения древних эвгленид.

Отдел Euglenophyta включает в себя микроскопические, активно двигающиеся планктонные одноклеточные организмы, снабженные одним или двумя жгутиками. Форма тела (клетки) эвгленовых водорослей – от веретеновидной до шаровидной. Размер клеток колеблется от 4 до 500 мкм. Целлюлозная оболочка у эвгленовых водорослей отсутствует; ее защитную функцию выполняет наружный уплотненный слой цитоплазмы, именуемый пелликулой (Сафонова, 1984; Москалец, Лихачев, 2006; Лемеза, 2008; Esson, Leander, 2010) или лорикой (Marine..., 1969; Conforti, Nudelman, 1994; Conforti, 1999, 2010; Servat et al., 2015; Poniewozik, 2017). Представители эвгленовых водорослей, имеющие мягкую лорику, могут изменять форму тела. Как уже отмечалось выше, у некоторых эвгленовых водорослей есть твердая наружная оболочка-панцирь (лорика), которая пропитана солями железа (Dawes, 1998; Лемеза, 2008; Poniewozik, 2017).

Самым распространенным среди сообществ эвгленовых водорослей современных водоемов и наиболее многочисленным по числу составляющих его видов является род Trachelomonas (Marine..., 1969; Сафонова, 1984; Conforti, Nudelman, 1994; Conforti, 1999, 2010; Москалец, Лихачев, 2006; Лемеза, 2008; Servat et al., 2015; Poniewozik, 2017). Клетка в оболочке-панцире (“домике” – лорике) у современных видов Trachelomonas расположена более или менее свободно (Servat et al., 2015). Такая клетка может метаболировать, увеличиваться в размерах и размножаться делением (Сафонова, 1984; Москалец, Лихачев, 2006).

Именно представители рода Trachelomonas, в отличие от других родов Euglenales, имеют сферическую форму и характеризуются наличием сплошной твердой оболочки – “домика-панциря” (лорики), как у взрослых, так и у юных (что особенно важно в свете изучения алтайских наносфер) форм эвгленид (Solorzano et al., 2011). Оболочки-панцири у представителей рода Trachelomonas имеют двухслойное строение стенки (Conforti, 2010; Servat et al., 2015). Как уже отмечалось выше, в алтайском материале по силурийским микросферам зафиксирован феномен биоминерализации по исходной двойной (или многослойной) стенке гипотетических организмов (табл. XI, фиг. 1, 3; табл. XII, фиг. 4, 5).

Накапливаемым запасным продуктом жизнедеятельности эвгленовых водорослей является вещество, сходное с крахмалом – парамилон (Ле-

меза, 2008; Monfils et al., 2011). Им сложены мелкие зерна в цитоплазме или твердые зерна на наружной стенке (лорике), которые являются возможными зародышами для роста кристаллов – первичными ядрами потенциальной биоминерализации на матричной основе. В рассматриваемом материале на стенках микросфер постоянно откладывался избыток железа, образовывавшийся в процессе их жизнедеятельности. При гибели не формировалась кальцитовая оболочка, как это можно было ожидать в сравнительном плане с процессом роста кристаллов кальцита после отмирания известковых водорослей, а происходила организация слоев матрично-кристаллической оболочки-панциря из микрокристаллов, вероятнее всего, сидерита, с последующим диагенетическим замещением на вторичный гетит.

Размножение у современных эвгленовых водорослей проходит разными путями (Москалец, Лихачев, 2006). Материнская единичная клетка, выйдя из собственной оболочки-панциря, делится в продольном направлении, в результате чего появляются две дочерние клетки-особи. Во втором случае, материнская клетка делится внутри оболочки-панциря, давая две дочерние особи, которые либо обе покидают эту материнскую лорику и строят свои отдельные оболочки-панцири, либо одна использует материнскую лорику, а другая покидает ее и строит свой собственный “домик”. Материалы по алтайским силурийским эвгленовым водорослям позволили предположить возможность для силурийских представителей эвгленовых второго пути размножения – на крупных материнских оболочках-панцирях могли закрепляться не одна–две наносферы, а много дочерних мелких “домиков”, в том числе разных генераций (табл. XI, фиг. 2; табл. XII, фиг. 3).

Вновь образовывающиеся юные дочерние клетки у современных видов рода Trachelomonas за несколько дней строят вокруг себя твердые оболочки – наносферы (Москалец, Лихачев, 2006). Панцири-оболочки современных эвгленовых водорослей бывают различной формы: шарообразные, гладкие или шипастые с простым отверстием; овальные, с горлышком; шарообразные, с кольцевидным воротничком (Сафонова, 1984; Conforti, Nudelman, 1994; Conforti, 1999, 2010; Москалец, Лихачев, 2006; Solorzano et al., 2011; Servat et al., 2015; Poniewozik, 2017). В алтайском материале найдены, главным образом, простые шарообразные формы, возможно, несколько искаженные за счет уплотнения осадка. Имеются овально-уплощенные и овально-удлиненные крупные микросферы (табл. XI, фиг. 8; табл. II, фиг. 2), а также формы с оттянутой вершиной-горлышком (табл. XII, фиг. 5). У некоторых алтайских крупных микросфер отклонения от округлой формы похожи на отверстия и горлышки, усложняющие строение панцирей-оболочек современных эвгленовых водорослей. Конечно, трудно оспаривать, что эти своеобразные части микросфер не относятся к тафономическим артефактам. В то же время, так как такие части зафиксированы на нескольких микросферах, то предположительно они могут быть интерпретированы как отдельный морфологический элемент – приустьевая часть оболочки организма-хозяина (табл. XII, фиг. 8). Отдельно отметим, что именно на таких уплощенных и слабопрогнутых элементах микросфер при диагенетических преобразованиях формировались дополнительные крупные микрокристаллы (табл. XII, фиг. 1). Безусловно, для такой их однозначной трактовки требуется доказательная база на дополнительном материале. Реконструкции общей формы и строения оболочек алтайских силурийских микросфер, а также их сравнение с оболочками современных эвгленовых водорослей показаны на рис. 3.

Изученные алтайские силурийские объекты включают в себя две принципиально различные кристаллические модификации. Вся двухслойная (или многослойная) стенка оболочек-панцирей (лорик) сложена соприкасающимися, редко сросшимися, стандартизированными по размерам, высокоупорядоченными микрокристаллами (табл. XI, фиг. 1; табл. XII, фиг. 4). Стоит заметить, что вершины и грани таких кристаллов в той или иной степени “сглажены” за счет процессов диагенеза.

Соприкасающиеся с микросферами сростки более крупных, различных, не стандартизированных по размерам и не ориентированных кристаллов, сложены более крупными микрокристаллами (табл. XI, фиг. 5, 9; табл. XII, фиг. 1). Стандартизированные по размеру микрокристаллы стенок микросфер и наносфер образовались в подводных морских условиях до начала процесса диагенеза как продукт изменений зерен-гранул, возникших при жизнедеятельности эвгленовых водорослей на их стенках. Другие, значительно более крупные кристаллы различного размера, кубической формы, формировались при средних и поздних стадиях диагенеза осадков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При растворении известняков из разреза куимовской свиты силура (лудлов–пржидол) Горного Алтая были получены многочисленные черные микросферы – крупного (90–120 мкм) и мелкого (5–18 мкм) размера. Стенки таких микросфер сложены стандартизированными по размеру, высокоупорядоченными микрокристаллами, что подчеркивает матричную форму биоминерализации во время жизни организмов по отдельным зернам-гранулам продуктов их метаболизма. Не исключено, что такой процесс масштабно начинался сразу после их смерти до погребения в оса-

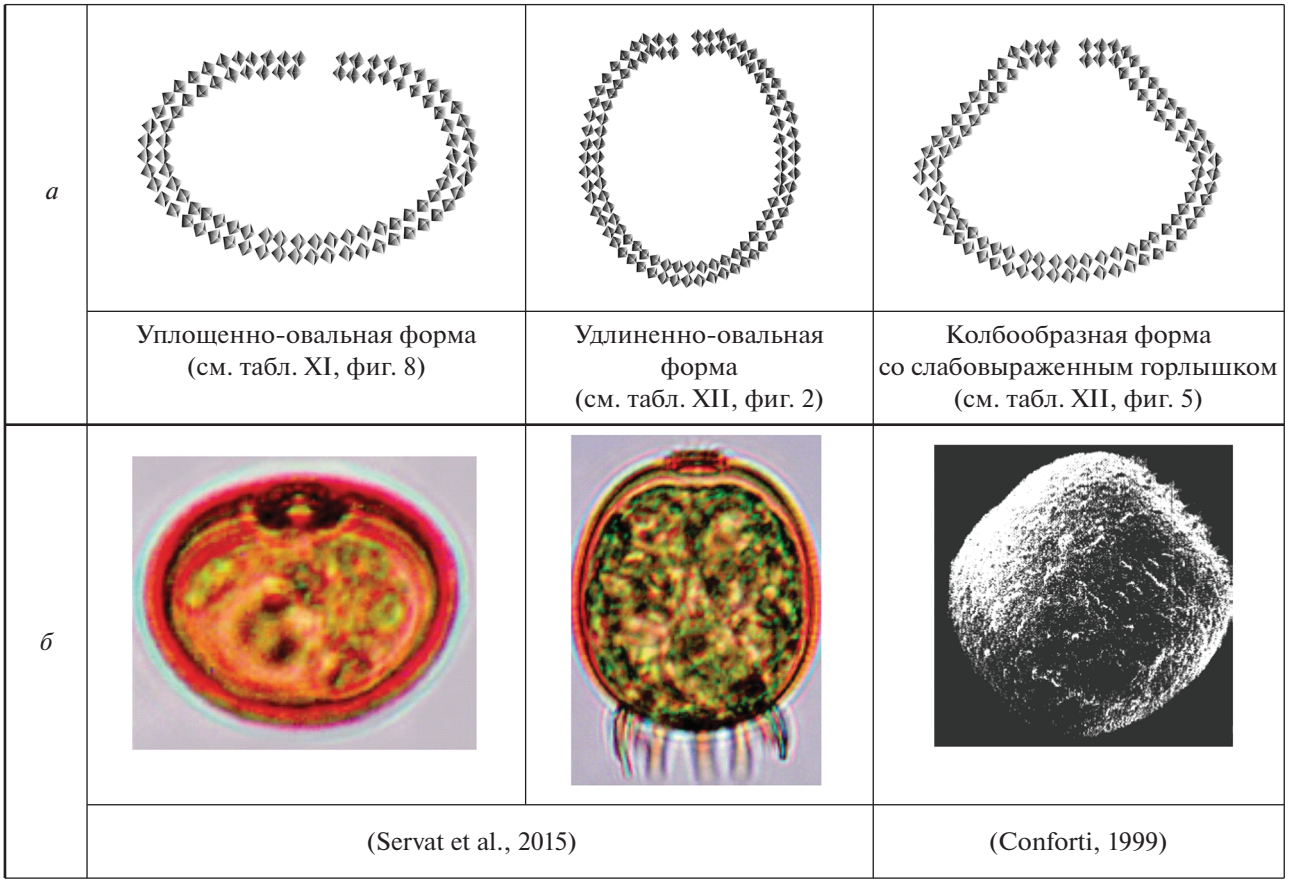

Рис. 3. Схема формы и среза двухслойной стенки алтайских силурийских микросфер (*а*) и формы домиков-панцирей современных представителей эвгленовых водорослей рода Trachelomonas Ehrenberg (*б*).

док и до начала диагенетических преобразований. По своему химическому составу алтайские микросферы не могут быть отнесены ни к классическим кальцисферам (содержание кальция в них менее 0.5%), ни к продуктам их диагенетического замещения. Несмотря на то, что содержание железа в них более 50%, а серы – менее 0.2%, нельзя исключить природу их формирования при диагенезе за счет явления псевдоморфизма фрамбоидов пирита, которые, в свою очередь, были образованы ранее на стенках-панцирях организмов-хозяев.

Найденные алтайские микросферы и наносферы предположительно отнесены к продуктам биоминерализации остатков различных генераций эвгленовых водорослей, у которых имелась прижизненная многослойная твердая наружная оболочка-панцирь (лорика), пропитанная солями железа. При формировании таких микросфер происходило несколько последовательных стадий.

1. На внешней оболочке-стенке (лорике) живых планктонных эвгленовых водорослей шел процесс осаждения продуктов их жизнедеятельности в виде микрозерен, обогащенных солями железа.

2. На оболочке-стенке (лорике) как мелких (наносфер), так и крупных микросфер планктонных эвгленовых водорослей (с многослойной стенкой) сразу после их смерти на основе матрично организованных микрозерен начинался процесс биоминерализации, который происходил за счет микробиальной деятельности в виде роста обособленных, стандартизированных по размерам, высокоупорядоченных микрокристаллов, вероятнее всего, сидерита. Допустимо, что инициальная часть такого процесса образования микрокристаллов начиналась еще при жизни организмов-хозяев, но масштабно он протекал сразу после гибели водорослей, при опускании их на дно бассейна, скорее всего, до погребения в осадке и до начала процессов диагенеза.

3. На ранней и средней стадиях диагенетических преобразований на стенках микросфер и наносфер происходил псевдоморфизм – процесс образования вторичного гетита.

4. В породе, в непосредственном контакте с микросферами “домиков-панцирей” (лориков)

эвгленовых водорослей, вероятно, у их устий, на средней стадии диагенетических преобразований осадков в породе, начинали образовываться крупные, не стандартизированные по размерам и не ориентированные микрокристаллы кубической формы, вероятнее всего, пирита.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астафьева М.М., Розанов А.Ю., Хувер Р. Фрамбоиды: их структура и происхождение // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 3–9.

Барсков И.С. Палеонтологические аспекты биоминерализации // Итоги науки и техники. Стратиграфия и палеонтология. М.: ВИНИТИ, 1975. Т. 6. С. 5–59.

Берченко О.И., Матухин Р.Г., Меннер В.В. и др. О находках ископаемых харовых водорослей в отложениях верхнего силура Северной Земли // Стратиграфия и палеогеография фанерозоя Сибири. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1993. С. 35–47.

Геологический словарь. Том первый. А–Й. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2010. 430 с.

Геологический словарь. Том второй. К–П. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2011. 476 с.

Герасименко Л.М., Заварзин Г.А. Реликтовые цианобактериальные сообщества // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 222–254.

Гутак Я.М., Абушик А.Ф., Савина Н.И. и др. Черноануйская свита и проблема пржидольского яруса верхнего силура в Горном Алтае // Матер. регион. конф. геологов Сибири, Дальнего Востока и Северо-Востока России. Т. II. Глава III. Палеонтология и стратиграфия. Томск: ОГУП “Асиновская типография”, 2000. С. 290–294.

Елкин Е.А., Желтоногова В.А., Сенников Н.В. и др. Древнейшие дехенеллиды (трилобиты) и стратиграфия силура Горного Алтая. Новосибирск: Наука, 1974. 90 с.

Захаров В.А. Глубины палеобассейнов и подходы к их реконструкции // Палеонтология, стратиграфия, астробиология. М.: ПИН РАН, 2016. С. 208–228.

Ивановский А.Б., Кульков Н.П. Ругозы, брахиоподы и стратиграфия силура Алтае-Саянской горной области. М.: Наука, 1974. 96 с.

Краснов В.И., Кульков Н.П. Пржидольский ярус и силурийско-девонская граница в Сибири // Региональная геология, стратиграфия и палеонтология фанерозоя Сибири. Новосибирск: СНИИГГиМС, 2009. С. 39–51.

Кульков Н.П. К стратиграфии силурийских отложений Горного Алтая // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1966. Т. 41. Вып. 1. С. 77–82.

Кульков Н.П. Брахиоподы и стратиграфия силура Горного Алтая. М.: Наука, 1967. 151 с.

Лемеза Н.А. Альгология и микология. Практикум: Учебн. пособие. Минск: Вышэйшая школа, 2008. 199 с.

Лукин А.Е., Гафич И.П. Постэпигенетический фрамбоидальный пирит в глубокозалегающих коллекторах газоконденсатных залежей // Dop. Nac. akad. nauk Ukr. 2018. № 8. С. 76–81.

Маслов В.П. Тип Euglenophyta. Эвгленовые водоросли // Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. М.: АН СССР, 1963. С. 187.

Миронова Н.В. Некоторые пржидольские табуляты Центрального Алтая // Фауна и биостратиграфия верхнего ордовика и силура Алтае-Саянской складчатой области. М.: Наука, 1978. С. 104–117.

Москалец Ю.В., Лихачев С.В. Особенности репродуктивной стадии жизненного цикла Трахеломонасов // Омский научн. вестник. 2006. № 9(46). С. 236–238.

Поленова Е.Н. Остракоды позднего силура и раннего девона Алтае-Саянской области. М.: Наука, 1970. 104 с.

Рейхард Л.Е. Фрамбоиды пирита в донных осадках Белого моря // Год. собр. РМО 2014 “Минералогия во всем пространстве сего слова”. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2014. С. 62–64.

Савельева О.Л., Савельев Д.П., Чубаров В.М. Фрамбоиды пирита в углеродистых породах Смагинской ассоциации п-ова Камчатский мыс // Вестн. КРАУНЦ. Науки о Земле. 2013. № 2. Вып. 22. С. 144–151.

Сафонова Т.А. Эвгленовые водоросли Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. 174 с.

Сенников Н.В., Изох Н.Г., Елкин Е.А. и др. Первые сведения о лудловских конодонтах Горного Алтая // Эволюция жизни на Земле. Томск: Изд-во науч.-техн. литры, 2001. С. 223–225.

Сенников Н.В., Хабибулина Р.А., Обут О.Т. и др. Терригенно-карбонатный тип седиментации в силуре Горного Алтая: строение, фациальные особенности, фаунистические комплексы и стратиграфическое положение // Геол. и геофизика. 2019. Т. 60. № 4. С. 532–554.

Становление скелета у различных групп организмов и биоминерализация в истории Земли / Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН, 2014. 232 с.

Федорова Т.А., Герасименко Л.М., Бочко Р.А. и др. Микроминеральные выделения в термофильных цианобактериальных сообществах // Вулканология и сейсмология. 1988. № 6. С. 34–36.

Чувашов Б.И., Лучинина В.А., Шуйский В.П. и др. Ископаемые известковые водоросли. Морфология, систематика, методы изучения. Новосибирск: Наука, 1987. 225 с.

Bradley W.H. Fresh water algae from the Green River Formation of Colorado // Bull. Torrey Bot. Club. 1929. V. 56. № 8. P. 421–428.

Budagaeva V.G., Barkhutova D.D. The Role of the microbial community in mineral formation in the thermal springs of the Baikal Region // J. Sib. Fed. Univ. Biol. 2018. V. 11. № 4. P. 340–355.

Conforti V. A taxonomic and ultrastructural study of Trachelomonas Ehr. (Euglenophyta) from subtropical Argentina // Cryptogamie Algologie. 1999. V. 20. P. 167–207.

Conforti V. Ultrastructure of the lorica of species (Euglenophyta) from New Jersey, USA // Algolog. Stud. 2010. V. 135. P. 15–40.

Conforti V., Nudelman A. Ultrastructure of the lorica of Trachelomonas Ehr. from the Colombian Amazonia // Rev. Hydrobiol. Tropic. 1994. V. 27. P. 301–314.

Dawes C.J. Marine Botany. 2nd ed. N.Y., Chichester, Weinheiv, etc.: Wiley, 1998. 496 p.

Dixon O.A. Fossilized polyp remains in Silurian Heliolites (Anthozoa, Tabulata) from Nunavut, Arctic Canada // Lethaia. 2010. V. 43. P. 60–72.

Dujardin F. Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires. P.: Librairie Encyclopedique de Roret, 1841. 684 p.

Esson H.J., Leander B.S. Evolution of distorted pellicle patterns in rigid photosynthetic euglenids (Phacus Dujardin) // J. Eukaryotic Microbiol. 2010. V. 57. № 1. P. 19–32.

Gray J., Boucot A.J. Is Moyeria a euglenoid? // Lethaia. 1989. V. 22. P. 447–456.

Juráň J. Trachelomonas bituricensis var. lotharingia M.L. Poucques 1952, a morphologically interesting, rare euglenoid new to the algal flora of the Czech Republic // PhytoKeys. 2016. V. 61. P. 81–91.

Kazmierczak J. Colonial Volvocales (Chlorophyta) from the Upper Devonian of Poland and their paleogeographical significance // Acta Palaeontol. Pol. 1975. V. 20. P. 73–85.

Kazmierczak J. Volvocacean nature of some Palaeozoic non-radiosphaerid calcispheres and parathuramminid "Foraminifera" // Acta Palaeontol. Pol. 1976. V. 21. P. 245–258.

Kazmierczak J. The biology and evolutionary significance of Devonian Volvocaceans and their Precambrian relatives // Acta Palaeontol. Pol. 1981. V. 26. P. 299–343.

Marine Algae. A Survey of Research and Utilization / Eds Levring T., Hoppe H.A., Schmidt O.J. Hamburg: Cram, De Gruyter and Com, 1969. 423 p.

Marszalek D.S. Calcisphere ultrastructure and skeletal aragonite from the algae Acetabularia antillana // J. Sediment. Petrol. 1975. V. 45. P. 266–271.

Monfils A.K., Triemer R.E., Bellairs E.F. Characterization of paramylon morphological diversity in photosynthetic euglenoids (Euglenales, Euglenophyta) // Phycologia. 2011. V. 50. № 2. P. 156–169.

Munnecke A., Samtleben C., Servais T. et al. SEM-observation of calcareous micro- and nannofossils incertae sedis from the Silurian of Gotland, Sweden: preliminary results // Geobios. 1999. V. 32. P. 307–314.

Munnecke A., Servais T. Scanning electron microscopy of polished, slightly etched rock surfaces: a method to observe palynomorphs in situ // Palynology. 1996. V. 20. P. 163–176.

Munnecke A., Servais T. Palaeozoic calcareous plankton: evidence from the Silurian of Gotland // Lethaia. 2008. V. 41. P. 185–194.

Munnecke A., Servais T., Vachard D. A new family of calcareous microfossils from the Silurian of Gotland, Sweden // Palaeontology. 2000. V. 43. P. 1153–1172.

Poniewozik M. Element composition of Trachelomonas envelopes (Euglenophyta) // Pol. Bot. J. 2017. V. 62. № 1. P. 77–85.

Rust G.W. Calloidal primary copper ores at Cornwall mines southeastern Missouri // J. Geol. 1935. V. 43. P. 398–426.

Sennikov N.V., Yolkin E.A., Petrunina Z.E. et al. Ordovician-Silurian biostratigraphy and paleogeography of the Gorny Altai. Novosibirsk: Publ. House SB RAS, 2008. 154 p.

Servais T., Munnecke A., Versteegh G.J.M. Silurian calcispheres (Calcitarcha) of Gotland (Sweden): comparisons with calcareous dinoflagellates // C. R. Paleol. 2009. V. 8. № 6. P. 527–534.

Servat L.C., Bueno N.C., Alves-da-Silva S.M. New records of Trachelomonas Ehrenberg (Euglenophyceae) in lotic environments of the buffer zone of Iguacu National Park, Parana, Brazil // Braz. J. Bot. 2015. V. 37. № 4. P. 13.

Solórzano G.G., Martinez M.G.O., Vazquez A.L. et al. Trachelomonas (Euglenophyta) from a eutrophic reservoir in Central Mexico // J. Environ. Biol. 2011. V. 32. P. 463–471.

Strother P.K., Taylor W.A., Bas van de Schootbrugge et al. Pellicle ultrastructure demonstrates that Moyeria is a fossil euglenid // Palynology. 2020. V. 44. № 3. P. 461–471.

Versteegh G.J.M., Servais T., Streng M. et al. A discussion and proposal concerning the use of the term calcispheres // Palaeontology. 2009. V. 52. P. 343–348.

Wilkin R.T., Barnes H.L. Formation processes of framboidal pyrite // Geochim. Cosmochim. Acta. 1997. V. 61. № 2. P. 323–339.

Williamson W.C. On the organization of the fossil plants of the Coal-Measures. Part X. Including an examination of the supposed radiolarians of the Carboniferous rocks // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 1880. V. 171. P. 493–539.

Urzica E.I., Vieler A., Hong-Hermesdorf A. et al. Remodeling of membrane lipids in Iron-starved Chlamydomonas // J. Biol. Chem. 2013. V. 288. № 42. P. 30246–30258.

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–11. Морфология и строение стенок алтайских силурийских микросфер и наносфер. Объекты, в той или иной степени затронутые диагенетическими и постдиагенетическими преобразованиями (Музей ИНГГ СО РАН): 1, 4, 6, 10, 11 – округлая форма микросфер (10 – стенки объекта с отличающимися по размерам микрокристаллами); 2 – экземпляр микросферы с прикрепленными к нему двумя наносферами (юная генерация); 3 – многослойная стенка микросфер (оболочек-панцирей), белыми стрелками показано положение вершин микрокристаллов внутренней стенки многослойной микросферы; 5, 9 – микросферы, сложенными мелкими микрокристаллами, со сросшимися с ними, вероятно, в районе их устий, крупными, не стандартизированными микрокристаллами; 7 – удлиненно-овальной формы экземпляр с уплощенной вершиной, с отличающимися по размерам микрокристаллами стенки; 8 – уплощенно-овальный экземпляр с сильно прогнутой вершиной.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–5. Положение точек анализа химического состава микрокристаллов алтайских силурийских микросфер и строение их стенок (Музей ИНГГ СО РАН): 1 – две микросферы со сросшимися с ними, расположенными, вероятно, на уплощенных вершинах в районе их устий, крупными, не стандартизированными по размерам микрокристаллами; 2 – экземпляр удлиненно-овальной формы с уплощенной, прогнутой вершиной; 3 – характер взаимоотношений микросфер и наносфер (юных генераций); 4 – экземпляр с уплощенной вершиной, с хорошо выраженным вторым внутренним слоем стенки, состоящей из стандартизированных по размеру, ориентированных микрокристаллов (объект, не претерпевший заметных диагенетических и постдиагенетических преобразований); 5 – экземпляр округло-вытя-

нутой колбообразной формы со слабо проявленным горлышком и хорошо выраженным вторым внутренним слоем стенки. Жирными черными стрелками (фиг. 1, 2) показано положение точек анализа химического состава микрокристаллов на внешней стенке микросфер. Тонкими белыми стрелками показано положение вершин микрокристаллов внутренней стенки двухслойной микросферы (фиг. 4, 5).

Microspheres in Silurian of the Altai Mountains: Morphology, Chemical Composition, Biomineralization and Genesis

N. V. Sennikov[1, 2], N. V. Novozhilova[1, 2], R. A. Khabibulina[1], V. A. Luchinina[1]

[1]*Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia*

[2]*Novosibirsk State University, Novosibirsk, 630090 Russia*

The study of Silurian sedimentary formations in the central part of the Altai Mountains (Gorny Altai) revealed two groups of spherical objects during dissolution of limestones: large microspheres 90–120 microns and small nanofossils (nanospheres) 5–18 microns in diameter, respectively. Their double-layer walls are composed of standard-sized siderite microcrystals replaced by goethite. A low content of calcium (<0.5%) does not allow to interpret the Altai microspheres as calcispheres. The Altai Silurian microspheres and nanofossils (nanospheres) are presumably attributed to the biomineralized remains of shell houses (loricae) of various generations of euglenic algae.

Keywords: Silurian, limestones, microspheres and nanospheres, microcrystals, biomineralization, Euglena algae, Altai Mountains, Russia