# СОДЕРЖАНИЕ

\_

\_

## Номер 4, 2020

-

Двустворчатые моллюски из отложений нижнего берриаса на северном склоне Айпетринской Яйлы (Юго-Западный Крым)	
Б. Т. Янин	5
Новый позднепалеозойский род гастропод Alanstukella gen. nov. (Trochonematidae)	
А. В. Мазаев	13
О диморфной паре Strenoceras acre/Orthogarantiana humilis (Ammonoidea: Stephanoceratidae) из верхнего байоса Северного Кавказа	
B. B. Mumma	21
Первые находки рода Elliptoglossa Cooper (Brachiopoda, Lingulida) в верхнедевонских отложениях Волго-Уральского субрегиона. Микроструктура протегулюма и взрослой раковины	
Т. Н. Смирнова, Е. А. Жегалло	28
Брахиоподы отряда Spiriferida на рубеже девона и карбона Закавказья	
Г. А. Афанасьева	34
Позднекайнозойские остракоды семейства Ilyocyprididae Kaufmann Западно-Сибирской равнины	
В. А. Коновалова	40
Первая эндофитная яйцекладка насекомого на листе Phylladoderma (Peltaspermopsida: Cardiolepidaceae) из верхней перми Печорского бассейна	
Д. В. Василенко, Е. В. Карасев	50
Новые ручейники (Insecta: Trichoptera) семейств Vitimotauliidae и Philopotamidae из местонахождения Хасурты (нижний мел России), с кратким обзором ископаемой мировой фауны	
И. Д. Сукачева, Д. С. Аристов	54
Новый вид жуков-долгоносиков рода Anthonomus Germar (Coleoptera: Curculionidae) из доминиканского янтаря	
А. А. Легалов, Г. Пойнар	64
Новый вид рода Protaneuretus Wheeler (Hymenoptera, Formicidae) из биттерфельдского янтаря (поздний эоцен), с определителем видов рода	
Д. А. Дубовиков, Г. М. Длусский, Е. Э. Перковский, Е. В. Абакумов	67
Новое семейство Salwaichthyidae (Pisces, Perciformes s.l.) из нижнего олигоцена Кавказа и Карпат	
А. Ф. Банников	70
Новый бентозухид (Amphibia: Temnospondyli) из нижнего триаса Московской синеклизы	
Б. И. Морковин	79
Новая ящерица (Agamidae, Iguania) из позднего палеоцена Южной Монголии	
В. Р. Алифанов	89
Первый ископаемый тоди (Aves: Todidae) на Кубе	
Н. В. Зеленков, С. Ф. Гонсалес	93

Ископаемые организмы котлинского горизонта верхнего венда северо-запада Русской плиты (Ленинградская область)	
Е. Ю. Голубкова, Е. А. Кушим, А. Б. Тарасенко	99
Fagaceae в эоценовой палинофлоре юга Приморского края: новые данные по таксономии и морфологии	
Н. Н. Нарышкина, Т. А. Евстигнеева	109
К юбилею Галины Александровны Афанасьевой	119

\_

\_

## No. 4, 2020

=

Bivalvia from the Deposits of the Lower Berriasian in Northern Slope of the Aipetrinsky Yaila (South-Western Crimea)	
B. T. Yanin	5
New Late Paleozoic Gastropod Genus Alanstukella gen. nov. (Trochonematidae)	
A. V. Mazaev	13
On the Dimorph Pair <i>Strenoceras acre/Orthogarantiana humilis</i> (Ammonoidea: Stephanoceratidae) from the Upper Bajocian of the Northern Caucasus	
V. V. Mitta	21
The First Finds of the Genus <i>Elliptoglossa</i> Cooper (Brachiopoda, Lingulida) in the Upper Devonian Deposits of the Volga-Ural Subregion. Microstructure of Proregulum and Adult Valve	
T. N. Smirnova, E. A. Zhegallo	28
Brachiopods of the Order Spiriferida at the Devonian–Carboniferous Boundary of Transcaucasia	
G. A. Afanasjeva	34
Late Cenozoic Ostracods of the Family Ilyocyprididae Kaufmann, 1900 from the West Siberian Plane	
V. A. Konovalova	40
First Insect Endophytic Oviposition on <i>Phylladoderma</i> (Peltaspermopsida: Cardiolepidaceae) Leaf from Upper Permian of Pechora Basin	
D. V. Vasilenko, E. V. Karasev	50
New Caddisflies (Insecta, Trichoptera) Families Vitimotauliidae and Philopotamidae in the Khasurty Locality (Lower Cretaceous of Russia) with Short Overview of the World Fossil Fauna	
I. D. Sukatsheva, D. S. Aristov	54
A New Species of the Weevil Genus Anthonomus Germar (Coleoptera: Curculionidae) in Dominican Amber	
A. A. Legalov, G. Poinar	64
A New Species of the Genus <i>Protaneuretus</i> Wheeler (Hymenoptera, Formicidae) from Bitterfeld Amber (Late Eocene), with Species Key of the Genus	
D. A. Dubovikoff, G. M. Dlussky, E. E. Perkovsky, E. V. Abakumov	67
A New Family Salwaichthyidae (Pisces, Perciformes s.l.) from the Lower Oligocene of the Caucasus and Carpathians	
A. F. Bannikov	70
A New Benthosuchid (Amphibia: Temnospondyli) from the Lower Triassic of the Moscow Syncline	
B. I. Morkovin	79
A New Lizard (Agamidae, Iguania) from the Late Paleocene of South Mongolia	
V. R. Alifanov	89
The First Fossil Tody from Cuba	
N. V. Zelenkov, S. F. Gonzalez	93

Fossil Organisms of the Kotlin Regonal Stage of the Upper Vendian of North-West of the Russian Plate (Leningrad Region)	
E. Yu. Golubkova, E. A. Kushim, A. B. Tarasenko	99
Fagaceae in the Eocene Pollen Flora of the South of the Primorskii Region: New Data on Taxonomy and Morphology	
N. N. Naryshkina, T. A. Evstigneeva	109
Anniversary of Galina Alexandrovna Afanasjeva	119

УДК 564.1:551/763/12(477/75)

## ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ ИЗ ОТЛОЖЕНИЙ НИЖНЕГО БЕРРИАСА НА СЕВЕРНОМ СКЛОНЕ АЙПЕТРИНСКОЙ ЯЙЛЫ (ЮГО-ЗАПАДНЫЙ КРЫМ)

## © 2020 г. Б. Т. Янин\*

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия \*e-mail: YaninBT@gmail.com Поступила в редакцию 03.10.2019 г.

После доработки 11.10.2019 г. Принята к публикации 11.10.2019 г.

Описано пять видов двустворок (Arcomytilus sanctaecrucis, Neithea valangiensis, Plagiostoma dubisiensis, Prohinnites renevieri, Protocardia broilii sp. nov.) из нового местонахождения в Юго-Западном Крыму. Эти виды, а также гастроподы Phaneroptyxis broili и фораминиферы Bramkampella arabica позволили определить раннеберриасский возраст исследованных карбонатных отложений. В одном разрезе определена переходная зона между верхним титоном и нижним берриасом.

*Ключевые слова:* двустворчатые моллюски, новый вид, нижний мел, нижний берриас, Крым **DOI:** 10.31857/S0031031X20040169

## введение

Коллекция двустворчатых моллюсков собрана автором в 1986-1987 гг. в берриасских отложениях на северном склоне Айпетринской Яйлы (Ю.-З. Крым). Двустворки происходят из карбонатных отложений, обнажающихся вдоль Бахчисарайского шоссе, южнее Большого Каньона (рис. 1, разрезы I–III), на восточном склоне горы Кизил-Кая (разрез IV) и в левом борту оврага Кизил-Дере (обнажение 1). В изученном районе двустворки встречаются довольно часто и почти во всех разрезах (рис. 2). Видовой состав моллюсков достаточно представительный: Arcomytilus sanctaecrucis (Pict. et Camp.), Neithea simplex Mordv., N. valangiensis (Pict. et Camp.), Plagiostoma dubisiensis (Pict. et Camp.), Prohinnites renevieri (Cog.), Protocardia broilii sp. nov., Tortarctica weberi (Mordv.). Большинство из них характерны для берриасских отложений Юго-Западного и Центрального Крыма. Важным обстоятельством является находка некоторых видов двустворок в тех разрезах, в которых найдены зональные виды-индексы аммонитов: Berriasella jacobi, Pseudosubplanites grandis, Malbosiceras chaperi (нижний) и Dalmasiceras tauricum (средний берриас). Соответствующие биостратоны приведены при описании видов в рубрике "Местонахождение".

К сожалению, в изученных разрезах аммониты не найдены. Указание Е.И. Кузьмичевой (2002, с. 87), что "на северном склоне Айпетринской Яйлы лежит толща известняков и мергелей мощностью порядка 100 м, возраст которой датируется ранним берриасом на основании присутствия Pseudosubplanites ponticus Retowskii...", является ошибочным.

## КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ОТЛОЖЕНИЙ

В конце 90-х гг. XIX в. отечественными геологами было установлено широкое распространение верхнеюрских отложений на плато и северных склонах главной гряды Крымских гор, что впоследствии было отражено на некоторых геологических картах региона, а также в ряде статей, атласов и монографий. Некоторые геологи принимали эту точку зрения даже в XXI в. (Юдин, 2001). Но была предложена и другая версия. В 1897 г. во время VII Международного геологического конгресса (Guide..., 1897) в одной из экскурсий на спуске строящегося шоссе от Айпетринского перевала к дер. Коккозы (ныне Соколиное), в районе 32-й версты от Бахчисарая, из известняков и мергелей, обнажающихся в скальных обрывах и на крутых склонах. иностранными геологами была собрана небольшая коллекция остатков ископаемых организмов. В результате ее изучения Ф. Бройли описал несколько видов кораллов, гастропод, двустворок, брахиопод и морских ежей (Broili, 1902) и пришел к заключению о ранненеокомском возрасте вмещающих отложений.



**Рис. 1.** Схема расположения изученных разрезов нижнего берриаса и верхнего титона на северном склоне Айпетринской Яйлы (шоссе Бахчисарай-Ялта и гора Кизил-Кая, Юго-Западный Крым). Обозначения: 1 – положение и номера разрезов; 2 – предполагаемая линия, ограничивающая площадь распространения отложений нижнего берриаса; 3 – элементы залегания, индексы; 4 – уступы рельефа; K<sub>1</sub>ber<sub>1</sub> – нижний берриас, J<sub>3</sub>tt<sub>3</sub> – верхний титон, J<sub>3</sub>tt<sub>3</sub> – К<sub>1</sub>ber<sub>1</sub> – предполагаемое залегание верхнетитонских или нижнеберриасских отложений (в разрезе IV– переходная зона между ними).

Выводы Бройли о возрасте карбонатных отложений на вышеупомянутом участке Бахчисарайского шоссе подверглись критике со стороны отечественных геологов. тралиционно считавших все карбонатные отложения в области крымских яйл верхнеюрскими. Одни считали их недостаточно обоснованными (Каракаш, 1907), другие ошибочными (Моисеев и др., 1937; Муратов, 1949), третьи просто игнорировали необычную точку зрения. Следует отметить, что еще в 1969 г. крымский геолог Г.А. Лычагин, вероятно, имея в виду данные Бройли, указывал, что "не исключено присутствие нижневаланжинских отложений среди карбонатно-песчанистых толщ... в верховьях р. Коккозки, в бассейне Большого Каньона" и сетовал, что "стратиграфия этого района изучена недостаточно" (Лычагин, 1969, с. 160). Изложенные в настоящей статье сведения несколько восполняют эту "недостаточность".

В 1962 г. В.Ф. Пчелинцев карбонатную толщу на северном склоне г. Ай-Петри выделил в беденекырскую свиту на основании определенного им видового комплекса гастропод и брахиопод, а также аммонитов, описанных Н.К. Овечкиным (1956), и отнес ее к среднему титону. Е.А. Успенская (1969) обосновывала ее позднетитонский возраст по видам аммонитов Ptychophylloceras ptychoicum (Quenst.) и Thysanolytoceras liebigi

(Орр.). Эта точка зрения была поддержана В.В. Пермяковым и др. (1984), указавшими на присутствие в свите тех же аммонитов, а также Berriasella richteri (Opp.). Как показали исследования В.В. Друщица (1960), В.В. Аркадьева (1997), Б.Т. Янина и Е.Ю. Барабошкина (2000) и др., виды P. ptychoicum и T. liebigi широко распространены в берриасских отложениях региона. Например, они встречены в среднем берриасе типового разреза на р. Бельбек. Отложения беденекырской свиты на Айпетринской Яйле до настоящего времени оставались нерасчлененными, что было обусловлено их большой мощностью (500 м по Успенской, 1969; 200-500 м по Пермякову и др., 1984), плохой обнаженностью, развитием многочисленных тектонических нарушений и отсутствием детального описания разрезов с послойным отбором фаунистических остатков.

В настоящей статье изложены результаты комплексного изучения палеонтологического материала, послойно отобранного по четырем разрезам, что позволило отнести рассмотренные здесь отложения к нижнему берриасу. Первые сообщения об отнесении этих отложений к нижнему берриасу были приведены в статьях Н.И. Лысенко и Т.Н. Горбачик с соавт. (Лысенко, Алиев, 1987; Горбачик, Кузнецова, 1994; Горбачик, Мохамед, 1997), а также в монографии Кузьмичевой (2002).



**Рис. 2.** Схема корреляции разрезов на северном склоне Айпетринской Яйлы. Обозначения: 1–3 – известняки: 1 – пелитоморфные, 2 – детритовые и органогенно-обломочные, 3 – мергелистые; 4 – глинистые прослои; 5 – глинистые мергели; 6 – биогермы; 7 – сокращение мощности. Масштаб мощности разрезов: I и II – в 1 см 5 м, III и IV – в 1 см 10 м; М(м) – мощность в метрах. Сокращения названий родов двустворок: Ar. – Arcomytilus, N. – Neithea, Pl. – Plagiostoma, Pr. – Prohinnites, T. – Tortarctica; гастропод: Ph. – Phaneroptyxis; фораминифер: Br. – Bramkampella, Ps. – Pseudospirocyclina.

На рис. 2 приведены изученные разрезы с указанием названий наиболее характерных видов двустворок, гастропод и фораминифер.

## ОБОСНОВАНИЕ ВОЗРАСТА ОТЛОЖЕНИЙ

Важную роль для обоснования возраста рассматриваемых отложений играет корреляция описанных разрезов с типовыми разрезами, в которых были найдены виды-индексы аммонитов. Так, в аналогичной карбонатной толще на северном краю плато массива Караби-Яйлы, также отнесенной к беденекырской свите, в 1980-х гг. был найден аммонит Pseudosubplanites ponticus (Ret.) (Богданова и др., 1981), по которому был определен раннеберриасский возраст верхней части свиты. Вместе с аммонитом встречены двустворки, установленные в разрезах на Бахчисарайском шоссе: Prohinnites renevieri, Tortarctica weberi, Neithea sp. В Тонасском разрезе был найден раннеберриасский вид-индекс подзоны Pseudosubplanites grandis совместно с Arcomytilus sanctaecrucis. Таким образом, на основании корреляции рассматриваемых в статье отложений с вышеуказанными, можно сделать вывод об их раннеберриасском возрасте.

По разным группам ископаемых в изученных разрезах мы выделяем местные биостратоны – слои с фауной. Так, по двустворкам в нижнем берриасе обособляем слои с Arcomytilus sanctaeсгисіs, по гастроподам – слои с Phaneroptyxis broili (определение Н.И. Лысенко). Горбачик и др. (Горбачик, Мохамед, 1997; Горбачик, Янин, 1998) по фораминиферам обособляют слои с Pseudospiгосусlina maynci – видом, характерным для верхнего титона. К ним отнесена нижняя часть Кизилкаинского разреза (рис. 1, 2; разр. IV). К слоям с Bramkampella arabica отнесены отложения разрезов I–III, а также средней и верхней части разреза IV. Данный вид пока неизвестен в отложениях более древних, чем берриас (Горбачик, Кузнецова, 1994). Присутствие его в приведенных разрезах позволяет сопоставлять их с верхней частью отложений свиты эли в бассейне р. Черной (Федорова, 2000).

Изученные отложения мы рассматриваем в качестве аналогов нижней зоны Berriasella jacobi, хорошо представленной в ряде разрезов в Восточном Крыму. Присутствие в приведенных разрезах маркирующего горизонта (I: слой 3 и IV: слой 13) и переходной зоны (IV: слой 6, 30 м) между титоном и берриасом позволяет определить видимую мощность нижнеберриасских отложений, равную 200 м (в том числе 15 м из переходной зоны). Видимая мощность верхнетитонских отложений в разрезе IV равна 36 м. Более низкие горизонты беденекырской свиты обнажаются в средней и нижней частях восточного склона горы Кизил-Кая и в районе горы Беденекыр.

На основании приведенных данных следует расчленить беденекырскую свиту на две подсвиты: нижнебеденекырскую (верхний титон) и верхнебеденекырскую (нижний берриас).

### КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ ДВУСТВОРОК

Первое описание двустворок из обнажений вдоль Бахчисарайского шоссе выполнено Бройли (Broili, 1902). Из изображенных (Broili, 1902, табл. 1) раковин моллюсков трех видов: Mytilus sanctaecrucis (Pict. et Camp.), ? Ctenostreon ponti sp. n. и Protocardia sp. валидным оказался только один – первый. Второй включен нами в синонимику Prohinnites renevieri. Систематическое положение видов дано по Л.А. Невесской и др. (2013). Образцы описанных здесь видов хранятся в Монографическом отделе Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (колл. № 5596).

### СЕМЕЙСТВО MYTILIDAE RAFINESQUE, 1815 Род Arcomvtilus Agassiz. 1842

#### Arcomytilus sanctaecrucis (Pictet et Campiche, 1866)

Табл. І, фиг. 1-4 (см. вклейку)

Муtilus sanctaecrucis: Pictet, Campiche, 1864–1867, с. 490, табл. 132, фиг. 5–7; Broili, 1902, с. 606, табл. 1, фиг. 3.

Агсотуtilus sanctaecrucis: Аркадьев и др., 2005, с. 125, табл. 3, фиг. 1; Янин, 2012, с. 245, табл. 46, фиг. 11.

Лектотип — экз., изображенный в: [Pictet, Campiche, 1864—1867, табл. 132, фиг. 7а, b]; Швейцария, Сент-Круа; нижний мел, верхний валанжин; обозначен нами здесь на основании указания авторов вида, что изображенный в их работе на фиг. 7 экземпляр является "типом коротких и широких раковин" (с. 490).

О п и с а н и е. Раковина мелких размеров (Д = 10-27 мм), клиновидная, с заостренной терминальной макушкой. Брюшной край слабовогну-

тый, отделенный от боковой поверхности створок четким, нередко резким килем; брюшное поле узкое; боковое — равномерно выпуклое. Поверхность створок с многочисленными, резкими, округленными, радиальными, дихотомически ветвящимися ребрами. На ребрах у экземпляров хорошей сохранности различимы мелкие чешуйки; межреберные промежутки нитевидные.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	Ш	Ш/Д
ПИН 5596/6 (ЛС)	13	6	0.46
ПИН 5596/9 (ЛС)	14	6	0.40
ПИН 5596/8 (ПС)	24	15	0.62
ПИН 5596/7 (ПС)	27	14	0.51

С р а в н е н и е. От А. couloni (Marcou) из валанжина Швейцарии и А. pectinata (Sowerby) из кимериджа Англии отличается более мелкой и сильно суженной раковиной, более грубыми и менее многочисленными чешуйчатыми ребрами, отсутствием гладких радиальных струй. От А. morrisi (Sharpe) из портланда Франции – более крыловидной раковиной, терминальной макушкой (у А. morrisi вентральный край немного выступает за пределы кончика макушки), более острым килем, более вогнутым вентральным полем и более грубой ребристостью.

Распространение. Берриас Крыма, валанжин Швейцарии и Юго-Восточной Франции.

Материал. 6 экз.: Крым, р. Тонас, с. Красноселовка, подзона Pseudosubplanites grandis; северный склон Айпетринской Яйлы, аналоги зоны Berriasella jacobi.

## СЕМЕЙСТВО LIMIDAE RAFINESQUE, 1815 Род Plagiostoma J. Sowerby, 1814

#### Plagiostoma dubisiensis (Pictet et Campiche, 1868)

Табл. I, фиг. 5, 6

Lima dubisiensis: Pictet, Campiche, 1868–1871, с. 124, табл. 161, фиг. 2, 3.

Plagiostoma dubisiensis: Янин, 2012, с. 261, табл. 43, фиг. 15.

Лектотип — экз., изображенный в: [Pictet, Campiche,1868—1871, табл. 161, фиг. 2а-с]; Швейцария, Сент-Круа; нижний мел, валанжин (обозначен нами: Янин, 2012, с. 261).

О п и с а н и е. Раковина средних размеров (Д = 28–35 мм), резко неравносторонняя, сильно скошенная в передне-нижнем направлении, с острой макушкой, придвинутой к заднему краю. Передний край длинный, с четко выраженной депрессией, отделенной килевидным перегибом от боковой поверхности створки; нижний — корот-кий, округленный, с передним и длинным выпуклым задним краями образует плавные переходы. Поверхность створок с многочисленными низки-

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2020

ми радиальными ребрами, ребрышками и струйками; наиболее грубые и правильные ребра находятся на задней стороне раковины. Края изнутри гладкие.

Размеры в мм и отношения:

экз. №	Д	В	В/Д
ЦНИГР Музей 120/13220,	35	30	0.85
левая створка			

С р а в н е н и е. От наиболее близкого вида P. carteroniana (d'Orbigny, 1843—1847) из готерива Франции отличается очертанием заднего и нижнего краев раковины (у изученного вида эти края выпуклые, постепенно переходят друг в друга, образуя плавную кривую, а у P. carteroniana задний край прямой и образует с нижним заметный перегиб), наличием более грубых ребер на задней стороне створок, присутствием радиальных скульптурных элементов разного строения (ребер, ребрышек и струек) на всей поверхности створок.

Распространение. Берриас Крыма и Северного Кавказа, валанжин Швейцарии.

Материал. 95 экз.: Крым: берриас нижний (рр. Черная, Бештерек, Зуя, Сарысу; сев. склон Айпетринской Яйлы, аналоги зоны Berriasella jacobi); средний (р. Бельбек, пос. Куйбышево, Кабаний лог, подзона Dalmasiceras tauricum) и верхний (р. Бурульча).

## СЕМЕЙСТВО NEITHEIDAE SOBETSKI, 1960 Род Neithea Drouet, 1924

Neithea valangiensis (Pictet et Campiche, 1870)

Табл. І, фиг. 7

Janira valangiensis: Pictet, Campiche, 1868–1871, с. 242, табл. 181, фиг. 1–3.

Neithea valangiensis: Муромцева, 1960, с. 190, табл. 11, фиг. 1–3; Богданова, 1993, с. 111, табл. 1, фиг. 3–5; Янин, 2012, с. 265, табл. 44, фиг. 1, 2.

Neithea (Neitheopsis) valangiensis: Богданова, Янин, 1995, с. 50, табл. 5, фиг. 5–12.

Лектотип — экз., изображенный в: [Pictet, Campiche, 1868—1871, табл. 181, фиг. 3а-с, раковина]; Швейцария, Сент-Круа; нижний мел, верхний валанжин (обозначен в: Dhondt, 1973, с. 70).

О п и с а н и е. Раковина мелких размеров ( $\mathcal{A} = 13-14$  мм), субтреугольных очертаний, слабо неравносторонняя (скошенная в задне-нижнем направлении); неравностворчатая: правая створка выпуклая, левая плоская. Поверхность правых створок покрыта гладкими радиальными ребрами: шестью главными высокими, с округленным гребнем; пятью-шестью дополнительными, похожими на главные, но более низкими, с каждой стороны которых протягивается по одному очень тонкому ребрышку. Края створок сильно зазуб-

рены окончаниями главных и добавочных ребер, задне-нижний край часто угловатый.

Размеры в мм и отношения:

экз. №	Д	В	В/Д	Т	Т/Д
ПИН 5596/107,	13	14	1.0	6	0.5
правая створка					

С р а в н е н и е. Отличается от N. neocomiensis (d'Orbigny, 1843—1847) из неокома Франции наличием добавочных ребер в промежутках между главными ребрами на правой створке; большей степенью неравности ушек; более узкой правой створкой и слабой скошенностью раковины. От N. atava (Roemer, 1839) из неокома Германии наличием в межреберных промежутках на правой створке только трех добавочных ребер вместо пяти—семи и меньшими размерами раковины.

Распространение. Берриас Крыма и Северного Кавказа, готерив Копетдага, верхний валанжин Швейцарии и Юго-Восточной Франции.

Материал. 60 экз.: Крым: берриас нижний (р. Черная, Кучкинский ручей; сев. склон Айпетринской Яйлы, Бахчисарайское шоссе; р. Сарысу, с. Новокленово; аналоги зоны Berriasella jacobi) и средний (р. Бельбек, пос. Куйбышево, Кабаний лог; села Голубинка и Солнечноселье; Бештерек с. Соловьевка; подзона Dalmasiceras tauricum).

## СЕМЕЙСТВО РЕСТІЛІДАЕ RAFINESQUE, 1815 Род Prohinnites Gillet, 1922

#### Prohinnites renevieri (Coquand, 1869)

Табл. І, фиг. 8

Ostrea renevieri: Coquand, 1869, с. 191, табл. 63, фиг. 10–12. Hinnites renevieri: Pictet, Campiche, 1868–1871, с. 227, табл. 176, фиг. 1–4.

Сtenostreon ponti: Broili, 1902, с. 606, табл. 1, фиг. 9, 9a (non 9b).

Ргоһіппіtes renevieri: Муромцева, 1960, с. 189, табл. 10, фиг. 1, 2; Богданова и др., 1997, с. 73, табл. 21, фиг. 1, табл. 22, фиг. 3; Янин, 2012, с. 264, табл. 44, фиг. 12.

Голотип — экз., изображенный в: (Coquand, 1869, табл. 63, фиг. 10—12); Швейцария, кантон Во; нижний мел, валанжин; обозначен нами по монотипии (Янин, 2012, с. 264).

Описание. Раковина крупных размеров (Д до 56 мм), субокруглых очертаний, с почти центральной макушкой; ушки четко выраженные, короткие; связочная площадка широкая, резилифер срединный, в виде глубокой треугольной ямки; края створки плавно округленные. Поверхность раковины с 25 грубыми, дихотомирующими гладкими радиальными складками с округленным, часто чешуйчатым гребнем. Концы складок, выходя на края створок, грубо зазубривают их; зазубренность в виде четких волн также развита и с внутренней стороны створок. Межреберные промежутки гладкие, вогнутые, разной ширины. Площадка прикрепления широкая, изменчивых очертаний; занимает 2/3 от высоты нижней створки.

Размеры в мм и отношения:

экз. №	Д	В	В/Д	Т	T/Д
ПИН 5596/89, раковина	53	57	1.0	30	0.5

С р а в н е н и е. По форме раковины и скульптуре сходен с близкими видами: Р. leymeri (Deshayes in Leymeri, 1842) (Pictet, Campiche, 1868—1871) из готерива Швейцарии и Франции и Р. favrinus (Pict. et Camp.) из ургона Швейцарии; отличается от них сильным сужением раковины в макушечной области, большей скошенностью раковины в задненижнем направлении, более сильной бифуркацией и интеркаляцией ребер, веерообразным расположением ребер у переднего и заднего краев створок, резкой зазубренностью вентрального края створок и более узкими межреберными промежутками.

Распространение. Берриас и валанжин Крыма, берриас Мангышлака, валанжин Испании и Швейцарии, валанжин–готерив Северного Кавказа и Франции.

Материал. 60 экз., Крым: нижний берриас (рр. Черная, Зуя, Сарысу; сев. край плато Караби-Яйлы — подзона Pseudosubplanites grandis; сев. склон Айпетринской Яйлы — аналоги зоны Berriasella jacobi); нижний валанжин (р. Бельбек).

СЕМЕЙСТВО PROTOCARDIIDAE LAMARCK, 1809 ПОДСЕМЕЙСТВО PROTOCARDIINAE LAMARCK, 1809

#### Род Protocardia Beyrich, 1845

Protocardia broilii Yanin, sp. nov.

Табл. І, фиг. 9-11

Название вида – в память палеонтолога Ф. Бройли (F. Broili).

Голотип – ПИН, № 5596/191, правая створка (табл. І, фиг. 9а, б); Юго-Западный Крым, сев. склон Айпетринской Яйлы, шоссе Бахчисарай–Ялта; нижний мел, нижний берриас, аналоги зоны Berriasella jacobi.

Описание. Раковина мелких размеров (Д до 26 мм), равностворчатая, с умеренно выпуклыми створками, слабо неравносторонняя. Края створок широко округленные; макушка центральная, слабо выступающая, спереди прикрыта предумбональным отворотом замочного края створок. Связка наружная, на коротком щитке с нимфами; киль отсутствует. Задняя сторона створок с 13–16 тонкими радиальными ребрышками; края створок изнутри гладкие.

Замочная площадка узкая. Замок в правой створке (табл. I, фиг. 96, 106, 116): передний кардинальный зуб (d3a) маленький, бугорковидный, в основании предумбонального отворота; задний кардинальный (d3b) — немного крупнее переднего зуба, также бугорчатый и расположен ниже него; передний (dAI) и задний (dPI) боковые зубы сильные, гребневидные, удаленные от кардинальных зубов; в левой створке (по присутствию зубных ямок на противоположных створках) имеются d2, d4b, dAII, dPII.

Размеры в мм и отношения:

экз. №	Д	В	В/Д	Т	Т/Д
ПИН 5596/195 (ПС)	17	16.5	0.91	7	0.41
голотип ПИН 5596/191 (ПС)	22	20	0.90	10	0.45
ПИН 5596/193 (ПС)	26	23	0.88	9	0.34

С р а в н е н и е. От близкого по форме и скульптуре Р. peregrina (d'Orbigny, 1843—1847) из неокома Франции отличается более овальными очертаниями створок, более крупным предумбональным отворотом, присутствием передних латеральных зубов на обеих створках, отсутствием концентрической струйчатости на боковом поле.

Материал: 9 экз. из типового местонахождения.

#### выводы

1. Впервые определено семь видов двустворчатых моллюсков из верхней части беденекырской свиты на северном склоне Айпетринской Яйлы. Из них описано пять видов: A. sanctaecrucis, P. dubisiensis, P. renevieri, N. valangiensis, Protocardia broilii sp. nov. В Крыму все они встречаются в берриасских отложениях.

2. По разным группам организмов в изученных отложениях впервые в данном районе намечены местные биостратоны – слои с фауной: Arcomytilus sanctaecrucis (двустворки), Phaneroptyxis broili (гастроподы), Bramkampella arabica (форамини-феры).

3. Корреляция с более восточным, Тонасским, разрезом, содержащим, наряду с A. sanctaecrucis, виды-индексы аммонитов Berriasella jacobi и Pseudosubplanites grandis, дала возможность отнести изученные отложения к аналогам зоны В. jacobi – первой зоне раннего берриаса.

4. Находка на восточном склоне горы Кизил-Кая позднетитонских фораминифер Pseudospirocyclina maynci позволила определить видимую мощность нижнего берриаса, равную 200 м.

5. Намечена переходная 30-метровая зона между верхним титоном и нижним берриасом в карбонатной толще. Подобная зона уже давно выявлена в Феодосийском типовом разрезе во флишоидных отложениях.

6. Предложено ранее нерасчлененную беденекырскую свиту разделить на две подсвиты: нижнебеденекырскую (верхний титон) и верхнебеденекырскую (нижний берриас).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аркадьев В.В. Стратиграфический очерк // Атлас меловой фауны Юго-Западного Крыма. СПб.: СПГГИ, 1997. С. 6–17.

Аркадьев В.В., Богданова Т.Н., Лобачева С.В. Новые данные по биостратиграфии берриасских отложений бассейна р. Тонас (Горный Крым) // Меловая система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. СПб.: НИИЗК СПбГУ, 2005. С. 111–135.

*Богданова Т.Н.* Нижнемеловые двустворки рода Neithea Средней Азии // Филогенетические аспекты палеонтологии. СПб.: Наука, 1993. С. 108–130 (Тр. 35 сесс. ВПО, янв. 1989).

Богданова Т.Н., Атабекян А.А., Якушина А.А., Ермолаев В.В. Двустворчатые моллюски // Атлас меловой фауны Юго-Западного Крыма / Ред. Аркадьев В.В., Богданова Т.Н. СПб.: Пангея, 1997. С. 56–101.

Богданова Т.Н., Лобачева С.В., Прозоровский В.А., Фаворская Т.А. О расчленении берриасского яруса Горного Крыма // Вестн. Ленингр. ун-та. Геол.-геогр. 1981. Вып. 1. № 6. С. 5–14.

*Богданова Т.Н., Янин Б.Т.* Раннемеловые нейтеи (Bivalvia) Крыма // Палеонтол. журн. 1995. № 1. С. 49–54.

Горбачик Т.Н., Кузнецова К.И. Сравнение титонских фораминифер Крыма и Сирии // Стратигр. Геол. корреляция. 1994. Т. 2. № 2. С. 51–63.

Горбачик Т.Н., Мохамед Г.К. Новые виды литуолид (фораминиферы) из титонских и берриасских отложений Крыма // Палеонтол. журн. 1997. № 4. С. 3–9.

Горбачик Т.Н., Янин Б.Т. Микропалеонтологическая характеристика верхнетитонских и берриасских отложений северного склона Чатырдага (Крым) // Вестн. МГУ. Сер. 4. Геол. 1998. № 1. С. 29–34.

Друщиц В.В. Аммониты // Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М.: Гостоптехиздат, 1960. С. 249–308.

Каракаш Н.И. Нижнемеловые отложения Крыма и их фауна // Тр. СПб. об-ва естествоиспыт., отд. геол. и минерал. 1907. Т. 32. Вып. 5. 483 с.

*Кузьмичева Е.И.* Морфология скелета, система и эволюция склерактиний. М.: Наука, 2002. 212 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 236).

Лысенко Н.И., Алиев Г.А. Ревизия рода Diozoptyxis и новое семейство гастропод // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 116–120.

*Лычагин Г.А.* Меловая система. Нижний отдел // Геология СССР. Т. VIII. Крым. Ч. 1. Геол. описание. М.: Недра, 1969. С. 155–179.

*Моисеев А.С., Вебер Г.Ф., Пчелинцев В.Ф.* Путеводитель эскурсий XVII Междунар. геол. конгр. Крымская АССР. Южная экскурсия. 1937. МГК. 17 сесс. 1937. С. 23–37.

*Муратов М.В.* Тектоника и история развития Альпийской геосиклинальной области юга европейской части

СССР и сопредельных стран. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 510 с. (Тектоника СССР. Т. 2).

*Муромцева Т.Л.* Двустворчатые моллюски // Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М.: Гостоптехиздат, 1960. С. 172–204, 219–223.

*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.

*Овечкин Н.К.* Стратиграфия и фауна аммонитов верхнеюрских отложений Юго-Западного Крыма // Вестн. ЛГУ. Сер. геол.-геогр. 1956. Вып. 1. № 6. С. 12–29.

Пермяков В.В., Борисенко Л.С., Ванина М.В. и др. Юрская система // Геология шельфа УССР. Стратиграфия (шельф и побережье Черного моря). Киев: Наук. думка, 1984. С. 42–58.

*Пчелинцев В.Ф.* Образование Крымских гор // Тр. Геол. музея им. А.П. Карпинского. 1962. Вып. 14. № 1. С. 1–87.

Успенская Е.А. Юрская система. Верхний отдел // Геология СССР. Т. VIII. Крым. Ч. 1. Геол. описание. М.: Недра, 1969. С. 114–155.

Федорова А.А. Стратиграфическое значение фораминифер из пограничных отложений юры и мела Байдарской долины (Юго-Западный Крым) // Стратиграфия и фациальные методы изучения фанерозоя. СПб., 2000. С. 27–37 (Учен. зап. каф. истор. геол. СПбГУ. Вып. 1).

*Юдин В.В.* Геологическое строение Крыма на основе актуалистической геодинамики. Симферополь: Крымская АН, 2001. 47 с.

Янин Б.Т. Двустворчатые моллюски // Берриас Горного Крыма / Ред. Аркадьев В.В., Богданова Т.Н. СПб.: Лема, 2012. С. 231–281.

Янин Б.Т., Барабошкин Е.Ю. Разрез берриасских отложений в бассейне реки Бельбек (Юго-Западный Крым) // Стратигр. Геол. корреляция. 2000. Т. 8. № 2. С. 66–77.

*Broili F.* Fauna der Orbitoliten führenden Schichten der untersten Kreide in der Krim // Abh. Bayer. Akad. Wiss. Cl. II. 1902. Bd 21. Abt. 3. S. 603–610.

*Coquand H.* Monographie du genre Ostrea. Terrains Crétacé. P., 1869. 215 p.

*Dhondt A.* Systematic revision of the subfamily Neitheinae (Pectinidae, Bivalvia, Mollusca) of the European Cretaceus // Mém. Inst. Sci. Natur. Belg. 1973. № 176. 101 p.

Guide des excursion du VII Congrès Géologique International. St. Pétersbourg: Impr. M. Stassuléwitsch, 1897. 670 p.

*Pictet F.J., Campiche G.* Description des fossiles du terrain Crétacé des environs de Sainte-Croix // Matér. Paléontol. Suisse. Genevè. 1864–1867. Sér. 4. Pt. 3. 558 p.

*Pictet F.J., Campiche G.* Description des fossiles du terrain Crétacé des environs de Sainte-Croix // Matér. Paléontol. Suisse. Genevè. 1868–1871. Sér. 5. Pt. 4. 352 p.

### янин

## Объяснение к таблице I

Фиг. 1–4. Arcomytilus sanctaecrucis (Pict. et Camp.); внешний вид, сбоку: 1 – экз. ПИН, № 5596/6, левая створка, ×2 (разрез III, слой 2); 2 – экз. ПИН, № 5596/9, правая створка, ×1.5 (разрез III, сл. 3); 3 – экз. ПИН, № 5596/8, правая створка, ×1 (разрез III, сл. 2); 4 – экз. ПИН, № 5596/7, правая створка, ×4 (разрез III, сл. 2).

Фиг. 5, 6. Plagiostoma dubisiensis (Pict. et Camp.): 5 – экз. ПИН, № 5596/131, левая створка, сбоку, ×1 (разрез III, сл. 2); 6 – экз. ПИН, № 5596/134, ×1, выветрелая поверхность плитки плотного глинистого известняка с ядрами разрозненных створок, ориентированных выпуклостью вверх) (разрез III, сл. 2).

Фиг. 7. Neithea valangiensis (Pict. et Camp.), экз. ПИН, № 5596/1, правая створка, ×4 (разрез III, сл. 3).

Фиг. 8. Prohinnites renevieri (Сод.), экз. ПИН, № 5596/89, раковина, ×1: 8а – со стороны верхней створки, 8б – со стороны нижней створки, прикрепленной к гальке в ее макушечной области (разрез III, сл. 3).

Фиг. 9–11. Protocardia broilii sp. nov.: 9 – голотип ПИН, № 5596/191, правая створка, ×1.5: 9а – сбоку, 9б – с внутренней стороны (разрез І, сл. 1); 10 – экз. ПИН, № 5596/193, правая створка, ×1.5: 10а – сбоку, 10б – с внутренней стороны (разрез І, сл. 1); 11 – экз. ПИН, № 5596/195, правая створка: 11а – сбоку, ×1.5, 11б – макушечная область, с внутренней стороны, ×3 (обнажение № 1, сл. 1).

Фиг. 1–10: северный склон Айпетринской Яйлы, Бахчисарайское шоссе (разрезы I, III); фиг. 11: верховье оврага Кизил-Дере, кромка леса, обнажение № 1 в 3 км к юго-востоку от вершины горы Кизил-Кая; все образцы найдены в прослоях алевролитов на разных уровнях карбонатной толщи нижнего берриаса (зона Jacobi, аналоги подзоны Jacobi); сборы автора, 1987 г.

## Bivalvia from the Deposits of the Lower Berriasian in Northern Slope of the Aipetrinsky Yaila (South-Western Crimea)

## B. T. Yanin

Five species of the bivalves (*Arcomytilus sanctaecrucis, Neithea valangiensis, Plagiostoma dubisiensis, Prohinnites renevieri, Protocardia broilii* sp. nov.) from the new locality in the South-West Crimea are described. These species, and also the gastropods *Phaneroptyxis broili* and the foraminifers *Bramkampella arabica* allowed to determine the age of researched deposits as the Early Berriasian. In one section the transitional zone between the Upper Titonian and the Lower Berriasian is outlined.

Keywords: Bivalves, Lower Berriasian, stratigraphy, South-West Crimea

УДК 564.32;562/569;551.735;551/736

## НОВЫЙ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИЙ РОД ГАСТРОПОД ALANSTUKELLA GEN. NOV. (TROCHONEMATIDAE)

© 2020 г. А.В. Мазаев\*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия \*e-mail: mazaev.av@mail.ru Поступила в редакцию 13.05.2019 г. После доработки 08.07.2019 г. Принята к публикации 26.07.2019 г.

Описан новый род гастропод – Alanstukella gen. nov., семейство Trochonematidae. Типовой вид, A. rossica (Stuckenberg, 1905), входит в немногочисленную группу самых крупных позднепалеозойских представителей класса Gastropoda. Показано, что А. rossica обладает педоморфными чертами. Несмотря на чрезвычайную редкость находок, вид имеет широкое географическое и стратиграфическое распространение: Восточно-Европейский кратон, Южное Предуралье и Ферганская долина; верхний пенсильваний–нижняя пермь (от базальной части касимовского яруса до базальной части сакмарского яруса).

Ключевые слова: Gastropoda, Trochonematidae, Alanstukella, морфология, систематика, палеозой, пенсильваний, пермь

DOI: 10.31857/S0031031X20040108

### введение

Изучение описанного здесь материала было инициировано находками отпечатков очень крупных трохиформных раковин в рифогенных известняках Шахтау. Систематическое определение этих экземпляров из-за плохой сохранности вызывало затруднения, поэтому их описание не вошло в монографию, посвященную гастроподам Шахтау (Mazaev, 2019). После изучения подобных отпечатков из карбонатов верхнего пенсильвания и нижней перми Восточно-Европейского кратона в коллекциях ПИН РАН было установлено, что весь этот ископаемый материал принадлежит одному виду, который был описан А.А. Штукенбергом как Mourlonia rossica Stuckenberg, 1905. Кроме того, к этому виду относится экземпляр из нижнепермских отложений южного обрамления Ферганской долины (ассель, хр. Карачатыр), который был описан И.А. Поповой (1972) как новый подвид Amaurotoma komishani karaschatyrica.

Вид М. rossica был установлен Штукенбергом (1905) по единственному отпечатку из верхнего пенсильвания Самарской Луки. К сожалению, оригиналы гастропод к этой работе Штукенберга, которые хранились в Казанском ун-те, утрачены. Судя по карандашному изображению слепка, оригинал был представлен отпечатком фрагмента завитка. Из-за неполноты оригинала подшовная площадка на последнем обороте выглядит сильно наклоненной, а детали строения начальных оборотов, базальной части раковины и устья неизвестны (Штукенберг, 1905, табл. 12, фиг. 19). С другой стороны, идентификация этого вида упрощается, благодаря специфическому облику раковины и характерной скульптуре, состоящей из многочисленных спиральных ребрышек и крупных бугорков, маркирующих периферию подшовной площадки.

Изученные экземпляры в основном представлены неполными отпечатками. Исключение составляет только один из них, который является самым мелким. Благодаря хорошей сохранности, на нем можно наблюдать морфологические изменения первых оборотов. Таким образом, диагностика этого вида складывается как пазл из сопоставления признаков, наблюдаемых на разрозненных отпечатках, которые успешно дополняют друг друга.

Автор благодарит Т.Б. Леонову (ПИН РАН) за прочтение рукописи и полученные им ценные замечания, а также А.А. Школина за продуктивное сотрудничество во время полевых работ в 1990-х гг. и переданный им ископаемый материал.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Причины, по которым Попова не привела сравнений описанного ею экземпляра с видом, установленным Штукенбергом, неизвестны (Попова, 1972, с. 91). Однако ее родовое определение,



Рис. 1. Местонахождения Alanstukella rossica (Stuckenberg, 1905).

с учетом сохранности изученного экземпляра, представляется весьма правдоподобным. Сходство признаков М. rossica с некоторыми диагностическими признаками рода Amaurotoma вполне очевидно. При более детальном изучении описанного здесь материала оказалось, что особенности строения линий роста и скульптурных элементов М. rossica не укладываются в диагноз рода Amaurotoma, поэтому для его размещения предлагается новый род — Alanstukella gen. nov.

У всех видов Атаиготота линии роста на подшовной площадке и боковой поверхности взрослых оборотов в той или иной мере синусообразно изогнуты, в то время как у Alanstukella rossica (Stuckenberg, 1905) линии роста почти прямые и лежат на разных частях оборота почти в одной плоскости. Такое строение линий роста характерно для ювенильных стадий развития телеоконха Amaurotoma, поэтому сохранение этого признака у A. rossica на дефинитивных стадиях может свидетельствовать о педоморфном происхождении этого вида.

Несмотря на относительно обширное географическое распространение (рис. 1), А. rossica – очень редко встречающийся вид. Во всех коллекциях, собранных автором, а также в коллекциях, собранных в Самарской Луке (Штукенберг, 1905) и в Южной Фергане (Лихарев, 1967, 1968; Попова, 1972), этот вид представлен единичными экземплярами. При этом коллекции из местонахождений Южной Ферганы и Восточно-Европейского кратона собирались в течение десятилетий. Редкость этого вида особенно подчеркивается его крупными размерами (трудно не заметить во время сбора материала).

Интересно, что Штукенберг в описании экземпляра, который имел "4 см в длину", указал на его относительно крупные размеры. Это еще раз подчеркивает тот факт, что гастроподы, в целом, животные маленькие. Раковины позднепалеозойских гастропод, размер которых превышает 3.5 см, обычно попадают в размерный класс "крупные". Поэтому находки экземпляров, достигающих 15 см. воспринимаются как нечто необычное (Kues, Duchene, 1990). Что же касается А. rossica, то он входит в число самых крупных видов позднепалеозойских гастропод. Диаметр самого крупного отпечатка, который был обнаружен в позднеассельских-раннесакмарских известняках Шахтау, составлял около 25 см. В настоящий момент единственный вид, которому А. rossica уступает в размерах, — это Murchisonia yabei Hayasaka, 1943 из поздней перми Японии (кэпитен), достигающий в длину 40 см (Hayasaka 1943; Hayasaka, Hayasaka, 1953). Родовое определение этого вида требует ревизии. Одновременно из этого местонахождения были описаны другие крупные гастроподы и бивальвии, в том числе — Pleurotomaria yokoyamai Hayasaka. Последний достигает в размерах 18×16 см (Hayasaka, 1943). Относительно недавно Р. уокоуаmai был предложен в качестве типового вида для рода Nipponomaria Asato et Kase, 2016.

Из-за сходства формы раковины, сечения оборотов и скульптуры Nipponomaria yokoyamai (Hayasaka, 1943) и Alanstukella rossica являются видами-двойниками. Однако их разделяет одно важное морфологическое отличие — Nipponomaria обладает узкой и глубокой селенизоной (Asato, Kase, 2016).

## МАТЕРИАЛ

Описанный вид представлен в колл. ПИН РАН 11 экземплярами. Наиболее важный материал происходит из Добрятинского карьера. Номера местонахождений в разрезах карьеров Добрятино, Георгиевское (Владимирская обл.) и Губино (Московская обл.) были опубликованы ранее (Магаеv, 2011, рис. 7). К сожалению, на этапе редактирования в издательстве номера местонахождений были изменены и вышли в печать с ошибками. Поэтому в настоящей работе повторно приведены все три разреза с оригинальными номерами местонахождений (рис. 2).

Самый крупный экземпляр описанного здесь вида наблюдался нами в рифогенных известняках Шахтау (местонахождение № 5538/1, экспедиция 2015 г.). Он был представлен отпечатком завитка в огромном блоке известняка, длиной более 10 м. К сожалению, этот блок был уничтожен карьерной техникой уже через день после того, как был обнаружен. Два подобных экземпляра, но меньших размеров, были найдены только через год во время третьей экспедиции. Оба экземпляра были обнаружены А.С. Бяковым (Северо-Восточный комплексный н.-и. ин-т ДВО РАН, Магадан). Один из них представлен ядром, второй — внешним отпечатком начальных оборотов с деталями скульптуры (экз. №№ 5538/11-44, 5538/11-45). Третий, самый крупный из имеющихся экземпляров, был обнаружен автором во время пятой экспедиции, осенью 2017 г. Его максимальный диаметр достигает 18 см (рис. 3). Известняки всех трех местонахождений приурочены к пограничным отложениям ассельского и сакмарского ярусов. Эти находки определяют самую верхнюю границу распространения вида.



**Рис.** 2. Стратиграфическое положение местонахождений моллюсков в разрезах Георгиевского, Добрятинского карьеров и карьера около дер. Губино.

Самый древний экземпляр этого вида был обнаружен А.А. Школиным в отвалах разработок Тимирязевского радиуса Московского метропо-



Рис. 3. Alanstukella rossica (Stuckenberg, 1905), экз. ПИН, № 5538/15-1, полный отпечаток и ядро, покрытые корками кристаллов кальцита и озокеритом; республика Башкортостан, Шахтау; нижняя пермь, пограничные отложения ассельского и сакмарского яруса.

литена в 1988 г. Стратиграфический интервал, из которого происходит этот экземпляр, датируется суворовской свитой кревякинского подъяруса касимовского яруса. Экземпляр довольно крупных размеров. Внутреннее ядро несет отпечатки элементов скульптуры внешней поверхности раковины (рис. 4, *ж*). Такая специфическая сохранность объясняется растворением раковины, почти синхронным с процессом компакции осадка, и характерна для всех глинистых известняков Московского бассейна. Экземпляр деформирован, но обладает всеми признаками, необходимыми для определения его видовой принадлежности.

Детали строения скульптуры, а также особенности онтогенетических изменений наблюдаются на экземплярах, собранных автором в 1991 г. в карьере Добрятино. Два крупных экземпляра представлены отпечатками завитков и происходят из базальной части гжельского яруса (добрятинский подъярус, местонахождение № 4471/17). На отпечатках хорошо сохранились элементы скульптуры, однако начальные обороты сильно потерты, устье отсутствует (рис. 4,  $e-\partial$ ). Самые маленькие экземпляры представлены двумя более полными отпечатками. Оба экземпляра происходят из терминальной части касимовского яруса (дорогомиловский горизонт, местонахождение № 4471/16). В настоящее время это единственные экземпляры, на которых можно наблюдать строение плохо сохранившихся протоконхов и хорошо сохранившихся начальных оборотов (рис. 5, a-e).

Морфология начальных и взрослых оборотов этого вида значительно изменяется в онтогенезе. Поэтому важным дополнением оказался отпечаток завитка средних размеров из Щелковского карьера Московской обл. (гжельский ярус, рис. 5, *г*).

Еще один экземпляр представлен крупным ядром (рис. 4, *e*), которое было найдено К. Лебедевым (Геологическая школа Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова) в карьере Русавкино Московской обл., местонахождение № 4471/3. Форма и размерный класс этого ядра идентичны ядру из Шахтау (экз. № 5538/11-44).

Одиннадцатый из изученных экземпляров был обнаружен автором в ассельских доломитизированных известняках Сокского карьера (Самарская лука) в 2013 г. Экземпляр (№ 4919/36-1) представлен отпечатком фрагмента крупной раковины с хорошо сохранившейся скульптурой.

Материал хранится в Палеонтологическом музее им. Орлова, Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. №№ 4471, 4919 и 5538.

### СЕМЕЙСТВО TROCHONEMATIDAE ZITTEL, 1895

### Род Alanstukella Mazaev, gen. nov.

Название рода образовано из первых букв имени, отчества и фамилии Александра Ан-



Рис. 4. Alanstukella rossica (Stuckenberg, 1905), ×1: a–e– экз. ПИН, № 4471/17-38: a,  $\delta$ – ядро, внутренний слепок начала оборота: a – вид сбоку,  $\delta$  – вид с устья; a, e – латексный слепок: e – вид сбоку, e – вид снизу;  $\partial$  – экз. ПИН, № 4471/17-39, вид сбоку; Владимирская обл., Добрятинский карьер, гжельский ярус, добрятинский подъярус; e – экз. ПИН, № 4471/3-57, ядро; Московская обл., карьер Русавкино; гжельский ярус, добрятинский подъярус; w – экз. ПИН, № 4471/20-120, ядро с отпечатком элементов скульптуры наружной поверхности; Москва, отвалы метро Тимирязевской линии; касимовский ярус, кревякинский подъярус.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2020



Рис. 5. Alanstukella rossica (Stuckenberg, 1905): a-a - экз. ПИН, № 4471/16-42, латексный слепок: a, b - вид c ycтья и вид снизу, ×5; <math>a - плохо сохранившийся протоконх и начальные обороты, ×10; Владимирская обл., Добрятинский карьер; касимовский ярус, дорогомиловский подъярус; <math>e - экз. ПИН, № 4471/4-36, латексный слепок; Московская обл., Щелковский карьер; гжельский ярус, добрятинский подъярус, ×2.5.

тоновича Штукенберга – одного из основоположников Русской геологии.

Типовой вид – Mourlonia rossica Stuckenberg, 1905; Россия, Самарская Лука; беллерофоновый горизонт; верхний карбон, гжельский ярус.

Д и а г н о з. Протоконх почти планиспиральный. Первые обороты телеоконха округлые в сечении. Боковая поверхность взрослых оборотов сверху и снизу ограничена отчетливыми килями. Подшовная площадка широкая. Умбиликальная и базальная поверхности разделены отчетливым килеватым перегибом. Поверхность раковины орнаментирована многочисленными спиральными шнуровидными ребрышками; первые взрослые обороты несут очень тонкие коллабральные ребрышки, форма которых совпадает с формой линий роста. Верхний киль на взрослых оборотах может маркироваться рядом крупных бугорков. Линии роста на подшовной площадке, боковой и базальной поверхностях почти прямые, лежат в одной плоскости, отчетливо наклонены прозоклинно. Устье голостомное, на внутренней поверхности раковины под дистальной частью верхнего киля имеется отчетливый, хорошо развитый канал.

Видовой состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От Amaurotoma Knight, 1942 отличается прямыми линиями роста на подшовной площадке и боковой поверхности, развитием тонких коллабральных ребер на начальных оборотах, а также четким разделением базальной и умбиликальной поверхности отчетливым перегибом.

#### Alanstukella rossica (Stuckenberg, 1905)

Mourlonia rossica: Штукенберг, 1905, с. 96, табл. 12, фиг. 19.

Атаитоtoma komishani karaschatyrica: Попова, 1972, с. 91, табл. 41, фиг. 4 [non Amaurotoma komishani Licharew, 1967].

Голотип утрачен.

О п и с а н и е (рис. 3–5). Очень крупная турбиниформная раковина. Протоконх крупный, около 0.5 мм, почти планиспиральный. Три начальных оборота округлые в сечении, на третьем обороте боковая поверхность уплощенная. Поверхность оборотов покрыта примерно девятью тонкими шнуровидными спиральными ребрышками, межреберные промежутки уплощенные, в 1.5–2 раза шире толщины ребер. Швы глубокие канальчатые. На третьем обороте наблюдаются четкие линии роста: почти прямые или очень слабо прозоциртные, наклонены прозоклинно под углом к оси около 27°.

На четвертом обороте формируется широкая подшовная площадка, отделенная от боковой поверхности резким килем. Шов тонкий и четкий, мелкий. Поверхность подшовной площадки слабовогнута, около шва выпуклая, орнаментирована пятью или шестью шнуровидными спиральными ребрами. Их толщина примерно такая же, как и на предыдущем обороте; ширина межреберных промежутков заметно увеличивается, некоторые межреберные промежутки могут нести очень тонкое дополнительное ребро второго порядка. Появляются четкие шнуровидные коллабральные ребра. Их толщина меньше спиральных. Форма ребер совпадает с формой линий роста: прямые, прозоклинные, примыкают к шву под углом около 60°, непосредственно около шва резко изогнуты. Боковая поверхность оборота прямая или слабовогнутая, наклонена к оси раковины примерно под углом 17°, орнаментирована примерно так же, как и подшовная площадка, число спиральных ребер от восьми до девяти. Ширина межреберных промежутков постепенно увеличивается книзу. Коллабральные ребра на боковой поверхности прямые, наклонены под углом около 30°. Базальная поверхность в профиле почти прямая, отчетливо наклонена, отделена от боковой и умбиликальной поверхности резкими килями, орнаментирована семью или восемью массивными шнуровидными ребрами. Межреберные промежутки резко вогнутые, их ширина примерно сопоставима с толщиной ребер, немного уменьшается ближе к умбиликальной области. Умбиликальная область слабовыпуклая, орнаментирована шестью или семью шнуровидными спиральными ребрами, ближе к пупку их толщина заметно уменьшается. Межреберные промежутки широкие, уплощенные, ближе к пупку становятся узкими. Коллабральные ребра на базальной и умбиликальной поверхности отчетливые, но тоньше, чем на подшовной площадке и боковой поверхности оборота.

На последующих оборотах число основных спиральных ребер почти не меняется, ширина межреберных промежутков заметно увеличивается. Дополнительные ребра второго и третьего порядка появляются в различных вариациях на подшовной площадке, а также на боковой и базальной поверхности, однако исчезают на геронтической стадии. Толщина коллабральных ребер постепенно уменьшается до тонких, волосовидных. Начиная с пятого оборота, на их месте формируются очень резкие, почти канальчатые линии роста. Примерно с шестого или седьмого оборота на верхнем киле начинают формироваться крупные бугорки, незначительно вытянутые коллабрально. На последующих оборотах они увеличиваются в размерах, в плане округлые или незначительно вытянуты вдоль коллабральных ребер. Профили верхнего и нижнего килей становятся более пологими, отчетливый перегиб между базальной и умбиликальной поверхностями исчезает. На последнем обороте самых крупных экземпляров бугорки могут быть развиты в различной степени, межреберные промежутки становятся очень широкими и уплощенными. Устье голостомное, с коротким каналом, который расположен под верхним килем. Края устья тонкие, лежат почти в одной, резко скошенной плоскости. Колюмеллярная губа слабо арковидно изогнута, плавно переходит в базальную. Пупок сквозной, узкий. Форма линий роста на взрослых оборотах совпадает с линиями роста на первых оборотах.

Размеры в мм:

Экз. №	Высота раковины	Макс. диаметр
4471/3-57	≫873.0	100.0
4471/4-36	≫27.0	>32.0
4471/16-35	>12.5	>13.7
4471/16-42	12.9	12.9
4471/17-38	61.4	>61.2

Распространение. Касимовский и гжельский ярусы в Московском бассейне и на Окско-Цнинском вале; касимовский, гжельский и ассельский ярусы в Самарской Луке; ассельский и базальная часть сакмарского яруса в башкирских шиханах; ассельский ярус южного обрамления Ферганской долины.

Материал. Всего 11 экз.: местонахождение № 4471/3 – 1 экз.; мест. № 4471/4 – 1 экз.; мест. № 4471/16 – 2 экз.; мест. № 4471/17 – 2 экз.; мест. № 4471/20 – 1 экз.; мест. № 4919/36 – 1 экз.; мест. № 5538/11 – 2 экз.; мест. № 5538/15 – 1 экз.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Лихарев Б.К. Скафоподы и гастроподы – Archaeogastropoda (исключая подотряд Bellerophontina и подотряд Neritopsina) из верхнего палеозоя Южной Ферганы // Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та. Нов. сер. 1967. Т. 116. Вып. 2. С. 1–115.

*Лихарев Б.К.* Скафоподы и гастроподы верхнего карбона и нижней перми Южной Ферганы. М.: Недра, 1968. 119 с. Попова И.А. Каменноугольные гастроподы Южной Ферганы // Новые данные по фауне палеозоя и мезозоя Узбекистана. Ташкент: ФАН, 1972. С. 80–103.

Штукенберг А.А. Фауна верхнекаменноугольной толщи Самарской Луки // Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1905. Вып. 23. С. 1–144.

*Asato K., Kase T.* Nipponomaria, a new pleurotomarioidean gastropod genus (Mollusca) from the Permian Akasaka Limestone, central Japan // Paleontol. Res. 2016. V. 20. P. 385–393.

Hayasaka I. On some Permian gastropods from Kinsyozan, Akasaka-Mati, Gihu Prefecture // Mem. Fac. Sci., Taihoku Imp. Univ. Ser. 3. 1943. V. 1. P. 23–48. *Hayasaka I., Hayasaka S.* Fossil assemblages of molluscs and brachiopods of unusually large sizes from the Permian of Japan // Trans. and Proc. Palaeontol. Soc. Japan. N. S. 1953. V. 10. P. 37–44.

*Kues B.S., Duchene H.R.* The largest Late Paleozoic bellerophontid gastropod // J. Paleontol. 1990. V. 64. N $_{2}$  3. P. 478–479.

*Mazaev A.V.* Pennsylvanian gastropods of the suborders Murchisoniina Cox et Knight, 1960 and Sinuspirina Mazaev subordo nov. from the Central regions of the Russian Platform: morphology, taxonomy, and phylogeny // Paleontol. J. 2011. V. 45.  $N_{\rm P}$  12. P. 1533–1599.

*Mazaev A.V.* Lower Permian gastropods of Shakhtau (the border deposits of Asselian and Sakmarian Stages, southern Cisuralia) // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 12. P. 1237–1345.

## New Late Paleozoic Gastropod Genus *Alanstukella* gen. nov. (Trochonematidae) A. V. Mazaev

New gastropod genus *Alanstukella* gen. nov., Trochonematidae is described. Type species *A. rossica* (Stuckenberg, 1905) included in the group of the largest gastropods of the Late Paleozoic. It is shown that *A. rossica* has pedomorphic features. The species is rare, but has a wide geographical and stratigraphic distribution: the East European Craton, the Southern Cisuralia and the Fergana Valley; from the basal part of the Kasimovian Stage to the basal part of the Sakmarian Stage (Pennsylvanian–Lower Permian).

Keywords: Gastropoda, Trochonematidae, Alanstukella, morphology, systematics, Paleozoic, Pennsylvaniain, Permian УДК 564.53:551.762.22(470.631)

## О ДИМОРФНОЙ ПАРЕ STRENOCERAS ACRE/ORTHOGARANTIANA HUMILIS (AMMONOIDEA: STEPHANOCERATIDAE) ИЗ ВЕРХНЕГО БАЙОСА СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

© 2020 г. В. В. Митта<sup>*a*, *b*, \*</sup>

<sup>а</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия <sup>b</sup>Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия \*e-mail: mitta@paleo.ru Поступила в редакцию 10.07.2019 г. После доработки 31.07.2019 г. Принята к публикации 31.07.2019 г.

На основе изучения новых коллекций из низов верхней джангурской подсвиты (хронозона Strenoceras niortense верхнего байоса, средняя юра) у станицы Красногорская на р. Кубань (Карачаево-Черкесия) ревизованы некоторые аммониты подсем. Garantianinae. Обсуждается диморфная пара Strenoceras acre [m] / Orthogarantiana humilis [M] – таксоны, описанные изначально как Cosmoceras subfurcatum var. acre Zatwornitzky, 1914 и Reineckeia ? humilis Zatwornitzky, 1914.

Ключевые слова: Ammonoidea, Stephanoceratidae, Garantianinae, Strenoceras, Orthogarantiana, средняя юра, верхний байос, зона Niortense, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X2004011X

## введение

Более 100 лет назад А.Я. Затворницкий<sup>1</sup> (1914) опубликовал небольшую, но очень важную работу по результатам палеонтолого-стратиграфических исследований, проведенных им в бассейне р. Кубани. В этой статье (и опубликованных ранее тезисах – Затворницкий, 1913) были впервые приведены достаточно детальные сведения о разрезах, прежде всего, юрских (байос-батских) отложений междуречья Кубани и Большого Зеленчука. Из нижней зоны верхнего байоса (Strenoceras niortense в современной номенклатуре) Затворницким были описаны несколько таксонов аммонитов, в том числе новых – как видового ранга, так и в ранге "вариететов" уже известных видов. Почти все аммониты, изображенные в работе Затворницкого, за одним исключением, происходят из разреза на восточном склоне горы Джангура у ст. Красногорской. В последующем этот разрез посещался многими геологами и палеонтологами. И.Р. Кахадзе и В.И. Зесашвили (1955, 1956) по новым сборам дополнили перечень ископаемых (прежде всего, аммонитов) верхнего байоса разреза у Красногорской, с описанием аммонитов. но без каких-либо сведений о геологическом разрезе. Н.В. Безносов (1967) отчасти исправил это упущение, опубликовав обобщенное описание отложений байоса-раннего бата разрезов горы Джангура и ее окрестностей, выделенных им в объеме джангурской свиты. Позже были опубликованы и описания некоторых аммонитов из местонахождения у ст. Красногорская, по сборам Безносова (Безносов, Митта, 1993, 1998).

На протяжении последних лет (2014—2018) автор ежегодно посещал разрез у ст. Красногорской. За это время была собрана обширная коллекция аммонитов из интервала, несомненно, соответствующего тому, из которого происходит большинство аммонитов, опубликованных впервые Затворницким. Ниже приводятся результаты ревизии аммонитов подсем. Garantianinae сем. Stephanoceratidae, найденных в разрезе у ст. Красногорской, имеющих большое значение как для реконструкции филогенеза подсемейства, так и для расчленения и корреляции отложений.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Об этом исследователе известно очень немногое. Полевые работы в бассейне р. Кубань А.Я. Затворницкий производил в 1912—1913 гг. по поручению и в основном на средства Императорского Харьковского об-ва испытателей природы; был одним из членов-учредителей Русского Палеонтологического об-ва (1916). Последующая судьба Затворницкого и его коллекций, хранившихся в Геологическом кабинете Харьковского ун-та, неизвестна. Дореволюционное здание университета было разрушено во время Великой Отечественной войны.



Рис. 1. Расположение местонахождения: *a* – общая схема, рамкой показан контур детальной карты; *б* – карта местонахождения № 21 (восточный склон горы Джангура у ст. Красногорская, лев. берег р. Кубани).

### МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ И МАТЕРИАЛ

Разрез расположен на левом берегу Кубани выше ст. Красногорской (Усть-Джегутинский р-н Карачаево-Черкесской республики) (рис. 1). Здесь над урезом воды и в глубоком овраге вскрываются угленосные песчаники хумаринской свиты (верхний синемюр—нижний плинсбах), мощностью около 45 м. В верховьях оврага на них с угловым несогласием налегают разнозернистые песчаники и гравелиты нижней подсвиты джангурской свиты (нижний байос), мощностью 5.5 м (Затворницкий, 1914; Безносов, 1967; Безносов, Митта, 1998).

Вышележащая часть обнажения располагается вдоль грунтовой дороги к ст. Кардоникской. В настоящее время разрез частью задернован, а участками закрыт для наблюдений селевыми потоками. Однако в откосе дороги обнажаются глины темно-серые песчанистые с маломощными (0.1-0.25 м) прослоями и линзами алевролита красновато-желтого и бурого лимонитизированного, переходящего в песчаник серый мелкозернистый. Нижний прослой иногда переполнен раковинами аммонитов; встречаются двустворки, редкие брахиоподы, фрагменты ростров белемнитов, а также обугленные остатки древесины (рис. 2). Единичные аммониты найдены в виде отдельных конкреций в толще глин. Очевидно, что это нижняя часть пачки глин и песчаников, описанной впервые Затворницким (1914), а Безносовым (1967) обозначенной как верхняя подсвита джангурской свиты. Оба этих исследователя. а также Кахадзе и Зесашвили (1956) отнесли всю пачку (общей мощностью около 70 м) к зоне Subfurcatum (Niortense в современной номенклатуре) верхнего байоса. Сборы автора, в связи с меньшей обнаженностью в настоящее время,



**Рис. 2.** Фрагменты конкреции алевролита из нижней части зоны Strenoceras niortense местонахождения 21 с многочисленными Orthogarantiana и другими ископаемыми (по полевому фото автора 2014 г.).

происходят только из нижней части пачки, интервала мощностью около 8 м. Контакт с подстилающими гравелитами задернован.

Коллекция аммонитов к данной статье происходит из одного (нижнего) прослоя алевролитов местонахождения 21. Кроме различных таксонов Phylloceratida и Lytoceratida здесь найдены виды семейства Perisphinctidae, представленного родом Leptosphinctes, а также семейств Lissoceratidae (род Lissoceras) и Sphaeroceratidae (род Sphaeroceras). Кроме того, здесь найдены аммониты семейства Stephanoceratidae, относящиеся к диморфной паре одного биовида (в формальной номенклатуре – к двум видам двух родов) подсем. Garantianinae, обсуждение которых и составляет предмет настоящей работы. Весь комплекс аммонитов (в том числе опубликованных отсюда предшествующими исследователями) указывает на его принадлежность к зоне Strenoceras niortense стандартной шкалы. Оригиналы хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН, колл. № 5546.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Все микроконхи представителей подсемейства Garantianinae, как из нашей коллекции, так и опубликованные ранее из обнажения у Красногорской, относятся к роду Strenoceras. Мнение о составляющих диморфную пару со Strenoceras макроконхах различается у разных исследователей.

К. Стурани (Sturani, 1967) выдвинул гипотезу о том, что Strenoceras являются микроконхами гетероморфных Spiroceras (у последних были известны взрослые экземпляры только с простой апертурой, присущей макроконхам). Эта точка зрения была поддержана Безносовым с соавт. (Безносов, Кутузова, 1990; Безносов, Митта, 1993, 1995), считавшими мономорфных планиспиральных Strenoceras и Pseudogarantiana микроконхами гетероморфных Spiroceratidae. Недавно были найдены мелкорослые Spiroceras с боковыми ушками (Митта, 2017), что подтвердило диморфную природу этого гетероморфного рода.

Впрочем, Стурани вскоре отказался от своей идеи, и доминировать стала гипотеза Дж. Калломона, что микроконхам Strenoceras (и отчасти Pseudogarantiana) соответствуют макроконхи рода Garantiana (Callomon, 1963; Sturani, 1971; Parsons, 1976; Donovan et al., 1981). В настоящее время преобладающим является мнение, что гарантианины ИЗ зоны Niortense составляют диморфную пару Strenoceras [m] / Orthogarantiana [M], а далее их сменяет диморфная пара Pseudogarantiana [m] / Garantiana [M] (Callomon et al., 1987; Dietze, 2000; Dietze et al., 2002; Fernández-López, Pavia, 2016; Howarth, 2017).

В качестве микроконхов рода Orthogarantiana рассматривался также род Torrensia Sturani (Pavia, 1983; Безносов, Митта, 1993). Однако мелкорослые раковины Torrensia (конечный диаметр ~10 мм) не имеют выраженной вентральной борозды и, скорее всего, являются реликтовыми представителями подсем. Stephanoceratinae.

На рис. 3 представлены ювенильные раковины Strenoceras acre (Zatwornitzky) и Orthogarantiana humilis (Zatwornitzky) – единственные таксоны подсем. Garantianinae, найденные мною в разрезе у ст. Красногорской. При явном сходстве формы раковины и скульптуры есть очень небольшие отличия – у Strenoceras сечение оборота при сходных размерах чуть более низкое, а первичные реб-



Рис. 3. Ювенильные обороты Strenoceras и Orthogarantiana:  $a, \delta$  – Strenoceras acre (Zatwornitzky), экз. ПИН, № 5546/265: a – сбоку,  $\delta$  – с вентральной стороны; a, c – Orthogarantiana humilis (Zatwornitzky), экз. ПИН, № 5546/266: a – сбоку, c – с вентральной стороны; нижняя часть зоны Strenoceras niortense местонахождения 21 (разрез у ст. Красногорская), сборы автора 2014 г. Длина масштабной линейки 10 мм.

ра и их ветви заметно более редкие и грубые. С учетом всех обстоятельств это, несомненно, представители диморфной пары одного биовида.

### ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

## Н АД С Е М Е Й С Т В О STEPHANOCERATOIDEA NEUMAYR, 1875

СЕМЕЙСТВО STEPHANOCERATIDAE NEUMAYR, 1875

ПОДСЕМЕЙСТВО GARANTIANINAE WETZEL, 1937

#### Род Strenoceras Hyatt, 1900

#### Strenoceras acre (Zatwornitzky, 1914) [m]

Табл. II, фиг. 1-6 (см. вклейку)

Соятосегая subfurcatum var. acre: Затворницкий, 1914, с. 546, табл. XV, фиг. 8, 9.

? Strenoceras subfurcatum var. arietiforme: Bentz, 1925, c. 140, табл. 4, фиг. 2, 3.

Strenoceras subfurcatum: Кахадзе, Зесашвили, 1956, с. 48, табл. VIII, фиг. 5–7 (не фиг. 4).

Голотип (помонотипии) Cosmoceras subfurcatum var. acre — экз., изображенный Затворницким (1914, табл. XV, фиг. 8, 9); Карачаево-Черкесия, Усть-Джегутинский р-н, лев. берег р. Кубани выше ст. Красногорской; верхний байос, зона Strenoceras niortense. О п и с а н и е (рис. 3, a,  $\delta$ ). Раковины взрослых экземпляров достигают диаметра 22–26 мм. Молодые обороты вздутые, взрослые раковины обычно средней толщины. Сечение молодых оборотов низкое поперечно-овальное, с возрастом оно повышается и становится округлым. Пупок широкий, круто спадающая у фрагмокона пупковая стенка на жилой камере становится более пологой. Длина взрослой жилой камеры составляет 0.6–0.7 оборота. Устье с хорошо развитыми ушками; характерно наличие предустьевого пережима, после которого устье (иногда очень сильно) расширяется.

Скульптура представлена субрадиальными слабо наклоненными вперед двураздельными и простыми ребрами (коэффициент ветвления на жилой камере 1.5—1.6), прерывающимися на вентральной стороне с образованием узкой срединной полосы или борозды. В средней части боковых сторон фрагмокона ребра гребневидно приподняты (у двураздельных ребер в месте ветвления), иногда образуя бугорки (на ядре) или шипы (на раковине); на жилой камере они смещаются ближе к наружной стороне, а поблизости от устья взрослых экземпляров пропадают. Гребневидно приподняты и кончики ребер на вентральной стороне, иногда эти гребни преобразуются в плоские шипы.

Размеры в мм и отношения:

Экземпляр №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
5546/155	26	8	9.5	11.5	0.31	0.37	0.44
5546/156	25	7	9.5	11	0.28	0.38	0.44
5546/263	24	8.5	9.5	10	0.35	0.40	0.42
5546/262	23.5	7	8.5	11	0.30	0.36	0.47
5546/154	22.2	7	7.5	11	0.32	0.34	0.50
5546/264	19	6	8	9	0.32	0.42	0.47
5546/265	16	5	7.5	6	0.31	0.47	0.38

И з м е н ч и в о с т ь. Выражается в небольших различиях в размерах взрослой раковины, в ширине пупка и соотношении ширины оборота к его высоте. Сильной изменчивости подвержена форма ушек — они варьируют от узких и вытянутых (табл. II, фиг. 1, 2) до коротких и широких (табл. II, фиг. 3).

С р а в н е н и е. От наиболее близкого по размерам и скульптуре S. serpens (Zatwornitzky) описываемый вид отличают более широкий пупок и полное отсутствие S-образно изогнутых первичных ребер. От более крупнорослых раковин S. bentzi Dietl и S. quenstedti Dietl (Dietl, 1983) вид S. асге отличается низким сечением оборотов (с шириной, всегда превышающей высоту) и бо́льшим коэффициентом ветвления ребер.

Замечания. У части взрослых раковин S. асте в нашей коллекции наблюдаются хорошо

заметные прижизненные повреждения, выраженные в искривлении ребер и гребневидных вздутий, вентральной полосы или самой раковины (табл. II, фиг. 1–3).

Кахадзе и Зесашвили (1956) описали несколько экземпляров Strenoceras из окрестностей ст. Красногорская. Часть этих аммонитов (см. синонимику), судя по всему, должна относиться к S. acre. Принадлежность к описываемому виду экземпляра, изображенного грузинскими исследователями на табл. VIII, фиг. 4 сомнительна эта сравнительно крупнорослая раковина происходит, вероятно, из более высоких слоев зоны Niortense.

Мелкоразмерные раковины, описанные из Северной Германии (Bentz, 1925) как S. subfurcatum var. arietiforme, отнесены Г. Дитлем (Dietl, 1983) в синонимию S. quenstedti. Сохранность изображенных А. Бентцем экземпляров неполная, но по всем признакам эти аммониты сходны с S. acre.

Материал. 19 экз. из типового местонахождения.

#### Род Orthogarantiana Bentz, 1928

Orthogarantiana humilis (Zatwornitzky, 1914) [M]

Табл. II, фиг. 7-14

? Ammonites garantianus d'Orbigny: Quenstedt, 1887, табл. 71, фиг. 3 (только).

Reineckeia (?) humilis: Затворницкий, 1914, с. 548, табл. XVII, фиг. 13–17.

Garantiana humilis: Кахадзе, Зесашвили, 1956, с. 45, табл. VII, фиг. 7–9.

Garantiana krasnogorkaensis: Кахадзе, Зесашвили, 1956, с. 46, табл. VIII, фиг. 3.

Garantiana garanti: Кахадзе, Зесашвили, 1956, с. 43, табл. VII, фиг. 5; табл. VIII, фиг. 2.

? Orthogarantiana schroederi (Bentz): Schlegelmilch, 1985, табл. 31, фиг. 6.

Orthogarantiana (Orthogarantiana) densicostata: Безносов, Митта, 1998, табл. 1, фиг. 4, 5 (только).

Голотип не был обозначен; место хранения типовой серии неизвестно, скорее всего, синтипы утрачены.

О п и с а н и е (рис. 3, *в*, *г*). Раковины достигают зрелости при диаметре 45–60 мм. Молодые обороты вздутые, взрослые раковины обычно средней толщины. Сечение молодых оборотов низкое поперечно-овальное, с возрастом повышается и становится округлым. Пупок широкий, круто спадающая на фрагмоконе пупковая стенка в конце жилой камеры становится более пологой. Жилая камера молодых экземпляров занимает более одного оборота, длина жилой камеры взрослых раковин ~ 0.7 оборота. Устье простое, с заметным раструбом; в приустьевой части на ядрах выражен пережим.

Скульптура на ювенильных оборотах представлена преимущественно двураздельными реб-

рами. При диаметре около 5 мм становится заметной узкая гладкая полоса посередине вентральной стороны, где вторичные ребра обрываются. Тогда же появляются небольшие бугорки в точке ветвления ребер. При Д более 20 мм среди двураздельных появляются редкие трехраздельные и вставные ребра, коэффициент ветвления 2.45-2.65. На жилой камере наблюдаются субрадиальные или слабо наклоненные вперед преимущественно двураздельные и вставные ребра, коэффициент ветвления 2.0-2.25. Первичные ребра иногда слабо S-образно изогнуты и (на участках с сохранившейся раковиной) гребневидно приподняты. Латеральные бугорки на взрослой стадии развития также трансформируются в плоские гребневидные выросты с изогнутыми назад кончиками. Подобные же гребневидные образования нерегулярно выражены на вентральной стороне у вторичных ребер. В приустьевой части скульптура на ядрах сглаживается (табл. II, фиг. 13, 14), а на раковине ребра все так же рельефны (табл. II, фиг. 12) и уже не прерываются на вентральной стороне.

Размеры в мм и отношения:

Экземпляр №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
5546/153	53	17	21	22.3	0.32	0.40	0.42
5546/150	52	16	17	22	0.31	0.33	0.42
	43	15.5	16.5	16	0.36	0.38	0.37
5546/258	44	12	16	20	0.27	0.36	0.45
5546/152	42	14.5	17	16	0.35	0.40	0.38
5546/151a	38.5	14.5	16	14.5	0.38	0.42	0.38
5546/261	30	11	15.5	11	0.37	0.52	0.37
5546/260	26	11	13	9.5	0.42	0.50	0.37
5546/266	17.5	6.5	9.5	7	0.37	0.54	0.40

И з м е н ч и в о с т ь выражается в небольших вариациях формы сечения и коэффициента ветвления ребер.

Сравнение. Описываемый вид очень близок к формам, описанным впервые Ф.А. Квенштедтом (Quenstedt, 1887) из байоса Германии как Ammonites garantianus d'Orbigny, 1846, A. garantianus conjugatus Quenstedt, 1887 и А. garantianus densicostatus Quenstedt, 1887. Оригинальные рисунки этих аммонитов далеки от совершенства, и без фотографий или непосредственного изучения коллекций провести полноценное сравнение затруднительно.

От голотипа (по монотипии) Orthogarantiana conjugata (Quenstedt, 1887, табл. 71, фиг. 10; фотографии приведены в: Schlegelmilch, 1985, табл. 31, фиг. 7) вид О. humilis отличается гуще расположенными на взрослой жилой камере ребрами. Напротив, от голотипа (по монотипии) О. densicostata (Quenstedt, 1887, табл. 71, фиг. 9; фотографии приведены в: Schlegelmilch, 1985, табл. 31, фиг. 8) его отличают гораздо более редкие ребра, по крайней мере, в конце фрагмокона и на жилой камере. От молодого экземпляра О. densicostata (Dietl, 1974, табл. 3, фиг. 4) О. humilis при сходных размерах отличается более толстыми оборотами и более ранним исчезновением латеральных бугорков. Сравнение с экземплярами, описанными и изображенными как О. conjugata и О. densicostata другими исследователями (Douvillé, 1915; Bentz, 1925; Wetzel, 1954; Gauthier et al., 1996), показывает, что эти два вида во взрослом состоянии имеют гораздо более крупные раковины, чем О. humilis.

Некоторые представители О. humilis (табл. II, фиг. 14) очень близки к одному из экземпляров, изображенных Квенштедтом как Ammonites garantianus (Quenstedt, 1887, табл. 71, фиг. 3; фотографии приведены в: Schlegelmilch, 1985, табл. 31, фиг. 6). Этот экз. А. Бентц (Bentz, 1925, с. 156) включил в синонимию своего нового вида Garantiana schroederi, впоследствии обозначенного в качестве типового вида рода Orthogarantiana (Bentz, 1928). Действительно, внутренние обороты O. humilis очень сходны с соответствующими по размерам экземплярами O. schroederi (Bentz, 1924, табл. 5, фиг. 3, 4; табл. 6, фиг. 7), но взрослые экземпляры последнего достигают вдвое большего размера (Bentz, 1924, табл. 5, фиг. 2; Bentz, 1928, табл. 18, фиг. 1), отличаясь также реже расположенными ребрами на взрослой жилой камере.

От ювенильных О. conjugata, описанных Стурани (Sturani, 1971, с. 157, табл. XIII, фиг. 1, 4, 8) из зоны Niortense Венецианских Альп (Италия), О. humilis отличается при сходных размерах (рис. 3, *в*, *г*) чуть более высоким сечением и резко выраженной вентральной полосой/бороздой.

Материал. Более 50 экз. различных возрастных стадий из типового местонахождения.

\* \* \*

В полевых работах на обнажении у ст. Красногорской принимали участие мои товарищи О.В. Трофимов (Ростов-на-Дону), О. Нагель (Радеберг, Германия) и Ш. Гребенштайн (Бодельсхаузен, Германия). Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН РАН). Автор искренне благодарен всем, кто способствовал подготовке этой работы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Безносов Н.В.* Байосские и батские отложения Северного Кавказа. М.: Недра, 1967. 179 с. (Тр. ВНИИГаз. Вып. 28/36).

Безносов Н.В., Кутузова В.В. Систематика среднеюрских гетероморфных аммонитов // Палеонтол. журн. 1990. № 4. С. 23–30. *Безносов Н.В., Митта В.В.* Позднебайосские и батские аммонитиды Северного Кавказа и Средней Азии. М.: Недра, 1993. 347 с.

*Безносов Н.В., Митта В.В.* Полиморфизм юрских аммоноидей // Палеонтол. журн. 1995. № 2. С. 41–50.

*Безносов Н.В., Митта В.В.* Каталог аммонитид и ключевые разрезы верхнего байоса–нижнего бата Северного Кавказа // Бюлл. КФ ВНИГНИ. 1998. № 1. С. 1–70.

Затворницкий А. Доггер в верховьях р. Кубани // Протоколы об-ва испыт. природы при Харьковском имп. ун-те. Вып. 2. Харьков, 1913. С. 4–6.

Затворницкий А.Я. Среднеюрские глины по р. Кубани // Изв. Геол. ком. 1914. Т. 33. Вып. 250. С. 525–558.

Кахадзе И.Р., Зесашвили В.И. Новый среднеюрский род Kubanoceras gen. nov. // Сообщ. АН Груз. ССР. 1955. Т. 16. № 9. С. 707–709.

*Кахадзе И.Р., Зесашвили В.И.* Байосская фауна долины р. Кубани и некоторых ее притоков // Тр. Геол. ин-та АН Груз. ССР. Сер. геол. 1956. Т. 9(14). Вып. 2. 55 с.

*Митта В.В.* Род Spiroceras (Spiroceratidae, Ammonoidea) в верхнем байосе Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017. № 2. С. 26–34.

*Bentz A*. Die Garantienschichten von Norddeutschland mit besonderer Berücksichtigung des Brauneisenoolithhorizontes // Jb. Preuß. geol. Landesanst. 1924(1925). Bd 45. S. 119–192.

*Bentz A.* Über Strenoceraten und Garantianen insbesondere aus dem mittleren Dogger von Bielefeld // Jb. Preuß. geol. Landesanst. 1928. Bd 49. S. 138–206.

*Callomon J.H.* Sexual dimorphism in Jurassic ammonites // Trans. Leicester Lit. Phil. Soc. 1963. V. 57. P. 21–56.

*Callomon J.H., Dietl G., Galácz A. et al.* Zur Stratigraphie des Mittel- und unteren Oberjuras in Sengenthal bei Neumarkt/Opf. (Fränkische Alb) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 1987. № 132. S. 1–53.

*Dietl G.* Zur Stratigraphie und Ammonitenfauna des Dogger, insbesondere des Ober-Bajocium der westlichen Keltiberischen Ketten (Spanien) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 1974. № 14. S. 1–21.

*Dietl G.* Die Ammonitengattung Strenoceras aus dem südwestdeutschen Subfurcaten-Oolith (Bajocium), Mittl. Jura // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 1983. № 90. S. 1–37.

*Dietze V.* Feinstratigraphie und Ammonitenfauna der Acris-Subzone (Parkinsoni-Zone, Ober-Bajocium, Mittlerer Jura) am Ipf (östliche Schwäbische Alb, Süddeutschland) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 2000. № 295. S. 1–43.

Dietze V., Schweigert G., Callomon J.H., Gauthier H. Garantiana- und frühe Parkinsoni-Zone (Ober-Bajocium, Mittlerer Jura) am Ipf (östliche Schwäbische Alb, SW-Deutschland) mit Bemerkungen zur Phylogenie der Ammonitengattung Garantiana Mascke, 1907 // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 2002. № 315. S. 1–89.

Donovan D. T., Callomon J.H., Howarth M.K. Classification of the Jurassic Ammonitina // Ammonoidea. L.; N.Y.: Acad. Press, 1981. P. 101–155 (Syst. Assoc. Spec. Pap. V. 18).

*Douvillé R.* Études sur les Cosmocératides // Mém. Carte Géol. France. P.: Imprimerie Nationale, 1915. 75 p.

*Fernández-López S.R., Pavia G.* Paragarantiana and other new latest Bajocian garantianin lineage (Ammonoidea, Middle Jurassic): a case of proterogenesis and neoteny //

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2020

N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2016. V. 282. № 3. P. 225–249.

Gauthier H., Rioult M., Trévisan M. Répartition biostratigraphique des ammonites dans l'Oolithe ferrugineuse de Bayeux (Bajocien) à Feuguerolles-sur-Orne (Calvados). Éléments nouveaux pour une révision des Garantianinae // Géol. France. 1996. № 2. P. 27–51.

*Howarth M.K.* Systematic descriptions of the Stephanoceratoidea and Spiroceratoidea. Treatise Online Nr. 84. Pt L, revised. Vol. 3B. Chapt. 6. Paleontol. Inst. Univ. Kansas, 2017. 101 p.

*Parsons C.F.* Ammonite evidence for dating some Inferior Oolite sections in the north Cotswolds // Proc. Geol. Assoc. 1976. V. 87. P. 45–63.

*Pavia G.* New data on Orthogarantiana (Torrensia) Sturani, 1971 (Ammonitina, Stephanocerataceae) in the European upper Bajocian // Boll. Mus. Reg. Sci. Natur. Torino. 1983. V. 1. P. 201–214.

*Quenstedt F.A.* Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. Bd. II. Der Braune Jura. Stuttgart: Schweizerbart, 1887. S. 441–815.

*Schlegelmilch R.* Die Ammoniten des süddeutschen Doggers: e. Bestimmungsbuch für Fossiliensammler u. Geologen. Stuttgart–N.Y.: Fischer, 1985. 284 s.

Sturani C. Ammonites and stratigraphy of the Bathonian in the Digne-Barreme area (South-Eastern France, dept. Bases-Alpes) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1966(1967). V. 5.  $N_{\rm P}$  1. P. 3–57.

*Sturani C.* Ammonites and stratigraphy of the "Posidonia alpina" beds of the Venetian Alps (Middle Jurassic, mainly Bajocian) // Mem. Ist. Geol. Min. Univ. Padova. 1971. V. 28. P. 1–190.

*Wetzel W.* Die Bielefelder Garantianen, Geschichte einer Ammonitengattung // Geol. Jb. 1954. Bd 68. S. 547–586.

## Объяснение к таблице II

Фиг. 1–6. Strenoceras acre (Zatwornitzky) [m]: 1 – экз. ПИН, № 5546/155, взрослая раковина с ушками: 1а, 1в – сбоку, 16 – с вентральной стороны; 2 – экз. ПИН, № 5546/156, взрослая раковина с ушками: 2а – сбоку, 26 – с вентральной стороны; 3 – экз. ПИН, № 5546/154, взрослая раковина с ушками: 3а – сбоку, 36 – с вентральной стороны; 4 – экз. ПИН, № 5546/262, взрослая раковина с частично сохранившимся ушком: 4а – сбоку, 46 – с вентральной стороны; 5 – экз. ПИН, № 5546/263, взрослая раковина: 5а – сбоку, 56 – с вентральной стороны; 6 – экз. ПИН, № 5546/264, молодая раковина: 6а – сбоку, 66 – с вентральной стороны.

Фиг. 7–14. Orthogarantiana humilis (Zatwornitzky) [M]: 7 – экз. ПИН, № 5546/260, молодая раковина: 7а – сбоку, 76 – с устья; 8 – экз. ПИН, № 5546/261, молодая раковина: 8а – сбоку, 8б – с вентральной стороны; 9 – экз. ПИН, № 5546/152, молодая раковина: 9а – сбоку, 96 – с устья; 10 – экз. ПИН, № 5546/259, молодая раковина: 10а – сбоку, 106 – с устья; 11 – экз. ПИН, № 5546/151, молодая раковина: 11а – сбоку, 116 – с вентральной стороны, 11в – сбоку, совместно с другими раковинами этого вида и Strenoceras acre (Zatwornitzky) [m] (*S. а.*, показаны стрелками); 12 – экз. ПИН, № 5546/153, взрослая раковина с устьем, сбоку; 13 – экз. ПИН, № 5546/258, взрослая раковина с устьем, сбоку; 14 – экз. ПИН, № 5546/150, взрослая раковина с устьем: 14а – сбоку, 14б – с вентральной стороны.

Все: Карачаево-Черкесия, Усть-Джегутинский р-н, лев. берег р. Кубань выше ст. Красногорская (восточный склон горы Джангура), местонахождение 21; верхний байос, зона Strenoceras niortense; сборы автора, 2014 г. Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (\*) отмечено начало жилой камеры.

## On the Dimorph Pair Strenoceras acre/Orthogarantiana humilis (Ammonoidea: Stephanoceratidae) from the Upper Bajocian of the Northern Caucasus

## V. V. Mitta

Some ammonites of the subfamily Garantianinae are revised based on the study of new collections from the lower part of the upper Subformation of the Djangura Formation (the Upper Bajocian Strenoceras niortense Chronozone, Middle Jurassic) near the village of Krasnogorskaya on the Kuban River (Russia, Karachay-Cherkessia). The dimorph pair *Strenoceras acre* [m]/*Orthogarantiana humilis* [M], taxa, originally described as *Cosmoceras subfurcatum* var. *acre* Zatwornitzky, 1914 and *Reineckeia? humilis* Zatwornitzky, 1914, are discussed.

*Keywords:* Ammonoidea, Stephanoceratidae, Garantianinae, *Strenoceras, Orthogarantiana*, Middle Jurassic, Upper Bajocian, Niortense zone, Northern Caucasus

УДК 564.81.551.762.3

## ПЕРВЫЕ НАХОДКИ РОДА ELLIPTOGLOSSA COOPER (BRACHIOPODA, LINGULIDA) В ВЕРХНЕДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ ВОЛГО-УРАЛЬСКОГО СУБРЕГИОНА. МИКРОСТРУКТУРА ПРОТЕГУЛЮМА И ВЗРОСЛОЙ РАКОВИНЫ

© 2020 г. Т. Н. Смирнова<sup>*a*, \*</sup>, Е. А. Жегалло<sup>*b*, \*\*</sup>

<sup>а</sup> Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия <sup>b</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия \*e-mail: tatianasmirnova 76@bk.ru

\*\**e-mail: ezheg@paleo.ru* Поступила в редакцию 19.08.2019 г. После доработки 23.08.2019 г. Принята к публикации 27.08.2019 г.

Род Elliptoglossa впервые найден в фаменских отложениях (верхний девон) Волго-Уральского субрегиона. На основе изученного материала выделен новый вид Е. kononovae sp. nov. Подробно описана микроструктура внутренней поверхности брюшной и спинной створок и наружной поверхности спинной створки. Изучена микроструктура раковины в районе протегулюма и взрослой части раковины. Протегулюм обнаружен на обеих створках.

*Ключевые слова:* род Elliptoglossa, девон, микроструктура, протегулюм, взрослая раковина **DOI:** 10.31857/S0031031X20040133

В опорной скважине Р1 Мелекесс Усть-Черемшанской структурно-фациальной зоны Волго-Уральского субрегиона (Фортунатова и др., 2015) в обр. 8752 из интервала 2112.3-2116.4, отобранного из верхней подсвиты кузнечихинской свиты франского яруса, вместе с конодонтами были обнаружены брахиоподы. Конодонты представлены Mesotaxis falsiovalis Sandb., Ziegl. et Bult. и Icriodus symmetricus Br. et Melh. Согласно приведенным конодонтам, данный интервал разреза отнесен к конодонтовой зоне Mesotaxis falsiovalis. условно к Early falsiovalis, с которой коррелируется верхняя часть тиманского горизонта франского яруса (Ovnatanova, Kononova, 2008; Фортунатова и др., 2018). Коллекция брахиопод была предоставлена авторам Л.И. Кононовой (каф. палеонтологии геологического фак-та МГУ). Брахиоподы были извлечены из породы при обработке карбонатно-глинистых отложений 10% уксусной кислотой с последующим кипячением в воде нерастворимого осадка для удаления глинистых частиц.

КЛАСС LINGULATA ОТРЯД LINGULIDA НАДСЕМЕЙСТВО LINGULOIDEA MENKE, 1828 СЕМЕЙСТВО ОВОLIDAE KING, 1846 Род Elliptoglossa Cooper, 1956 Elliptoglossa kononovae Smirnova et Zhegallo, sp. nov. Табл. III, фиг. 1–8 (см. вклейку) Вид названвчесть Л.И. Кононовой. Голотип — ПИН, № 5609/22; скв. 1 Мелекесс, обр. 8752, глуб. 2112.3—2116.4 м; верхний девон, франский ярус, тиманский горизонт.

Описание (рис. 1-3). Брюшная створка овальной формы с хорошо сохранившейся внутренней полостью (рис. 1, а). Полностью сохранилось широкое треугольное отверстие для выхода ножки – форамен – и внутренняя псевдоарея, широкая, треугольная, по длине составляющая около трети длины створки (рис. 1, б). Внутренняя псеводарея имеет плотную, тонко гранулированную поверхность; размеры гранул 0.2– 0.3 мкм. Поверхность форамена гранулированная, размеры гранул до 2 мкм. Боковые стенки форамена сложены ламинами, параллельными поверхности створки, толщина каждой ламины около 2 мкм (рис. 1, в). По периметру хорошо сохранился лимб шириной 30 мкм под макушкой и 55 мкм в средней части створки. Поверхность лимба плоская, тонко гранулированная, в районе макушки на лимбе имеется наружный валик шириной до 15 мкм, на нем намечена тонкая вертикальная штриховка (рис. 1, г). В середине заднего края створки за пределами лимба сохранилась часть протегулюма с тремя четкими. заостренными ребрами, длина каждого ребра около 16 мкм, ширина до 2.5-3.0 мкм. Ширина протегулюма около 60 мкм, высота 20 мкм, на поверхности протегулюма различаются тонкие параллельные струйки шириной около 0.5 мкм (рис. 1,  $\partial$ ). На поверхности форамена и на внутренней поверхности брюшной створки в местах повреждения

## ПЕРВЫЕ НАХОДКИ РОДА ELLIPTOGLOSSA COOPER



Рис. 1. Elliptoglossa kononovae sp. nov., голотип ПИН, № 5609/22, брюшная створка, внутренняя поверхность: *a* – хорошо сохранившиеся задняя и средняя часть створки, отчетливый лимб; *б* – форамен треугольной формы и внутренняя псевдоарея, лимб, в средней части створки над вершиной форамена виден протегулюм; *в* – детали строения форамена, ламинарное строение стенок форамена; *г* – четкий лимб с плоской поверхностью и наружным валиком; *д* – протегулюм с заостренными радиальными ребрами; *е* – перекристаллизация на внутренней поверхности брюшной створки; г. Мелекесс, скв. Р-1, обр. 8752, глуб. 2112.3–2116.4 м; верхний девон, франский ярус, тиманский горизонт.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2020

внутреннего слоя, где различаются более рыхлые прослои с гранулами до 2 мкм, видны перекристаллизованные слои правильной геометрической конструкции, местами с решетчатым строением, внешне напоминающие камератные слои (рис. 1, e).

В боковой части створки видны несколько прослоев раковины. Верхний прослой плотный. тонко гранулированный, гранулы 0.2-0.3 мкм. Под плотным прослоем имеется бакулятный прослой (рис. 2, а). Бакулятный прослой состоит из множества разнонаправленных стерженьков-бакулей, часто пересекающихся, местами слившихся у основания, имеющих округлое сечение диаметром около 0.4 мкм (рис. 2, б). Средняя длина бакулей до 2.2 мкм. Каждый стерженек состоит из отдельных, параллельных таблеток толщиной до 0.1 мкм (рис. 2, в). Бакулятный прослой у современных (Discinisca tenuis Sowerby, 1847) и каменноугольных (Orbiculoidea nitida Phillips, 1836) Discinacea описан А. Вильямсом и др. (Williams et al., 1998). Во всех случаях бакулятный прослой указывается как верхний прослой вторичного слоя на наружной стороне вентральной створки. Отмечается, что после гибели животного в процессе минерализации бакули покрываются в основном сферолитами апатита. Под бакулятным прослоем на боковой части створки, в районе мускульных отпечатков, наблюдается прослой с меандрирующими минерализованными апатитовыми гребнями, огибающими выемки (рис. 2, г). Сходная картина с меандрирующими гребнями в районе мускульного поля на внутренней стороне спинной створки у современных Lingulacea (Lingula truncata Lamarck, 1801) изображена Вильямсом и др. (Williams et al., 1994), которые объясняли образование хитиновых волокон влиянием процесса минерализации протеиновых компонентов в первичной хитиново-протеиновой сетке. характерной для внутренней поверхности лингулид. Такой рисунок в районе мускульных отпечатков был получен у современных лингулид после механического удаления мантии и помещения створки в 70% раствор этанола. На поперечном сколе боковой части створки Е. kononovae видно строение створки, состоящей из чередования ламин толщиной в среднем около 0.15 мкм; большая часть ламин имеет гладкую, тонко гранулированную поверхность, состоящую из гранул размером до 0.2 мкм. На данном участке толщина створки составляет около 2.5 мкм (рис. 2,  $\partial$ ).

Спинная створка Е. kononovae овальной формы с хорошо сохранившейся внутренней поверхностью в задней и средней частях створки, лимбом и большей частью протегулюма (рис. 2, *e*). Сохранившаяся часть раковины на месте протегулюма имеет куполовидную форму и гладкую поверхность; ширина протегулюма 52 мкм и высота 20 мкм. На поперечном сколе видны не-

сколько прослоев взрослой раковины, сформировавшиеся на протегулюме (табл. III, фиг. 1). На самой макушке эти прослои соответствуют наружной стороне створки, где виден плотный гранулированный первичный слой толщиной 2.6 мкм; размеры гранул около 0.5-0.6 мкм. По четкой границе под ним выделяется верхний прослой вторичного слоя, по структуре он аналогичен краевой части лимба, продолжением которого он, возможно, является, так как не наблюдается граница между краевой частью лимба и протегулюмом; размеры гранул около 0.5-0.6 мкм. Толщина прослоя изменяется от 4.2 мкм в высокой средней части протегулюма до 2.6 мкм у ее краев (табл. III, фиг. 2). Под этим прослоем по четкой границе наблюдается тонко гранулированный прослой вторичного слоя, который аналогичен по структуре наружной ложной арее; размеры гранул 0.2-0.3 мкм. На поперечном срезе в районе протегулюма видны многочисленные тонкие ламины вторичного слоя толщиной до 0.5 мкм (табл. III, фиг. 3). В задней части створки поверхность лимба гладкая, тонко гранулированная. На поперечном сколе лимба толщиной около 15 мкм видны параллельные ламины, каждая ламина имеет толщину до 0.5 мкм. Внутренняя поверхность створки покрыта пучками сильно изогнутых минерализованных хитиновых волокон. Более четко они наблюдаются на внутренней поверхности нескольких других створок (табл. III, фиг. 4). Пучки минерализованных хитиновых волокон расположены под разными углами друг к другу, в пределах каждого пучка волокна расположены параллельными рядами. При хорошей сохранности можно наблюдать между отдельными волокнами поперечные выросты длиной до 1 мкм, толщиной около 0.2 мкм. Толщина отдельных волокон от 0.5 до 1.5 мкм, минерализованные хитиновые волокна неоднократно бифуркируют (табл. III, фиг. 5).

Сетку из хитиновых волокон на внутренней поверхности спинной створки наблюдали у современной Lingula truncata Вильямс и др. (Williams et al., 1994). Y Lingularia salymica Smirnova, 2015 из верхнеюрских отложений Западной Сибири сетка из минерализованных хитиновых волокон описана Т.Н. Смирновой и др. (2015) на внутренней поверхности брюшной створки. Под прослоем с хитиновыми волокнами находится тонко гранулированный прослой, состоящий из гранул размерами 0.1 мкм (табл. III, фиг. 6). На обломанном крае лимба различаются наружная и внутренняя гранулированные поверхности и ламинарный прослой между ними. В передней части створки с обломанным краем лимба различаются несколько плотных гранулированных ламин толщиной до 2 мкм с гранулами размером до 1.5 мкм, и прослои толщиной 1.5-2 мкм, состоящие из тонких ламин (табл. III, фиг. 7).



Рис. 2. Elliptoglossa kononovae sp. nov.:  $a-\partial$  –голотип ПИН, № 5609/22, брюшная створка, внутренняя поверхность: a – плотный внутренний прослой, под ним бакулятный прослой;  $\delta$  – бакулятный прослой, состоящий из множества разнонаправленных стерженьков-бакулей, пересекающихся или слившихся у основания; e – бакули имеют округлое сечение, каждая бакула состоит из параллельных "таблеток"; e – прослой с меандрирующими апатитовыми гребнями под бакулятным прослое;  $\partial$  – поперечный скол с боковой стороны брюшной створки, видно ламинарное строение стенки створки; e – экз. ПИН, № 5609/23, спинная створка, внутренняя поверхность; г. Мелекесс, скв. Р-1, обр. 8752, глуб. 2112.3–2116.4 м; верхний девон, франский ярус, тиманский горизонт.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2020



Рис. 3. Elliptoglossa kononovae sp. nov., экз. ПИН, № 5609/26, наружное строение спинной створки: *а* – задняя часть спинной створки, видны лимб, псевдоарея и верхняя часть протегулюма; *б* – овальный протегулюм, частично закрытый псевдоареей и широким плоским лимбом; *в* – наружная псевдоарея плоская, слегка вогнутая посередине; *г* – наружная поверхность спинной створки (первичный слой) плотная, тонко гранулированная; г. Мелекесс, скв. Р-1, глуб. 2112.3–2116.4 м, обр. 8752; верхний девон, франский ярус, тиманский горизонт.

Наружное строение наблюдалось на спинной створке, имеющей округлый задний край, плавно переходящий в бока створки (табл. III, фиг. 8). На заднем крае хорошо сохранились лимб и псевдоарея (рис. 3, а). Протегулюм правильной округлой формы, с гладкой поверхностью, с двумя тонко гранулированными ламинами первичного слоя. Наличие протегулюма на обеих створках было отмечено у Elliptoglossa polonica Holmer et Biernat, 2002 из нижнеордовикских отложений Польши (Holmer, Biernat, 2002). У Е. kononovae на одном экземпляре большая часть протегулюма закрыта выступающей псевдоареей и лимбом, видна его верхняя часть, выступающая над псевдоареей на 14 мкм (рис. 3, б). Наружная псевдоарея уплощенная, слабо вогнутая посередине, длиной около 300 мкм, вертикально расположенная в средней части и почти горизонтальная по

краям (рис. 3, e). В вогнутой средней части наружной псевдоареи гранулы имеют размеры 0.2– 0.3 мкм, на более плотных боковых краях гранулы размером 0.1–0.2 мкм. Лимб имеет слабовогнутую поверхность в макушечной части, его ширина около 80 мкм. Поверхность лимба тонко гранулированная, на сколах видно пластинчатое строение вторичного слоя. Наружная поверхность спинной створки (первичный слой) плотная, толщиной до 3 мкм, тонко гранулированная, гранулы размером 0.2–0.3 мкм (рис. 3, e).

С р а в н е н и е. Отличается от Е. polonica Holmer et Biernat, 2002 из верхнего ордовика (ашгилл) Пенсильвании меньшими размерами раковины, округлыми очертаниями, наличием псевдоареи на спинной створке и четким отверстием для выхода ножки. В отличие от Е. polonica, у Е. kononоvaе изучена микроструктура внутреннего строения обеих створок.

З а м е ч а н и я. Род Elliptoglossa до последнего времени был известен, в основном, из отложений ордовика, реже его находки датируются нижним силуром: род встречен в нижнем ордовике (тремадок, арениг) Польши, в среднем ордовике (карадок) Казахстана, в нижнем и среднем ордовике (арениг, карадок) США, Англии, Ирландии, в среднем и верхнем ордовике (карадок, ашгилл) Австралии, в отложениях с ордовика по нижний силур (лланвирн) Южного Урала, Англии, Швеции и Эстонии. Наши находки Elliptoglossa являются первыми находками этого рода в отложениях девона.

М а т е р и а л. В коллекции имеется 6 экз. различной сохранности; в основном отсутствует часть переднего края, много лучше сохранилась задняя часть раковины с макушечной частью, фораменом и раковиной в районе протегулюма.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Характерным для нового вида является наличие протегулюма на обеих створках и наличие радиальных ребер на протегулюме брюшной сворки. Удовлетворительная сохранность макушечной части нескольких створок позволила различить форму и размеры протегулюма, строение форамена, внутренней и наружной ложных арей. Была изучена микроструктура протегулюма, взрослой раковины и лимба; обнаружен ламинарный характер створок, уточнено строение ламин, состоящих из гранул различных размеров, выявлено наличие бакулятных слоев.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Смирнова Т.Н., Ушатинская Г.Т., Жегалло Е.А., Панченко И.В. Род Lingularia Biernat et Emig, 1953 из верхнеюрских отложений Западной Сибири; строение личиночной раковины, микроструктура раковинного вещества // Палеонтол. журн. 2015. № 2. С. 18–26.

Фортунатова Н.К., Зайцева Е.Л., Бушуева М.А. и др. Верхний девон Волго-Уральского субрегиона. Материалы по актуализации стратиграфических схем. М.: ВНИГНИ, 2015. 174 с.

Фортунатова Н.К., Зайцева Е.Л., Кононова Л.И. и др. Литолого-фациальная и биостратиграфическая характеристика верхнедевонских отложений опорной скважины 1 Мелекесская (Мелекесская впадина, Волго-Уральская область) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2018. Т. 93. Вып. 5–6. С. 3–49.

*Holmer L., Biernat G.* Lingulate brachiopods from Lower Ordovician (Tremadoc) chalcedonites, Holy Cross Mountains, Poland // Acta Palaeontol. Pol. 2002. V. 47. № 1. P. 141–156.

*Ovnatanova N.S., Kononova L.I.* Frasnian conodonts from the Eastern Russian Platform // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 10. P. 997–1166.

*Williams A., Cusack M., Buckman O.* Chemical-structural phylogeny of the discinoid brachiopod shell // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1998. V. 353. P. 2005–2038.

Williams A., Cusack M., Mackay S.O. Collagenous chitinophosphatic shell of brachiopod Lingula // Phil.Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1994. V. 346. № 1316. P. 223–266.

## Объяснение к таблице III

Фиг. 1–8. Elliptoglossa kononovae sp. nov.: 1–3, 7 – экз. ПИН, № 5609/24, протегулюм: 1 – видны несколько прослоев первичного слоя; 2 – четкая граница между первичным и вторичным слоями, плотными, тонко гранулированными; 3 – тонкие, параллельные ламины вторичного слоя на склоне протегулюма; 7 – несколько плотных ламин на сколе переднего края створки; 4–6 – экз. ПИН, № 5609/25: 4 – тонкие минерализованные хитиновые волокна на внутренней поверхности спинной створки; 5 – разнонаправленные пучки минерализованных хитиновых волокон, волокна местами бифуркирующие; 6 – тонко гранулированный прослой под прослоем с хитиновыми волокнами на внутренней поверхности спинной створки; 8 – экз. ПИН, № 5609/26, спинная створка, наружная поверхность; г. Мелекесс, скв. Р-1, обр. 8752, глуб. 2112.3–2116.4 м; верхний девон, франский ярус, тиманский горизонт.

## The First Finds of the Genus *Elliptoglossa* Cooper (Brachiopoda, Lingulida) in the Upper Devonian Deposits of the Volga-Ural Subregion. Microstructure of Proregulum and Adult Valve

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

The genus *Elliptoglossa* was found in the Devonian for the first time, the new species *E. kononovae* was established in the Upper Famennian in the Volgo-Uralian subregion. The detailed description of the inner surface of ventral, dorsal valves and outer surface of dorsal valve were described. The protegulum was observed on both valves. The microstructure of protegulum and adult valve were studied.

Keywords: genus Elliptoglossa, Devonian, microstructure, protegulum, adult shell

УДК 564.8.551.734/735.479.242

## БРАХИОПОДЫ ОТРЯДА SPIRIFERIDA НА РУБЕЖЕ ДЕВОНА И КАРБОНА ЗАКАВКАЗЬЯ

© 2020 г. Г.А.Афанасьева\*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия \*e-mail: g.afanasjeva@mail.ru Поступила в редакцию 04.06.2019 г. После доработки 02.09.2019 г. Принята к публикации 02.09.2019 г.

На рубеже девона и карбона Закавказья происходит отчетливая смена состава и экологической характеристики брахиопод отряда Spiriferida. В позднем девоне среди спириферид преобладают представители надсемейства Cyrtospiriferoidea, полностью вымершие в конце периода, а в раннем карбоне — надсемейства Spiriferoidea. Циртоспирифероидеи представляли усложненный подтип якорного экологического типа брахиопод, этологически связанный с твердыми грунтами, а спирифероидеи — основной подтип якорного экологического типа и утяжеленный подтип свободнолежащего экологического типа, сменяющие друг друга в ходе индивидуального развития животных, населявших в основном мягкие грунты. Хотя граница между девоном и карбоном в Закавказье проходит внутри непрерывного разреза однородных в литологическом отношении пород карбонатного и карбонатно-терригенного состава, смена разнообразия и экологическго типа спириферид свидетельствует об изменении в характере плотности субстрата. Это соответствует общему глобальному изменению химизма морских вод на данном рубеже — смене кальцитовых морей девона на арагонитовые моря карбона, с чем связано изменение плотности морских осадков. Таким образом, в стратиграфическую процедуру в данном случае может быть включен анализ не только изменения разнообразия брахиопод, но и их экологических особенностей.

*Ключевые слова:* брахиоподы отряда Spiriferida, экологические типы брахиопод, граница девона и карбона, Закавказье

DOI: 10.31857/S0031031X20040029

Изученный материал происходит из разреза пограничных верхнедевонских—нижнекаменноугольных отложений Нахичеванской автономной республики Азербайджана и примыкающих районов Армении, представляющего собой один из наиболее полных в мире разрезов данного интервала, сложенный непрерывными морскими отложениями с обильной фауной брахиопод, фораминифер, мшанок, табулят, ругоз, остракод, криноидей и конодонтов.

Брахиоподы в целом являются одной из доминировавших групп морского бентоса девона и карбона. Они широко распространены в отложениях этого возраста и на территории Закавказья. Результаты изучения смены разнообразия позднедевонских и раннекаменноугольных комплексов брахиопод данного региона были использованы для проведения стратификации и корреляции данного интервала и разработки региональной зональной стратиграфической схемы (Гречишникова и др., 1985, 1988; Гречишникова, 1986; Гречишникова, Левицкий, 2011; Grechishnikova, 2018 и др.). Среди брахиопод ведущую роль играли представители отряда Spiriferida, состав которых на рубеже девона и карбона в целом резко изменился на уровне надсемейств: в позднем девоне преобладали роды надсемейства Cyrtospiriferoidea (табл. IV, фиг. 1–4; см. вклейку), которые полностью вымирают в конце фаменского века, что соответствует общему семейственному уровню вымирания на данном хронологическом уровне, а в карбоне стали преобладать спирифериды надсемейства Spiriferoidea (табл. IV, фиг. 5–8).

Пограничные девонско-каменноугольные отложения Закавказья представлены непрерывной толщей терригенно-карбонатных пород, однако состав и экологическая характеристика спириферид на данном интервале резко меняются. На этом рубеже, по-видимому, в связи с изменением ряда гидрологических и геологических факторов, определяющих трофическую зональность бентоса, произошло изменение их этолого-экологического типа. Известно, что вымирание семейств вызывалось изменениями условий среды в значительно большей степени, чем вымирание более высоких таксонов (Невесская, 1999).

Характер общих биосферных изменений на границе девона и карбона в целом остается не до конца расшифрованным. Этому рубежу соответствует полный седиментационный цикл. Первые фазы крупной турнейской трансгрессии устанавливаются внутри однообразных карбонатных и карбонатно-терригенных толщ по изменению состава фаунистических комплексов. Палеоэкологический анализ в данном случае рассматривается также в качестве необходимого элемента стратиграфической процедуры (Максимова, 1984). Поскольку брахиоподы считаются наиболее чувствительными индикаторами биотических изменений в современных морях (Зезина, 1976), можно предположить возможность палеоэкологических реконструкций на основании их экологической характеристики.

В геосинклинальных и платформенных шельфовых морях позднего девона в целом преобладали терригенно-карбонатные, карбонатно-терригенные и терригенные осадки. Характерным было распространение уплотненных консолидированных твердых грунтов и хардграундов. Участки консолидированного морского дна могли обладать небольшими размерами и быть представленными фациями как гладкого, так и неровного дна или ракушечными фациями. Фации гладкого морского дна были в основном карбонатными. Гладкая поверхность дна не была связана с прибрежными подвижными водами, а создавалась в основном вдали от берега в центральной части мелководного шельфа действием течений, а не волн (Геккер, 1960; Palmer, 1982). Степень консолидации грунта зависела в основном от химического состава воды и размерности частиц осадка.

Циртоспирифероидеи в целом являлись типичными представителями морского бентоса позднего девона и входили в состав неподвижно прикрепленных сестонофагов твердого дна. Они, по-видимому, существовали на твердых, плотных известково-терригенных грунтах, а также на уплотненных, быстро затвердевающих известковых илах в условиях относительно низкой гидродинамики в прибрежной, мелководной и относительно глубоководной зонах шельфа, а также на отмелях, удаленных от берега (Иванова, 1949, 1958; Геккер, 1960; Буко, 1979; Афанасьева, Невесская, 1994; Невесская, 1998). Наиболее широко распространенными были представители космополитных родов Cyrtospirifer Nalivkin, Tenticospirifer Tien, Sphenospira Cooper. Циртоспирифероидеи населяли главным образом участки твердого дна, и на протяжении всей жизни существовали, прикрепляясь к субстрату ножкой или при помощи "бисусной щетки", расположенной на высокой уплощенной или слабовогнутой арее (Наливкин, 1986), представляя усложненный подтип якорного экологического типа брахиопод, по Е.А. Ивановой (1949, 1958).

В карбоне спирифероидеи наиболее распространенных родов Parallelora Carter, Unispirifer Campbell, Spirifer Sowerby и др. существовали в значительно более разнообразных обстановках, характеризуя, наряду с оптимальными условиями неглубокого открытого моря, и неблагоприятные условия с относительно сильной подвижностью и, возможно, аномальным химизмом воды, вплоть до примеси вулканогенных продуктов (Сарычева и др., 1962). Спирифероидеи стали, по-видимому, характерным компонентом мелководного пояса сестонофагов на фоне изменения не только состава и плотности субстрата, подвижности воды, но и характера придонной хлопьевидной взвеси, которой питались брахиоподы. Наличие у этих спириферид загнутой макушки, вогнутой ареи и макушечного утолщения у взрослых форм могло свидетельствовать о том, что на ранних стадиях онтогенеза они прикреплялись к субстрату ножкой, возможно, разветвленной (Иванова, 1949), а затем лежали на дне, частично погружаясь в мягкий осадок. Они представляли как основной подтип якорного экологического типа, так и утяжеленный подтип свободнолежащего экологического типа брахиопод, сменяющих друг друга в ходе индивидуального развития (Thayer, 1975; Афанасьева, 2014, 2018; Afanasjeva, 2015, 2018). В истории существования замковых брахиопод в целом наибольшее разнообразие лежащих форм было в карбоне (Thayer, 1983). Утяжеленный подтип, по-видимому, соответствует семиинфаунному типу, предложенному для характеристики положения по отношению к субстрату двустворок (Stanley, 1970). Семиинфаунные формы моллюсков также были широко распространены в карбоне, как и свободнолежашие спирифероидеи. Среди наиболее широко распространенных этолого-трофических группировок сестонофагов карбона брахиоподы упомянуты во всех зонах шельфа и, что характерно, отсутствуют на хардграундах (Невесская, 1998).

Следует отметить, что речь идет о преобладающих экологических типах спириферид позднего девона и раннего карбона, так как отдельные роды обоих типов встречаются и в том, и в другом хронологических диапазонах.

По мнению многих неонтологов и палеонтологов, среди современных и вымерших неподвижных бентосных сестонофагов, каковыми являются сприфериды, существование различных этологических типов в основном определяется характером субстрата. Предполагается, что в целом в каждом интервале геологического времени общая картина распространения бентосных животных представляет собой как бы итог реализации требований, предъявляемых ими к осадкам (Соколова, 1977). При этом плотность осадка оказывает на бентос большее влияние, чем его состав. Известно, что в современных морях на плотных и мягких грунтах сходного состава формируются совершенно различные сообщества. На твердых грунтах преобладают неподвижно прикрепленные формы, а на мягких – свободнолежащие (Невесская, 1981, 1994; Невесский, 1998; Afanasjeva, 2018).

Смена преобладания якорных форм спириферид преобладанием свободнолежащих на границе девона и карбона Закавказья может свидетельствовать об изменении на данном рубеже типа субстрата. По результатам анализа экологической характеристики спириферид можно предположить, что на протяжении единого фаменско-турнейского седиментационного цикла произошло изменение плотности осадка, выразившееся в смене преобладающей фации твердого морского дна более разнообразными фациями, в том числе мягких осадков (Афанасьева, 2018; Afanasjeva, 2018). Об этом же свидетельствует резкое сокращение числа родов брахиопод отряда Rhynchonellida, топически связанных с твердыми грунтами. Основной причиной такой смены, по-видимому, следует считать изменение химизма морских вод на границе девона и карбона. На данном рубеже происходит смена кальцитовых морей на арагонитовые, обусловленная глобальным изменением соотношения кальция и магния, а также растворенного углекислого газа в морской воде. В кальцитовых морях из поровых вод осаждается кальций, который стабилизирует осадок, образуя хардграунды и консолидированные грунты. В арагонитовых морях из поровых вод осаждается арагонит, который плохо консолидирует кальцитовый детрит, образуя более мягкие грунты (Рожнов, Заварзин, 2011). При этом плотные грунты в целом на протяжении всего фанерозоя характеризуют относительно стабильные условия среды и, соответственно, меньший набор жизненных форм по сравнению с неуплотненными (Соколова, 1977).

В Закавказье пограничные девонско-каменноугольные отложения представлены единой толщей морских терригенно-карбонатных пород, однако состав и экологическая характеристика спириферид на данном этапе резко меняются. Наиболее полным разрезом позднедевонскогораннекаменноугольного интервала является разрез горы Геран-Каласи на территории Нахичеванской АР Азербайджана, который представлен непрерывным напластованием морских отложений с обильными ископаемыми остатками фораминифер, ругоз, табулят, мшанок, брахиопод, остракод, криноидей, конодонтов и водорослей (Гречишникова, Левицкий, 2011). За основную единицу разреза принята комплексная зона с указанием стратотипа и комплекса зональных видов брахиопод.

Выделение брахиоподовых зон в пограничных верхнедевонских-нижнекаменноугольных отложениях Закавказья приобретает особую ценность в связи с тем, что общепринятая граница между девоном и карбоном, в основании конодонтовой зоны Siphonodela sulcata, в данном регионе не имеет четкого обоснования и носит условный характер, так как комплекс конодонтов верхней брахиоподовой зоны фаменского яруса Sphenospira iulii–Spinocarinifera nigra своеобразен, а в нижней брахиоподовой зоне турнейского яруса Parallelora praeulbanensis–Rhytiophora curvirostris конодонты редки (Аристов, 1979, 1994). Спирифериды надсемейств Cyrtospiriferoidea и Spiriferoidea среди зональных таксонов брахиопод этого интервала составляют большинство. Разрез горы Геран-Каласи, по мнению И.А. Гречишниковой и Е.С. Левицкого (2011), по брахиоподам может быть рекомендован в качестве стратотипа границы фаменского яруса верхнего девона и турнейского яруса нижнего карбона.

Формирование осадков в данном районе в позднем фамене происходило сначала в условиях открытого мелководного бассейна (зона Cyrtospirifer pamiricus—Enchondrospirifer ghorensis). Накапливались преимущественно карбонатные или с небольшой примесью песчаного материала осадки и, в меньшей мере, глинистые и песчанистые отложения. Доминировали разнообразные циртоспирифероидеи, в том числе Cyrtospirifer pamiricus (Reed), С. crassiplicatus crassiplicatus Brice, Sphenospira dansikensis Gretchishnikova, Enchondrospirifer ghorensis Brice, Dichospirifer cardiosinusoides (Abramian), D. thylakistoides Brice, D. felixi Gretchishnikova.

Дальнейшая история развития морского бассейна Закавказья (зона Paurogasteroderhynchus nalivkini) характеризовалась установлением очень неустойчивого режима в условиях необычайного мелководья. Причиной обмеления бассейна стало поднятие. Не исключено существование вблизи береговой линии низменной суши, с которой шел снос мелкого обломочного и преимущественно глинистого материала. В отдельные моменты накапливались карбонатные илы с песчаной примесью. В некоторых прослоях видна косая слоистость. Брахиоподы в целом обедненного состава. Из спириферид присутствует только Сугtospirifer kadrlouensis Abramian.

В конце фаменского века начало формирования зоны Sphenospira julii–Spinocarinifera nigra совпало с началом первой (этренской) волны трансгрессивного цикла осадконакопления, который проявился во многих районах Земного шара. В Закавказье установился нормально морской режим. В отдельных прослоях детрит составляет
до 80-85% осадка, свидетельствуя о высокой динамической активности воды. В конце рассматриваемого времени усилился привнос песчаного материала, который стал еще более обильным в раннем турне. Возможно, это было связано с поднятием, приведшим к размыву более возвышенной, чем ранее, суши. Из спирифероидей присутствуют Tenticospirifer sp., Sphenospira julii (Dehée), Arpaspirifer latus (Abramian).

В начале карбона, в раннем турне, во время формирования зоны Parallelora praeulbanensis— Rhitiophora curvirostris поднятие сменилось опусканием. С этим временем связано начало второй большой волны трансгрессии. Усилился, как отмечено выше, привнос терригенной составляющей, что привело к образованию карбонатнопесчаных и песчано-глинистых осадков.

Циртоспирифериды, которые составляли основной фон бентосной фауны в конце фамена, такие как Sphenospirifer julii (Dehée), исчезли. Их место заняли спирифероидеи Parallelora praeulbanensis (Bublitchenko).

Развитие второй волны трансгрессии, начавшейся в начале турнейского века, продолжалось и в позднем турне во время формирования зоны Rhipidomella michelini. Погружение привело к углублению бассейна, в котором накапливались преимущественно глинистые осадки с редкими маломощными прослоями карбонатных илов. Привнос песчаного материала резко сократился. Среди спирифероидей доминировали представители Unispirifer arpensis Afanasjeva.

В конце турнейского века, в момент максимума второй волны трансгрессии, во время формирования зоны Spirifer baiani-Marginatia burlingtonensis, процессы осадконакопления стабилизировались. На фоне медленного погружения шло накопление карбонатных илов. Примесь терригенного материала практически отсутствовала. Отдельные текстурные особенности, напр., текстуры взмучивания, указывают на значительную динамику водной среды. Об очень большом мелководье и интенсивном движении воды говорят также прослои калькаренитов (известковых песков) с детритом, состоящим в основном из очень мелких обломков раковин брахиопод, фораминифер и члеников криноидей. Среди разнообразных брахиопод преобладали спирифероидеи крупного размера, такие как Spirifer baiani Nalivkin.

Таким образом, на рубеже зоны Sphenospirifer julii—Spinocarinifera nigra позднего фамена и зоны Parallelora praeulbanensis—Rhitiophora curvirostris раннего турне, наряду со сменой состава спириферид, датирующей возраст данного рубежа, происходит также смена их экологического типа, свидетельствующая об изменении характера субстрата, на котором обитали эти брахиоподы, основанном на глубоком преобразовании химизма морской воды. По-видимому, появление свободно лежащих и полупогруженных форм в раннем карбоне, сменивших прикрепленные формы в позднем девоне, свидетельствует о том, что в данном местонахождении более плотные осадки сменились более мягкими, несмотря на их сходный состав. Иначе говоря, граница между девоном и карбоном в Закавказье определяется по спириферидам не только таксономически, но и экологически, подтверждая ценность экологического анализа для стратиграфии.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Аристов В.А.* Особенности комплексов конодонтов верхнего девона и нижнего карбона Закавказья // Тр. VIII Международного конгресса по стратиграфии и геологии карбона. Т. З. М.: Наука, 1979. С. 235–239.

Аристов В.А. Конодонты верхнего девона – нижнего карбона Евразии. М.: Наука, 1994. 191 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 484).

Афанасьева Г.А. Аллометрия ископаемых брахиопод // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии. М.: ПИН РАН, 2014. С. 154–163.

Афанасьева Г.А. Формирование разнообразия брахиопод отряда Spiriferida на рубеже девонского и каменноугольного периодов // Онтогенез и формирование биологического разнообразия. М.: ПИН РАН, 2018. С. 133–143.

Афанасьева Г.А., Невесская Л.А. Анализ причин различных последствий кризисных ситуаций на примере экологически подобных замковых брахиопод и бивальвий // Экологические перестройки в эволюции биосферы. Вып. 1. М.: Недра, 1994. С. 101–108.

*Буко А*. Эволюция и темпы вымирания. М.: Мир, 1979. 320 с. (Науки о Земле. Т. 75).

*Геккер Р.Ф.* Ископаемая фация гладкого каменного морского дна // Тр. Ин-та геол. АН ЭстССР. 1960. Т. 5. С. 199–228.

*Гречишникова И.А.* Зональные комплексы брахиопод пограничных отложений девона и карбона Закавказья (Нахичеванская АССР) // Граница девона и карбона на территории СССР. Матер. к Всесоюзн. совещ. Минск, 1986. С. 37–39.

Гречишникова И.А., Аристов В.А., Рейтлингер Е.А., Чижова В.А. Фаменско-турнейские отложения Закавказья (зональное расчленение и корреляция) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1985. Т. 60. Вып. 3. С. 141–142.

Гречишникова И.А., Аристов В.А., Рейтлингер Е.А., Чижова В.А. Опорный разрез пограничных отложений девона и карбона Закавказья (Нахичеванская АССР) // Граница девона и карбона на территории СССР. Минск: Наука и техника, 1988. С. 141–145.

Гречишникова И.А., Левицкий Е.С. Опорный разрез фамена и нижнего карбона Геран-Каласи (Нахичеванская АР, Азербайджан) // Стратигр. Геол. корреляция. 2011. Т. 19. № 1. С. 24–46.

Зезина О.Н. Экология и распространение современных брахиопод. М.: Наука, 1976. 138 с.

Иванова Е.А. Условия существования, образ жизни и историческое развитие некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. М.: АН СССР, 1949. 152 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 21).

Иванова ЕА. Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей. М.: АН СССР, 1958. 303 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 69).

*Максимова С.В.* Очерки по прикладной палеоэкологии. М.: Наука, 1984. 94 с.

*Наливкин Д.В.* Арея спириферид // Палеонтол. журн. 1976. № 1. С. 74–79.

*Невесская Л.А.* Принципы экологической классификации современного бентоса и возможности их приложения для интерпретации ископаемых сообществ // Матер. школы "Современное состояние и основные направления изучения брахиопод". Т. 2. М.: ВИНИТИ, 1981. С. 40–65.

Невесская Л.А. Динамика систематического и этологотрофического состава донных сообществ в течение палеозоя // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра, 1994. С. 94–101.

*Невесская Л.А.* Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Палеозой. М.: Наука, 1998. 502 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 270).

*Невесская Л.А.* Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Мезозой. Кайнозой. М.: Наука, 1999. 504 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 274).

*Невесский Е.Н.* Грунты. Палеоэкологический анализ как основной метод реконструкции биономии океанов и морей прошлого // Невесская Л.А. Этапы развития бентоса палеозойских морей. Палеозой. М.: Наука, 1998. С. 79–88. (Тр. ПИН РАН. Т. 270).

Рожнов С.В., Заварзин Г.А. Рифы в эволюции гео-биологических систем. Постановка проблемы. Рифовые формации и рифы в эволюции биосферы // Гео-биологические системы в прошлом. М.: ПИН РАН, 2011. С. 4–25.

Сарычева Т.Г., Сокольская А.Н., Максимова С.В., Безносова Г.А. Фациальная зональность брахиопод в каменноугольных морях Кузнецкой котловины // Палеонтол. журн. 1962. № 4. С. 58–69.

Соколова М.Н. Приспособления донных животных к использованию органического вещества грунтов // Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977. С. 53–57.

*Afanasjeva G.A.* Allometric studies of fossil brachiopods // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 14. P. 1576–1581.

*Afanasjeva G.A.* Formation of the diversity of the brachiopod order Spiriferida at the Devonian–Carboniferous boundary // Paleontol. J. 2018. V. 52. № 14. P. 1732–1740.

*Campbell K.S.W.* Marine fossils from the Carboniferous glacial rocks of New South Wales // J. Paleontol. 1962. V. 36.  $N_{\rm P}$  1. P. 38–52.

*Grechishnikova I.A.* Biostratigraphy of the Devonian and Carboniferous of Transcaucasia (Brachiopod Zonal Scale) // Alekseeva R.E., Afanasjeva G.A., Grechishnikova I.A. et al. Devonian and Carboniferous Brachiopods and Biostratigraphy of Transcaucasia. N.Y., 2018. P. 832–873. (Paleontol. J. V. 52.  $\mathbb{N}$  8).

*Palmer T.J.* Cambrian to Cretaceous changes in hardground communities // Lethaia. 1982. V. 15. № 4. P. 309–323.

*Stanley S.M.* Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca) // Mem. Geol. Soc. Amer. 1970. V. 125. P. 1–496.

Thayer T.W. Morphologic adaptations of benthic invertebrates to soft substrata // J. Mar. Research. 1975. V. 33.  $N_{\odot}$  2. P. 177–189.

*Thayer T.W.* Sediment-mediated biological disturbance and the evolution of marine benthos // Biotic Interaction in Recent and Fossil Benthic Communities. N.Y., 1983. P. 479–625.

## Объяснение к таблице IV

Фиг. 1. Сугtospirifer pamiricus (Reed, 1922), экз. ПИН, № 3744/286, цельная раковина с сочлененными створками: 1а – со стороны брюшной створки; 1б – со стороны спинной створки; 1в – со стороны ареи; 2г – со стороны переднего края; 1д – сбоку; Нахичеванская АР, восточный склон горы Мюнх-Бала-Оглы напротив с. Гюмушлуг; верхний девон, фамен, зона Cyrtospirifer pamiricus – Enchondrospirifer ghorensis.

Фиг. 2. Sphenospira dansikensis Gretchishnikova, 2018, экз. ПИН, № 3744/376, цельная раковина с сочлененными створками: 2а – со стороны брюшной створки; 2б – со стороны спинной створки; 2в – со стороны ареи; 2г – со стороны переднего края; 2д – сбоку; Нахичеванская АР, район горы Долоташ; возраст тот же.

Фиг. 3. Tenticospirifer sp., экз. ПИН, № 3744/378, цельная раковина с сочлененными створками: 3а – со стороны брюшной створки; 3б – со стороны ареи; 3в – сбоку; Армения, ущелье Аршаки–Акбюр; возраст тот же.

Фиг. 4. Sphenospira julii (Dehée, 1929), экз. ПИН, № 3744/225, цельная раковина с сочлененными створками: 4а – со стороны брюшной створки; 4б – со стороны спинной створки; 4в – со стороны ареи; 4г – сбоку; Нахичеванская АР, северо-западные отроги горы Геран-Каласи; верхний девон, фамен, зона Sphenospira julii – Spinocarinifera nigra.

Фиг. 5, 6. Parallelora praeulbanensis (Bublitschenko, 1955): 5 – экз. ПИН, № 3744/230, брюшная створка, внешний вид; 6 – экз. ПИН, № 3744/236, спинная створка, внешний вид; Нахичеванская АР, северо-восточный склон горы Геран-Каласи; нижний карбон, турнейский ярус, зона Parallelora praeulbanensis – Rhitiophora curvirostris.

Фиг. 7. Unispirifer arpensis Afanasjeva, 2018, экз. ПИН, № 3744/231, цельная раковина с сочлененными створками: 7а – со стороны брюшной створки; 76 – со стороны спинной створки; 7в – со стороны ареи; 7г – со стороны переднего края; 7д – сбоку; там же; нижний карбон, турнейский ярус, зона Spirifer baiani – Marginatia burlingtonensis.

Фиг. 8. Spirifer baiani Nalivkin, 1937, экз. ПИН, № 3744/210, брюшная створка: 8а – внешний вид; 8б – со стороны ареи; 8в – сбоку; местонахождение и возраст те же.

# Brachiopods of the Order Spiriferida at the Devonian–Carboniferous Boundary of Transcaucasia

## G. A. Afanasjeva

Distinct successors of the taxonomic and ecological characteristic in brachiopod order Spiriferida at the Devonian–Carboniferous boundary of Transcaucasia apparently were connected with the changes of the sea sediment solidity and reflected chemical conditions of sea water at that time.

Keywords: Brachiopoda, Spiriferida, brachiopod ecological types, Devonian-Carboniferous boundary, Transcaucasia

УДК 565.33:551.77(571.1)

## ПОЗДНЕКАЙНОЗОЙСКИЕ ОСТРАКОДЫ СЕМЕЙСТВА ILYOCYPRIDIDAE KAUFMANN ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

© 2020 г. В. А. Коновалова\*

Томский государственный университет, Томск, Россия \*e-mail: konovalova@ggf.tsu.ru Поступила в редакцию 02.04.2019 г. После доработки 02.09.2019 г. Принята к публикации 21.01.2020 г.

Представлены результаты ревизии сибирских представителей семейства Ilyocyprididae на базе коллекций неоген-четвертичных остракод, собранных Т.А. Казьминой, И.И. Тетериной и автором. Установлено, что остракоды семейства Ilyocyprididae представлены двумя родами – Ilyocypris Brady et Norman, 1889 и Fossilyocypris Schornikov et Krstić, 2004. Обсуждается видовой состав и стратиграфическое положение 12 таксонов данного семейства. Дано описание одного нового и четырех сомнительных видов.

*Ключевые слова:* Западная Сибирь, остракоды, Ilyocyprididae **DOI:** 10.31857/S0031031X20040078

### введение

Остракоды семейства Ilyocyprididae относятся к группе пресноводных ракушковых рачков и имеют широкое географическое и стратиграфическое распространение в отложениях позднего мезозоя и кайнозоя. Морфологическая пластичность раковин у видов данного семейства вызывает большие трудности при идентификации ископаемых рачков и нередко приводит к необоснованному выделению новых таксонов, или наоборот, сведению разных видов в объем одного (Попова-Львова, 1965, 1988; Казьмина, 1975; Дыкань, 2003; Дикань, 2006).

В позднем кайнозое Западной Сибири остракоды семейства Ilyocyprididae представлены двумя родами — Ilyocypris Brady et Norman, 1889 и Fossilyocypris Schornikov et Krstić, 2004 (Казьмина, 1975; Коновалова, 2012, 2015; Хазин, 2013; Тетерина, 2015, 2016; Хазин и др., 2017; и др.).

Род Пуосургія Brady et Norman, 1889. Типовой вид — Іlyocypris gibba (Ramdohr, 1808). Остракоды этого рода характеризуются толстостенной субпрямоугольной раковиной с развитой ямчатой поверхностью и двумя поперечными центральнодорсальными бороздами. Морфология раковин Іlyocypris отличается высокой внутривидовой изменчивостью, что затрудняет их правильную идентификацию. Систематика рода базируется на морфологии конечностей. Для диагностики раковины используются два признака: очертания раковины и скульптура. В настоящее время обсуждается вопрос об использовании третьего признака: краевые рябевидные структуры — "marginal ripplets", расположенные в заднебрюшной области на внутреннем краевом валике левой створки (Mazzini et al., 2014). По данным автора, эти структуры не всегда наблюдаются на ископаемом материале из-за различной сохранности створок и, соответственно, их постоянство невозможно проследить во времени. Поэтому использовать данный признак в идентификации видов, вероятно, можно только на современном материале.

Род Fossilyocypris Schornikov et Krstić, 2004. Типовой вид – Fossilvocypris bella (Sharapova, 1961). В объем этого рода включены Ilyocyprididae с субпрямоугольными или субквадратными раковинами и с крупными ямками и ячейками на поверхности створок. Самые крупные ячейки расположены в постероцентральной части створок, у самок они более крупные, чем у самцов, хотя это различие не всегда соблюдается. Длина раковины у самок и самцов также разнится: у типового вида раковины самок относительно короткие, у самцов – удлиненные. Однако длина раковины не может рассматриваться в качестве диагностического признака рода. Так как к данному роду на сегодняшний день можно отнести 8 видов, то установить расширенный диагноз пока не представляется возможным. Дополнительной характеристике рода, конечно же, будет способствовать описание новых видов.

Целью работы является ревизия таксономического состава семейства Ilyocyprididae из плейстоценовых отложений Западной Сибири на основе детального морфологического изучения раковин и створок с помощью сканирующей электронной микроскопии.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для данной работы послужила авторская коллекция неоген-четвертичных остракод, собранная из обнажений и скважин, расположенных на территории центра и юга Западно-Сибирской равнины, и хранящаяся в лаборатории микропалеонтологии геолого-географического факультета Томского государственного унта (ЛМП ГГФ ТГУ) под № 119-5. Кроме того, были изучены рабочие коллекции неоген-четвертичных остракод (б/н) Т.А. Казьминой, хранящиеся в ИНГГ СО РАН, г. Новосибирск; коллекции четвертичных остракод №№ 41, 84, 132 М.И. Мандельштама и коллекция остракод № 786 из четвертичных отложений Зауралья Э.Д. Яскевич, хранящиеся во ВНИГРИ, С.-Петербург; рабочие коллекции четвертичных остракод, собранные из 16 скважин Томской обл. О.И. Саевой, хранящиеся в ЛМП ГГФ ТГУ; коллекции неоген-четвертичных остракод № БА-І О.Ю. Буткеевой и И.И. Тетериной, хранящиеся в геологическом музее СибГИУ (г. Новокузнецк).

При обработке образцов на микрофаунистический анализ использовалась традиционная методика (Практическое..., 1989). Для изучения морфологии раковин применялись стереомикроскопы Carl Zeiss Stemi 2000-С с фотокамерой Canоп PowerShot A620 и Leica EZ 4D. Для уточнения строения отдельных скульптурных элементов раковины был использован сканирующий электронный микроскоп VEGA II LMU, установленный в Центре коллективного пользования (ЦКП) "Аналитический центр геохимии природных систем" ТГУ.

Для характеристики относительных размеров раковин остракод приняты следующие обозначения: небольшие – 0.5-1.0 мм, крупные – 1-1.5 мм. При описании использованы сокращения: D – длина раковины,  $H_{max}$  – наибольшая высота,  $H_{n.\kappa}$  – высота переднего конца,  $H_{3.\kappa}$  – высота заднего конца, L – степень удлиненности раковины  $(L = D/H_{max})$ .

Авторская коллекция хранится в лаборатории микропалеонтологии геолого-географического факультета Томского государственного ун-та (ЛМП ТГУ), № 119-5. Типовые экземпляры описанных видов хранятся в следующих организациях: Ин-т нефтегазовой геологии и геофизики Сибирского отделения Российской академии наук (ИНГГ СО РАН, Новосибирск), Всероссийский нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный ин-т (ВНИГРИ, Санкт-Петербург), Музей Ин-та биологии моря ДВО РАН (Музей ИБМ ДВО РАН, Владивосток), Британский музей естественной истории (Англия, Лондон), Ун-т Чукурова (Турция, Адана).

## СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ILYOCYPRIDIDAE В ОТЛОЖЕНИЯХ ВЕРХНЕГО КАЙНОЗОЯ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

В результате провеленных исслелований в составе позднекайнозойских остракод Западно-Сибирской равнины на сегодняшний день установлено 10 видов (один из них новый) семейства Ilvocyprididae, и два таксона оставлено в открытой номенклатуре: Ilyocypris bradyi Sars, 1890, I. gibba, I. salebrosa Stepanaitys, 1959, I. biplicata (Koch, 1838), I. lacustris Kaufman, 1900, I. decipiens Masi, 1905, I. pustulata Konovalova, 2012, I. monstrifica (Norman, 1862) [ранее I. ex gr. tuberculata (Brady in Mandelstam et al., 1962)], Ilyocypris sp., Fossilyocypris sarizensis (Safak, Nasik et Senol, 1992) [ранее I. caspiensis (Negadaev, 1957) s. Kazmina, 1975, part.], F. gracilis sp. nov. [pahee I. ex gr. divisa (Klie, 1926) с мелкими ямками], F. aff. bella Scharapova, 1961 [paнee I. caspiensis (Negadaev, 1957) s. Kazmina, 1975, part.].

Для выяснения их стратиграфического значения необходимо проследить изменения в составе семейства Ilyocyprididae на протяжении всего позднего кайнозоя. Работа в этом направлении начата относительно недавно, но уже сейчас можно сделать некоторые выводы. В связи с изменением положения границы четвертичной системы до уровня 2.588 млн лет, изменился объем неогеновой и четвертичной систем, часть плиоценовых стратонов перешла в четвертичную систему. Поэтому необходимо подчеркнуть, что развитие остракод семейства Ilyocyprididae в данной работе рассматривается в рамках скорректированных региональных стратонов (рис. 1).

Первые единичные представители рода Ilyocypris (вид I. bradyi) появляются на территории Западной Сибири в отложениях таволжанской свиты среднего—верхнего миоцена (Казьмина, 1975, 1989; Зыкин, 2012). Вид I. bradyi характеризуется прямоугольной раковиной с двумя поперечными бороздами, центральной ямкой и ямчатой мезоскульптурой. Позднее, в новостаничной свите верхнего миоцена, по данным Казьминой, отмечены такие виды, как I. gibba и I. salebrosa, которые отличаются от I. bradyi хорошо развитыми буграми на раковине.

В плиоцене Западной Сибири происходит увеличение численности и разнообразия видов данного семейства, появляются первые представители рода Fossilyocypris. В раннем плиоцене (отло-



Рис. 1. Развитие семейства Ilyocyprididae в позднем кайнозое Западной Сибири.

жения рытовской свиты) появляются виды F. sarizensis и F. aff. bella, а в верхнем плиоцене (отложения аксорской свиты) впервые зафиксировано появление вида I. biplicata (Зыкин, 2012).

Первоначально Казьмина (1975) отнесла сибирские формы с удлиненной раковиной, определенные к настоящему времени как F. sarizensis, к виду I. caspiensis. К этому же виду она отнесла и короткие субквадратные раковины, которые принадлежат виду F. aff. bella (табл. V, фиг. 13, см. вклейку), считая тех и других самцами и самками вида I. caspiensis. Описанный К.Н. Негадаевым-Никоновым (1957) вид, несмотря на внешнее сходство раковины с экземплярами с субквадратной формой, имеет терминальные хорошо развитые зубы замка, в отличие от слаборазвитых пластинчатых зубов у раковин рода Ilyocypris и принадлежит Limnocytheridae, роду Scordiscia Krstić et Schornikov, 1993. Кроме того, у раковин рода Ilyocypris замок правоваликовый, а у лимоноцитерид – левоваликовый. В этой же работе упоминается и вид Ilyocypris bella (nom. nud.), который встречается совместно с Scordiscia caspiensis (Negadaev, 1957). Вероятно, Негадаев-Никонов все же считал их разными видами.

Мезоскульптура сибирских форм характеризуется ямками и ячейками различной величины: в постеро-центральной части ячейки более крупные, чем на остальной поверхности. Такая скульптура соответствует описанию рода Fossilyосургіз. По мнению Н. Крстич и Е.И. Шорникова, вид, описанный Казьминой как I. caspiensis

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2020

(Negadaev) s. Kazmina, 1975, part. (Казьмина, 1975, табл. 18, фиг. 5, 6), конспецифичен виду F. sarizensis. Автор настоящей работы оставляет это название для сибирской формы с удлиненной раковиной, тем более что видовое название "caspiensis" уже используется для другого ревизованного таксона, Scordiscia caspiensis (Negadaev, 1957) (Krstić et al., 2004; Krstić, 2006; Шорников, 2008). Для снятия вопросов по правомерности отнесения сибирского вида к виду F. sarizensis в настоящей работе приводится его изображение и описание (табл. V, фиг. 11, 14, 15). Что касается коротких субквадратных раковин Fossilyocypris aff. bella Scharapova, 1961, то тут ситуация неоднозначная. По мнению Шорникова (личн. сообщ.), изображения этой формы, с короткой субквадратной раковиной, у разных авторов довольно различны, и не факт, что они принадлежат одному виду. Поэтому нужны дальнейшие скоординированные исследования как зарубежных, так и отечественных ученых по изучению данных форм, которые, возможно, в будущем приведут к выделению новых видов семейства Ilyocyprididae.

Второй плиоценовый вид I. biplicata имеет сходство с видом I. bradyi, но отличается от него более нежной ямчатой мезоскульптурой и более выпуклой задней частью раковины. Согласно К. Мейшу (Meisch, 2000), I. biplicata принимается как младший синоним I. gibba и рассматривается им как форма без боковых выступов на раковине. Однако H. Сари и др. (Sari et al., 2012), а также Р. Фурман (Fuhrmann, 2012) считают, что различия в скульптуре и развитии спинного и брюшного края достаточны для отнесения их к разным видам. Автор также придерживается этого мнения и приводит изображение и описание сибирской формы, относимой им к виду I. biplicata (табл. V, фиг. 5, 8).

В плейстоцене роды Ilvocypris и Fossilvocypris продолжают свое развитие, а род Ilyocypris начинает занимать доминирующее положение в составе комплексов остракод, наряду с представителями кандонид и лимноцитерид. В отложениях кочковской свиты эоплейстоцена, наряду с уже существующими видами данного рода, появляются формы, которые Казьмина (1975) относила к I. ex gr. tuberculata. В настоящее время I. tuberculata Brady рассматривается как младший синоним вида I. monstrifica (Meisch, 2000; Mazzini et al., 2014; Meisch et al., 2019). Сибирская форма немного отличается от типичного вида отсутствием ярко выраженных острых краевых шипов на переднем и заднем концах раковины и слабо развитыми конусовидными буграми, из которых задний заострен и направлен назад (табл. V, фиг. 3, 6). Однако эти различия можно отнести к внутривидовой изменчивости. Находки этого вида в озерных голоценовых и современных отложениях Западно-Сибирской равнины показывают, что наряду с бесшипными экземплярами в одном местонахождении встречались экземпляры с развитыми на переднем или на заднем конце острыми небольшими шипиками. Наблюдалась и вариабельность заднего бугра: иногда он был наклонен назад, а иногда просто заострен. По мнению автора, это фенотипическая изменчивость вида, связанная с экологическими параметрами, в частности, с колебаниями солености озера. Вариабельность развития бугорков и шипов у I. monstrifica подтверждают данные и зарубежных исследователей (Mazzini et al., 2014).

На границе эоплейстоцена и неоплейстоцена (0.781 млн лет) происходит исчезновение морфотипа "I. postsalebrosa", которое имеет, по мнению автора, не эволюционную, а экологическую причину. Вновь он появляется в отложениях верхнего неоплейстоцена, но уже в совершенно другой ассоциации видов.

Следующее незначительное изменение в таксономическом составе семейства Ilyocyprididae происходит на границе раннего и среднего неоплейстоцена (0.427 млн лет). В отложениях тобольской свиты появляются уплощенные формы илиоципридид с мелкоячеистой скульптурой, которые Казьмина относила к виду I. ex gr. divisa Klie (Архипов, 1971). В результате сравнительно-морфологического анализа этих форм автор настоящей работы выделяет их в новый вид F. gracilis (табл. V, фиг. 7, 9, 10, 12).

В отложениях верхнего неоплейстоцена в составе рода Ilyосургіз происходят значительные изменения – появляются виды I. lacustris, I. decipiens, I. pustulata, I. sp. Вид I. lacustris характеризуется хорошо выраженным возвышением над глазом. Ilyocypris sp. представлен пока небольшим количеством экземпляров, но его отличительной особенностью является овальная, без видимых угловых переходов раковина. У I. decipiens хорошо выраженные тупо закругленные бугры, в отличие от сходного вида I. gibba, у которого эти бугры имеют заостренную форму. Вид I. pustulata характеризуется большими размерами, наличием мелких редких бугорков на поверхности, сильновыпуклой раковиной и сильноизогнутым очертанием створок (Коновалова, 2012, 2015).

В голоцене семейство Ilyocyprididae представлено всеми вышеперечисленными видами, кроме I. pustulata.

Таким образом, в позднем кайнозое Западно-Сибирской равнины в настоящее время семейство Ilyocyprididae представлено 12 таксонами, стратиграфическое значение которых предстоит выяснить в ближайшем будущем.

Ниже приводится описание нового вида Fossilyocypris gracilis и сибирских форм, относимых к видам F. sarizensis, Ilyocypris salebrosa, I. biplicata, I. monstrifica. Выбор описанных таксонов определяется необходимостью привести в соответствие их описание с учетом собственных и литературных данных.

## ПОДОТРЯД СҮРRIDOCOPINA

## НАДСЕМЕЙСТВО CYPRIDACEA BAIRD, 1845 СЕМЕЙСТВО ILVOCYPRIDIDAE KAUFMANN. 1900

ПОДСЕМЕЙСТВО ILIOCII КИЛИМ КАЛГИМИЦИ, 1900

## Род Ilyocypris Brady et Norman, 1889

Ilyocypris salebrosa Stepanaitys, 1959

Табл. V, фиг. 1, 2

Ilyocypris salebrosa: Степанайтыс, 1959, с. 299, табл. 1, фиг. 1; Казьмина, 1975, с. 47, табл. 18, фиг. 3–4.

Ilyocypris gibba (Ramdohr) var. tuberculata: Агаларова, 1961, с. 51, табл. 19, фиг. 2, а-в.

Ilyocypris postsalebrosa: Дыкань, 2003, с. 122, рис. 1.2; Дикань, 2006, с. 104, табл. 18, фиг. 6–8; Коновалова, 2015, табл. 1, фиг. 11.

Голотип – ГПК Управления геологии и охраны недр Туркменистана, № 1-75; Западная Туркмения, северный борт Прибалханской депрессии; ранний плейстоцен, бакинский ярус (цит. по Казьминой, 1975). Информации о месте хранения в настоящий момент голотипа не имеется.

Описание. Раковина небольшая, прямоугольно-округленная. Наибольшая высота расположена в передней трети раковины и совпадает с высотой переднего конца. Наибольшая выпуклость расположена в постеро-дорсальной области. Спинной край неровный — прямой в передней и средней части и выпуклый в задней части. Кардинальные углы выражены. Брюшной край вогнутый, вогнутость смещена к заднему концу. Передний конец выше заднего, равномерно закругленный, вверху с небольшим уступом. Задний конец ниже переднего, плавно закруглен в заднебрюшной части.

Раковина имеет развитую скульптуру. В передней половине раковины расположены две узкие и глубокие депрессии, между которыми расположены два небольших круглых бугра. К спинному краю депрессии становятся шире. Ниже депрессий располагаются три субцентральных ямки. По краям депрессии расположены два широких крупных бугра, наибольший из которых расположен в постеро-дорсальной области. В постеровентральной части развит еще один бугор, который имеет овальную форму. На брюшной стороне створки расположено слабо выраженное широкое ребро, которое отделено от заднебрюшного бугра неглубокой впадиной. По краям ребра прослеживаются контуры двух маленьких расплывчатых бугорков. Поверхность створок, бугров и ребра покрыты четкими крупными пяти- шестигранными ячейками. На переднем и заднем концах раковины развиты редкие, среднего размера шипы.

Размеры в мм:

№№ экз.	D	$H_{\Pi.K}$	Н <sub>3.К</sub>
Голотип № 1-75	0.96	0.53	0.47
ИННГ СО РАН, экз. № 23-1	0.95	0.53	0.42
Экз. № 119-5/69	0.95	0.55	0.48
Экз. № 119-5/69-1	0.97	0.52	0.47

С р а в н е н и е. От вида I. kaifengensis Lee, 1962 отличается округленной формой раковины, меньшей вогнутостью брюшного края, круглыми, а не заостренными буграми, наличием мелких округлых бугорков в передней части раковины и крупноячеистой поверхностью с четко очерченными, а не округлыми ячейками.

З а м е ч а н и я. Здесь следует сделать некоторые замечания относительно высокой изменчивости экземпляров, относимых к виду I. salebrosa.

Крстич (Krstić, 2006) считает, что этот вид является синонимом китайского вида I. kaifengensis. Как сообщает Крстич, два номинальных таксона I. kaifengensis Lee, 1962 [или 1959, согласно Кемпфу (Kempf, 1997)] и I. salebrosa Stepanaitys, 1959 были объелинены позлнее в олин таксон с наименованием I. salebrosa (Guan et al., 1978, цит. по Krstić, 2006). Тем не менее, она считает, что название вида I. kaifengensis должно оставаться валидным. Кроме того, данный вид по-прежнему фигурирует в публикациях китайских исследователей как Ilyocypris kaifengensis Lee, 1962 (Huang, 1985; Wang et al., 2015). По устному сообщению китайского исследователя Даю Чжой (Dayou Zhai, Yunnan University), описание Ли в 1959 г. не было официально опубликовано и, возможно, типовые экземпляры уже утеряны. Согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры (2004), неопубликованные виды не могут считаться валидными. Возможно, вид I. kaifengensis был переописан позднее в 1962 г., хотя никакой информации об этом в доступных источниках нет, поэтому вид I. salebrosa должен считаться старшим синонимом, и по праву приоритета сохранить свое название, так как был описан и опубликован Н.Е. Степанайтыс в 1959 г., а не в 1960 г., как ошибочно считается многими зарубежными исследователями (Smith et al., 2011; Martens, Savatenalinton, 2011; Karanovic, Lee, 2013; Meisch et al., 2019). Шорников любезно предоставил мне для сравнения SEM-фотографии вида I. kaifengensis из позднего плиоцена Башкирии (Южный Урал) (колл. М.Г. Поповой-Львовой). На ней изображен экземпляр с конусовидным, а не широким постеродорсальным бугром и иной формой раковины (табл. V, фиг. 4), что не соответствует изображению голотипа вида I. salebrosa (см. Сравнение).

Н.И. Дыкань (2003) выделила вид I. postsalebrosa Dykan, 2003, который несколько отличался от типичного вида наличием слабо выраженного брюшного ребра, образовавшегося в результате слияния двух бугров (их контуры прослеживаются в рельефе ребра). Элементы макроскульптуры (форма бугров по краям депрессий) и пропорции размеров, как сообщает Дыкань, сохраняются и у ювенильных форм (Дикань, 2006). Вопрос о половом диморфизме в данном случае не возникал, так как в одном образце ни разу не встречались формы с разной степенью развития бугров, хотя размеры раковин варьируют. По мнению Дыкань, вид Ilyocypris postsalebrosa Dykan является промежуточным звеном в филогенетическом ряду рода Ilyocypris: I. salebrosa-I. postsalebrosa-I. carinata Kovalenko (Дыкань, 2003; Дикань, 2006).

На основании сравнительно-морфологического анализа сибирской формы и морфотипа "I. postsalebrosa" автор настоящей работы считает, что экземпляры со слабо выраженным брюшным ребром соответствуют экземплярам морфотипа "I. postsalebrosa" (Казьмина, 1975, табл. 18, фиг. 3; Дикань, 2006, табл. 18, фиг. 6). Экземпляры с одним-тремя маленькими бугорками на брюшной стороне, которые, по мнению Дыкань, соответствуют виду I. salebrosa, также встречаются в отложениях плейстоцена Западной Сибири. По мнению Шорникова (2017), морфотипы "I. salebrosa", "I. postsalebrosa" и "I. carinata" представляют собой онтогенетические варианты развития морфологических структур и являются одной из форм проявления изменчивости вида L salebrosa.

Распространение. Плиоцен–голоцен; Россия, Западная Сибирь, Омская обл. (Исилькульский, Горьковский, Саргатский, Большеуковский, Омский р-ны), Алтайский край (Калманский, Ельцовский р-ны); Западный Туркменистан; Северный Казахстан; Азербайджан, Бакинский архипелаг; Украина, Одесская обл., Ренийский р-н; Турция; Китай; Япония.

Материал. Около 50 створок хорошей сохранности.

#### Ilyocypris biplicata (Koch, 1838)

#### Табл. V, фиг. 5, 8

Cypris biplicata: Koch, 1838, с. 21, фиг. 16 a, b.

Ilyocypris biplicata: Sars, 1928, с. 106, табл. 49; Бронштейн, 1947, с. 89, табл. 1, фиг. 4; Мандельштам и др., 1962, с. 96, табл. 6, фиг. 10; Lister, 1975, с. 19–20, табл. 2, фиг. 5, 6; Fuhrmann, 2012, табл. 68, фиг. 1а–f, 2а–d.

Информации о местонахождении голотипа нет, в работе К. Коха (Koch, 1838) дано только описание и изображение вида. В последующих работах других исследователей также дается только ссылка на работу Коха (Koch, 1838) и дается переописание или просто изображение оригинального материала (см. синонимику). Оригинал – ЛМП ТГУ, № 119-5/81; Западная Сибирь, Томская обл., Западная скв. 8, обр. 18, гл. 14.0 м; поздний неоплейстоцен.

О п и с а н и е. Раковина небольшая, субквадратная. Наибольшая высота расположена в передней трети раковины и немного превосходит 1/2 длины раковины. Спинной край прямой на левой створке и слегка выпуклый на правой створке, слабо наклонен к заднему концу. Кардинальные углы тупые, слабо выражены, передний более четкий, чем задний. Брюшной край вогнут посередине. Передний конец немного вытянут и равномерно закруглен, вверху немного скошен. Задний конец равномерно закруглен.

Две глубокие депрессии расположены в передней трети раковины над тремя субцентральными ямками. Депрессии сильно расширяются к спинному краю и образуют заметную впадину. Из-за этой впадины задняя половина раковины имеет приподнятый вид, особенно в средне-спинной части, и образует очерченную выпуклость. При виде сверху раковина сжата с боков, передний конец тупо заострен, а задний конец закруглен. Поверхность створок имеет тонкую ямчатую скульптуру.

Размеры в мм:

№№ экз.	D	H <sub>max</sub>	$H_{\Pi.K}$	$\mathrm{H}_{3.\mathrm{K}}$	L
Экз. № 119-5/55	0.90	0.47	0.47	0.45	1.9
Экз. № 119-5/56	0.88	0.45	0.45	0.42	1.9
Экз. № 119-5/81	1.00	0.52	0.52	0.50	1.9
Экз. № 119-5/81-1	1.02	0.52	0.52	0.48	1.9

С р а в н е н и е. Форма раковины описываемого вида похожа на I. bradyi, но отличается тонкоямчатой поверхностью, отсутствием краевых зубчиков и плавными очертаниями створок. От I. gibba отличается отсутствием бугров на поверхности створок, меньшей длиной и большей высотой раковины, которая превышает 1/2 длины раковины, меньшей вогнутостью брюшного края.

Распространение. Плиоцен–голоцен; Западная Сибирь: Тюменская, Новосибирская, Томская обл.; Казахстан, Павлодарская обл.; Западный Туркменистан: Изат-Кули; Западная Европа: Германия, Турция.

Материал. Более 170 створок хорошей со-хранности.

#### Ilyocypris monstrifica (Normann, 1862)

#### Табл. V, фиг. 3, 6

Сургіз monstrifica: Normann, 1862, с. 45, табл. 3, фиг. 4, 5. Іlyocypris monstrifica: Коваленко, 1976, с. 85, табл. 48; Meisch, 2000, с. 249, фиг. 105А-С; Fuhrmann, 2012, с. 166, табл. 77, фиг. 1а–f. Лектотип — Британский музей естественной истории, экз. № 1911.11.8М3402; Англия, графство Лестершир; современный.

О п и с а н и е. Раковина удлиненная, субпрямоугольная. Наибольшая высота расположена в передней половине створки. Спинной край неровный — прямой в передней части и немного выпуклый в задней части, наклонен к заднему концу. Брюшной край слегка вогнут посередине. При виде сбоку передний конец выше заднего, широко закруглен, в верхней части резко скошен. Задний конец ниже переднего, плавно закруглен. При виде сверху передний конец заужен, задний конец закруглен.

В передней половине раковины развиты две глубокие депрессии. Под депрессиями расположены три ямки, одна центральная крупнее и глубже, чем две другие. По краям депрессий расположены два конических бугра с широким основанием. Задний бугор наиболее развитый, высокий, гладкий, верхушкой направлен назад. Передний бугор менее развит, низкий, имеет гладкую верхушку. Третий бугор слабо выражен, расположен на брюшной стороне.

Поверхность створок имеет густую ямчатую скульптуру. На переднем и заднем концах раковины развиты мелкие редкие шипики.

Размеры в мм:

№№ экз.	D	H <sub>max</sub>	$H_{\pi.\kappa}$	$\mathrm{H}_{\mathrm{3.K}}$	L
Экз. № 119-5/71	0.88	0.50	0.50	0.45	1.76
Экз. № 119-5/76	0.97	0.55	0.52	0.50	1.76
Экз. № 119/5-76-1	0.88	0.50	0.50	0.47	1.76

И з м е н ч и в о с т ь. Встречаются раковины без ярко выраженных острых краевых шипов, иногда шипы на переднем или заднем конце слабо развиты. У заднего бугра варьирует степень наклона и заостренности верхушки.

С р а в н е н и е. От I. gibba отличается меньшей вогнутостью брюшного края, наличием мелких шипиков на обоих концах раковины, более узким основанием бугров, более зауженными концами раковины при виде сверху.

Распространение. Плейстоцен-голоцен; Западная Сибирь, Томская, Омская, Новосибирская обл., Алтайский край; Молдавия; Украина; Западная Европа: Англия, Франция, Германия, Венгрия, Словения, Чехия, Австрия, Италия.

Материал. Более 130 створок хорошей сохранности.

#### Род Fossilyocypris Schornikov et Krstić, 2004

Fossilyocypris sarizensis (Safak, Nasik et Senol, 1992)

Табл. V, фиг. 11, 14, 15

Ilyocypris sarizensis: Safak et al., 1992, с. 177, табл. 2, фиг. 1–7. Fossilyocypris sarizensis: Krstić et al., 2004, с. 313, табл. 2, фиг. 7, 8.

Ilyocypris caspiensis (Negadaev): Казьмина, 1975, с. 45, табл. 18, фиг. 5, 6.

Голотип – Ун-т Чукурова, экз. № 1; Турция, пров. Кайсери, р-н Сарыз; плиоцен.

Описание. Раковина удлиненная, прямоугольно-округленная. Наибольшая высота и ширина находятся в передней части раковины. Спинной край прямой, брюшной вогнут ближе к переднему концу. Передний конец широко округленный, на правой створке заметно наклонен к брюшному краю. При виде сбоку задний конец более закругленный, чем передний. При виде сверху задняя половина раковины имеет сильно уплощенный вид, а передняя половина равномерно выпукла. Передний конец заострен, задний конец тупой.

В передней половине раковины расположены две узкие и очень глубокие депрессии. Субцентральная ямка также очень глубокая. Для данного вида характерно валикообразное окаймление по заднему краю, что создает небольшую вогнутость задней площадки. Валик имеет форму петли, которая начинается от центральной ямки, тянется вдоль спинного и заднего края, переходит на брюшную сторону и заканчивается снова у центральной ямки.

Поверхность створок с крупными ячейками в постероцентральной части и мелкими ямками в остальной части.

Половой диморфизм ярко выражен. Раковины самок более высокие и широкие. Раковины самцов удлиненные и низкие.

Размеры в мм:

№№ экз.	D	H <sub>max</sub>	$H_{\Pi.K}$	Н <sub>3.к</sub>	L
№ 119-5/79	0.92	0.52	0.52	0.47	1.76
№ 119-5/82	0.82	0.47	0.47	0.40	1.74
№ 119-5/80	0.87	0.45	0.45	0.40	1.9 3
№ 119-5/80-1	0.90	0.47	0.47	0.42	1.91

С р а в н е н и е. От F. bella отличается наличием петлеобразного валика и наличием крупных ячеек только в постероцентральной части.

Распространение. Плиоцен–плейстоцен; Западная Сибирь, Новосибирская, Омская, Томская обл., Алтайский край; Сербия; Турция.

Материал. 370 створок хорошей сохранности.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2020

#### Fossilyocypris gracilis Konovalova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 7, 9, 10, 12

Fossilyocypris sp.: Коновалова, 2015, с. 85, табл. 1, фиг. 14. Fossilyocypris cf. sarizensis: Коновалова, 2015, с. 85, табл. 1, фиг. 12.

Название вида gracilis лат. – нежный.

Голотип — ЛМП ТГУ, № 119-5/78, правая створка самки; Западная Сибирь, Омская обл., Старо-Солдатская скв. 20, обр. 14, гл. 13.0 м; поздний неоплейстоцен.

Описание. Раковина небольшая, толстостенная, прямоугольно-овальная, сильно уплощенная в задней части, полого спадает к переднему концу и спинному краю, менее полого к заднему концу и брюшному краю. Спинной край неровный, более выпуклый в задней части. Брюшной вогнут посередине. Наибольшая высота находится в передней трети раковины. Передний конец широко закруглен, немного скошен в верхней части. Задний конец ниже переднего, равномерно закруглен. При виде сверху раковина имеет слегка уплощенную постероцентральную часть и равномерно выпуклую переднюю половину. Передний конец заужен, задний конец закруглен.

В передней половине расположены две короткие поперечные депрессии, первая немного длиннее, чем вторая. Депрессии начинаются от спинного края, но не доходят до середины створки. Ниже второй депрессии располагается центральная ямка, чуть впереди ее — еще 2 маленькие ямки. По краям депрессий в средней части намечаются два слаборазвитых округлых бугра.

Створки имеют тонкую мелкоямчатую поверхность, за исключением постероцентральной части. Здесь расположены несколько ячеек среднего размера, упорядоченных в 3–4 ряда. У самцов ячейки более четко выражены, чем у самок.

На переднем крае раковины иногда наблюдаются густо расположенные мелкие сосочковидные образования. Порово-канальная зона узкая, пронизана редкими прямыми поровыми каналами.

Размеры в мм:

№№ экз.	D	H <sub>max</sub>	$H_{\Pi.K}$	$\mathrm{H}_{\mathrm{3.K}}$	L
Голотип № 119-5/78	0.80	0.45	0.43	0.38	1.8
Паратип № 119-5/77	0.85	0.47	0.47	0.43	1.8
Экз. № 119-5/72	0.78	0.42	0.40	0.38	1.8

И з м е н ч и в о с т ь. Варьирует длина и высота раковины. Возможно, более длинные и низкие раковины принадлежат самцам, а более короткие и высокие — самкам. Меняется характер ячеек в постероцентральной части. Иногда группа ячеек ярко выражена и ячейки имеют более четкие грани, а иногда ячейки более сглажены и группа из них выглядит расплывчато. С р а в н е н и е. От F. sarizensis отличается отсутствием петлеобразного валика, крупных ячеек в постероцентральной части и укороченной раковиной. От F. bella отличается тонкой мезоскульптурой и плавными очертаниями раковины.

З а м е ч а н и я. По наличию более крупных ячеек в постероцентральной части данный вид можно отнести к роду Fossilyocypris. В отличие от типичного вида, задняя половина створок данной формы равномерно уплощена, а не выпуклая. Створки имеют сглаженную ямчатую мезоскульптуру и отсутствие валикообразного окаймления по сравнению с другими известными видами рода. Эти отличия дают основание для выделения нового вида.

Распространение. Западная Сибирь, Томская, Омская, Новосибирская обл., Алтайский край; неоплейстоцен–голоцен.

Материал. Около 200 створок хорошей сохранности.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучены позднекайнозойские остракоды семейства Ilyocyprididae. В результате сравнительно-морфологического анализа и обзора публикаций по этой проблеме автор пришел к следующим выводам. Из верхнекайнозойских отложений Западно-Сибирской равнины были описаны виды семейства Ilyocyprididae с различной морфологией раковины, внесенные в состав одного рода Ilvосургіз. Сибирские формы, о которых сообщалось ранее как I. caspiensis (Negadaev) s. Kazmina, 1975 и I. ex gr. divisa Klie, следует отнести к роду Fossilvocypris. Все экземпляры, относимые к этому роду, имеют уплощенную форму раковины в задней половине. Уплощенность раковины может рассматриваться как дополнительный родовой признак. Уточнена таксономическая принадлежность вида I. ex gr. tuberculata, который по своим морфологическим признакам отнесен к виду I. monstrifica. Приведены дополнительные таксономические признаки. на основании которых сделано переописание видов I. salebrosa и I. biplicata. На основании проведенной ревизии уточнено стратиграфическое положение изученных таксонов семейства Ilyocyprididae. Установлено, что наряду с широким стратиграфическим распространением большинства видов, есть группа видов, которая имеет довольно узкий стратиграфический интервал. Потенциал этих видов, вероятно, можно будет использовать в дальнейшем при стратиграфическом расчленении четвертичных отложений Западно-Сибирской равнины.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаларова Д.А., Кадырова З.К., Кулиева С.А. Остракоды плиоценовых и постплиоценовых отложений Азербайджана. Баку: Азгосиздат, 1961. 420 с.

*Архипов С.А.* Четвертичный период в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1971. 329 с.

*Бронштейн З.С.* Фауна СССР. Ракообразные. Ostracoda пресных вод. Т. 2. Вып. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 339 с.

*Дикань Н.І.* Систематика четвертинных остракод України (довідник-визначник). Київ: ІГН НАНУ, 2006. 430 с.

Дыкань Н.И. Эволюция вида Ilyocypris salebrosa Stepanaitys, 1959 на протяжении плиоцена–голоцена // Докл. НАНУ. 2003. № 9. С. 121–124.

Зыкин В.С. Стратиграфия и эволюция природной среды и климата в позднем кайнозое юга Западной Сибири. Новосибирск: ГЕО, 2012. 487 с.

*Казьмина Т.А.* Стратиграфия и остракоды плиоцена и раннего плейстоцена юга Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1975. 108 с.

*Казьмина Т.А.* Неогеновые и четвертичные комплексы остракод юга Западной Сибири // Кайнозой Сибири и северо-востока СССР. Новосибирск: Наука, 1989. С. 66–71.

*Коваленко А.Л.* Современные остракоды бассейна Днестра. Кишинев: Штиинца, 1976. 180 с.

Коновалова В.А. Новые и малоизвестные виды остракод среднего неоплейстоцена — голоцена юго-востока Западно-Сибирской равнины // Палеонтол. журн. 2012. № 3. С. 21–28.

Коновалова В.А. Виды рода Ilyocypris Brady et Norman, 1889 из отложений плейстоцена Западной Сибири // Современная микропалеонтология: Сборн. трудов XVI Всеросс. микропалеонтол. совещ. Калининград, 2015. С. 85–88.

Мандельштам М.И., Маркова Л.П., Розыева Т.Р., Степанайтыс Н.Е. Остракоды плиоценовых и постплиоценовых отложений Туркменистана (справочник). Ашхабад: Изд-во АН Туркм. ССР, 1962. 288 с.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. четвертое. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 223 с.

*Негадаев-Никонов К.Н.* К истории развития фауны остракод в четвертичных бассейнах Северного Прикаспия // Уч. зап. Кишиневск. гос. унив. Геол. сб. 1957. Т. 25. С. 41–52.

Попова-Львова М.Г. Остракоды из плиоценовых отложений Башкирского Предуралья // Кайнозой Башкирского Предуралья. Т. 2. Ч. 2. М.: Недра, 1965. С. 210–287.

Попова-Львова М.Г. Остракоды из опорных разрезов Башкирского Предуралья Чуй-Атасево и Горнова // Некоторые вопросы биостратиграфии, палеомагнетизма и тектоники кайнозоя Предуралья. Уфа: БНЦ УО АН СССР, 1988. С. 24–60.

Практическое руководство по микрофауне СССР: Остракоды кайнозоя. Т. 3. Л.: Недра, 1989. 235 с.

Степанайтыс Н.Е. Новые виды остракод из неогеновых и четвертичных отложений Юго-Западной Туркмении // Тр. Ин-та геол. АН Туркм. ССР. 1959. Т. 2. С. 298–315.

*Тетерина И.И.* Остракоды плиоцена центральных и юго-западных районов Степного Алтая // Вестн. Сибирского гос. индустриального ун-та. 2015. № 3(13). С. 18–21.

*Тетерина И.И.* Остракоды миоцена Чуйской и Курайской впадин Юго-Восточного Алтая // Палеонтол. журн. 2016. № 3. С. 64–74.

*Хазин Л.Б.* Голоценовые остракоды юга Западно-Сибирской равнины и Северного Казахстана: экологотаксономические ассоциации, климатостратиграфическая корреляция и палеогеографические связи. Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. Новосибирск: Ин-т нефтегаз. геол. и геофиз. им. А.А. Трофимука СО РАН, 2013. 17 с.

Хазин Л.Б., Кривоногов С.К., Гусев В.А. Голоценовые остракоды озера Саргуль (Новосибирская область) // Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Матер. Х Всеросс. совещ. по изучению четвертичного периода. М.: ГЕОС, 2017. С. 448–449.

Шорников Е.И. Реликтовые остракоды в фауне оз. Кушмурун (Казахстан) // Новости палеонтологии и стратиграфии. Прил. к журн. "Геол. и геофизика". 2008. Т. 49. Вып. 10–11. С. 484–488.

Шорников Е.И. Таксономические замечания в отношении остракод Понто-Каспийского бассейна // Палеонтол. журн. 2017. № 5. С. 56–63.

*Fuhrmann R.* Atlas quartärer und rezenter Ostrakoden Mitteldeutschlands // Altenburger naturwiss. Forsch. 2012. Bd 15. 320 s.

*Huang B.* Pleistocene Ostracoda from middle and lower reaches of Sanggan river valley and its geological significance // Mem. Nanjing Inst. Geol. and Palaeontol. Acad. Sin. 1985. No 21. P. 85–118 [in Chinese].

*Karanovic I., Lee W.* On the ostracod genus Ilyocypris, with description of one new species from Korea and the first report of males of I. bradyi (Crustacea: Ostracoda: Podocopida) // Proc. Biol. Soc. Washington. 2013. V. 126. № 1. P. 39–71.

*Kempf E.K.* Index and Bibliography of Nonmarine Ostracoda. Part 6, Index A (Suppl. 1) // Geol. Inst. Univ. Köln. Spec. Publ. 1997. № 109. P. 1–142.

*Koch C.L.* Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden: Ein Beitrag zur Deutschen Fauna. Heft 21. Spezies 16. Regensburg, 1838.

*Krstić N.* Pliocene ostracodes of the Paludinian beds in the Pannonian Plain, Serbian Pt. Beograd, 2006. 409 p.

*Krstić N., Savic L., Markovic Z. et al.* Some important ostracodes from Late Pliocene (Akchagylian) of the Mediterranean and Central and Eastern Europe // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2004. V. 43. № 1–2. P. 307–320.

*Lister K.H.* Quartenary freshwater Ostracoda from the Great Salt Lake Basin, Utah // Paleontol. Contrib. Univ. Kansas. 1975. Paper 78. P. 1–34.

*Martens K., Savatenalinton S.* A subjective checklist of the Recent, free-living, non-marine Ostracoda (Crustacea) // Zootaxa. 2011. № 2855. 79 p.

*Mazzini I., Gliozzi E., Rossetti G., Pieri V.* The Ilyocypris puzzle: a multidisciplinary approach to the study of pheno-

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2020

typic variability // Int. Rev. Hydrobiol. 2014. V. 99. P. 395–408.

*Meisch C*. Freshwater Ostracoda of Western and Central Europe // Subwasserfauna von Mitteleupora 8/3 / Eds. Schwoerbel J., Zwick P. Heidelberg: Spektrum Akad. Verlag, 2000. 522 p.

*Meisch C., Smith R., Martens K.* A subjective global checklist of the extant non-marine Ostracoda (Crustacea) // Eur. J. Taxon. 2019. № 492. 135 p.

Safak Ü., Nasik A., Senol M. Kayseri güneydoğusu (Sarız) Pliyosen ostrakod ve gastropod faunası (Pliocene ostracoda and gastropoda faunae of southeastern Kayseri (Sariz)) // Çukurova Üniv. Mühendislik ve Mimarlık Fak. Dergisi. Adana. 1992. V. 7. № 1. P. 171–195. *Sari N., Külköylüoğlu O., Akdemir D.* First record and detailed description of the male of Ilyocypris inermis Kaufmann, 1900 (Crustacea, Ostracoda) // Turk. J. Zool. 2012. V. 36. № 4. P. 484–495.

*Smith R., Janz H., Okubo I.* Recent Cyprididae and Ilyocyprididae (Crustacea: Ostracoda) from Lake Biwa, Japan, including a summary of the lake's ostracod fauna // Zootaxa. 2011. № 2874. P. 1–37.

Wang Y., Min L.-r., Dong J. et al. Sedimentary characteristics and stratigraphic division of Holocene series in Baiyang Dian, Hebei Province // Acta Geosci. Sin. 2015. V. 36.  $N_{\odot}$  5. P. 575–582.

## Объяснение к таблице V

Фиг. 1, 2. Ilyocypris salebrosa Stepanaitys, 1959: 1 — экз. ЛМП ТГУ, № 119-5/69, левая створка самки с внешней стороны; 2 — экз. ЛМП ТГУ, № 119-5/69-1, правая створка самки с внешней стороны; Западная Сибирь, Алтайский край, между с. Степной Чумыш и Брагино, III н.т. р. Чумыш, обр. 1/87 (9), гл. 9.3 м; поздний неоплейстоцен.

Фиг. 3, 6. Ilyocypris monstrifica (Norman, 1862): 3 – экз. ЛМП ТГУ, № 119-5/76, левая створка с внешней стороны; 6 – экз. ЛМП ТГУ, № 119-5/76-1, правая створка с внешней стороны; Западная Сибирь, Омская обл., р. Иртыш, с. Екатерининское, скв. 38, обр. 17, гл. 21.5 м; средний неоплейстоцен.

Фиг. 4. Ilyocypris kaifengensis Lee, 1962, экз. Музея ИБМ ДВО РАН, № 13566/2, левая створка самки с внешней стороны; Южный Урал, Башкирия; верхний плиоцен. Сб. Поповой-Львовой, опр. Шорникова.

Фиг. 5, 8. Ilyocypris biplicata (Koch, 1838): 5 – экз. ЛМП ТГУ, № 119-5/81, левая створка с внешней стороны; 8 – экз. ЛМП ТГУ, № 119-5/81-1, правая створка с внешней стороны; Западная Сибирь, Томская обл., Западная скв. 8, обр. 18, гл. 14.0 м; поздний неоплейстоцен.

Фиг. 7, 9, 10, 12. Fossilyocypris gracilis sp. nov.: 7 – экз. ЛМП ТГУ, № 119-5/84, левая створка самки с внешней стороны; Западная Сибирь, Новосибирская обл., оз. Саргуль, т. 07-02, обр. 25, инт. 250–260 см; голоцен; 9 – экз. ЛМП ТГУ, № 119-5/83, правая створка самца с внешней стороны; там же, обр. 22, инт. 220–230 см; голоцен; 10 – голотип ЛМП ТГУ, № 119-5/78, правая створка самки с внешней стороны; 12 – паратип ЛМП ТГУ, № 119-5/77, левая створка самки с внешней стороны; стороны; 3ападная Сибирь, Омская обл., Старо-Солдатская скв. 20, обр. 14, гл. 13.0 м; поздний неоплейстоцен.

Фиг. 11. Fossilyocypris sarizensis (Safak, Nasik et Senol, 1992), экз. ЛМП ТГУ, № 119-5/79, левая створка самки с внешней стороны; Западная Сибирь, Томская обл., Западная скв. 9, обр. 18, гл. 9.0 м; средний неоплейстоцен.

Фиг. 13. Fossilyocypris aff. bella (Scharapova, 1961), экз. ЛМП ТГУ, № 119-5/85, правая створка самки с внешней стороны; Западная Сибирь, Новосибирская обл., Кундранская скв. 15, гл. 6.0 м; поздний плейстоцен.

Фиг. 14, 15. Fossilyocypris sarizensis (Safak, Nasik et Senol, 1992): 14 — экз. ЛМП ТГУ, № 119-5/80, левая створка самца с внешней стороны; 15 — экз. ЛМП ТГУ, № 119-5/80-1, правая створка самца с внешней стороны; Западная Сибирь, Томская обл., Западная скв. 9, обр. 18, гл. 9.0 м; средний неоплейстоцен.

## Late Cenozoic Ostracods of the Family Ilyocyprididae Kaufmann, 1900 from the West Siberian Plane

## V. A. Konovalova

The results of studying the Siberian ostracods of the family Ilyocyprididae, based on collections of Neogene-Quaternary ostracods collected by T.A. Kazmina, I.I. Teterina, and the author, are presented. It was established that the ostracods of the family Ilyocyprididae are represented by two genera *Ilyocypris* Brady et Norman, 1889 and *Fossilyocypris* Schornikov et Krstić, 2004. The diversity and stratigraphic position of 12 taxa of this family have been discussed. The description of one new and four debatable species is given.

Keywords: Western Siberia, ostracods, Ilyocyprididae

УДК 561.4:565.736(470.13)

## ПЕРВАЯ ЭНДОФИТНАЯ ЯЙЦЕКЛАДКА НАСЕКОМОГО НА ЛИСТЕ PHYLLADODERMA (PELTASPERMOPSIDA: CARDIOLEPIDACEAE) ИЗ ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ ПЕЧОРСКОГО БАССЕЙНА

© 2020 г. Д. В. Василенко<sup>*a*, *b*, \*, Е. В. Карасев<sup>*a*, *c*, \*\*</sup></sup>

<sup>а</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия <sup>b</sup>Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия <sup>c</sup>Казанский федеральный университет, Казань, Россия \*e-mail: vasilenko@paleo.ru \*\*e-mail: karasev@paleo.ru Поступила в редакцию 25.12.2019 г. После доработки 21.01.2020 г. Принята к публикации 21.01.2020 г.

В формальной системе описана первая эндофитная яцекладка насекомого из верхней перми Печорского бассейна (тальбейская свита, северодвинский—вятский ярус). Paleoovoidus krassilovi sp. nov. кладка линейного типа, размещена на листе Phylladoderma arberi Zalessky, 1913 двумя параллельными разнонаправленными рядами, является, вероятно, результатом деятельности стрекоз. Paнее из этих же отложений и на этих же листьях описаны проколы кутикулы, вероятно, являющиеся следами питания мелких и/или молодых нимф палеодиктиоптероидов. Насекомые из тальбейской свиты до сих пор неизвестны, однако свидетельства взаимодействий насекомых и растений позволяют реконструировать сбалансированный палеоэнтомокомплекс, включающий фитофагов (палеодиктиоптероидов) и хищников (стрекоз).

*Ключевые слова:* свидетельства взаимодействий насекомых и растений, эндофитные яйцекладки, пермь, печорский бассейн, новый вид

DOI: 10.31857/S0031031X20040157

## введение

Древнейшие эндофитные яйцекладки насекомых известны из верхнего карбона, где их находки пока еще очень немногочисленны (Bethoux et al., 2004; Laaß, Hoff, 2014). Из пермских отложений описано несколько большее число форм, но все же и для перми это достаточно редкие палеонтологические объекты. Большая часть эндофитных яйцекладок на листьях растений связывается с репродуктивной деятельностью стрекоз (Vasilenko, Rasnitsyn, 2007). С территории России палеозойские эндофитные яйцекладки описаны пока только из местонахождения Исады (северодвинский ярус верхней перми, Вологодская обл.), где они представлены одной кладкой дугообразной формы (Василенко, 2011; Aristov et al., 2013).

Описываемые в настоящей работе эндофитные яйцекладки происходят из местонахождения Адзьва. Из этих же слоев ранее описаны проколы кутикулы листьев Phylladoderma arberi Zalessky, 1913, вероятно, являющиеся следами питания мелких и/или молодых нимф палеодиктиоптероидов, питавшихся мезофиллом (Василенко и др., 2014). На некоторых листьях эти проколы соседствуют с яйцекладками, но пока нет никаких оснований каким-либо образом связывать их друг с другом.

Авторы благодарны М.С. Игнатову (ГБС РАН) за переданный материал по Phylladoderma, исследование которого позволило выявить описываемые здесь яйцекладки, а также А.П. Расницыну (ПИН РАН) за прочтение рукописи и ценные замечания. Работа поддержана проектами РФФИ №№ 19-04-00046 и 18-04-00322.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран М.С. Игнатовым, И.А. Игнатьевым и Ю.В. Мосейчик в 2011 г. из обн. 29А (Чернов, 1932) из филладодермовой толщи в верхней части тальбейской свиты (печорская серия) по правому берегу в среднем течении р. Адзьва (Печорский бассейн). Хорошо сохранившиеся фитолеймы целых листьев изучались без предварительной обработки, а часть из них подвергалась мацерации по стандартной методике путем последовательного помещения сначала в



**Рис. 1.** Эндофитная яйцекладка Paleoovoidus krassilovi sp. nov. на листе Phylladoderma из местонахождения Адзьва (северодвинский—вятский ярус перми Печорского бассейна), голотип ПИН, № 5483/4: общий вид листа с кладкой (*a*) и схематичное изображение двух цепочек кладки ( $\delta$ ).

азотную кислоту, затем в раствор гидроксида калия. При изучении материала использовались световые стереомикроскопы Leica M165C и Zeiss Axioplan 2. Изображения получены при помощи камеры Leica DFC-420 и СЭМ Vega Tescan с детектором BSE.

При таксономическом описании эндофитных яйцекладок мы придерживаемся принципов и подходов, опубликованных ранее (Василенко, 2005, 2008, 2011; Маслова и др., 2016).

Коллекция № 5483 хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН).

## ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

СЕМЕЙСТВО PALEOOVOIDIDAE VASILENKO, 2005

#### Род Paleoovoidus Vasilenko, 2005

Paleoovoidus krassilovi Vasilenko et Karasev, sp. nov.

Вид названвчесть палеонтолога В.А. Красилова. Голотип – ПИН, № 5483/4, две цепочки эндофитных яйцекладок на листе Phylladoderma arberi (Zalessky) Neuburg, 1960; Печорский бассейн, гряда Чернышева, правый берег в среднем течении р. Адзьва, обн. 29А; северодвинский–вятский ярус перми; филладодермовая толща в верхней части тальбейской свиты.

Описание (рис. 1, *a*). Кладка линейной формы из овальных элементов среднего размера, расположена вблизи края листовой пластинки на нижней стороне листа. Ориентирована вдоль длинной оси листа. Цепочка слабоизвилистая. Элементы в кладке расположены неплотно. Разреженность более выражена в правой цепочке и менее — в левой. В пределах одной цепочки элементы расположены примерно на одинаковом расстоянии друг от друга с небольшими вариациями (рис. 2). Некоторые элементы кладки отчетливо яйцевидной формы.

Размеры в мм: наибольшая наблюдаемая длина кладки около 20 (разреженная правая це-



**Рис. 2.** Размерные характеристики отдельных элементов кладки Paleoovoidus krassilovi sp. nov. (*a*) и расстояния между ними ( $\delta$ ).

почка из 8 элементов) и около 15 (более плотная левая цепочка из 9 элементов). Длины отдельных элементов кладки, их ширина и расстояние между ними указаны на рис. 2.

Замечания. Новый вид по расположению элементов в кладке наиболее похож на P. rectus Vasilenko, отличаясь от него размерами отдельных элементов, а также расстояниями между ними. От других известных видов P. krassilovi sp. nov. отличается линейной формой кладки. На листе присутствуют две параллельные кладки. Судя по ориентации яйцевидных элементов, эти две кладки разнонаправленные. Вполне вероятно, что они могут принадлежать одной особи, по крайней мере очевидно, что обе цепочки следует относить к одному формальному виду, несмотря на небольшие различия в размерных характеристиках (в особенности, расстояния между элементами). Вариабельность таких признаков, как длина и ширина отдельных элементов, а также расстояния между ними показана на рис. 2. Из этого следует, что расстояние между элементами кладки отличается в двух цепочках, в то же время длина отдельных элементов достаточно стабильна в обеих цепочках, укладываясь в пределы вариабельности.

Материал. Голотип.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В связи с тем, что количество описанных формальных видов пока еще относительно невелико, род Paleoovoidus имеет достаточно широкий диагноз и охватывает почти все известные образования, интерпретируемые как эндофитные яйцекладки. В основном это линейные или дугообразные кладки на листьях, состоящие из некрупных элементов. В будущем, возможно, будет необходимо выделить из рода Paleoovoidus отдельные таксоны родового уровня для кладок различной формы (хаотической, дугообразной, линейной), но на данной стадии изученности делать это преждевременно. Применительно к имеющемуся у нас материалу мы в целом принимаем представления Л. Сарзетти с соавт. (Sarzetti et al., 2009), в особенности, касающиеся уточнения диагноза рода Paleoovoidus.

Описанный в настоящей статье материал из Адзьвы имеет уникальную сохранность. Из-за того, что листья с яйцекладками представлены не отпечатками в породе, а практически целыми, легко отделяемыми от вмещающей породы листовыми пластинками с прекрасно сохранившейся кутикулой, а также, вероятно, в связи с тем, что все яйца в кладках оказались захоронены после выхода личинок (либо при фоссилизации яйцевые оболочки не сохранились), кладка имеет вид линейно расположенных отверстий, в целом соответствующих по форме и размеру яйцам. Эти отверстия не заполнены породой и не образуют слепков, как это часто бывает на отпечатках. Однако их нельзя назвать и следами (в англоязычной литературе scars) в том значении, когда под этим понимаются повреждения листа, которые имеют специфическую вытянуто-ромбическую форму, часто с заостренными краями по длинной оси – как бы залеченные надрезы тканей листа. Такие следы встречаются на листьях палеозойских растений, иногла на листьях голосеменных в мезозое, но редки на покрытосеменных (вероятно, из-за их относительно мягких и тонких листьев). Они характеризуются крайне нестабильными размерами, по которым затруднительно судить о размере яйца, но расположением на листе и относительно друг друга соответствуют исходной кладке. Таким образом, это скорее следы

надрезов от яйцеклада, нежели остатки самой яйцекладки. В нашем же случае мы имеем дело со следами иного типа. Эти отверстия, судя по всему, практически полностью идентичны самим яйцам. Они характеризуются достаточно стабильными размерами и в некоторых случаях даже заметной яйцевидной формой.

Новый формальный вид эндофитных яйцекладок представляет собой еше одно уникальное свидетельство репродуктивной деятельности насекомых (вероятно, стрекоз) для поздней перми. Наравне с описанными ранее из этого же местонахождения проколами тканей (следами сосания) листьев Phylladoderma, яйцекладки позволяют реконструировать достаточно сбалансированный и разнообразный состав палеоэнтомофауны. включающий, по косвенным данным, сосущих фитофагов (вероятно, палеодиктиоптероидов) и, возможно, стрекоз – активных хищников, кормовая база которых состоит, в основном, из других насекомых (как водных – для личинок, так и наземных – для имаго). С высокой вероятностью можно ожидать, что такой ориктоценоз должен включать и остатки насекомых, однако их находки из указанных отложений пока неизвестны. возможно, в силу тафономических причин или недостаточных сборов. Необходимо отметить, что в бассейне р. Адзьвы из печорской серии насекомые известны пока только из существенно более древней рудницкой подсвиты лекворкутской свиты, которую относят к кунгурскому ярусу. Все известные оттуда насекомые принадлежат отряду Reculida, семействам Geinitziidae (Aristov, 2004) и Lemmatophoridae (Д.С. Аристов, устн. сообщ., 06.12.2019).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Василенко Д.В. Кладки яиц насекомых на листьях плавающих растений Quereuxia из верхнего мела Приамурья // Палеонтол. журн. 2008. № 5. С. 60–66.

Василенко Д.В. Первая находка эндофитной яйцекладки насекомого в татарских отложениях европейской части России // Палеонтол. журн. 2011. № 3. С. 93–94. Василенко Д.В., Щербаков Д.Е., Карасев Е.В. Биоповреждения листьев Phylladoderma из верхней перми печорского бассейна // Палеонтол. журн. 2014. № 4. С. 105–108.

*Маслова Н.П., Василенко Д.В., Кодрул Т.М.* Исследование фитопатологии ископаемых растений: новые данные, вопросы классификации // Палеонтол. журн. 2016. № 2. С. 97–104.

Чернов А.А. Стратиграфия и тектоника угольного района р. Адзьвы в Печорском крае по исследованиям 1929 г. // Изв. ВГРО. 1932. Т. 51. № 70. С. 1039–1051.

Aristov D.S. The fauna of grylloblattid insects (Grylloblattida) from the end of the Late Permian to the first half of the Triassic // Paleontol. J. 2004. V. 38. N $^{\circ}$  5. P. 517–521.

*Aristov D.S., Bashkuev A.S., Golubev V.K. et al.* Fossil insects of the Middle and Upper Permian of European Russia // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 7. P. 641–832.

Bethoux O., Galtier J., Nel A. Earliest evidence of insect endophytic oviposition // PALAIOS. 2004. V. 19. P. 408–413. Laa $\beta$  M., Hoff C. The earliest evidence of damselfly-like endophytic oviposition in the fossil record // Lethaia. 2014. V. 48. No 1. P. 115–124.

*Sarzetti L.C., Labandeira C.C., Muzon J. et al.* Odonatan endophytic oviposition from the Eocene of Patagonia: the ichnogenus Paleoovoidus and implications for behavioral stasis // J. Paleontol. 2009. V. 83. № 3. P. 431–447.

*Vasilenko D.V., Rasnitsyn A.P.* Fossil ovipositions of dragonflies: review and interpretation // Paleontol. J. 2007. V. 41. № 11. P. 1156–1161.

## First Insect Endophytic Oviposition on *Phylladoderma* (Peltaspermopsida: Cardiolepidaceae) Leaf from Upper Permian of Pechora Basin

## D. V. Vasilenko, E. V. Karasev

The first endophytic oviposition from the Upper Permian of Pechora Basin (Talbeyskaya Formation, Severodvinian–Vyatkian) is described in a formal system. *Paleoovoidus krassilovi* sp. nov.—linear oviposition is laid on the leaf of *Phylladoderma arberi* Zalessky, 1913 in two oppositely directed rows, and was most probably produced by odonatan insect. Earlier, from the same deposits were described the piercing-and-sucking punctures on the cuticle of *Phylladoderma* leaves, resulted presumably by small and/or young palaeodic-tyopteroid nymphs fed on mesophyll. Insect remains from the Talbeyskaya Formation are still unknown, but fossil records of plant-insect interactions indicate an existence of well-balanced insect community, which included sucking phytophages (palaeodictyopteroids) and predators (odonatans).

Keywords: Evidence of plant-insect interactions, endophytic oviposition, Permian, Pechora basin, new species

УДК 593.745:551.76-77(5)

## НОВЫЕ РУЧЕЙНИКИ (INSECTA: TRICHOPTERA) СЕМЕЙСТВ VITIMOTAULIIDAE И PHILOPOTAMIDAE ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ХАСУРТЫ (НИЖНИЙ МЕЛ РОССИИ), С КРАТКИМ ОБЗОРОМ ИСКОПАЕМОЙ МИРОВОЙ ФАУНЫ

© 2020 г. И. Д. Сукачева<sup>*a*</sup>, Д. С. Аристов<sup>*a*, *b*, \*</sup>

<sup>а</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия <sup>b</sup>Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия \*e-mail: danil\_aristov@mail.ru Поступила в редакцию 23.07.2019 г. После доработки 17.09.2019 г. Принята к публикации 28.10.2019 г.

Описаны новые представители семейства Vitimotauliidae: Multimodus amplus sp. nov., Purbimodus parvulus sp. nov., Вигіmodus novus gen. et sp. nov., и новый вид семейства Philopotamidae Juraphilopotamus callidus sp. nov. из нижнего мела России (Республика Бурятия, местонахождение Хасурты). Приведены определительные таблицы родов семейства Vitimotauliidae и видов родов Purbimodus и Juraphilopotamus. Дается геологическое и географическое распространение ископаемых форм из семейств Vitimotauliidae и Philopotamidae. Анализ стратиграфического распространения ручейников указывает на возраст отложений Хасурты не моложе начала раннего мела.

Ключевые слова: Insecta, Trichoptera, Vitimotauliidae, Philopotamidae, нижний мел России

DOI: 10.31857/S0031031X20040145

Новые представители семейств Vitimotauliidae и Philopotamidae, описываемые в настоящей работе, собраны экспедиционными отрядами ПИН РАН 2004, 2009 и 2014 гг. из нижнемелового местонахождения Хасурты (Россия, Республика Бурятия, Закаменский р-н, окрестности хут. Хасурты, в 25 км восточнее г. Закаменска). Обзор фауны насекомых из этого местонахождения был опубликован ранее (Сукачева, Василенко, 2019). Отложения относятся к гусиноозерской серии и датируются ранним мелом (Копылов, Расницын, 2017).

Материал, описанный в настоящей работе, хранится в колл. лаборатории артропод Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИН РАН).

Авторы выражают глубокую благодарность А.П. Расницыну, А.Г. Пономаренко (ПИН РАН), В.Д. Иванову и С.И. Мельницкому (СПбГУ) за ценные советы и консультации, а также Н.С. Гороховой (ООО "Издательство АСТ") за техническую помощь. Работа поддержана Программой Президиума РАН "Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов" и грантом РФФИ № 18-04-00322.

### ОТРЯД TRICHOPTERA

#### СЕМЕЙСТВО VITIMOTAULIIDAE SUKATSHEVA, 1968

Типовой род – Vitimotaulius Sukatsheva, 1968.

Диагноз. Vitimotauliidae – в основном, крупные насекомые (длина крыльев от 6 до 15 мм). Передние крылья удлиненные, с более или менее выступающими вершиной и торнусом. Прямая Sc и R со слабым вершинным изгибом впадают в передний край крыла дистальнее середины длины крыла. Ствол RS довольно короткий. RS ветвится проксимальнее ветвления М. Ячеи DC, МС и ТС всегда закрыты. Поперечные жилки прямые или слегка вогнутые с дистальной стороны. Имеются все пять апикальных развилков. Ветви развилков F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub> параллельны. Субкостальное поле часто уже костального. CuA разветвляется раньше или на одном уровне с развилком F<sub>1</sub>. CuP и A<sub>1</sub> впадают в задний край крыла в одной точке или близко друг от друга, дистальнее или на уровне середины длины крыла. Ячея ТС средней длины, чаще длинная, длиннее ячей DC и MC. А2 различной длины. Иногда на крыльях имеется темный рисунок.

В задних крыльях развилок  $F_4$  отсутствует. Поперечные жилки  $rs_2-rs_3$ ,  $rs_4-m_{1+2}$  и  $m_{3+4}$ -сиа имеются. Антенны тонкие, небольшие, немного короче или равны передним крыльям, основания антенн утолщены. На передних ногах имеются две апикальные шпоры. Все тело покрыто густыми волосками (Wang et al., 2009а).

Состав. Семейство насчитывает пять родов с 27 видами.

З а м е ч а н и я. Семейство Vitimotauliidae известно, главным образом, из нижнего мела Евразии (Юго-Восточная Сибирь, Забайкалье, Монголия, Китай). Кроме того, оно найдено в нижнем мелу Южной Англии (табл. 1).

Первоначально семейство было описано только по передним крыльям (Сукачева, 1968). Однако в 2009 г. из местонахождения Исянь (Китай) был описан новый род Sinomodus Wang, Liang, Ren et Shin, 2009 с тремя видами (Wang et al., 2009а). Благодаря хорошей сохранности отпечатков из Китая, в описание были добавлены морфология головы и груди, которые мы приводим в нашей работе.

### Определительная таблица родов семейства Vitimotauliidae

- 1(2) Развилок F<sub>5</sub> расположен на одном уровне с развилком F<sub>1</sub>.....Sinomodus Wang, Liang, Ren et Shin, 2009
- 2(1) Развилок F<sub>5</sub> расположен проксимальнее развилка F<sub>1</sub>
- 3(8) Ячея MC заметно короче ячеи DC
- 4(5) Передние крылья не более 10 мм. СиР и А<sub>1</sub> впадают в задний край крыла на середине или вблизи середины длины крыла......Purbimodus Sukatsheva et Jarzembowski, 2001
- 5(4) Передние крылья более 10 мм
- 6(7) Субкостальное поле равной ширины с костальным. Ячея ТС короткая (в 1.3 раза короче ячеи МС).....

.....Burimodus Sukatsheva et Aristov, sp. nov.

- 7(6) Субкостальное поле уже костального. Ячея ТС длинная (в 1.5 раза длиннее ячеи MC)...... Multimodus Sukatsheva, 1968
- 8(3) Ячея MC длиннее или почти равна ячее DC... .....Vitimotaulius Sukatsheva, 1968

#### Род Multimodus Sukatsheva, 1968

Multimodus: Сукачева, 1968, с. 63; 1982, с. 90; 1990, с. 98; 1992, с. 116; Ren, 1995, с. 95–97.

Типовой вид – M. martynovae Sukatsheva, 1968.

Д и а г н о з. RS примерно в полтора раза короче ячеи DC, отходит от R в базальной четверти крыла.  $RS_{1+2}$  и  $RS_{3+4}$  (как и  $M_{1+2}$  и  $M_{3+4}$ ) разветвляются в конце или на середине третьей четверти

крыла. Ячея МС короткая, составляет примерно 2/3 длины ячеи DC. Ствол М длинный, длиннее ячеи MC. CuP и A<sub>1</sub> оканчиваются дистальнее или немного проксимальнее середины длины крыла, в одной точке или близко друг от друга. Субкостальное поле уже, чем костальное. Часто на крыле имеется темный рисунок. Размеры передних крыльев 10 мм и более.

Видовой состав. 15 видов (см. табл. 1).

С р а в н е н и е. См. определительную таблицу родов Vitimotauliidae.

#### Multimodus amplus Sukatsheva et Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида amplus *лат.* – крупный.

Голотип — ПИН, №5026/579, прямой и обратный отпечатки полного переднего крыла; Россия, Республика Бурятия, Закаменский р-н, окрестности хут. Хасурты, в 25 км восточнее г. Закаменска, местонахождение Хасурты; нижний мел, гусиноозерская серия.

О п и с a н и e (рис. 1, a). Крыло довольно широкое, длина больше ширины в 2.6 раза. Передний край крыла слабовыпуклый, вершина закруглена и расположена напротив окончания RS<sub>4</sub>. Торнус обозначен слабо. Наибольшая ширина крыла на уровне вершины развилка F<sub>4</sub>. Sc длинная, прямая, заканчивается чуть дистальнее середины третьей четверти крыла на уровне окончания CuA2. R длинный, со слабым изгибом на уровне начала F<sub>1</sub> и слабым загибом у вершины. Субкостальное поле в два раза уже костального. Имеется поперечная жилка r-rs<sub>1</sub>. Ячея DC в 1.5 раза длиннее ячеи МС и равна трети длины крыла. F<sub>1</sub> начинается заметно проксимальнее развилка F<sub>2</sub>. Поперечная rs<sub>2</sub>-rs<sub>3</sub>, закрывающая ячею DC, прямая. F<sub>3</sub> длинный, начинается несколько проксимальнее F<sub>4</sub>. Поперечная m<sub>2</sub>-m<sub>3</sub> слабо косая. Ячея ТС длинная. Поперечная жилка сиа<sub>2</sub>-сир очень короткая. Окончание СиР десклеротизовано. Анальная петля длинная. А1 впадает в задний край крыла немного проксимальнее середины его длины. А2 очень длинная, в 2.4 раза длиннее А<sub>3</sub>.

Размеры в мм: длина крыла 15.0, ширина крыла 5.0.

С р а в н е н и е. Описываемый вид наиболее сходен с М. pedunculatus Sukatsheva, 1968 из неокома Забайкалья (местонахождение Байса) по расположению вершин апикальных развилков и длине A<sub>2</sub>. Отличается большими размерами и несколько изогнутым R. У остальных видов рода R прямой, кроме M. bureensis Sukatsheva, 1982 из сеномана Хабаровского края (местонахождение Бурея) и M. stigmaeus Ren, 1995 из апта Китая (ме-

## СУКАЧЕВА, АРИСТОВ

	ий	ан	Бурея, Россия	Multimodus bureensis Sukatsheva, 1982	Сукачева, 1982
	НХС	NOF			
	Bej	Ceı			
			Бон-Цаган, Монголия	Multimodus parcus Sukatsheva, 1992	Сукачева, 1992
			Байса, Россия	Multimodus incompletus Sukatsheva, 1968	Сукачева, 1968
			Байса, Россия	Multimodus insperatus Sukatsheva, 1968	Сукачева, 1968
			Байса, Россия	Multimodus longirameus Sukatsheva, 1968	Сукачева, 1968
			Байса, Россия	Multimodus maculatus Sukatsheva, 1968	Сукачева, 1968
			Байса, Россия	Multimodus martynovae Sukatsheva, 1968	Сукачева, 1968
			Байса, Россия	Multimodus obscurus Sukatsheva, 1968	Сукачева, 1968
			Байса, Россия	Multimodus pedunculatus Sukatsheva, 1968	Сукачева, 1968
			Байса, Россия	Multimodus picturatus Sukatsheva, 1968	Сукачева, 1968
			Байса, Россия	Vitimotaulius legibilis Sukatsheva, 1968	Сукачева, 1968
		T	Шар-Тологой, Монголия	Multimodus sp.	ориг.
		Ап	Исянь, Китай	Multimodus dissithus Ren, 1995	Ren, 1995
			Исянь, Китай	Multimodus stigmaeus Ren, 1995	Ren, 1995
			Исянь, Китай	Parachorista (=Multimodus) miris Lin,	Lin, 1976
				1976	,
			Исянь, Китай	Sinomodus macilentus Wang et al., 2009	Wang et al., 2009a
			Исянь, Китай	Sinomodus peltatus Wang et al., 2009	Wang et al., 2009a
ел			Исянь, Китай	Sinomodus spatiosus Wang et al., 2009	Wang et al., 2009a
Σ	іий		Исянь, Китай	Vitimotauliidae? gen.? sp.?	Davis et al., 2010
	1)XL		Ундурга, Россия	Vitimotaulius magnus Sukatsheva, 1990	Сукачева, 1990
	Ηı		Семен, Россия	gen. sp.	ориг.
			Романовка, Россия	gen. sp.	ориг.
	•	м- ИВ	Гурван-Эрэн, Монголия	gen. sp.	ориг.
		iep Iep	Манлай Монголия	gen sn	ориг
		Ба <u>ј</u> гот		Service.	opini
			Пурбек, Англия	Purbimodus minor Sukatsheva	Sukatsheva,
		риас		et Jarzembowski, 2001	Jarzembowski, 2001
			Пурбек, Англия	Purbimodus medius Sukatsheva	Sukatsheva,
				et Jarzembowski, 2001	Jarzembowski, 2001
		Gepl	Пурбек, Англия	Purbimodus rasnitsyni Sukatsheva	Sukatsheva,
		Ц		et Jarzembowski, 2001	Jarzembowski, 2001
			Пурбек, Англия	Purbimodus saxosus Sukatsheva	Sukatsheva,
				et Jarzembowski, 2001	Jarzembowski, 2001
			Хасурты, Россия	Burimodus novus Sukatsheva et Aristov,	ориг.
		Г		sp. nov.	
		Me.	Хасурты, Россия	Multimodus amplus Sukatsheva et Aristov,	ориг.
		H.	Vacummu, Daganur	sp. nov.	0.00115
			ласурты, Россия	sp. nov.	ориг.
			Бичектуй, Россия	Multimodus perillustris Sukatsheva, 1990	Сукачева, 1990
	æ		Унда, Россия	Vitimotaulius secundus Sukatsheva, 1990	Сукачева, 1990
pa	ĩВНЕ	opa	Змеиный, Россия	gen. sp.	ориг.
Ю	Bepx	B.K	Савина, Россия	gen. sp.	ориг.
			Хоотын-Хотгор,	gen. sp.	ориг.
			Монголия		

Таблица 1. Стратиграфическое и географическое распространение представителей семейства Vitimotauliidae



**Рис. 1.** Представители семейства Vitimotauliidae из местонахождения Хасурты, передние крылья: a — Multimodus amplus sp. nov., голотип ПИН, № 5026/579;  $\delta$  — Purbimodus parvulus sp. nov., голотип ПИН, № 5026/1498. Длина масштабной линейки на a — 3 мм, на  $\delta$  — 2 мм.

стонахождение Исянь) (табл. 1). У последних также имеется небольшой изгиб на R.

Материал. Голотип.

#### Род Purbimodus Sukatsheva et Jarzembowski, 2001

Purbimodus: Sukatsheva, Jarzembowski, 2001, c. 688.

Типовой вид – P. minor Sukatsheva et Jarzembowski, 2001.

Д и а г н о з. RS короткий, отходит от R в базальной части крыла.  $RS_{1+2}$  и  $RS_{3+4}$  разветвляются в начале третьей четверти крыла. Костальное поле широкое, субкостальное поле узкое. Ячея DC длиннее ячеи MC. CuP и  $A_1$  впадают в задний край крыла в районе середины длины крыла в одной точке или довольно далеко друг от друга.

Размеры в мм: 6.0-10.

Состав. Пять видов (табл. 1).

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2020

С р а в н е н и е. См. определительную таблицу родов Vitimotauliidae.

## Определительная таблица видов рода Purbimodus Sukatsheva et Jarzembowski, 2001

- 1(4) СиР и А<sub>1</sub> впадают в задний край крыла в разных точках

- 4(1) CuP и A<sub>1</sub> впадают в задний край крыла в одной точке
- 5(8) Ячея DC длиннее ячеи MC. Sc впадает в передний край крыла чуть дистальнее вершин развилков F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub>

- 8(5) Ячея DC почти равна по длине или чуть больше ячеи MC. Sc впадает в передний край крыла значительно дистальнее вершин развилков F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub>... ......P. minor Sukatsheva et Jarzembowski, 2001

#### Purbimodus parvulus Sukatsheva et Aristov, sp. nov.

#### Табл. VI, фиг. 2

Название вида parvulus лат. – мелкий.

Голотип — ПИН, № 5026/1498, прямой и обратный отпечатки полного переднего крыла; Республика Бурятия, местонахождение Хасурты; нижний мел; гусиноозерская серия.

Описание (рис. 1, б). Крыло довольно узкое, длина больше ширины в 2.7 раза. Передний край крыла прямой, вершина закруглена. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения CuA<sub>2</sub> в залний край крыла. Sc средней длины, прямая, заканчивается на уровне середины третьей четверти крыла, чуть дистальнее вершин развилков  $F_1$  и  $F_2$ . Субкостальное поле узкое, в два раза уже костального. R со слабым длинным вершинным ковшеобразным изгибом. Имеется слабо косая поперечная жилка r-rs<sub>1+2</sub>, расположенная немного проксимальнее вершины F<sub>1</sub>. Ячея DC почти равна по длине своему стволу и в 1.3 раза длиннее ячеи MC. F<sub>1</sub> начинается чуть дистальнее развилка  $F_2$ . Поперечная  $rs_{1+2}$ — $rs_3$  слабо изогнута. F<sub>3</sub> короткий, стебельчатый, начинается значительно дистальнее F<sub>4</sub>. Поперечная m<sub>1+2</sub>-m<sub>3</sub> прямая. Ячея ТС длинная. Ячеи DC, МС и ТС закрыты. Поперечная т-сиа дугообразно изогнута. Основание CuA частично редуцированное. Развилок F<sub>4</sub> тоже короткий, почти равен по длине  $F_3$ , широкий. CuA<sub>1</sub> сливается с M<sub>4</sub>, не доходя до края крыла. CuP и A<sub>1</sub> впадают в задний край крыла почти в одной точке на середине длины крыла. А<sub>2</sub> довольно короткая, составляет 1.8 длины А<sub>1</sub>. Поперечная сиа<sub>2</sub>-сир короткая. СиР резко загибается к точке впадения в задний край. Анальное поле узкое.

Размеры в мм: длина крыла 8.0, ширина 3.0.

Сравнение. См. определительную таблицу видов Purbimodus.

Замечание. Слияние CuA<sub>1</sub> с M<sub>4</sub>, вероятно, является индивидуальной особенностью этого экземпляра.

Материал. Голотип.

#### Род Burimodus Sukatsheva et Aristov, gen. nov.

Название родаот Бурятии и modus *лат.* – форма.

Типовой вид – В. novus sp. nov.

Д и а г н о з. Крупные насекомые с несколько вытянутыми крыльями (длина превышает ширину более чем в три раза). Жилки четкие, сильные. Костальное и субкостальное поля одинаковой ширины. Sc и R прямые, параллельные. Имеются все пять апикальных развилков. Ячея DC в 1.6 раза длиннее ячеи MC, начинается значительно проксимальнее ее начала. Ствол ячеи MC почти равен по длине самой ячее. Ячея TC короткая, только в 1.1 раза длиннее ячеи MC. Развилок  $F_5$ начинается значительно проксимальнее всех остальных развилков. СuP и  $A_1$  короткие, впадают в задний край крыла в одной точке заметно проксимальнее середины длины крыла. Окончание CuP десклеротизовано.  $A_2$  короткая.

Состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. См. определительную таблицу родов Vitimotauliidae.

### Burimodus novus Sukatsheva et Aristov, sp. nov. Табл. VI, фиг. 3

Название вида novus лат. – новый.

Голотип — ПИН, № 5340/1456, прямой и обратный отпечатки полного переднего крыла; Республика Бурятия, местонахождение Хасурты; нижний мел; гусиноозерская серия.

Описание (рис. 2, а). Крыло узкое, длина превышает ширину в 3.3 раза. Передний край крыла слабовыпуклый. Вершина крыла, вероятно, вытянута (сохранность не позволяет сказать точно). Sc длинная, оканчивается на уровне середины третьей четверти длины крыла. Вершина развилка F<sub>1</sub> расположена заметно проксимальнее вершины F<sub>2</sub>. Развилки F<sub>1</sub>-F<sub>4</sub> длинные. Поперечная жилка rs2-rs3, закрывающая ячею DC, прямая. Вершина F<sub>3</sub> расположена чуть дистальнее вершины F<sub>4</sub> и на одном уровне с вершиной F<sub>2</sub>. Развилок F<sub>4</sub> намного короче F<sub>3</sub>. F<sub>5</sub> начинается проксимальнее всех остальных развилков. Поперечная m<sub>2</sub>-m<sub>3</sub>, закрывающая ячею MC, слабо косая. Поперечная m<sub>3+4</sub>-сua<sub>1+2</sub>, закрывающая ячею ТС, слабо дугообразная. А2 короткая. Анальное поле широкое.

Размеры в мм: длина крыла 13.1, ширина крыла 5.5.

Материал. Кроме голотипа, паратип ПИН, № 5026/588 из того же местонахождения.

#### СЕМЕЙСТВО PHILOPOTAMIDAE STEPHENS, 1836

Типовой род – Philopotamus Stephens, 1829.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2020



Рис. 2. Представители семейств Vitimotauliidae и Philopotamidae из местонахождения Хасурты, передние крылья: a – Burimodus novus gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5340/1456;  $\delta$  – Juraphilopotamus callidus sp. nov., голотип ПИН, № 5026/595. Длина масштабной линейки – 3 мм.

Диагноз. Ручейники в основном средних размеров (4-9 мм). Передние крылья вытянутояйцевидные, закругленные на вершине, обычно с широким костальным полем, всегда пересеченным косой срединной жилкой. Имеются все пять апикальных развилков, редко отсутствуют развилки F<sub>4</sub> и F<sub>1</sub>. Ячеи DC и TC закрытые и довольно короткие. Ячея МС закрытая (кроме рода Wormaldia MacLachlan, 1865). Особенно необычно короткая ячея ТС, которая равна или короче развилка  $F_5$ , равна или чуть длиннее ячеи DC.  $A_2$ и A<sub>3</sub> короткие. CuP и анальные жилки впадают в задний край крыла в одной точке или близко друг от друга. Анальное поле широкое. Антенны сильные, но не длинные, с короткими члениками. Первый членик нижнечелюстных щупиков короткий, второй длиннее, снабжен щетинками; четвертый равен второму, третий длиннее их; пятый кольчатый, равен по длине третьему и четвертому, вместе взятым. Личинки строят длинные трубки, обитают в горных потоках, родниках или реках. Всего известно более 1000 видов современных филопотамид, распространенных по всему миру.

Состав. 25 родов, из них 12 ископаемых. Стратиграфическое и географическое распространение ископаемых представителей этого семейства, описанных до 2009 г., см.: Wang et al., 2009b. Список таксонов, описанных позже, а также дополнение к ранее описанным, см. в табл. 2.

З а м е ч а н и я. Philopotamidae — одно из наиболее примитивных семейств ручейников, находящихся в корне их филогенетического древа. Самые древние из них были найдены в среднем или верхнем триасе Киргизии в местонахожде-

## СУКАЧЕВА, АРИСТОВ

Неоген	Миоцен	Саксонский янтарь	Wormaldia adventaria Mey, 1988	Mey, 1988
Палеоген		Балтийский янтарь	Holocentropus cavus Mey, 1985	Mey, 1985
		Ровенский янтарь	Holocentropus flexiflagrum Melnitskiy et Ivanov, 2010	Мельницкий, Иванов, 2010
	Эоцен		Wormaldia nastientia Melnitskiy et Ivanov, 2010	Мельницкий, Иванов, 2010
			Wormaldia pobeda Melnitskiy et Ivanov, 2010	Мельницкий, Иванов, 2010
			Electrocyrnus perpusillus Melnitskiy et Ivanov, 2010	Мельницкий, Иванов, 2010
	В. мел	Бирманский янтарь	Wormaldia resina Wichard et Wang, 2016	Wichard, Wang, 2016
			Wormaldia cretacea Wichard et Wang, 2016	Wichard, Wang, 2016
			Wormaldia myanmar Wichard et al., 2005	Wichard et al., 2005
M. –		Кзыл-Д Казахс	Кзыл-Джар, Казахстан	Kulickiella roziczkae Sukatsheva, 2001
мел	Н. мел Хасурты, Россия		Juraphilopotamus callidus Sukatsheva et Aristov, sp. nov.	ориг.
	Н. мел—в. юра	Кемпендяй, Россиия	Kempia piotri Sukatsheva, 2018	Аристов, Сукачева, 2018
			Mesoviatrix paradoxa Sukatsheva, 2018	Аристов, Сукачева, 2018
Юра	Cn Jone	K. C	Juraphilopotamus funeralis Sukatsheva et Vasilenko, 2020	Сукачева, Василенко, 2020
	Ср. юра	Кунсково, госсия	Archphilopotamus kubekovensis Sukat- sheva et Vasilenko, 2020	Сукачева, Василенко, 2020

Таблица 2. Стратиграфическое и географическое распространение ископаемых представителей семейства Philopotamidae, не учтенных в публикации Wang et al., 2009b

нии Мадыген – Philopotamus asiaticus Sukatsheva, 1973 (Сукачева, 1973; Дмитриев и др., 2018).

Род Juraphilopotamus Wang, Zhao et Ren, 2009

## Определительная таблица видов рода Juraphilopotamus Wang, Zhao et Ren, 2009

- 1(4) Довольно крупные насекомые, длина переднего крыла не менее 11 мм. Развилок на R тупоконечный. Ячея DC короче ячеи MC в 1.3 раза
- 2(3) Имеется поперечная жилка сиа<sub>2</sub>-сир. Длина переднего крыла 14 мм. Окраска в виде темных пятен......J. callidus Sukatsheva et Aristov, sp. nov.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2020

сан (Wang et al., 2009b) из средней юры Китая (Внутренняя Монголия, местонахождение Даохугоу). Интересно, что этот род сходен, с одной стороны, с родом Burimodus gen. nov. из местонахождения Хасурты (см. выше), а с другой стороны, с родом Mesoviatrix Sukatsheva, 2018 из верхней юры-нижнего мела Якутии (местонахождение Кемпендяй: Аристов, Сукачева, 2018) и с Kulickiella roziczkae Sukatsheva, 2001 из верхнего мела Казахстана (местонахождение Кзыл-Джар; Sukatsheva, 2001). Все указанные роды близки по наличию развилка на R; первые два – еще и по довольно крупным размерам (14–15 мм), а вторые два, наоборот, по мелким размерам (6-7 мм). Отличаются все роды по взаимному расположению развилков, длинам Sc, A<sub>1</sub> и CuP и длинам ячей DC, MC и TC. На основании жилкования передних крыльев мы относим род Juraphilopotamus к семейству Philopotamidae, несмотря на предложение Гао и др. (Gao et al., 2013) поместить этот род в семейство Hydrobiosidae. С нашей точки зрения, жилкование всех видов рода обладает достаточно важными систематическими признаками, типичными для семейства Philopotamidae: широким костальным полем с дополнительной ветвью Sc<sub>2</sub>, закрытыми ячеями DC, MC и TC, более короткой ячеей DC по сравнению с MC, впадением CuP и A<sub>1</sub> в одной точке в задний край крыла, широким анальным полем и яйцевидно закругленной формой крыльев. Кроме того, на А<sub>3</sub> имеется излом, обычно соответствующий месту впадения поперечной жилки, соединяющей А3 с задним краем крыла. Такая поперечная жилка является важнейшим диагностическим признаком Philopotamidae. Мы считаем, что отнесение Juraphilopotamus к Hydrobiosidae на основании того, что первый и второй членики максиллярных пальп Juraphilopotamus более сходны по форме с таковыми у Hydrobiosidae, недостаточно обоснованно. Кроме того, на помещенных в работе Гао с соавт. фотографиях нет четкого изображения максиллярных щупиков, и быть уверенными в такой интерпретации затруднительно.

Замечания. Род Juraphilopotamus был опи-

#### Juraphilopotamus callidus Sukatsheva et Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 4

Название вида callidus лат. – искусный.

Голотип – ПИН, № 5026/595, прямой и обратный отпечатки полного переднего крыла; Республика Бурятия, местонахождение Хасурты; нижний мел; гусиноозерская серия.

О п и с а н и е (рис. 2,  $\delta$ ). Крыло широкое, длина превышает ширину в 2.2 раза. Вершина закруглена, расположена напротив окончания RS<sub>4</sub>.

Наибольшая ширина крыла на уровне окончания CuA<sub>2</sub>. Sc перед дистальной третью крыла плавно изгибается вперед. Имеется косая жилка с-sc, расположенная чуть проксимальнее середины второй четверти длины крыла на уровне впадения А<sub>2</sub> в А<sub>1</sub>. R длинный, с ковшеобразным развилком у вершины. Костальное поле на уровне разветвления RS в два раза шире субкостального. Ячея DC короткая, в 1.3 раза короче ячеи МС и в 1.5 раза короче своего ствола. Поперечная жилка rs<sub>2</sub>-rs<sub>3</sub>, закрывающая ячею DC, прямая, расположена значительно дистальнее вершин развилков F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub> F<sub>1</sub> начинается немного проксимальнее вершины развилка F<sub>2</sub>. Имеется прямая поперечная жилка  $rs_4-m_{1+2}$ . Ствол ячеи МС в 1.2 раза длиннее самой ячеи. Развилок F<sub>3</sub> длиннее своего ствола в 1.3 раза. F<sub>2</sub> длиннее своего ствола в 2.7 раза. Ячея MC закрыта прямой поперечной жилкой m<sub>2</sub>-m<sub>3</sub>. RS разветвляется в конце второй четверти длины крыла. М разветвляется чуть дистальнее середины второй четверти длины крыла и заметно проксимальнее разветвления RS. Ячея TC короткая, закрыта косой длинной поперечной m<sub>3+4</sub>-cua<sub>1+2</sub>. Развилок F<sub>5</sub> мощный, длинный. Поле между CuA<sub>1</sub> и CuA<sub>2</sub> сужено в середине. CuP и A<sub>1</sub> довольно короткие, оканчиваются на заднем крае крыла немного проксимальнее середины длины крыла в одной точке. Вершины CuP и A<sub>1</sub> десклеротизованы. Имеется слабо косая длинная жилка сиа<sub>2</sub>сир. А<sub>1</sub> и А<sub>2</sub> средней величины. А<sub>2</sub> в 1.6 раза короче  $A_1$ .  $A_3$  очень короткая. Имеется четкая сиа<sub>2</sub>- $a_1$ . Окраска в виде разбросанных по крылу небольших темных пятен.

Размеры в мм: длина крыла 14.0, ширина 5.0.

Сравнение. См. определительную таблицу рода Juraphilopotamus.

Материал. Голотип.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ описанных в данной работе имаго ручейников позволяет несколько уточнить геологический возраст местонахождения Хасурты. Род Juraphilopotamus (семейство Philopotamidae) описан по виду J. lubricus Wang, Zhao et Ren, 2009 из средней юры Китая (местонахождение Даохугоу: Wang et al., 2009b). Второй вид этого рода J. funeralis Sukatsheva et Vasilenko, 2020 описан из средней юры Красноярского края (местонахождение Кубеково: Сукачева, Василенко, 2020). Это могло бы указывать на юрский и даже на среднеюрский характер фауны. С другой стороны, высокое разнообразие семейства Vitimotauliidae, как уже говорилось выше, характерно для раннего мела,

включая китайскую фауну Жехэ (Исянь, Дабейгоу и др.), которую часто сопоставляют с окрестностями границы баррема и апта (около 125 млн лет: Chang et al., 2017) и с которой хорошо соотносятся фауны Байсы и других отложений в Забайкалье (фауна Ephemeropsis-Coptoclava, по: Жерихин, 1978). Однако Purbimodus parvulus sp. nov. приналлежит к роду, все остальные виды которого описаны из пурбека Англии (табл. 1), т.е., из надежно датированного берриаса (самое основание нижнего мела). Помимо описанных выше ручейников семейств Vitimotauliidae и Philopotamidae. из Хасурты ранее были описаны представители семейства Dysoneuridae. Этот комплекс ручейников близок к комплексам местонахождений Унда и Утан (верхняя юра-нижний мел Забайкалья, Россия: Сукачева, Василенко, 2019) и не позволяет датировать его более поздним временем, чем начало раннего мела.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов Д.С., Сукачева И.Д. Новые насекомые (Insecta: Trichoptera, Reculida, Eoblattida) из мезозоя Азии // Палеонтол. журн. 2018. № 4. С. 53–61.

Дмитриев В.Ю., Аристов Д.С., Башкуев А.С. и др. Разнообразие насекомых от карбона до современности // Палеонтол. журн. 2018. № 6. С. 21–31.

*Жерихин В.В.* Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 197 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 165).

Копылов Д.С., Расницын А.П. Новые сепульки (Hymenoptera: Sepulcidae) из нижнего мела Азии. I: Parapamphiliinae и Xyelulinae // Палеонтол. журн. 2017. № 1. С. 66–72.

*Мельницкий С.И., Иванов В.Д.* Новые виды ручейников (Insecta: Trichoptera) из ровенского янтаря (эоцен Украины) // Палеонтол. журн. 2010. № 3. С. 57–64.

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. № 5. С. 100–107.

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

Сукачева И.Д. Ручейники. Phryganeida // Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья. М.: Наука, 1990. С. 94—123 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 239). Сукачева И.Д. Новые ископаемые представители отря-

да ручейников (Phryganeida) из Монголии // Новые

таксоны ископаемых беспозвоночных Монголии. М.: Наука, 1992. С. 111–117 (Тр. Совм. Росс.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 41).

Сукачева И.Д., Василенко Д.В. Новые ручейники семейства Dysoneuridae (Insecta, Trichoptera) из мезозоя Забайкалья (местонахождение Хасурты) // Палеонтол. журн. 2019. № 5. С. 63–68.

Сукачева И.Д., Василенко Д.В. Новые ручейники семейства Philopotamidae (Insecta, Trichoptera) из средней юры Сибири (местонахождение Кубеково) // Палеонтол. журн. 2020. № 1. С. 50–55.

*Chang Su-Chin, Gao Ke-Qin, Zhou Chang-Fu, Jourdan F.* New chronostratigraphic constraints of the Yixian Formation with implications for the Jehol Biota // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2017. № 487. P. 399–406.

*Davis S.R., Engel M.S., Ren D.* A pupal caddisfly from the Early Cretaceous of China (Trichoptera) // Cret. Res. 2010. V. 31. P. 396–399.

*Gao Y., Yao Y., Ren D.* A new Middle Jurassic caddisfly (Trichoptera, Hydrobiosidae) from China // Fossil Rec. 2013. V. 16. № 1. P. 111–116.

*Mey W.* Die Köcherfliegen des Sächsischen Bernsteins (I) // Dtsch. entomol. Z. 1985. Bd 32. H. 4–5. S. 275–278.

*Mey W.* The caddisflies of the Saxonian Amber (III) (Trichoptera) // Dtsch. entomol. Z. 1988. Bd 35. H. 4–5. S. 299–309.

*Lin Q.* The Jurassic fossil insects from Western Liaoning // Acta Palaeontol. Sin. 1976. V. 15. № 1. P. 98–117.

*Ren D.* Insect: Trichoptera // Faunae and Stratigraphy of the Jurassic–Cretaceous in Beijing and the Adjacent Area / Eds. Ren D., Lu L.W., Gao Z.G., Ji S.A. Beijing: Seismic Publ. House, 1995. P. 95–97 (in Chinese).

*Sukatsheva I.D.* New representative of Philopotamidae (Trichoptera) family from the Upper Cretaceous of Kazakhstan // Prace Museum Ziemi. 2001. № 46. P. 65–66.

*Sukatsheva I.D., Jarzembowski E.A.* Fossil caddisflies (Insecta: Trichoptera) from the Early Cretaceous of South England II // Cret. Res. 2001. V. 22. P. 685–694.

*Wang M., Liang J., Ren D.* New fossil Vitimotauliidae (Insecta: Trichoptera) from the Jehol Biota of Liaoning Province, China // Cret. Res. 2009a. V. 30. P. 592–598.

*Wang M., Zhao Y., Ren D.* New fossil caddisfly from Middle Jurassic of Daohugou, Inner Mongolia, China (Trichoptera: Philopotamidae) // Science Direct Progress in Natural Science. 2009b. V. 19. P. 1427–1431.

*Wichard W., Poinar G.O., Corvallis J.* Köcherfliegen aus dem Birma Bernstein der oberen Kreide von Myanmar (Insecta, Trichoptera) // Mitt. Geol. Paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 2005. H. 89. S. 129–136.

*Wichard W., Wang M.X.* New Cretaceous caddisflies from Burmese amber (Insecta, Trichoptera) // Cret. Res. 2016. V. 61. P. 129–135.

## Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. Multimodus amplus sp. nov., голотип ПИН, № 5026/579, переднее крыло.

Фиг. 2. Purbimodus parvulus sp. nov., голотип ПИН, № 5026/1498, переднее крыло.

Фиг. 3. Burimodus novus gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5340/1456, переднее крыло.

Фиг. 4. Juraphilopotamus callidus sp. nov., голотип ПИН, № 5026/595, переднее крыло.

## New Caddisflies (Insecta, Trichoptera) Families Vitimotauliidae and Philopotamidae in the Khasurty Locality (Lower Cretaceous of Russia) with Short Overview of the World Fossil Fauna

## I. D. Sukatsheva, D. S. Aristov

Described as new in the family Vitimotauliidae are *Multimodus amplus* sp. nov., *Purbimodus parvulus* sp. nov., *Burimodus novus* gen. et sp. nov., and in the family Philopotamidae *Juraphilopotamus callidus* sp. nov., all from Lower Cretaceous of Russia (Republic of Buryatia; Khasurty locality). Keys to the known genera of Vitimotauliidae, to the known species of *Purbimodus* and to species of *Juraphilopotamus* are given. Fossil findings of adults of these families are reviewed worldwide. Geological distribution of caddisflies in the Khasurty locality suggests the age not after the earlier Early Cretaceous.

Keywords: Insecta, Trichoptera, Vitimotauliidae, Philopotamidae, Lower Cretaceous of Russia

УДК 565.768.1

## НОВЫЙ ВИД ЖУКОВ-ДОЛГОНОСИКОВ РОДА ANTHONOMUS GERMAR (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) ИЗ ДОМИНИКАНСКОГО ЯНТАРЯ

© 2020 г. А.А. Легалов<sup>а, b, \*</sup>, Г. Пойнар<sup>с, \*\*</sup>

<sup>а</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия <sup>b</sup>Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия <sup>c</sup>Opeгонский государственный университет, Корваллис, Орегон, США \*e-mail: fossilweevils@gmail.com \*\*e-mail: poinarg@science.oregonstate.edu Поступила в редакцию 10.06.2019 г. После доработки 19.06.2019 г. Принята к публикации 22.07.2019 г.

Описан новый вид Anthonomus aphelomerus sp. nov. из доминиканского янтаря. Новый вид отличается от A. browni Poinar et Legalov, 2015 более мелкими размерами тела, более тонкой, слабее изогнутой головотрубкой и слабо булавовидными бедрами; от A. clarki Legalov, 2019 — более длинной головотрубкой и слабо выпуклым телом, от A. cruraluma Poinar et Legalov, 2015 — передними бедрами с одним зубцом, более длинной и слабее изогнутой головотрубкой. Приводится определитель видов рода Anthonomus из доминиканского янтаря.

*Ключевые слова:* Coleoptera, Curculioninae, ранний миоцен, доминиканский янтарь, новый вид **DOI:** 10.31857/S0031031X2004008X

Род Anthonomus Germar, 1817 – один из крупнейших родов жуков-долгоносиков. Наибольшее его разнообразие приходится на Новый Свет (O'Brien, Wibmer, 1982; Wibmer, O'Brien, 1986). B палеонтологической летописи Anthonomus представлен 17 видами. Самой ранней находкой является A. sunchalensis Cockerell, 1925 из палеоцена Аргентины (Cockerell, 1925), но, поскольку он описан по изолированным налкрыльям, то остаются сомнения в их родовой принадлежности. Восемь видов известно из раннего-среднего эоцена Грин Ривер и терминального эоцена Флориссанта (Scudder, 1893, 1900; Wickham, 1912). Четыре вида описаны из миоценовых мексиканского и доминиканского янтарей (Poinar, Legalov, 2015; Legalov, Poinar, 2016; Легалов, 2019). Из плейстоцена Канады по надкрыльям описаны три вида (Scudder, 1900), вероятно, живущие и в современной фауне. В представленной работе описываются новый вид рода из миоценового доминиканского янтаря.

Типовой материал хранится в коллекции Д. Пойнара при Орегонском государственном ун-те (Poinar amber collection maintained at Oregon State University, Corvallis, USA).

Авторы выражают благодарность Б.А. Коротяеву (С.-Петербург) за предоставление сравнительного материала из коллекций Зоологического ин-та РАН. **СЕМЕЙСТВО CURCULIONIDAE LATREILLE, 1802** ПОДСЕМЕЙСТВО CURCULIONINAE LATREILLE, 1802

Триба Anthonomini C.G. Thomson, 1859

Род Anthonomus Germar, 1817

Anthonomus aphelomerus Legalov et Poinar, sp. nov.

Табл. VII (см. вклейку)

Название вида от apheles *греч.* — простой и meros *греч.* — бедро.

Голотип – D-7-415, доминиканский янтарь; ранний миоцен.

Описание (рис. 1). Тело черно-коричневое, покрыто густыми полуприлегающими волосками. Головотрубка длинная, слабоизогнутая, густо пунктированная. Ее длина в 1.5 раза больше длины переднеспинки, в 10.0 раз больше ширины на вершине, в 8.7 раза больше ширины на середине и в 6.6 раза больше ширины на основании. Лоб густо пунктированный, уплощенный. Глаза сильновыпуклые, округлые, почти равной длины и ширины. Длина виска составляет 0.5 длины глаза. Усиковые бороздки длинные, направлены к глазу. Усики прикреплены в вершинной трети головотрубки. Стволик длинный, почти прямой, немного не достигает глаза. Длина стволика в 23.0 раза больше ширины на вершине. Жгутик 7-члениковый. Членики жгутика конические. Длина 1-го членика жгутика в 4.4 раза больше ширины и составляет 0.2 длины стволика. Ширина 1-го чле-

ника жгутика немного меньше ширины стволика. Длина 2-го членика жгутика в 3.7 раза больше ширины и составляет 0.8 длины 1-го членика. Ширина 2-го членика немного меньше ширины 1-го членика. Длина 3-го членика жгутика в 2.5 раза больше ширины и составляет 0.7 длины 2-го членика. Ширина 3-го членика жгутика едва меньше ширины 2-го членика. Длина 4-го членика жгутика в 1.4 раза больше и составляет 0.6 длины 3-го членика. Ширина 4-го членика жгутика в 1.1 раза больше ширины 3-го членика. Длина 5-го членика жгутика в 1.5 раза больше ширины и в 1.2 раза больше длины 4-го членика. Ширина 5-го членика жгутика в 1.1 раза больше ширины 4-го членика. Длина 6-го членика жгутика равна ширине и равна длине 5-го членика. Ширина 6-го членика жгутика в 1.5 раза больше ширины 5-го членика. Длина 7-го членика жгутика равна ширине и в 1.2 раза больше длине 6-го членика. Ширина 7-го членика жгутика в 1.2 раза больше ширины 6-го членика. Булава компактная, заостренная на вершине. Длина булавы в 1.7 раз больше ширины и составляет 0.4 длины жгутика. Переднеспинка колоколовидная, довольно широкая, густо и грубо пунктированная. Надкрылья равномерно выпуклые, без пучков чешуек или волосков. Длина надкрылий в 2.8 раза больше длины переднеспинки, примерно в 1.9 раза больше ширины в плечах, примерно в 1.5 раза больше ширины на середине, примерно в 2.1 раза больше ширины в вершинной четверти. Плечи выпуклые. Бороздки с крупными и частыми точками. Промежутки надкрылий выпуклые, мелко пунктированные. Ширина промежутков в 2.2–2.4 раза больше ширины бороздок. Переднегрудь пунктированная. Переднетазиковые впадины соединенные. Заднегрудь слабовыпуклая. Длина заднегруди примерно в 2.6 раза больше длины заднего тазика. Длина эпистерна заднегруди примерно в 4.2 раза больше ширины на середине. Брюшко слабовыпуклое. Вентриты примерно равной длины. Длина 1-го вентрита равна длине заднего тазика. Пигидий выпуклый. Бедра слабо булавовидные, морщинисто-пунктированные. Передние бедра с крупным зубцом. Средние и задние бедра с маленьким зубчиком. Длина передних бедер в 4.7 раза больше ширины на середине. Передние голени почти прямые, с небольшим ункусом. Средние и задние голени слабоизогнутые. Лапки длинные. 1-й членик удлиненно-трапециевидный. 2-й членик трапециевидный. 3-й членик двухлопастный, со щеточными подушечками. 5-й членик удлиненный. Коготки с длинными зубцами.

Размеры в мм: длина тела без головотрубки – 2.3; длина головотрубки – 1.0.

Сравнение. Новый вид отличается от A. browni Poinar et Legalov, 2015 более мелкими размерами тела, более тонкой, слабее изогнутой головотрубкой и слабо булавовидными бедрами;



**Рис. 1.** Anthonomus aphelomerus sp. nov. из доминиканского янтаря, голотип D-7-415, общий вид: a – латерально, слева;  $\delta$  – дорсолатерально, слева. Длина масштабного отрезка соответствует 1 мм.

от A. clarki Legalov, 2019 — более длинной головотрубкой и слабовыпуклым телом, от A. cruraluma Poinar et Legalov, 2015 — передними бедрами с одним зубцом, более длинной и слабее изогнутой головотрубкой.

З а м е ч а н и я. Новый вид принадлежит к трибе Anthonomini подсемейства Curculioninae из-за направленных к глазу усиковых бороздок, гомономных вентритов и сильно выпуклых глаз. Коготки с зубцами, соединенные передние тазиковые впадины, головотрубка длиннее переднеспинки, надкрылья без пучков чешуек и волосков и почти прямые передние голени указывают на принадлежность к роду Anthonomus.

Материал. Голотип.

# Определитель видов рода Anthonomus из доминикаского янтаря

- 1. Передние бедра с двумя зубцами.....А. cruraluma
- Передние бедра с одним зубцом.....2
- 2. Головотрубка более тонкая, в 10.0 раз больше ширины на вершине. Бедра более стройные, их длина больше ширины перед зубцом в 4.7 раза.....А. aphelomerus sp. nov.

- Крупнее (3.0 мм). Надкрылья более узкие, в 1.8 раза больше ширины на середине......А. browni
- Мельче (2.1 мм). Надкрылья более широкие, в 1.2 раза больше ширины на середине......А. clarki

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

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

Legalov A.A., Poinar G. Jr. A new species of the genus Anthonomus Germar, 1817 (Coleoptera: Curculionidae) in Mexican amber // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 9. P. 986– 990. *O'Brien C.W., Wibmer G.J.* Annotated checklist of the weevils (Curculionidae sensu lato) of North America, Central America, and the West Indies (Coleoptera: Curculionoidea) // Mem. Amer. Entomol. Inst. 1982. V. 34. P. 1–382.

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

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

*Scudder S.H.* Canadian fossil insects: 4. Additions to the coleopterous fauna of the interglacial clays of the Toronto district // Geol. Surv. Can. Contrib. Palaeontol. 1900. V. 2. P. 67–92.

*Wibmer G.J., O'Brien C.W.* Annotated checklist of the weevils (Curculionidae sensu lato) of South America (Coleoptera: Curculionoidea) // Mem. Amer. Entomol. Inst. 1986. V. 39. P. 1–563.

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

## Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–5. Anthonomus aphelomerus sp. nov., голотип D-7-415: 1 – общий вид, латерально, слева; 2 – общий вид, дорсолатерально, слева; 3, 4 – общий вид, латерально, справа; 5 – коготки, средние и задние бедра; доминиканский янтарь; ранний миоцен.

Длина масштабного отрезка на фиг. 1-4 соответствует 1 мм, на фиг. 5 – 0.1 мм.

## A New Species of the Weevil Genus Anthonomus Germar (Coleoptera: Curculionidae) in Dominican Amber

## A. A. Legalov, G. Poinar

A new species, *Anthonomus aphelomerus* sp. nov. from Early Miocene Dominican amber is described and illustrated. The new species differs from *A. browni* Poinar et Legalov, 2015 in the smaller body size, thinner, weakly curved rostrum and weakly clavate femora; it is differs from *A. clarki* Legalov, 2019 in the longer rostrum and slightly convex body; it is differs from *A. cruraluma* Poinar et Legalov, 2015 in the profemora with one tooth, longer and weaker curved rostrum. Key for species of the genus *Anthonomus* Germar, 1817 from Dominican amber is given.

Keywords: Coleoptera, Curculioninae, Early Miocene, Dominican amber, new species

УДК 565.79:551.782

## НОВЫЙ ВИД РОДА PROTANEURETUS WHEELER (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) ИЗ БИТТЕРФЕЛЬДСКОГО ЯНТАРЯ (ПОЗДНИЙ ЭОЦЕН), С ОПРЕДЕЛИТЕЛЕМ ВИДОВ РОДА

© 2020 г. Д. А. Дубовиков<sup>а,</sup> \*, Г. М. Длусский<sup>b</sup>, Е. Э. Перковский<sup>c, d,</sup> \*\*, Е. В. Абакумов<sup>a,</sup> \*\*\*

<sup>а</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, биологический факультет, Санкт-Петербург, Россия <sup>b</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Москва, Россия

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

<sup>d</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия \*e-mail: dubovikoff@gmail.com \*\*e-mail: perkovsk@gmail.com \*\*\*e-mail: e\_abakumov@mail.ru Поступила в редакцию 13.12.2019 г. После доработки 16.12.2019 г. Принята к публикации 23.12.2019 г.

Второй вид рода Protaneuretus Wheeler, 1915, P. mirabilis sp. nov. описан из позднеэоценового биттерфельдского янтаря. Сравнение нового вида с типовым видом рода и определитель видов Protaneuretus приведены в работе.

*Ключевые слова:* поздний эоцен, биттерфельдский янтарь, ископаемые муравьи, Protaneuretus **DOI:** 10.31857/S0031031X20040054

### **ВВЕДЕНИЕ**

Подсемейство Aneuretinae Emery, 1913 было предложено как монотипическая триба в подсемействе Dolichoderinae Forel, 1878 для рецентного вида Aneuretus simoni Emery, 1893, описанного по рабочим со Шри-Ланки. Первые ископаемые представители подсемейства (также в ранге трибы) были описаны В. Вилером (Wheeler, 1915) из позднеэоценового балтийского янтаря (Perkovsky et al., 2007). Им был описан монотипический род Protaneuretus Wheeler, 1915 и род Paraneuretus Wheeler, 1915 с двумя видами [позднее был описан третий вид рода, P. dubovikoffi Dlussky et al., 2015, из позднезоценовых отложений Дальнего Востока России (Dlussky et al., 2015)]. В этой же работе Вилером был описан род Pitvomyrmex Wheeler, 1915, позже включенный в состав Aneuretinae (Dlussky, Rasnitsyn, 2009). В настоящее время известен только один рецентный вид подсемейста (Aneuretus simoni) и 13 ископаемых видов (включая описываемый ниже) из 9 родов (Bolton, 2019). Ископаемые Aneuretinae известны с мелового периода (бирманский янтарь) до позднего эоцена (балтийский и биттерфельдский янтари). К сожалению, место хранения типов Aneuretinae, описанных Вилером, не известно. Основываясь на детальном описании и рисунках, приведенных в

его работе (Wheeler, 1915), мы приводим ниже описание второго вида рода Protaneuretus.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для получения фотографий и для проведения морфологического анализа был использован стереомикроскоп Leica M205C. Последующая обработка фотографий выполнена в программе Helicon Focus Pro 7. Рисунки были выполнены в программе Inkscape 0.92. Для обозначения выполненных промеров и индексов использованы следующие сокращения: HL – длина головы, измеренная в анфас по прямой линии от середины переднего края клипеуса до середины затылочного края; HW – максимальная ширина головы анфас, позади глаз; EL – максимальная длина глаза сверху; SL - максимальная длина скапуса по прямой линии, исключая основание; VL (длина темени) – расстояние, измеренное вдоль прямой линии от середины линии. соединяющей верхние края глаз, до затылочного края головы или до срединной точки поперечной линии, соединяющей затылочные углы, если затылочный край вогнутый; WL – Веберова длина, длина мезосомы в профиль, измеренная от края шеи до заднего края проподеальных лопостей; PEL – максимальная длина петиоля сбоку; F3 – длина заднего бедра; GL — длина брюшка, измеренная сбоку от самой передней точки первого сегмента брюшка до самой задней точки; TL (общая длина) = HL + + WL + PEL + GL; CI (головной индекс) = = HL/HW × 100; EI (глазной индекс) = EL/HW × × 100; SI (индекс скапуса) = SL/HL × 100. Все измерения даны в миллиметрах и выполнены с точностью до 0.01 мм.

Голотип описанного вида хранится в Geowissenschaftliches Zentrum der Universität Göttingen (GZF), Германия.

## СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

СЕМЕЙСТВО FORMICIDAE LATREILLE, 1809

ПОДСЕМЕЙСТВО ANEURETINAE EMERY, 1913

#### Род Protaneuretus Wheeler, 1915

Protaneuretus mirabilis Dubovikoff et Dlussky, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1-4 (см. вклейку)

Название вида mirabilis *лат*. – чудесный, удивительный.

Голотип – GZF.BST.27160 (Kutscher-collection no. MKK F-160), рабочий; биттерфельдский (саксонский) янтарь, поздний эоцен.

Описание. Рабочий. Длина тела около 2 мм. Голова удлиненная (CI 160) с субпараллельными боками. Глаза относительно крупные, выпуклые, их задний край расположен по центру линии, соединяющей основание мандибулы и затылочный угол. Глазки отсутствуют. Антенны 12-члениковые. Скапус относительно короткий (SI 64), превышает верхний край глаз не более чем на три своих максимальных диаметра. 1-й членик жгутика антенны крупный, членики 2-8 резко поперечные (их длина много меньше ширины), булава 4-члениковая. Мандибулы треугольные, с точечной скульптурой, зубцы не видны. Формула шупиков 4 : 3 (плохо видны). Передний край клипеуса слабовыпуклый. Затылочный край головы прямой. Мезосома компактная, короткая, по длине лишь немного больше головы. Мезонотальное вдавление явное. Основная и покатая поверхности проподеума равны по длине. Зубчики проподеума небольшие, в виде тупых бугорков, их вершины направлены назад. Бока мезоплевр и проподеума в продольных морщинках. Остальное тело гладкое. Петиоль высокий, с относительно короткой цилиндрической частью. Брюшко массивное, с четырьмя видимыми сегментами. Жало скрыто в брюшке, виден лишь его кончик. Отдельные отстоящие волоски присутствуют на клипеусе, лбу и темени, на вершине мезосомы (по две пары длинных хет на про-, мезонотуме и одна на проподеуме) и вершине первого тергита брюшка. Конечности без волосков.

Размеры в мм: HL 0.48, HW 0.30, EL 0.12, SL 0.35, VL 0.25, WL 0.58, PEL 0.21, F3 0.35, GL 0.68, TL 2, CI 160, EI 40, SI 64. С р а в н е н и е. Описываемый вид отличается от типового вида рода Р. succineus Wheeler, 1915 более мелкими размерами (у последнего длина тела рабочих от 5.5 до 7 мм, тогда как у описываемого вида около 2 мм) и редким отстоящим опушением (волоски отсутствуют на конечностях, петиоле и тергитах брюшка, кроме вершины первого). Основная поверхность проподеума практически равна покатой, тогда как у типового вида она заметно больше. У Р. mirabilis скульптура в виде продольных морщинок присутствует только на мезоплеврах и боках проподеума, тогда как у типового вида также и на основной поверхности проподеума. Шипы проподеума типового вида более острые и направлены вверх.

Материал. Голотип.

### Определительная таблица видов рода Protaneuretus

С учетом Р. mirabilis и Eldermyrmex exectus, описанного нами из биттерфельдского янтаря (Dubovikoff et al., 2019), только 15 из 65 описанных видов биттерфельдских муравьев (23%) неизвестны севернее Субпаратетиса (из балтийского янтаря) (Dlussky, Rasnitsyn, 2009; Perkovsky, 2016; Radchenko, Dlussky, 2017, 2018a, b); даже с учетом нового вида Zherichinius и ряда других неописанных видов долиходерин и мирмицин из Биттерфельда (Perkovsky, 2016) их доля значительно ниже, чем в ровенском янтаре: среди уже описанных видов муравьев ровенского янтаря таких видов 25 из 70 (36%) (Perkovsky, 2018; Радченко, Перковский, в печати).

\* \* \*

Фотографии были сделаны с использованием оборудования Научного парка СПбГУ (Ресурсный центр "Микроскопия и микроанализ", проект № 112-11405). За предоставленный для изучения материал авторы искренне признательны Манфреду Кучеру (Зассниц, Германия). Исследование выполнено в рамках базовой научно-исследовательской программы Санкт-Петербургского государственного ун-та (для Д.А. Дубовикова и Е.В. Абакумова) и частично поддержано грантом СПбГУ "Урбанизированные экосистемы Арктического пояса Российской Федерации: ди-

69

намика, состояние и устойчивое развитие" (№ 28612627).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Радченко А.Г., Перковский Е.Э. Новые находки ископаемого рода муравьев Prionomyrmex Mayr (Hymenoptera, Formicidae, Myrmeciinae) в позднезоценовых янтарях Европы // Палеонтол. журн. 2020. (в печати).

Bolton B. An online catalog of the ants of the world, Available from http://antcat.org, 2019, [accessed January 2019]. Dlussky G.M., Rasnitsyn A.P. Ants (Insecta: Vespida: Formicidae) in the Upper Eocene amber of Central and Eastern Europe // Paleontol. J. 2009. V. 43. No 9. P. 1024–1042. Dlussky G.M., Rasnitsyn A.P., Perfilieva K.S. The ants (Hymenoptera: Formicidae) of Bol'shaya Svetlovodnaya (Late Eocene of Sikhote-Alin, Russian Far East) // Caucasian Entomol. Bull. 2015. V. 11. No 1. P. 131–152.

Dubovikoff D.A., Dlussky G.M., Perkovsky E.E., Abakumov E.V. A new species of the genus Eldermyrmex Shattuck, 2011 (Hymenoptera, Formicidae) from Bitterfeld amber (Late Eocene) with species key of the genus // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 10. P. 994–997. *Perkovsky E.E.* Tropical and Holarctic ants in Late Eocene ambers // Vestnik Zool. 2016. V. 50. № 2. P. 111–122.

*Perkovsky E.E.* Only a half of species of Hymenoptera in Rovno amber is common with Baltic amber // Vestnik Zool. 2018. V. 52.  $\mathbb{N}$  5. P. 353–360.

*Perkovsky E.E., Rasnitsyn A.P., Vlaskin A.P., Taraschuk M.V.* A comparative analysis of the Baltic and Rovno amber arthropod faunas: representative samples // Afr. Invertebr. 2007. V. 48. № 1. P. 229–245.

*Radchenko A.G., Dlussky G.M.* New species of the extinct ant genus Stigmomyrmex Mayr and designation of the neotype of Stiphromyrmex robustus (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) // Ann. Zool. 2017. V. 67. № 4. P. 773–780.

*Radchenko A.G., Dlussky G.M.* A new species of the extinct ant genus Electromyrmex (Hymenoptera, Formicidae) // Vestnik Zool. 2018a. V. 52. № 5. P. 361–366.

*Radchenko A.G., Dlussky G.M.* Two new fossil species of the ant genus Pristomyrmex Mayr (Hymenoptera: Formicidae) from the Rovno and Bitterfeld ambers // Ann. Zool. 2018b. V. 68. № 2. P. 251–258.

Wheeler W.M. The Ants of the Baltic Amber // Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg. 1915. № 55. P. 1–142.

## Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–4. Protaneuretus mirabilis sp. nov., голотип GU МКК F-160, рабочий: 1, 2 – вид с правой стороны; 3, 4 – вид с левой стороны.

Длина масштабной линейки 1 мм.

# A New Species of the Genus *Protaneuretus* Wheeler (Hymenoptera, Formicidae) from Bitterfeld Amber (Late Eocene), with Species Key of the Genus

D. A. Dubovikoff, G. M. Dlussky, E. E. Perkovsky, E. V. Abakumov

The second species of the genus *Protaneuretus* Wheeler, 1915, *P. mirabilis* sp. nov., described from the Late Eocene Bitterfeld amber. Comparing of a new species with type species of the genus and key to species of *Protaneuretus* provided in this work.

Keywords: Late Eocene, Bitterfeld amber, fossil ants, Protaneuretus

УДК 567.58:551.781.51(479+234.421.1)

## НОВОЕ СЕМЕЙСТВО SALWAICHTHYIDAE (PISCES, PERCIFORMES S.L.) ИЗ НИЖНЕГО ОЛИГОЦЕНА КАВКАЗА И КАРПАТ

© 2020 г. А. Ф. Банников\*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия \*e-mail: aban@paleo.ru Поступила в редакцию 28.11.2019 г.

После доработки 13.12.2019 г. Принята к публикации 13.12.2019 г.

Из нижнего олигоцена Кавказа (Абхазия и Ю.-З. Россия, Адыгея) и Польских Карпат по трем экземплярам описан Salwaichthys paratethyensis gen. et sp. nov., представляющий новое монотипичное семейство окунеобразных рыб Salwaichthyidae. Новое семейство характеризуется удлиненным телом с относительно небольшой головой и протяженным хвостовым стеблем, крупным ртом, раздельными спинными плавниками, многочисленными (около 55) позвонками и их ростро-каудальной сжатостью, мелкой чешуей. Salwaichthys разделяет ряд апоморфных признаков с представителями некоторых семейств окунеобразных, в особенности с Propercarinidae. Однако из-за уникальной комбинации его признаков новое семейство не может быть однозначно отнесено к какому-либо из известных подотрядов окунеобразных, и оно помещено incertae sedis среди Perciformes.

*Ключевые слова:* Teleostei, Perciformes, новые таксоны, нижний олигоцен, Кавказ, Карпаты **DOI:** 10.31857/S0031031X20040042

Отложения низов майкопской серии Предкавказья и Абхазии (нижний хадум, пшехский региоярус: Popov et al., 2002; Попов и др., 2019; и др.) слабо охарактеризованы малакофауной, но несут весьма обильную фауну морских рыб (Банников, Парин, 1997; Банников, 2010; Попов и др., 2019). К настоящему времени отсюда были определены свыше 70 видовых таксонов костистых, принадлежащих не менее чем 58 родам 18-ти отрядов (Банников, 2010, 2012, 2014, 2018; Bannikov et al., 2017; и др.). Кроме того, пока остаются неописанными некоторые материалы по раннемайкопским рыбам, как из давних сборов, так и собранные относительно недавно, относящиеся к новым для науки таксонам. Один из этих таксонов, описываемый ниже как Salwaichthys paratethyensis gen. et sp. nov., явно заслуживает выделения в особое семейство окунеобразных, причем из-за морфологического своеобразия положение этого семейства внутри отряда Perciformes далеко не очевидно. К новому таксону мы относим также полный скелет хорошей сохранности с противоотпечатком, найденный Г. Сальва (Польша) в нижнем олигоцене Польских Карпат.

Отряд окунеобразных (Perciformes) традиционно считался (Берг, 1940; Greenwood et al., 1966; Nelson, 2006; и др.) самым разнообразным отрядом эволюционно продвинутых костистых рыб, самым крупным из отрядов не только рыб, но и позвоночных в целом. Разные авторы выделяли внутри Perciformes различное количество подотрядов. В последнее время, однако, на смену традиционной классификации организмов зачастую приходит формальная кладистическая систематика, построенная на компьютерной обработке молекулярных данных и часто противоречащая морфологическим свидетельствам. Результат кладистического анализа не всегда отражает реальные родственные связи (Вислобокова, 2019). В кладистической систематике отряд окунеобразных подразделяют на множество отрядов, причудливо сгруппированных в таксоны более высокого ранга (Wiley, Johnson, 2010; Near et al., 2012, 2013; Betancur-R. et al., 2013, 2017; Nelson et al., 2016; и др.). Высокие таксоны кладистической иерархии морфологически гетерогенны, что признают и сами кладисты (Miya et al., 2013); обычно эти таксоны невозможно диагностировать морфологическими признаками. Это побуждает нас использовать здесь традиционную, естественную систематику.

Материал, описанный в настоящей статье, хранится в коллекции Палеонтологического инта им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) и в частной коллекции Г. Сальва (Grzegorz Salwa, Кросно, Польша); автор благодарен Г. Сальва за возможность ознакомления с его материалом. Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН).

## ОТРЯД PERCIFORMES

## PERCIFORMES INCERTAE SEDIS

## СЕМЕЙСТВО SALWAICHTHYIDAE BANNIKOV, FAM. NOV.

Типовой род – Salwaichthys gen. nov.

Диагноз. Тело удлиненное, с относительно небольшой головой и протяженным, невысоким хвостовым стеблем. Рот крупный, сочленение нижней челюсти находится позади орбиты. Зубы в челюстях среднего размера, острые, конические. Praeoperculum с ровным постеровентральным краем. Позвонков около 55, из них примерно 28-30 хвостовые. Тела позвонков короткие, сжатые ростро-каудально; остистые отростки тонкие. Средние и задние туловищные позвонки несут сильно развитые парапофизы. Hypuralia слиты в две пластинки. Четыре supraneuralia. Два спинных плавника, в промежутке между ними не менее пяти свободных птеригиофоров. Первый спинной плавник невысокий, в нем около 10 тонких колючих лучей. Начало первого спинного плавника сдвинуто каудально. Второй спинной плавник довольно высокий, несет один или два жестких и 27-28 мягких лучей. Анальный плавник начинается слегка позади мягкого спинного, он немного протяженнее его; в анальном плавнике две-три слабых колючки и около 28 мягких лучей. Грудные плавники небольшие; брюшные средней длины, расположены под грудными. Хвостовой плавник крупный, глубоко вырезанный, с 17 главными лучами. Чешуя мелкая, циклоидная.

Состав. Типовой род.

С р а в н е н и е. Комбинацией таких признаков, как удлиненное тело с относительно небольшой головой и протяженным хвостовым стеблем, крупный рот, четыре supraneuralia, раздельные спинные плавники, каудальный сдвиг начала первого спинного плавника, многочисленные позвонки, мелкая циклоидная чешуя, новое семейство отличается от всех других окунеобразных разных подотрядов. Ростро-каудальная сжатость позвонков – несомненная апоморфия нового семейства.

#### Род Salwaichthys Bannikov, gen. nov.

Род назван в честь Г. Сальва (Польша, Кросно) и от ichthys *греч.* – рыба; м.р.

Типовой вид – Salwaichthys paratethyensis sp. nov.

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

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. В составе семейства один род.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2020

#### Salwaichthys paratethyensis Bannikov, sp. nov.

Название вида от Паратетиса, внутриконтинентального бассейна, развитого в олигоцене на территории Европы.

Голотип — ПИН, № 3363/193, двусторонний отпечаток скелета без передней его части; Абхазия, р. Гумиста; нижний олигоцен, пшехский региоярус, эолисковые слои.

Описание (рис. 1–4). Тело удлиненное, с относительно невысоким, протяженным хвостовым стеблем. Длина головы 3.5–4.2 раза укладывается в стандартной длине тела (SL) и у взрослых уступает высоте тела, составляющей 26–33% SL. Высота хвостового стебля в 3.0–3.5 раза меньше высоты тела. Глаза умеренного размера, горизонтальный диаметр орбиты не уступает длине рыла.

Нейрокраний довольно высокий, почти прямой крепкий парасфеноид проецируется вдоль нижнего края орбиты. Frontalia относительно широкие. Гребень supraoccipitale умеренно высокий, треугольный, закругленный на углу. Сохранность не позволяет различить подглазничные кости. Рот крупный, конечный; нижнечелюстное сочленение у взрослых расположено позади вертикали заднего края орбиты. Praemaxillare узкое, длинное, почти прямое, с невысоким восходящим отростком. Верхнечелюстные зубы конические, сохранились плохо. Maxillare узкое, удлиненное. Длина нижней челюсти составляет около 57-66% длины головы; зубы на dentale относительно крупные, конические, однорядные. Dentale протяженное, умеренно высокое, понижается у симфиза. Ось hyomandibulare слабо наклонена назад. Ectopterygoideum узкое, удлиненное, плавно изогнуто задним концом вниз. Другие птеригоидные кости сохранились плохо. Quadratum субтреугольное, относительно небольшое. Praeoperculum с длинной верхней ветвью и короткой нижней, спереди вогнуто умеренно. Предкрышка с несколькими небольшими шипами вдоль нижнего края у ювенильного экземпляра (паратип: рис. 2) и ровным нижним краем у взрослого экземпляра (рис. 3). Другие кости жаберной крышки сохранились плохо; operculum взрослого экземпляра небольшое и без шипов. В целом жаберная крышка относительно узкая. Кости гиоидного комплекса сохранились плохо, точное число radii branchiostegi неизвестно.

Позвонков 55—57. В туловищной части позвоночника не менее 25 позвонков у паратипа и 27 позвонков у экз. из Польши (начало позвоночника не сохранилось у голотипа). В хвостовой части позвоночника 29—30 позвонков. Длина туловищной части позвоночника примерно в 1.35 раза короче хвостовой его части. Тела позвонков высокие, но резко укороченные ростро-каудально на большей части позвоночника, более изометричные на хвостовом стебле. Большинство остистых отростков тонкие и относительно короткие, почти прямые; слабо изогнутые на хвостовом



Рис. 1. Salwaichthys paratethyensis sp. nov., голотип ПИН, № 3363/193: *а* – отпечаток, *б* – противоотпечаток (длина масштабной линейки – 1 см); Абхазия, р. Гумиста; нижний олигоцен, пшехский региоярус, эолисковые слои.

стебле. Передние гемальные отростки не расширены и отходят почти перпендикулярно к оси позвоночника (как и соответствующие невральные отростки), угол наклона назад остистых отростков слегка увеличивается рострально и каудально. Более половины задних туловищных позвонков (около 16) несут тонкие, почти прямые парапофизы, удлиняющиеся каудально. Ребра тонкие и относительно короткие, довольно сильно наклонены назад, занимая верхнюю половину брюшной полости. Передние ребра прикрепляются к вентральной части тел позвонков, а задние – к парапофизам. Ерineuralia имеются в туловищной части позвоночника, но большая часть их скрыты телами позвонков.

Терминальный позвонок образован слиянием тел первого преурального (pul) и уральных позвонков. Нуригаlia 1–2 явно консолидированы в единую пластинку, равно как и hypuralia 3–4; гипаксиальная и эпаксиальная гипуральные пластинки разделены щелью. Гипуральная диастема широкая, но не глубокая. Parhypurale и гемальный отросток pu2 аутогенные; неясно, слит ли с телом третьего преурального позвонка гемальный отросток. Детали строения игопеигаlia не прослеживаются. По-видимому, имеются три epuralia. Невральный отросток второго преурального по-


Рис. 2. Salwaichthys paratethyensis sp. nov., паратип ПИН, № 1413/831: *а* – отпечаток, *б* – противоотпечаток (длина масштабной линейки – 5 мм); Ю.-З. Россия, Адыгея, р. Белая выше ст. Абадзехской; нижний олигоцен, пшехский региоярус, эолисковые слои.

звонка редуцирован, тогда как невральный отросток ри3 сильный и, по-видимому, длиннее предшествующего. Хвостовой плавник крупный, глубоко вырезанный, состоит из 17 главных лучей (I8-7I). Верхние и нижние дополнительные ("procurrent") лучи относительно немногочисленные, числом менее 10. Длина лопастей хвостового плавника достигает 30% SL у самого крупного экземпляра (рис. 3). Существенной гипуростегии не отмечается.

Между затылком и спинным плавником расположены четыре клиновидные supraneuralia умеренного размера, два первых из них предшествуют невральному отростку первого позвонка; предорсальная формула (см. Ahlstrom et al., 1976) (по экз. из Польских Карпат) – 0 + 0/0/0//1/. Колючий спинной плавник гораздо короче мягкого и отделен от него большим промежутком, длина которого почти равна длине восьми противолежащих позвонков. Первый спинной плавник отсутствует на голотипе и плохо сохранился на двух других экземплярах, но очевидно, что его шипы

тонкие и недлинные, короче самых длинных мягких лучей второго спинного плавника. По-видимому, первый шип сверхштатный. Судя по числу птеригиофоров, в первом спинном плавнике имеется 11 шипов. Первое предорсальное расстояние составляет 33-40% SL, а второе предорсальное расстояние - 55-60% SL. В промежутке между спинными плавниками расположены пять свободных, не несущих лучей птеригиофоров. Высота второго спинного плавника примерно в 1.3 раза короче длины его основания, плавник начинается над последним или предпоследним туловишным позвонком. Во втором спинном плавнике один или два жестких и 27-28 мягких лучей, образующих несколько заостренную лопасть в передней части. Птеригиофоры спинных плавников узкие (первый клиновидно расширен), образуют непрерывную серию, средние из них (в начале второго спинного плавника) длиннее крайних. Вначале птеригиофоры расположены реже, их число примерно равно числу невральных отростков, расположенных под ними; более ка-



**Рис. 3.** Salwaichthys paratethyensis sp. nov., экз. б/н из личной коллекции Г. Сальва: *a* – отпечаток, *б* – противоотпечаток (длина масштабной линейки – 2 см); Польские Карпаты, окрестности г. Кросно, Винница; нижний олигоцен, менилитовая свита.

удально птеригиофоры расположены чаще, по одному-два птеригиофора второго спинного плавника входят в промежутки между невральными отростками позвонков. Длина птеригиофоров второго спинного плавника уменьшается от среднего птеригиофора к последнему, а их наклон увеличивается.

Анальный плавник начинается слегка позади мягкого спинного, сходен с ним по форме и высоте, но в 1.09—1.17 раза более протяженный. Преанальное расстояние составляет 60—66% SL. Длина основания анального плавника превышает длину хвостового стебля. В анальном плавнике две—три слабых колючки и около 28 мягких членистых лучей. Птеригиофоры анального плавни-

ка не заходят в брюшную полость; передние из них длинные, каудально птеригиофоры укорачиваются. По одному-два птеригиофора анального плавника входят в промежутки между гемальными отростками хвостовых позвонков. Первый анальный птеригиофор самый крепкий, пластинчато расширен антеровентрально.

Грудные плавники относительно короткие, заостренные, прикрепляются непосредственно выше середины между линией позвоночника и вентральным краем тела, перед началом спинного плавника. Точное число лучей грудного плавника неизвестно; судя по экз. из Польских Карпат, их около 18. Posttemporale вильчатое. Supracleithrum удлиненное. Cleithrum крупное, прямое в нижней



Рис. 4. Salwaichthys paratethyensis sp. nov., реконструкция скелета.

части, в верхней части загнуто вперед. Коракоид довольно протяженный, с прямым постеровентральным краем. Scapula и пекторальные radialia не распознаются. Вентральное postcleithrum довольно крупное, ребровидное, расположен косо; его дистальный конец расположен существенно позади basipterygium.

Брюшные плавники относительно небольшие, но слегка длиннее грудных, прикрепляются под их основанием, состоят из колючки и, очевидно, пяти ветвящихся лучей. Длина брюшных плавников составляет не более 10% SL. Тазовые кости относительно небольшие, клиновидные.

Чешуя образует сплошной покров на теле, мелкая и тонкая, покрыта концентрическими морщинками. Границы индивидуальных чешуй, ctenii и radii не распознаются. Боковая линия прослеживается плохо.

Размеры. Длина голотипа (фрагмент тела) – около 10 см. SL паратипа ПИН, № 1413/831 – 19.5 мм. SL экз. б/н из Польских Карпат – 33 см.

Возрастные изменения. У молоди относительная длина головы больше, чем у взрослых рыб, тело относительно ниже (его высота составляет 26% SL против 33% SL у взрослых), а хвостовой плавник короче (его длина составляет 20% SL против 30% SL у взрослых). Таким образом, длина головы несколько превышает высоту тела у молоди, но явно уступает ей у взрослых. Рот у взрослых рыб относительно крупнее, чем у молоди.

Сравнение. В составе рода один вид.

З а м е ч а н и е. Удлиненное обтекаемое тело и крупный глубоко вырезанный хвостовой плавник нового вида определенно указывают на активно плавающий образ его жизни. Косвенным свидетельством принадлежности Salwaichthys paratethyensis sp. nov. к эпипелагической группировке является редкость и в то же время широкое географическое распространение находок этого вида.

Распространение. Нижний олигоцен Кавказа (Абхазия, Адыгея) и Карпат (Польша).

Материал. Помимо голотипа, паратип ПИН, № 1413/831, двусторонний отпечаток полного скелета ювенильной рыбы с р. Белой (Адыгея), и экз. из личной коллекции Г. Сальва (Кросно, Польша), двусторонний отпечаток полного скелета взрослой рыбы из Польских Карпат.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Наличие настоящих шипов в спинном и анальном плавниках определенно указывает на то, что Salwaichthys gen. nov. относится к крупной и разнообразной кладе колючеперых костистых, надотряду Acanthopterygii (Greenwood et al., 1966) или "Series Percomorpha" (sensu Nelson, 2006). Новый таксон демонстрирует анатомические свидетельства его принадлежности к отряду Perciformes (в его традиционном понимании) – в частности, общая конфигурация его хвостового скелета, характеризующегося "пятью или менее" hypuralia и аутогенными гемальными отростками второго и третьего преуральных позвонков (Johnson, Patterson, 1993). В то же время морфологическое своеобразие нового семейства: комбинация таких признаков, как удлиненное тело с сильно увеличенным числом позвонков, длинный хвостовой стебель, четыре supraneuralia, раздельные спинные плавники, каудальный сдвиг начала первого спинного плавника, мелкая циклоидная чешуя, ростро-каудальная сжатость позвонков – делает затруднительным выявление его близких родственников и, соответственно, положения этого семейства внутри отряда Perciformes. Salwaichthyidae fam. nov. не разделяет особенностей, определяющих следующие подотряды Perciformes, выделяемые Дж. Нельсоном (Nelson, 2006): Acanthuroidei, Anabantoidei, Blennioidei, Callionymoidei, Caproidei, Channoidei, Elassomatoidei, Gobiesocoidei, Gobioidei, Icosteoidei, Kurtoidei, Labroidei, Notothenioidei, Pholidichthyoidei, Scombrolabracoidei, Trachinoidei и Zoarcoidei. С другой стороны, некоторые представители других подотрядов окунеобразных, Percoidei, Scombroidei и Stromateoidei, разделяют с новым семейством те или иные из отмеченных выше признаков.

Percoidei, "крупнейший и наиболее разнообразный из подотрядов окунеобразных, без сомнения является полифилетичным..." (Johnson, 1993, с. 15) и диагностируется несколькими плезиоморфными для Perciformes признаками; к этой группе относятся те из окунеобразных, которые не могут быть помещены в другие подотряды. В последнее время, ссылаясь на молекулярные данные, многие семейства, традиционно включавшиеся в Percoidei, выносят из этого подотряда (Nelson et al., 2016), либо вовсе ограничивают его состав двумя-тремя семействами (Betancur-R. et al., 2017). По Нельсону (Nelson, 2006), подотряд Percoidei включает в себя 79 современных семейств. и большинство из них характеризуется относительно малым числом позвонков – 23–27. Большее число позвонков (35 и более) могут иметь лишь 12 специализированных семейств перкоидов (Aplodactylidae, Bramidae, Caristiidae, Cepolidae, Congrogadidae, Echeneidae, Latrididae, Percichthyidae, Percidae, Plesiopidae, Pseudochromidae и Sillaginidae) и род Lateolabrax Bleeker (Johnson, 1984, табл. 120). Так много, как у нового таксона (около 55 позвонков), бывает лишь у брамид подсемейства Pteraclinae, a у Cepolinae (Cepolidae) и Congrogadidae с их сильно удлиненным телом число позвонков увеличено до 65-80. Позвонки перкоидов обычно либо удлиненные, либо субквадратные в латеральном аспекте (несколько передних позвонков могут быть укорочены). Столь сильной ростро-каудальной сжатости позвонков, как у Salwaichthys (высота тел позвонков вдвое превышает их длину), у перкоидов не отмечено.

У большинства перкоидов имеются от одного до трех супраневралий (предорсальных костей: Smith, Bailey, 1961; Johnson, 1984), иногда исчезающих при сдвиге спинного плавника вперед (Caristiidae, Coryphaenidae, Priacanthidae, Rachycentridae), либо вовсе отсутствующих. Более трех supraneuralia (как у нового таксона) обнаружено у "...по меньшей мере, некоторых членов 13 групп перкоидов, с соответствующим сдвигом назад начала спинного плавника" (Johnson, 1984, с. 479). У подавляющего большинства перкоидов передний птеригиофор спинного плавника заходит во второй межневральный промежуток, реже наблюдается ростральный (Banjosidae, Caristiidae, Centrogenysidae, Chaetodontidae, Cheilodactylidae, Coryphaenidae, Latrididae, Priacanthidae, Rachy-

centridae, Scatophagidae и др.) или каудальный (Bathyclupeidae, Leptobramidae, Sillaginidae, Toxotidae, некоторые Apogonidae и Moronidae и др.) сдвиг начала спинного плавника. У нового семейства перелний птеригиофор спинного плавника заходит в четвертый межневральный промежуток, то есть наблюдается каудальный сдвиг начала первого спинного плавника. Рот у перкоидов обычно менее крупный, чем у Salwaichthys, но некоторые из них (например, Leptobramidae) также имеют крупный рот. Хвостовой стебель у перкоидов обычно короткий или умеренно длинный, реже бывает столь же длинным, как у нового семейства или даже длиннее: Apogonidae, Eocottidae, Kuhliidae, Mullidae. Спинной плавник большинства перкоидов единый. с выемкой между жесткой и мягкой его частями или без выемки. У некоторых семейств Percoidei, однако, спинной плавник подразделяется на два, причем между колючим и мягким спинными плавниками обычно имеются (как у Salwaichthys) свободные (не несущие лучей) птеригиофоры.

Таким образом, каждая отдельно взятая апоморфия Salwaichthyidae, кроме сильной рострокаудальной сжатости позвонков, может быть обнаружена у тех или иных перкоидов, что не исключает возможности отнесения нового семейства к подотряду Percoidei.

Некоторое сходство Salwaichthvidae обнаруживает с наиболее генерализованными Scombroidei семейством Euzaphlegidae, в особенности, с миоценовым подсемейством Euzaphleginae (см. David, 1943; Банников, 1993). Это сходство заключается в наличии двух спинных плавников, удлиненном теле и относительно большом числе позвонков. Кроме того, миоценовые роды Euzaphlegidae имеют почти столь же длинный хвостовой стебель, как у Salwaichthys (David, 1943), небольшую голову и крупный рот. В то же время, остальные апоморфии Salwaichthvidae (в особенности, ростро-каудальная сжатость позвонков и наличие четырех supraneuralia) не обнаружены у каких-либо Scombroidei, что делает сомнительным наличие родства двух этих групп.

Еще один подотряд отряда Perciformes, с которым может быть сближено новое семейство - это Stromateoidei (молекулярные систематики помещают строматеевидных в их "отряд Scombriformes": Nelson et al., 2016; Betancur-R. et al., 2017). Большинство строматеевидных рыб характеризуются тем, что передняя часть их пищевода, сразу за последней жаберной дугой, имеет боковые мешки, несущие изнутри продольные складки или озубленные сосочки (Haedrich, 1967; и др.). Наличие озубленных глоточных мешков может быть выявлено у ископаемых рыб только в исключительных случаях (Bannikov, 1995), кроме того, такие мешки отсутствуют у современных Amarsipidae. У тех или иных групп строматеевидных встречаются такие признаки Salwaichthys,

как небольшая голова, удлиненное тело, раздельные спинные плавники, длинный хвостовой стебель и относительно большое число позвонков. Каудальный сдвиг начала спинного плавника, подобно Salwaichthys, наблюдается у таких строматеевидных, как Amarsipidae и некоторые Centrolophidae (Ahlstrom et al., 1976; Bannikov, 2000). Однако у строматеевидных никогда не бывает четырех supraneuralia (как у Salwaichthys) – их дватри, либо нет вовсе, как у Tetragonuridae); лишь v монотипического рода центролофовых Icichthys 7–11 предорсальных костей (Ahlstrom et al., 1976) (возможно, в их число входят как supraneuralia, так и утратившие шипы передние дорсальные птеригиофоры). Так много позвонков, как у нового таксона (около 55), из Stromateoidei бывает лишь у Tetragonuridae и рода центролофовых Icichthys, но столь сильной ростро-каудальной сжатости позвонков, как у Salwaichthys, у строматеевидных не отмечено; крупный рот также не характерен для Stromateoidei.

Более других строматеевидных новое семейство напоминают современные Amarsipidae и олигоценовые Propercarinidae (см. Bannikov, 1995; Přikrvl et al., 2014) удлиненным телом с относительно длинным хвостовым стеблем, увеличенным числом позвонков (до 48 у Amarsipidae, до 36 v Propercarinidae) и раздельными спинными плавниками (у Amarsipidae слегка, у Propercarinidae примерно как у Salwaichthys). Начало спинного плавника у Amarsipidae сдвинуто каудально еще сильнее, чем у Salwaichthys, а начало анального плавника, наоборот, сдвинуто рострально – передние анальные птеригиофоры заходят в брюшную полость (Přikryl et al., 2014, рис. 9). Propercarinidae сходны с Salwaichthys и внешним обликом, и сильным развитием парапофизов, но позвонков у них гораздо меньше, а тела позвонков имеют нормальную для колючеперых удлиненную форму, а не резко укорочены, как у Salwaichthys. У последнего основание анального плавника несколько превышает таковое второго спинного плавника, при примерно равном числе лучей в обоих плавниках, тогда как у Propercarinidae, как и у таких строматеевидных, как Amarsipidae, и ископаемых родов, предварительно отнесенных к Сепtrolophidae (Bannikov, 2000; Бачу, Банников, 2004), в анальном плавнике больше лучей, чем во втором спинном. Таким образом, непосредственных указаний на родство нового семейства с подотрядом Stromateoidei не обнаружено, несмотря на сходство отдельных признаков Salwaichthys с теми или иными строматеевидными, особенно с родом Propercarina.

Формой тела, увеличенным числом позвонков и относительно длинным хвостовым стеблем Salwaichthyidae отдаленно напоминает среднеэоценовое семейство Perciformes incertae sedis Caucasichthyidae (Банников и др., 2011) с Кавказа. Однако существенные различия исключают возможность родства упомянутых семейств: у Caucasichthyidae позвонки не укорочены, как у Salwaichthyidae, и их значительно меньше (не более 40); имеется крупный шип на praeoperculum; чешуя относительно крупная и преимущественно спиноидная; нет supraneuralia; брюшные плавники удлиненные; и т.д.

Таким образом, анализ распределения некоторых апоморфных особенностей Salwaichthyidae показывает крайнюю проблематичность выявления родственных отношений этого семейства. Приведенное выше обсуждение не предоставило убедительных свидетельств принадлежности Salwaichthyidae к какому-либо из известных подотрядов Perciformes (в традиционном понимании отряда). Salwaichthys разделяет некоторые апоморфные признаки с определенными семействами перкоидов, скумбриевидных и строматеевидных. Тем не менее, уникальная комбинация признаков препятствует адекватному установлению места нового семейства внутри какого-либо из существующих подотрядов окунеобразных, и оно рассматривается incertae sedis среди Perciformes (в традиционном понимании этого отряда).

Отнесение к одному видовому таксону кавказского (неполный скелет взрослой и полный скелет ювенильной рыбы) и польского (полный скелет крупной рыбы) материала по Salwaichthys достаточно условно. Только находка сопоставимого с польским по полноте и размеру экземпляра на Кавказе подтвердит или опровергнет их конспецифичность.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банников А.Ф. Позднеэоценовый вид Palimphyes (Teleostei, Perciformes) из Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 1993. № 2. С. 72–78.

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

*Банников А.Ф.* Первая находка рода Isurichthys (Perciformes, Ariommatidae) в нижнем олигоцене Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2012. № 2. С. 61-67.

Банников А.Ф. Новый род семейства Palaeocentrotidae (Teleostei, Lampridiformes) из олигоцена Северного Кавказа и замечания о других ископаемых Veliferoidei // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 50–58.

Банников А.Ф. Новый род и вид строматеевидных рыб (Perciformes, Stromateoidei) из нижнего олигоцена Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2018. № 6. С. 41–49.

Банников А.Ф., Карневале Дж., Парин Н.В. Новое семейство Caucasichthyidae (Pisces, Perciformes) из эоцена Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2011. № 1. С. 75–81.

Банников А.Ф., Парин Н.Н. Список морских рыб из кайнозойских (верхний палеоцен–средний миоцен) местонахождений юга европейской части России и сопредельных стран // Вопр. ихтиол. 1997. Т. 37. № 2. С. 149–161.

Бачу Д.-С., Банников А.Ф. Новые строматеевидные рыбы (Perciformes, Stromateoidei) из нижнего олигоцена Румынии // Вопр. ихтиол. 2004. Т. 44. № 2. С. 162–170. Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Ежегодн. Зоол. музея АН СССР. 1940. Т. 5. С. 87–517.

Вислобокова И.А. О новых подходах изучения эволюции макротаксонов и концепции экона // Палеонтол. журн. 2019. № 1. С. 3–12.

Попов С.В., Табачникова И.П., Банников А.Ф. и др. Лектостратотип майкопской серии по р. Белая выше г. Майкопа (Западное Предкавказье) в его олигоценовой части // Стратигр. Геол. корреляция. 2019. Т. 27. № 3. С. 70–92.

*Ahlstrom E.H., Butler J.L., Sumida B.Y.* Pelagic stromateoid fishes (Pisces, Perciformes) of the eastern Pacific: kinds, distributions and early life histories and observations on five of these from the northwest Atlantic // Bull. Mar. Sci. 1976. V. 26. № 3. P. 285–402.

*Bannikov A.F.* Morphology and phylogeny of fossil stromateoid fishes (Perciformes) // Geobios. 1995. Mém. spec. № 19. P. 177–181.

*Bannikov A.F.* A new genus and species of putative centrolophid fish (Perciformes, Stromateoidei) from the Eocene of Bolca, northern Italy // Boll. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona. Geol. Paleontol. Preist. 2000. V. 24. P. 37–46.

Bannikov A.F., Carnevale G., Popov Y.A. An extraordinary pipefish (Teleostei, Syngnathidae) with fully developed anal fin from the Oligocene of the North Caucasus (SW Russia) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2017. V. 56. № 1. P. 79–88.

https://doi.org/10.4435/BSPI.2017.08

*Betancur-R. R., Broughton R.E., Wiley E.O. et al.* The tree of life and a new classification of bony fishes // PLOS Currents Tree of Life. 2013. P. 1–41.

*Betancur-R. R., Wiley E.O., Arratia G. et al.* Phylogenetic classification of bony fishes // BMC Evol. Biol. 2017. 17:162. P. 1–40.

https://doi.org/10.1186/s12862-017-0958-3

*David L.R.* Miocene fishes of Southern California // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1943. № 43. P. 1–143.

*Greenwood P.H., Rosen D.E., Weitzman S.H., Myers G.S.* Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1966. V. 131. Art. 4. P. 339–455. *Haedrich R.L.* The stromateoid fishes: systematics and a classification // Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Univ. 1967. V. 135.  $\mathbb{N}$  2. P. 31–139.

Johnson G.D. Percoidei: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes / Eds Moser H.G., Richards W.J., Cohen D.M. et al. Lawrence: Allen Press, 1984. P. 464–498 (Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. № 1).

Johnson G.D. Percomorph phylogeny: progress and problems // Bull. Mar. Sci. 1993. V. 52. № 1. P. 3–28.

Johnson G.D., Patterson C. Percomorph phylogeny: a survey of acanthomorphs and a new proposal // Bull. Mar. Sci. 1993. V. 52.  $\mathbb{N}$  1. P. 554–626.

*Miya M., Friedman M., Satoh T.P. et al.* Evolutionary origin of the Scombridae (tunas and mackerels): Members of a Paleogene adaptive radiation with 14 other pelagic fish families // PLOS One. 2013. V. 8.  $\mathbb{N}$  9. P. e73535:1–19.

*Near T.J., Dornburg A., Eytan R.I. et al.* Phylogeny and tempo of diversification in the superradiation of spiny-rayed fishes // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2013. V. 110. P. 12738–12743.

*Near T.J., Eytan R.I., Dornburg A. et al.* Resolution of rayfinned fish phylogeny and timing of diversification // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2012. V. 109. P. 13698–13703.

*Nelson J.S.* Fishes of the World. 4 ed. Hoboken, New Jersey: John Wiley and Sons, 2006. 601 p.

*Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H.* Fishes of the World. 5<sup>th</sup> ed. Hoboken, NJ: Wiley, 2016. 707 p.

*Popov S.V., Akhmetiev M.A., Bugrova E.M. et al.* Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene. Part 2. Early Oligocene // Paleontol. J. 2002. V. 36. Suppl. 3. P. 185–259.

*Přikryl T., Bannikov A.F., Grădianu I. et al.* Revision of the family Propercarinidae (Perciformes, Stromateoidei) with description of a new species from the Oligocene of the Carpathians // C. R. Palevol. 2014. T. 13. Fasc. 8. P. 691–700.

*Smith C.L., Bailey R.M.* Evolution of the dorsal-fin supports of percoid fishes // Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett. 1961. V. 46. P. 345–361.

*Wiley E.O., Johnson G.D.* A teleost classification based on monophyletic groups // Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts / Eds Nelson J.S., Schultze H.-P., Wilson M.V.H. Munich: Verl. Dr. F. Pfeil, 2010. P. 123–182.

# A New Family Salwaichthyidae (Pisces, Perciformes s.l.) from the Lower Oligocene of the Caucasus and Carpathians

## A. F. Bannikov

*Salwaichthys paratethyensis* gen. et sp. nov., representative of a new monotypic family of perciform fishes Salwaichthyidae, is described based on the three specimens from the lower Oligocene of the Caucasus (Abkhazia and SW Russia, Adygea) and Polish Carpathians. The new family is characterized by elongated body with relatively small head and long caudal peduncle, large mouth, divided dorsal fins, numerous (about 55) vertebrae and their rostro-caudal compression, and small cycloid scales. *Salwaichthys* shares a number of apomorphic features with members of certain perciform families, most notably the Propercarinidae. However, because of its unique combination of features, the new family cannot be properly placed within any known perciform suborder and it is placed *incertae sedis* among the Perciformes.

Keywords: Teleostei, Perciformes, new taxa, Lower Oligocene, Caucasus, Carpathians

УДК 568.173:551.736(470)

# НОВЫЙ БЕНТОЗУХИД (AMPHIBIA: TEMNOSPONDYLI) ИЗ НИЖНЕГО ТРИАСА МОСКОВСКОЙ СИНЕКЛИЗЫ

© 2020 г. Б. И. Морковин\*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия \*e-mail: prodeo27@yandex.ru Поступила в редакцию 22.07.2019 г. После доработки 30.10.2019 г. Принята к публикации 30.10.2019 г.

Из раннетриасового местонахождения Блудново (Вологодская обл., бассейн р. Юг) описан новый бентозухид Benthosuchus lukyanovi sp. nov. Новый вид обладает более крупными размерами черепа в сравнении с ранее известными находками Benthosuchus. Рассмотрены морфологические отличия от других представителей рода, значительная часть которых связана с выраженностью черт трематозаврового плана строения: сближенные в межноздревом промежутке супраорбитальные каналы (sulci supraorbitales), слабый ангулярный изгиб нижней челюсти, а также удлинение заднего меккелева отверстия и др. Полученные в ходе работы данные расширяют представления о путях морфологической эволюции у бентозухид на ранних этапах становления трематозавридного типа организации.

*Ключевые слова:* ранний триас, Вологодская область, бентозухиды, трематозавроиды Temnospondyli **DOI:** 10.31857/S0031031X20040182

Бентозухиды – группа трематозавроидных лабиринтодонтов (Amphibia: Temnospondyli), широко распространенная в нижнетриасовых отложениях Восточно-Европейской платформы. На ранних этапах изучения (Быстров, Ефремов, 1940) представители семейства бентозухид были отнесены к неорахитомам, а позднее (Romer, 1947: Очев. 1966) к стереоспондильным капитозавроидам. В дальнейшем их систематические взаимоотношения были пересмотрены (Шишкин, 1980; Гетманов, 1989; Новиков, 2012), группа введена в состав надсемейства Trematosauroidea, при этом авторами отмечается, что бентозухиды занимают промежуточное положение между капитозавроидами и трематозавроидами. В последние десятилетия систематическое положение и родственные связи семейства Benthosuchidae неоднократно обсуждались, в связи с вопросом о происхождении трематозаврид (Schoch, 2000; Schoch, Milner, 2000; Stever, 2002; Damiani, Yates, 2003). Большинство упомянутых авторов рассматривают это семейство, как базальную группу трематозавроидов.

Находки представителей рода Benthosuchus приурочены к отложениям рыбинского, слудкинского и, возможно, усть-мыльского горизонтов (Новиков, 2018) оленекского яруса. Род является руководящим для рыбинского горизонта. Наиболее широко здесь представлен типовой вид —

В. sushkini Efremov, описанный И.А. Ефремовым из северной части Московской синеклизы (Efreтоу, 1929; Ефремов, 1937; Быстров, Ефремов, 1940), а также известный из местонахождений южного склона Волго-Уральской антеклизы и Южного Приуралья. Внутри вида, вероятно, существуют две расы (или подвиды), соответствуюшие северному и южному ареалам их распространения (Шишкин и др., 2006). В.Г. Очев (1958) описал род Parabenthosuchus (P. uralensis) из блюментальской свиты Южного Приуралья, сначала считая его предковым для Benthosuchus (Очев, 1958), но в дальнейшем признал его синонимичность с этим родом (Очев, 1972). Из кзылсайской свиты Башкирского Приуралья Очевым (1972) был описан также B. bashkiricus, имеющий некоторые прогрессивные отличия от B. sushkini. Локально распространенной, но широко представленной формой является В. korobkovi (Ивахненко, 1972) из прибрежно-озерных отложений рыбинского горизонта Верхнего Поволжья. В 1989 г. по материалам из коллекции А.П. Быстрова, предположительно собранной в отложениях рыбинского горизонта на р. Унже, был выделен вид В. bystrowi (Гетманов, 1989), единственный экземпляр которого (голотип) впоследствии оказался утраченным. Наиболее архаичный представитель Benthosuchus – B. gusevae – описан из низов каменноярской свиты Бузулукской впадины (Новиков,

2012). Указывалось, что этот вид является стратиграфически древнейшим (низы рыбинского горизонта) в составе рода и наиболее близок к капитозавроидному плану строения.

Изложенные представления о видовом составе рода Benthosuchus в настоящий момент могут быть дополнены, благодаря находке его нового представителя в нижнетриасовых отложениях бассейна р. Юг (см. ниже).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Неполный череп Benthosuchus вместе с остатками плечевого пояса, происходящие из песчанистых глин шилихинской свиты рыбинского горизонта, были собраны автором в 2017 г. на новом местонахождении, расположенном на левом берегу р. Юг у дер. Блудново (Вологодская обл.). Кроме того, в базальной части разреза был найден изолированный гипоцентр позвонка Benthosuchus (Морковин, 2018).

Особенности сохранности. Найденный образец является единственным для бентозухид, сохранившим нижнюю челюсть в прижизненном сочленении с черепом. Отмечается отсутствие следов мацерации, швы между костями трудноразличимы.

Сохранившаяся часть крыши представлена пренариальной и преорбитальной (значительная часть) зонами; орбитальная, посторбитальная и затылочная части черепа утрачены. Небный комплекс представлен частично, от заднего края fenestra praemaxillaris до переднего края межптеригоидных окон (fenestra interpterygoidea). Нижняя челюсть с сочлененным симфизом. Также, сохранились части дермального плечевого пояса (ключиц и межключицы) и фрагмент кости подъязычного аппарата, незначительно смещенные по сравнению со своим прижизненным положением (рис. 1).

Методика измерений. В нижеприведенном сравнении морфометрических особенностей видов Benthosuchus использовались следующие характеристики: осевая длина черепа – L; общая ширина черепа – W; отношение осевой длины к общей ширине черепа – L/W; w/l ch – индекс удлинения хоан; w/l prn – индекс удлинения пренариальной области; w/l nar – индекс удлинения ноздрей; ang nar – угол между длинной осью ноздри и сагиттальной осью черепа (в случае латерального отклонения приводятся положительные значения, медиального – отрицательные); dpf – угол схождения постфенестральных зубных рядов; общая длина нижней челюсти – l mnd; индекс удлинения заднего меккелевого отверстия w/l fmp; угол схождения нижних челюстей ang mnd; угол ангулярного изгиба нижней челюсти – ang an; соотношение осевой длины задней пластины к скульптированной зоне нижнечелюстного симфиза в вентральном плане — Lp/Ls. Полученные данные обобщены в табл. 1.

Измерения проводились с помощью штангенциркуля в случае линейных промеров, взятых непосредственно на материале, также использовались замеры на плоскостных проекциях цифровых фотографий образцов, сделанные с помощью программы mySize 1.0. Угловые измерения были проведены с использованием электронного транспортира Screen Protractor 4.0. Угол схождения ветвей нижней челюсти, в большинстве случаев, измерялся на фотографиях одной из сохранившихся ветвей, зеркально отображенной и соединенной по симфизному шву в графическом редакторе.

Материал. Для сравнительного анализа были использованы следующие материалы по черепам и нижним челюстям Benthosuchus, доступные для изучения в ПИН РАН: В. sushkini (29 образцов) – экз. ПИН, №№ 2252/2, 3, 5, 9, 11, б/н, 33, 41, 42, 44; 2354/1, 2, 3; 2424/1, 4, 5, 10, 37, 52; 2483/1; 2484/1; 2796/276; 3783/3, 4, 5, 6; 3998/1; 4566/1; 4655/2; В. korobkovi (12 обр.) – экз. ПИН, №№ 3200/1, 63, 66, 169, 179, 207, 258, 275, 276, 323, 324, 517. Вид В. gusevae изучался по голотипу из колл. Самарского областного историко-краеведческого музея (СОИКМ, № КМК КП\_23420), а также по экз. ПИН, № 4495/11.

Кроме того, в анализ включены данные по Vvborosaurus mirus (экз. ПИН, №№ 4364/1 и 3360/9). Выборки таксонов, относящиеся к видам рода Benthosuchus, изучались в средних и старших возрастных интервалах, с осевой длиной черепа от 165 до 302 мм (3-5 размерных групп, о методике разделения групп см.: Морковин, 2015, 2017). Нижние челюсти, ввиду своей редкости, были взяты от особей разных индивидуальных возрастов. Помимо перечисленных таксонов, дополнительно рассматривались некоторые другие трематозавроиды: Thoosuchus vakovlevi (6 обр.), экз. ПИН, №№ 3200/35, 93, 213, 456, 473, 477; Апgusaurus succedaneus (2 обр.), экз. ПИН, №№ 2428/1, 4362/21; Inflectosaurus amplus (1 обр.), экз. ПИН, № 2242/2.

# СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ Н А Д О Т Р Я Д ТЕМNOSPONDYLI О Т Р Я Д САРІТОЅАUROMORPHA семейство велтноѕиснідае еfremov, 1937 подсемейство велтноѕиснілае efremov, 1937

#### Род Benthosuchus Efremov, 1937

Rhinesuchus: Яковлев, 1916, с. 158 (part.). Benthosaurus: Efremov, 1929, с. 757; Hartmann-Weinberg, Kusmin, 1936, с. 56.

Вепthosuchus: Ефремов, 1937, с. 131; Быстров, Ефремов, 1940, с. 12; Шишкин, 1964, с. 90; Очев, 1972, с. 155; Каландад-

N⁰	Признаки	Benthosuchus sushkini	B. korobkovi	B. gusevae	B. lukyanovi sp. nov.	Vyborosurus mirus
Череп						
1	L, мм	229-296 (255)	180-302 (259)	165	≈400	*
2	W, мм	146-200 (169)	136-216 (161)	122	*	170
3	L/W	1.47-1.66 (1.52)	1.39–1.43 (1.41)	1.35	*	*
4	w/l ch	0.33-0.44 (0.37)	0.34-0.51 (0.40)	0.47	0.29	*
5	w/l prn	0.55-0.6	0.5	0.4	0.53	*
6	w/l nar	0.26-0.46 (0.38)	0.33-0.43 (0.41)	0.46	0.38	*
7	ang nar., град	от 0 до -10 (-9)	от -6 до -11 (-8)	-15	5	*
8	Число зубов praemaxillare	12–17 (14)	14–17 (15)	15	10	*
9	Число зубов постфенестрального зубного ряда	6-10 (8)	4–9 (6)	6	5	*
10	∠dpf., град	от 0 до 27 (15)	от 8-79 (50)	69	20	*
Нижняя челюсть						
11	l mnd, мм	250-308 (273)	≈293–360 (322)	246	≈410	*
12	w/l fmp	0.3-0.6 (0.4)	0.31-0.5 (0.38)	0.32	0.23	0.39
13	ang man., град	44-51(48)	63	73	51	*
14	ang an., град	153–167 (161)	153-155 (154)	157	174	170
15	Число зубов dentale	30-47 (38)	34	38	≈25	*
16	Lp/Ls	0.55-1.5 (0.7)	*	≈0.57	0.45	*

Таблица 1. Некоторые количественные показатели признаков для видов Benthosuchus и Vyborosurus

зе и др., 1968, с. 77; Ивахненко, 1972, с. 93; Гетманов, 1989, с. 8; Шишкин, 1995, с. 59; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 11; Shishkin et al., 2000, с. 49; Schoch, Milner, 2000, с. 103, Новиков, 2012, с. 70; 2018, с. 58.

Rasaurus: Кузьмин, 1938, с. 14 (part.).

Рагаbenthosuchus: Очев, 1958, с. 486; Шишкин, 1964, с. 91. Типовой вид — Benthosuchus sushkini Efremov, 1937; нижний триас, рыбинский горизонт Восточной Европы.

Диагноз. См. Новиков, 2018, с. 58.

Видовой состав. Кроме типового вида, из нижнего триаса, ветлужского надгоризонта, рыбинского и слудкинского горизонтов Европейской России В. korobkovi Ivachnenko, 1972; B. bashkiricus Ochev, 1972; B. gusevae Novikov, 2012; B. lukyanovi sp. nov.

#### Benthosuchus lukyanovi Morkovin, sp. nov.

Вид названвчесть препаратора ПИН РАН И.И. Лукьянова (1940-2013).

Голотип — ПИН, №5618/1, часть черепа в сочленении с нижней челюстью, ассоциированная с фрагментами межключицы, обеих ключиц и, предположительно, элементом подъязычного аппарата; Вологодская обл., верхнее течение бассейна р. Юг, у дер. Блудново; нижний триас, рыбинский горизонт, шилихинская свита.

Описание (рис. 1–4). Череп крупных размеров ( $L \approx 400$  мм; здесь и далее см. табл. 1), удлиненно-треугольной формы, суженный и вытянутый в носовой части. Передний конец морды имеет округлые очертания, с крупным foramen interpraemaxillare, боковые края черепа, в целом, прямые и плавно сближаются вперед, на уровне ноздрей присутствует слабо выраженный пережим. Пренариальный отдел вытянутый (w/l prn – 0.53). Скульптура дорсальной поверхности в сохранившейся части крыши преимущественно ячеистая, в пренариальной зоне грубая с хорошо развитыми валиками. Кости плотно срастаются; швы между ними слабо различимы. Каналы системы боковой линии хорошо развитые и относительно широкие. Sulci supraorbitales между ноздрями сильно сближены и проходят рядом с сагиттальным швом. Лакримальная флексура sulcus infraorbitalis S-образная. Передняя комиссура выражена слабо. Ноздри вытянутые (w/l nar - 0.38), овальные, сужающиеся вперед. Характерной чертой является латеральное отклонение их длинных осей относительно сагиттальной оси черепа



Рис. 1. Benthosuchus lukyanovi sp. nov., голотип ПИН, № 5618/1, череп с нижней челюстью и элементами посткраниального скелета: *а* – дорсальная сторона, *б* – вентральная, *в* – сбоку. Масштабная шкала 10 см.

(ang nar  $-5^{\circ}$ ), septomaxillare отсутствует. На вентральной стороне черепа хоаны лежат впереди уровня небных окон и сильно вытянуты (w/l ch - 0.29). Задние сошниковые отростки длинные и, по-видимому, распространяются более, чем на одну треть длины небных окон. Начиная от основания отростков, их медиальный (шовный) край образует продольный киль с хорошо выраженным рельефом, медиальная часть которого имеет уплощенный горизонтальный край. Постфене-

стральные зубные ряды на сошниках образуют клин с углом 20° и несколько заходят сзади за уровень передних краев хоан. Максимальное число зубов в рядах до 5. Сошниковые клыки крупные, округлого сечения. Palatinum несет крупный клык и ямку, также сохранились до 10 зубов парахоанального ряда (dentes parachoanales). Кость образует с vomer изогнутый шов, ориентированный под углом 48° относительно сагиттальной оси. Зубной ряд praemaxillare несет до 10 относи-

83

тельно крупных зубов на одной из сторон, их основания поперечно расширены. Зубной ряд тахillare скрыт его контактом с нижней челюстью. Нижняя челюсть имеет слабый ангулярный изгиб  $(ang an - 174^\circ)$ . Угол схождения ее ветвей  $-51^\circ$ , в плане они слабо изогнуты. Заднее меккелево отверстие сильно вытянутое (w/l fmp - 0.23), с заостренным передним краем. От переднего конца отверстия протягивается вперед углубление, над которым postspleniale образует характерный гребень-валик (crista lingualis). Скульптура нижней челюсти преимущественно радиальная, на angulare она заполняет около 2/3 поверхности кости, также наблюдаются небольшие поля ячеистой скульптуры на postspleniale, spleniale и dentale. В системе каналов боковой линии хорошо развит sulcus marginalis, идущий к центру окостенения angulare; слабее выражен sulcus dentalis. Dentale в доступной для обозрения части несет в краевом ряду около 25 крупных, широко расставленных зубов, приблизительно одинаковых по размеру. Лабиальная поверхность dentale гладкая, без выраженных следов наружной челюстной артерии. На вентральной стороне челюсти скульптированный отдел симфиза превышает по длине его гладкую заднюю пластину (Lp/Ls – 0.45), задний край последней заострен. Из элементов посткраниального скелета частично сохранились кости покровного плечевого пояса. Вентральная поверхность ключиц покрыта в основном радиальным орнаментом с небольшими ячеистыми полями у центров окостенений. Латеральный край ключицы (сохранившаяся его часть), несущий processus praescapularis, слабо изогнут в дорсо-вентральном направлении. Передний (суженный) отдел interclavicula несколько расширен. Сохранившийся фрагмент части подъязычного аппарата, предположительно, определен нами как hypobranchiale (рис. 2).

Размеры (табл. 1). Реконструированные показатели длины и ширины черепа составляют около 400 и 260 мм, соответственно. Длина хоаны — 42 мм, ширина — 12 мм. Длина ноздри — 34 мм, ширина 13 мм. Длина заднего меккелева отверстия — 42 мм, ширина — 10 мм. Расстояние между ноздрями — 31 мм. Расстояние между хоанами — 40 мм. Реконструированная длина нижней челюсти (на основе сохранившегося отдела правой нижнечелюстной ветви) ≈410 мм.

Сравнение. Новый вид отличается от других представителей рода Benthosuchus, за исключением B. sushkini (Быстров, Ефремов, 1940), более крупными размерами черепа (см. Замечания);  $L \approx 400$  мм, против максимального значения 302 мм у B. korobkovi, 165 мм у B. gusevae; грубой скульптурой с развитыми валиками в пренариальной зоне; сближенными супраорбитальными желобками в межноздревом промежутке; латерально ориентированными осями ноздрей

 $(5^{\circ}$  против среднего значения – 9° у В. sushkini, –  $8^{\circ}$  у В. korobkovi и –  $15^{\circ}$  у В. gusevae); слабым ангулярным изгибом нижней челюсти (ang an  $-174^{\circ}$ . против среднего значения 161° у В. sushkini, 154° у B. korobkovi, 157° у B. gusevae); сильно вытянутым задним меккелевым отверстием (w/l fmp - 0.23, против среднего значения 0.4 у В. sushkini, 0.38 у B. korobkovi, 0.32 v B. gusevae). Еще одной особенностью нового вида является наличие гребня-валика (crista lingualis) на лингвальной поверхности нижней челюсти, подобная структура не отмечена у других представителей рода. Важным отличием от других видов является формирование задними сошниковыми отростками вертикального срединного киля, окаймленного по краям vплошенной горизонтальной зоной. В нижнечелюстном симфизе его скульптированая часть превосходит по протяженности заднюю горизонтальную пластинку в большей мере, чем у других видов рода (Lp/Ls - 0.45, против среднего значения у В. sushkini – 0.7; у В. gusevae – 0.57). От В. korobkovi и В. gusevae новый вид отличается также углом схождения ветвей нижней челюсти, показывая индекс ang Man  $-51^{\circ}$  против  $63^{\circ}$  и  $73^{\circ}$ у этих видов, соответственно. Кроме того, от В. sushkini описанный вид отличается слабо развитой передней комиссурой сенсорной системы; причем существенно, что у типового вида она наиболее хорошо выражена именно у старых особей. К подобным отличиям относится и слабое выражение вогнутости боковых контуров черепа у нового вида в нариальной области. Эта черта, напротив, обычно хорошо заметна у взрослых особей В. sushkini.

По ряду признаков наблюдается сходство описанной формы с типовым видом. Так, удлинение пренариальной зоны (w/l prn), равное 0.53, близко к диапазону у В. sushkini (0.55–0.6); угол схождения постфенестральных зубных рядов (dpf) равен 20° (у В. sushkini от 0° до 27°); удлинение ноздрей (w/l nar) равно 0.38, что соответствует среднему значению выборки типового вида.

Представляет интерес сравнение описанной формы Benthosuchus с более продвинутыми трематозавроидами. Так, сближенные вдоль сагиттальной оси (в межноздревом промежутке) супраорбитальные каналы (sulci supraorbitales) встречены у значительной части выборки тоозухида Thoosuchus yakovlevi. У типичного трематозаврида Trematosaurus brauni такое положение желобков, по-видимому, присутствует в виде нормы (Schoch, Milner, 2000: Schoch, 2019). Слабый ангулярный изгиб нижней челюсти, наблюдаемый у В. lukyanovi (ang an – 174°) (рис. 4), близок по выражению к таковому у тоозухид Thoosuchus yakovlevi и Angusaurus succedaneus (средние значения ang an  $-175^{\circ}$  и  $173^{\circ}$  соответственно), а также у позднего бентозухида (яренгиида по: Новиков, 2018) Vyborosurus mirus (ang an  $-170^{\circ}$ ).



Рис. 2. Benthosuchus lukyanovi sp. nov., прорисовка голотипа ПИН, № 5618/1: a – сверху,  $\delta$  – снизу, e – сбоку. Обозначения: An – angulare; Ch – choana; Cl – clavicula; c. l. – crista lingualis; D – dentale; f.m.p. – foramen meckelianum posterior; Hb – hypobranchiale; L – lacrimale; Mx – maxillare; N – nasale; Pl –palatinum; Pm – praemaxillare; Psp – postspleniale; Sp – spleniale; c. a. – commissura anterior; s. d. – sulcus dentalis; s. io. – sulcus infraorbitalis; s. m. – sulcus marginalis; s. so. – sulcus supraorbitalis; V – vomer. Масштабная шкала 10 см.

Еще одна черта сходства с трематозавроидами касается удлинения заднего меккелева отверстия нижней челюсти. Следует отметить, что исследованный образец (экз. ПИН, № 3360/9), принадлежащий Vyborosurus mirus, имеет относительно крупные размеры заднего меккелевого отверстия, при пропорциях (w/l fmp – 0.39), близких к сред-

нему значению B. sushkini (w/l fmp – 0.4). В свою очередь, сильно вытянутое заднее меккелево отверстие B. lukyanovi (w/l fmp – 0.23) (рис. 4) в общих пропорциях сходно с Angusaurus succedaneus (ср. знач. w/l fmp – 0.22). Лингвальная сторона нижней челюсти типичного трематозаврида Trematosaurus brauni недостаточно изучена из-за

# НОВЫЙ БЕНТОЗУХИД (AMPHIBIA: TEMNOSPONDYLI)



**Рис. 3.** Элементы посткраниального скелета Benthosuchus lukyanovi sp. nov., голотип ПИН, № 5618/1; сверху – фото-графии, снизу – прорисовки: *а* – левая ключица (clavicula), *б* – фрагмент межключицы (interclavicula). Масштабная шкала 5 см.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2020



Рис. 4. Лингвальная поверхность правой ветви нижней челюсти Benthosuchus lukyanovi sp. nov., голотип ПИН, № 5618/1: a – фотография,  $\delta$  – рисунок. Обозначения: An – angulare; D – dentale; Ic – intercoronoideum; Pc – praecoronoideum; Pa – praearticulare; Sa – supraangulare; Sp – spleniale; c.l. – crista lingualis; f.m.a. – foramen meckelianum anterior; f.m.p. – foramen meckelianum posterior. Масштабная шкала 5 см.

особенностей сохранности (Schoch, 2019), но известны данные по близко родственному Inflectosaurus amplus, имеющему пропорции меккелевого отверстия (w/l fmp) - 0.28 (Шишкин, 1960).

Соотношение осевой длины задней пластины к скульптированной зоне нижнечелюстного симфиза (Lp/Ls) у форм с трематозавроидными тенденциями показывает слабое развитие задней пластины. Так, этот показатель у Angusaurus succedaneus равен 0.36, а у Thoosuchus yakovlevi — 0.16. По этому признаку, наиболее вероятным представляется промежуточное положение В. lukyanovi (Lp/Ls–0.45) между формами с развитой задней пластиной (B. gusevae, B. suskini) и указанными выше трематозавроидами с сокращенным вариантом.

Замечания. Поскольку речь идет о крупнейшем из известных черепов Benthosuchus, имеющем длину L  $\approx 400$  мм, против максимального значения ≈300 мм в основной выборке у B. sushkini и В. korobkovi (см. табл. 1), представляет большой интерес его сравнение с обломком черепной крыши очень крупной особи типового вида (экз. ПИН, № 2243/5-9), описанным Быстровым и Ефремовым (1940), для которого этими авторами предполагалась длина черепа 70-75 см. Исследованный образец был нами переизучен; анализ с использованием выборок по В. sushkini, проведенный на основе сравнения линейных промеров supratemporale относительно общих размеров черепа, показал, что его реконструированные размеры значительно меньше и близки к 40 см. Таким образом, можно предположить, что новый

вид и В. sushkini характеризуются размерным сходством.

М а т е р и а л. Помимо голотипа, найденный в базальной части разреза типового местонахождения гипоцентр позвонка (экз. ПИН, № 5618/2).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

При оценке видовой принадлежности новой находки Benthosuchus можно отметить, что по ряду черт новая форма близка к типовому виду. Принимая во внимание это обстоятельство, мы считаем, что некоторые признаки не могут быть истолкованы как проявления индивидуальной или возрастной изменчивости у В. sushkini. Значительная часть из описанных отличий необычны для ранее известных представителей рода, и это позволяет рассматривать их как систематически значимые. В сумме сюда можно отнести:

1. Слабое выражение вогнутости боковых контуров черепа в нариальной области. Развитие этой черты, типичное для В. sushkini, становится у него хорошо заметным лишь у взрослых особей, т.е. усиливается с возрастом. Учитывая размеры описанного нами черепа, можно было бы ожидать здесь ее наибольшего развития; но она, напротив, выражена слабо, что плохо согласуется с отнесением находки к типовому виду.

2. Одной из важных отличительных особенностей В. lukyanovi, не имеющей аналогий среди доступного нам материала по ранее известным видам рода, является наличие продольного гребня—валика (crista lingualis) на praearticulare (рис. 4) над передней частью заднего меккелева отверстия.

3. Такой же особенностью представляется очень слабая выраженность ангулярного изгиба у описанного образца. Достоверно известно, что у взрослых особей рода указанный изгиб обычно хорошо выражен, включая и наиболее крупные образцы нижних челюстей у B. sushkini, а также и у других представителей рода.

4. Необычным отличием является относительная вытянутость заднего меккелева отверстия. У других видов, включая B. sushkini, оно имеет во взрослом состоянии форму овала с очень слабой продольной протяженностью, без ясных признаков сужения спереди.

5. Еще одной важной чертой является строение задних сошниковых отростков, которые в поперечном сечении подразделяются на восстающую медиальную часть и уплощенный (горизонтальный) внешний край. Следует, отметить, что в виде вариации слабое проявление этой особенности, ограниченное только основанием сошниковых отростков, встречено нами у одной особи из "южной расы" В. sushkini (экз. ПИН, № 2424/4), но оно не известно у особей того же вида в северных районах, а также и у других представителей рода.

6. В строении вентральной поверхности нижнечелюстного симфиза отмечается слабое развитие его заднего гладкого отдела по отношению к скульптированному, в сравнении с ранее известными видами Benthosuchus.

7. Отмечается заметное латеральное расхождение длинных осей ноздрей у В. lukyanovi по отношению к сагиттальной линии, не встречающееся у других представителей бентозухид.

Приведенные особенности представляются нам наиболее важными указаниями на принадлежность описанной формы к отдельному виду Benthosuchus. Среди рассмотренных черт нового бентозуха заслуживают специального внимания признаки, которые, независимо от оценки их видовой значимости, отражают общие тенденции в эволюции трематозавроидов. Это, во-первых, расположение передних отделов супраорбитальных желобков близко к осевой линии черепа – черта, очень частая у особей тоозухида Thoosuchus и, по-видимому, постоянная у трематозаврида Trematosaurus (Schoch, Milner, 2000; Stever, 2002; Schoch, 2019). Еще более определенно это касается удлинения меккелева отверстия и выполаживания ангулярного угла нижней челюсти, поскольку эти признаки типичны для указанных семейств и, кроме того, встречены у Vyborosaurus (Новиков, 1994).

Можно предполагать, что такие изменения, независимо от их статуса в организации у бентозухид, возникали у тех или иных видов, а затем проявлялись у потомков с растущей частотой, становясь в итоге признаками стандартного плана строения у типичных трематозавроидных семейств. Обнаружение ряда таких черт у Benthosuchus lukyanovi расширяет наши представления о путях морфологической эволюции бентозухид и о ранних этапах становления трематозавридного типа организации.

\* \* \*

Автор выражает глубокую признательность М.А. Шишкину за обсуждение и критические замечания в ходе подготовки работы. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ №№ 16-35-00509 и 16-05-00711.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Быстров А.П., Ефремов И.А. Benthosuchus sushkini Efr. – лабиринтодонт из эотриаса р. Шарженги. М.: Изд-во АН СССР, 1940. 102 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 10. Вып. 1).

*Гетманов С.Н.* Триасовые амфибии Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1989. 102 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 236).

*Ефремов И.А.* О стратиграфическом подразделении континентальной перми и триаса СССР по фауне наземных позвоночных // Докл. АН СССР. Н.С. 1937. Т. 16. № 2. С. 125–132.

*Ивахненко М.Ф.* Новый бентозухид из нижнего триаса Верхнего Поволжья // Палеонтол. журн. 1972. № 4. С. 93–99.

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).

Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринов Л.П. и др. Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 72–92.

*Кузьмин* Ф.М. Примитивные черты в структуре черепа поздних стегоцефалов // Пробл. палеонтологии. 1938. Т. 4. С. 9–45.

*Морковин Б.И.* О развитии покровного орнамента костей черепа в онтогенезе раннетриасовых бентозухид (Amphibia, Temnospondyli) // Палеонтол. журн. 2015. № 1. С. 52–64.

Морковин Б.И. Особенности эволюционных преобразований на рубеже перми и триаса на основе анализа изменчивости капитозавроморфных лабиринтодонтов (Amphibia: Temnospondyli) Восточно-Европейской платформы // Конф. "Эволюционная и функциональная морфология позвоночных". М.: Т-во научн. изданий КМК, 2017. С. 227–232.

Морковин Б.И. Новое местонахождение раннетриасовых наземных позвоночных в верховьях р. Юг (Вологодская область) // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. 2018. Т. 93. Вып. 5–6. С. 50–55.

Новиков И.В. Биостратиграфия континентального триаса Тимано-Североуральского региона по фауне

тетрапод. М.: Наука, 1994. 139 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 261).

*Новиков И.В.* Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 4. Род Benthosuchus Efremov, 1937 // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 68–79.

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

*Очев В.Г.* Новые данные по фауне триасовых позвоночных Оренбургского Приуралья // Докл. АН СССР. 1958. Т. 122. № 3. С. 485–488.

*Очев В.Г.* Систематика и филогения капитозавроидных лабиринтодонтов. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1966. 184 с.

*Очев В.Г.* Капитозавроидные лабиринтодонты юго-востока европейской части СССР. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1972. 269 с.

Шишкин М.А. Новый триасовый трематозаврид Inflectosaurus amplus // Палеонтол. журн. 1960. № 2. С. 130– 148.

Шишкин М.А. Подотряд Stereospondyli // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964. С. 83–112.

Шишкин М.А. Новое семейство триасовых лабиринтодонтов Luzocephalidae //Палеонтол. журн. 1980. № 1. С. 104–119.

Шишкин М.А. Лабиринтодонты // Биостратиграфия континентального триаса Южного Приуралья. М.: Наука, 1995. С. 56–72.

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. Яковлев Н.Н. Триасовая фауна позвоночных из пестроцветной толщи Вологодской и Костромской губерний // Геол. вестник. 1916. Т. 2. № 4. С. 157–165.

*Damiani R., Yates A.* The Triassic amphibian Thoosuchus yakovlevi and the relationships of the Trematosauroidea (Temnospondyli: Stereospondyli) // Rec. Austral. Museum. 2003. V. 55. № 33. P. 331–342.

*Efremov I.A.* Benthosaurus sushkini, ein neuer Labyrinthodont der permotriassischen Ablagerungen der Sharschenga Flusses // Bull. Acad. Sci. USSR. 1929. № 8. S. 757–770.

*Hartmann-Weinberg A.P., Kusmin F.M.* Untertriadische Stegocephalen der Oka-Zna Antiklinale. Capitosaurus volgensis nov. sp. // Пробл. палеонтол. 1936. Т. 1. С. 35–61.

*Romer A.S.* Review of the Labyrinthodontia // Bull. Mus. Compar. Zool. 1947. V. 99. № 1. P. 3–368.

*Shishkin M.A., Novikov I.V., Gubin Yu.M.* Permian and Triassic temnospondyls of Russia // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Ed. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 2000. P. 35–59.

*Schoch R.R.* The status and osteology of two new cyclotosaurid amphibians from the Upper Moenkopi Formation of Arizona (Amphibia: Temnospondyli; Middle Triassic) // N. Jb. Geol. Paläontol. 2000. Abh. 216. P. 387–411.

*Schoch R.R.* Osteology of the temnospondyl Trematosaurus brauni Burmeister, 1849 from the Middle Buntsandstein of Bernburg, Germany// Palaeodiversity. Pt 12. Stuttgart, 2019. P. 41–63.

Schoch R.R., Milner A.R. Stereospondyli // Encyclopedia of Paleoherpetology. Pt 3B. München: Pfeil, 2000. P. 1–203.

*Steyer J.S.* The first articulated trematosaur 'amphibian' from the Lower Triassic of Madagascar: implication for the phylogeny of the group // Palaeontology. 2002. V. 45. Pt 4. P. 771–793.

# A New Benthosuchid (Amphibia: Temnospondyli) from the Lower Triassic of the Moscow Syncline

## **B. I. Morkovin**

A new benthosuchid *Benthosuchus lukyanovi* sp. nov. is described from the Early Triassic deposits of Bludnovo location in Vologda Region. The new species have the largest skull in comparison to the previously known *Benthosuchus* individuals. Morphological differences between *B. lukaynovi* and other representatives of the genus were noticed. A significant part of them resemble characteristic features of the trematosauroid structure plan, as: close position of the supraorbital canals (sulci supraorbitales) to the sagittal suture in the internarial space, weakly bend angular of the lower jaw, and strongly elongated posterior Meckelian foramen. Obtained data expand our understanding of the morphological evolution of benthosuchids during the early stages of the trematosaurid plan organization.

Keywords: Early Triassic, Vologda region, bentosuchids, trematosaurids, Temnospondyli

УДК 551.781.33;568.112.13

# НОВАЯ ЯЩЕРИЦА (AGAMIDAE, IGUANIA) ИЗ ПОЗДНЕГО ПАЛЕОЦЕНА ЮЖНОЙ МОНГОЛИИ

© 2020 г. В. Р. Алифанов\*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия \*e-mail: valifan@paleo.ru Поступила в редакцию 27.02.2018 г. После доработки 23.09.2019 г. Принята к публикации 27.12.2019 г.

Приведено описание ящерицы Epileolis reshetovi gen. et sp. nov. из позднего палеоцена Монголии. Новая форма установлена по левой зубной кости в составе семейства Agamidae. Она отличается большим числом клыкообразных зубов, зауженным основанием зубов пренатальной серии и высоким короноидным отростком зубной кости.

Ключевые слова: ящерицы, Epileolis reshetovi gen. et sp. nov., Agamidae, Iguania, поздний палеоцен, Монголия

DOI: 10.31857/S0031031X20040030

#### введение

Представители семейства Agamidae (Iguania, Lacertilia), распространенного ныне в Старом Свете и в Австралии, отличаются разделением зубов на три серии: "клыки", "предкоренные" и "коренные". С увеличением возраста большая часть или все зубы локализуются вблизи свободного края высокого зубного гребня челюстной кости. Постклыковые зубы всегда срастаются с несущей костью и теряют способность к сменности. Зубную систему агамид часто рассматривают примером акродонтного типа прикрепления, не имеющего ясного определения.

Представления о надродовой классификации современных агамовых сформулировал С. Муди (Moody, 1980). По ним, в частности, роды Uromastyx и Leiolepis классифицированы в семействе Uromastycidae. Их связь поддерживается фенокладистически (напр., Gauthier et al., 2012), но исключается данными молекулярной систематики (напр., Pyron et al., 2013). Заметим, что у Leiolepis, как у типичных Agamidae, гетеродонтия полная (разделение на все три отмеченных выше серии зубов представлено не только на нижней, но и на верхней челюсти), чего нет у Uromastyx, у которых верхнечелюстные "клыки" всегда отсутствуют.

Нами семейства Uromastycidae и Agamidae классифицированы в микроотряде Pachyglossa (верхнечелюстные кости входят в обрамление суборбитальных окон, зубы лабио-лингвально уплощены) инфраотряда Agamognatha, в котором также рассмотрены ископаемые Polyglypha-

nodontia sensu lato (Adamisauridae, Polyglyphanodontidae: Алифанов, 2000, 2012). Пахиглоссы, помимо современных семейств, включают в себя позднемеловых Isodontosauridae и палеогеновых Changjiangosauridae. У первых зубы сохраняют сменность (Алифанов, 2004), а у вторых они прирастают к несущим костям без возможности смены, но при опоре зубов на субдентальный гребень, что сопровождается низким зубным гребнем (Алифанов, 2009).

Данные по Isodontosauridae интересны с точки зрения обсуждения проблемы места происхождения пахиглосс. Им, вероятнее всего, являлась Северная Америка, поскольку именно отсюда архаичные пахиглоссы в виде позднемелового семейства Isodontosauridae могли проникнуть и в Южную Америку (Gueragama Simões et al., 2015), и в Центральную Азию (Isodontosaurus Gilmore, 1943, Parauromastyx Alifanov, 2004). Поочередная связь Северной Америки сначала с Южной Америкой, а затем с Центральной Азией в конце раннего мела и на рубеже раннего и позднего мела соответственно предполагалась ранее (Каландадзе, Раутиан, 1992; Kalandadze, Rautian, 1997).

Начальная радиация агамид проходила в палеогене Центральной Азии на фоне процветания Changjiangosauridae (Changjiangosaurus Hou, 1976 и Qianshanosaurus Hou, 1974, поздний палеоцен Китая; Creberidentat Li, 1991, средний эоцен Китая; Khaichinsaurus Alifanov, 2009, Lentisaurus Alifanov, 2009, Acrodontopsis Alifanov, 2009, Agamimus Alifanov, 2009, Graminisaurus Alifanov, 2009 и Lavatisaurus Alifanov, 2009, средний эоцен Монголии) и Uromastycidae (Pseudotinosaurus Alifanov, 1991, средний эоцен Монголии и Китая; Brevidensilacerta Li, 1991, средний эоцен Китая; Mergenagama Gao et Dashzeveg, 1999, Talosaurus Gao et Dashzeveg, 1999 и Zephyrosaurodion Gao et Dashzeveg, 2000, средний эоцен Монголии). Разнообразие ранних Agamidae тесно связано с родом Tinosaurus, который четкого диагноза не имеет (Estes, 1983; Алифанов, 2000, 2012; Smith et al., 2011). К последнему отнесен ряд видов из Китая (T. doumuensis Hou, 1974, поздний палеоцен; Т. yuanquensis Li, 1991 и T. lushihensis Dong, 1965, поздний эоцен), Казахстана (Т. postremus Averianov, 2000, поздний палеоцен-ранний эоцен) и Индии (T. indicus Prasad et Bajpai, 2008, ранний эоцен). Некоторые материалы из Монголии представлены в открытой номенклатуре (Tinosaurus sp.; средний палеоцен: Алифанов, 2000, 2012; ранний олигоцен: Böhme, 2007). Находки без ясного таксономического определения указаны (Smith et al., 2011) также из среднего эоцена Китая (Дзилинь).

В палеогене существовали агамоподобные формы с коническими и трехвершинными постклыковыми зубами. Принадлежность их к Agamidae доказывается наличием клыковидных верхнечелюстных зубов, которые точно известны у ящериц из верхнего палеоцена провинции Аньхой ('Tinosaurus' doumuensis Hou, 1974, Anhuisaurus huainanensis Hou, 1974: Dong et al., 2016) и среднего эоцена провинции Гирин (Smith et al., 2011) в Китае. Они также установлены у Suratagama neeraae Rana et al., 2013 и 'Tinosaurus' indicus Prasad et Bajpai, 2008 из нижнего эоцена Индии (Rana et al., 2013). Для большинства видов выявлено наличие U-образного контура нижнего края зубов постнатальной серии (неагамидным пахиглоссам свойственен их V- или Y-образный контур). Некоторые из них несут диастему между зубами пре- и постнатальной серий. Эта же особенность выражена у Anhuisaurus huainanensis Нои, 1974 из верхнего палеоцена Китая (Dong et al., 2016) и у Tinosaurus europeocaneus Auge et Smith, 1997 из нижнего эоцена Бельгии.

Ниже описан новый ископаемый представитель семейства Agamidae. Находка происходит из местонахождения Цаган-Сайр (сухое русло р. Цаган-Сайр, урочище Цаган-Хушу, Нэмэгэтинская котловина) в Южной Монголии, где представлены отложения пачки жигден (свита наран), имеющей делювиально-пролювиальный генезис. Образец обнаружен в 1979 г. Южногобийским отрядом Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции. В Цаган-Сайре найдены также разнообразные позднепалеоценовые тетраподы, в основном млекопитающие (Бадамгарав, Решетов, 1985; Lopatin, 2006).

Первая ящерица из Цаган-Сайра — Tsagansaurus nemegetensis Alifanov, 2018 — описана недавно в семействе Parasaniwidae (Platynota, Anguimorpha). Это самый поздний представитель этой группы на территории Центральной Азии (Alifanov, 2018). Впоследствии парасанивиды здесь исчезают, уступив место более крупным и, видимо, более продвинутым Varanidae рода Saniwa.

# СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ ПОДОТРЯД IGUANIA И Н Ф Р А О Т Р Я Д AGAMOGNATHA МИКРООТРЯД РАСНУGLOSSA СЕМЕЙСТВО AGAMIDAE SPIX, 1825 Род Epileolis Alifanov, gen. nov.

Название рода – анаграмма от родового названия Leiolepis.

Типовой вид – Epileolis reshetovi sp. nov.

Лиагноз. Короноилный отросток зубной кости высокий и широкий в основании. Супраангулярный отросток расположен на уровне середины высоты заднего края. Нижний край зубной кости не утолщен. Фланг субдентального гребня относительно узкий, без окципитального расширения. Клыкообразных зубов семь; они постепенно увеличиваются по размеру назад, меняя ориентацию их длинной оси по отношению к субдентальному гребню от рострального наклона у наиболее передних и окципитального наклона у наиболее задних зубов. Окципитально клыковидные зубы довольно крупные. Пренатальных заклыковых зубов четыре, все они трехвершинные и оторваны от субдентального гребня. Первые три зуба увеличены в окципитальном направлении, имеют зауженное основание. Последний зуб пренатальной серии уменьшен в размерах. Между зубами пре- и постнатальной серии выражен промежуток. Зубов постнатальной серии четыре, их боковые вершинки расположены асимметрично и прижаты к центральному конусу. По высоте зубы этой серии больше, чем по ширине их продольного диаметра в основании. Контур нижней части постнатальных зубов округлый. Последние два зуба касаются субдентального гребня.

Видовой состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От большинства известных современных и ископаемых Agamidae новый род отличается высоким и широким в основании короноидным отростком, относительно низким расположением супраангулярного отростка зубной кости, наибольшим числом и крупными размерами "клыков". От многих Agamidae (Agaminae) он отличается отсутствием утолщения нижнего края зубной кости, асимметричной трехвершинностью заклыковых зубов, незначительными размерами последнего зуба пренатальной серии, небольшим числом и заужением оснований зубов этой же серии, развитием диастемы между зубами



Рис. 1. Зубная кость с зубами Epileolis reshetovi gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 4758/3: *а* – лабиально, *б* – лингвально; Монголия, Южногобийский аймак, Нэмэгэтинская котловина, местонахождение Цаган-Сайр; верхний палеоцен, свита Наран, пачка Жигден. Длина масштабной линейки – 3 мм.

пре- и постнатальной серии, а также немногочисленностью зубов пренатальной серии. От Anhuisaurus Hou, 1974 из позднего палеоцена Китая новый род дополнительно отличается относительно более узким флангом субдентального гребня зубной кости, более высокими постнатальными зубами, разным углом наклона передних и задних клыковидных зубов, а также небольшими и прижатыми к центральной вершинке боковыми зубчиками.

З а м е ч а н и е. Филогенетически новый род близок к Anhuisaurus Hou, 1974 из позднего палеоцена Китая. Две формы сближают большое число и относительно крупные размеры зубов клыкообразной серии, трехвершинность постклыковых зубов, небольшое число и заужение оснований пренатальных зубов, их значительный отрыв от субдентального гребня, а также уменьшенный размер последнего зуба этой же серии и округлый контур основания зубов постнатальной серии.

#### Epileolis reshetovi Alifanov, sp. nov.

#### Leiolepidae gen. et sp. nov.: Алифанов, 2000, с. 79.

Название вида в честь палеотериолога В.Ю. Решетова, автора находки.

Голотип — ПИН, № 4758/3, левая зубная кость с поврежденными клыковидными зубами и зубами постнатальной серии; Монголия, Южно-гобийский аймак, местонахождение Цаган-Сайр; верхний палеоцен, свита Наран, пачка Жигден.

О п и с а н и е (рис. 1). Зубная кость вытянутая, слабо расширяется окципитально. Высота короноидного отростка равна половине высоты остальной части окципитального края зубной кости, а его ширина в 1.5 раза больше ширины самого крупного зуба постнатальной серии. Ангулярный отросток зубной кости либо не развит, либо разрушен. На лабиальной стороне кости в ее передней половине выражено пять-шесть относительно мелких губных отверстий. Фланг субдентального гребня не расширен, составляет половину от высоты зубной кости в ростральной части и более четверти высоты от ее средней части. На лабиальной стороне зубной кости расположен сравнительно высокий гребень, который широкой дугой протягивается от короноидного отростка вниз к нижнему краю кости до середины зубного ряда. Супраангулярный отросток расположен низко и клиновидный по форме.

Вершины зубов клыкообразной серии, кроме первых двух, обломаны и демонстрируют наличие обширной внутренней полости (она, как и связь их оснований с субдентальным гребнем, позволяет отнести зубы к указанной серии). Первый клыкообразный зуб значительно уступает по размерам второму и наклонен рострально под углом близким к 60°. Основание зубов пренатальной серии (кроме последнего) заужено и удлинено, придавая зубам ромбовидную форму; остальные зубы имеют U-образный контур. Все зубы постнатальной серии крупнее (шире и выше примерно в 1.5 раза) пренатальных зубов. Они расположены плотно и касаются друг друга. Первый и последний зубы этой серии на образце разрушены, кроме их самой базальной части. Полнее остальных сохранился третий зуб. Он достигает своей нижней частью субдентального гребня. Последний зуб серии соприкасается с тем же гребнем довольно плотно.

Размеры голотипа в мм. Длина зубной кости – 9, ее высота в средней и задней части – 1 и 2, высота наиболее крупного верхнечелюстного зуба – 1.4, высота второго клыковидного зуба – 0.5.

Материал. Голотип.

Работа поддержана грантом РФФИ, № 16-05-00408.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Алифанов В.Р.* Макроцефалозавры и ранние этапы эволюции ящериц Монголии. М.: ГЕОС, 2000. 126 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 272).

Алифанов В.Р. Parauromastyx gilmorei gen. et sp. nov. (Isodontosauridae, Iguania) – новая ящерица из позднего мела Монгольской Народной Республики // Палеонтол. журн. 2004. № 2. С. 87–92.

*Алифанов В.Р.* Новые акродонтные ящерицы (Lacertilia) из среднего эоцена Южной Монголии // Палеонтол. журн. 2009. № 6. С. 68–77.

Алифанов В.Р. Отряд Lacertilia // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В. М.: ГЕОС, 2012. С. 7–136.

Бадамгарав Д., Решетов В.Ю. Палеонтология и стратиграфия палеогена Заалтайской Гоби. М.: Наука, 1985. 104 с. (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 25).

Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Система млекопитающих и историческая зоогеография // Филогенетика млекопитающих / Ред. Россолимо О.Л. М.: Изд-во МГУ, 1992. С. 44–152 (Сб. трудов Зоол. музея МГУ. Т. 29).

*Alifanov V.R.* A new platynotan lizard (Parasaniwidae, Anguimorpha) from Late Paleocene of South Mongolia // Paleontol. J. 2018. V. 52. № 12. P. 1432–1435.

*Böhme M.* Herpetofauna (Anura, Squamata) and palaeoclimatic implications: preliminary results // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 2007. Bd 108A. P. 43–52.

*Dong L., Evans S.E., Wang Y.* Taxonomic revision of lizards from the Paleocene deposits of the Qianshan Basin, Anhui, China // Vertebr. PalAsiat. 2016. V. 54. № 3. P. 243–268.

*Estes R.* Sauria terrestria, Amphisbaenia. Stuttgart, N.Y.: Fischer, 1983. 249 S. (Handbuch der Paläoherpetologie. T. 10A).

*Gauthier J.A., Kearney M., Maisano J.A. et al.* Assembling the squamate tree of life: Perspectives from the phenotype and the fossil record // Bull. Peabody Mus. Natur. Hist. 2012. V. 53.  $\mathbb{N}$  1. P. 3–308.

Kalandadze N.N., Rautian A.S. Historical zoogeography of terrestrial tetrapods and new method of global palaeogeographical reconstructions // Evolution of the biosphere / Eds A.Yu. Rozanov, P. Vickers-Rich, C. Tassel. Launceston, 1997. P. 95–98 (Rec. Queen Victoria Mus., Art Gallery Launceston. № 104).

*Lopatin A.V.* Early Paleogene insectivore mammals of Asia and establishment of the major groups of Insectivora // Paleontol. J. 2006. V. 40. Suppl. 3. P. 205–405.

*Moody S.* Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the Agamidae (Reptilia: Lacertilia). Ph. D. thesis. Univ. Michigan, 1980. 373 p.

*Pyron A., Burbrink F.T., Wiens J.J.* A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes // BMC Evol. Biol. 2013. V. 13. P. 1–93.

*Rana R.S., Augé M., Folie A. et al.* High diversity of acrodontan lizards in the Early Eocene Vastan Lignite Mine of India // Geol. Belgica. 2013. V. 16.  $\mathbb{N}$  4. P. 290–301.

Smith K.T., Schaal S.F.K., Wei S. et al. Acrodont iguanians (Squamata) from the Middle Eocene of the Huadian basin of Jilin province, China, with a critique of the taxon "Tinosaurus" // Vertebr. PalAsiat. 2011. V. 49. № 1. P. 69–84.

# A New Lizard (Agamidae, Iguania) from the Late Paleocene of South Mongolia

## V. R. Alifanov

A lizard *Epileolis reshetovi* gen. et sp. nov., Agamidae, is described from the late Paleocene of South Mongolia. A new form is established on a find of the left dentary with teeth. The new taxon has a narrow base of the prenatal teeth, seven canine-like teeth and a large coronoid process of the dentary.

Keywords: Lizards, Epileolis reshetovi gen. et sp. nov., Agamidae, Iguania, late Paleocene, South Mongolia

УДК 551.89:568.26:598.278

# ПЕРВЫЙ ИСКОПАЕМЫЙ ТОДИ (AVES: TODIDAE) НА КУБЕ

© 2020 г. Н. В. Зеленков<sup>а, \*</sup>, С. Ф. Гонсалес<sup>b, \*\*</sup>

<sup>а</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия <sup>b</sup>Национальный музей естественной истории Кубы, Гавана, Куба

> \*e-mail: nzelen@paleo.ru \*\*e-mail: sory@mnhnc.inf.cu Поступила в редакцию 25.08.2019 г. После доработки 02.09.2019 г. Принята к публикации 25.10.2019 г.

Тоди (Aves: Todidae) — эндемики Больших Антильских островов и одни из характерных компонентов современной фауны Кубы — до настоящего времени не были представлены в палеонтологической летописи острова. В статье описана первая для Кубы ископаемая находка представителя этого семейства. Коракоид из верхнего плейстоцена пещеры Эль Аброн (провинция Пинар-дель-Рио) общей морфологией и размерами схож с таковым современного кубинского тоди Todus multicolor, но отличается деталями строения и может представлять отдельный вид. Морфологическая обособленность позднеплейстоценового кубинского тоди также может свидетельствовать о морфологической вариабельности тоди, в большинстве случаев для птиц не характерной.

*Ключевые слова:* Куба, плейстоцен, эндемики, Todidae **DOI:** 10.31857/S0031031X20040170

Современные тоди (семейство Todidae; отряд Coraciiformes) — очень мелкие тропические насекомоядные птицы с необычной внешней и внутренней морфологией, реликтовым распространением и загадочной эволюционной историей. Семейство включает один род Todus с пятью видами, распространенными исключительно на Больших Антильских островах. Два вида встречаются на Гаити и по одному — на островах Ямайка и Пуэрто-Рико. Кубинский тоди населяет Кубу, близлежащий остров Хувентуд и ряд расположенных поблизости более мелких островов.

Эволюционная история тоди изучена очень слабо. Традиционно семейство включали в отряд ракшеобразных (Coraciiformes), при этом еще ранние авторы (Murie, 1872; Sclater, 1872) считали ближайшими родственниками тоди в современной фауне момотов (семейство Momotidae) и зимородков (Alcadinidae). Тем не менее, многие крупные морфологи и систематики подчеркивали морфологическую уникальность тоди, в результате чего помешали этих птиц в отдельный отряд (Todiformes или Todi; Forbes, 1882; Lowe, 1948; Stresemann, 1959). В. Форбс (Forbes, 1882) считал тоди возможным морфологическим прототипом всех современных птиц из группы Anomalogonatae (немонофилетическая группировка, выделенная по отсутствию m. ambiens в задней конечности и включающая Strigiformes,

Саргітиlgiformes, Apodiformes, Coliiformes, Trogoniformes, Coraciiformes, Piciformes и Passeriformes; Beddard, 1898). Начиная с конца XX в. (Feduccia, 1977), тоди чаще всего объединяют в составе одного надсемейственного таксона (обычно называемого Alcedinoidea или Alcediniformes) вместе с момотами и зимородками в составе отряда Coraciiformes (см. Cracraft, 2013). При этом тоди, по современным молекулярным данным, являются наиболее базальными представителями этой группы (Prum et al., 2015).

Морфологическая обособленность тоди, отмеченная многими авторами, несомненно, свидетельствует о давней дивергенции этой группы. Молекулярные данные в сочетании с ископаемыми калибровками датируют дивергенцию тоди относительно других Alcedinoidea эоценом (от раннего до позднего; Prum et al., 2015; Claramunt, Cracraft, 2015). Заметное сходство с современными тоди в строении клюва характеризует раннезоценовых Quasisyndactylus из нижнего эоцена Германии — вероятно, стволовых представителей Alcedinoidea (Mayr, 2004). Непосредственно к семейству Todidae относят вымерший род Palaeotodus с тремя видами, известными из нижнего олигоцена Вайоминга (США) и верхнего эоценанижнего олигоцена Германии и Франции (Olson, 1976; Mourer-Chauviré, 1985; Mayr, Knopf, 2007; Mayr, Micklich, 2010). Palaeotodus отличаются от современных тоди, в частности, пропорционально большими передними конечностями, что позволяет предполагать лучшие летные способности этих птиц по сравнению с современными Todidae (Olson, 1976). Представители Palaeotodus (кроме одного вида) также характеризуются более крупными размерами.

История заселения Todidae островов Карибского бассейна остается неясной, поскольку, начиная с верхнего олигоцена, представители этой группы практически полностью выпадают из палеонтологической летописи. Единственное исключение – два современных вида тоди (Todus subulatus Gray, 1847 и T. angustirostris Lafresnave, 1851). определенные из четвертичных (по-видимому, верхнеплейстоценовых) отложений пещеры Cerro de San Franciso в Доминиканской Республике (Bernstein, 1965). Расхождение этих видов приурочивают к эпизоду существования двух островов на месте современного острова Гаити в плио-плейстоцене (Pregill, Olson, 1981). Тот факт, что в современной фауне тоди представлены морфологически очень близкими видами (иногда даже трактуемыми в рамке категории "superspecies"), свидетельствует о том, что радиация представителей рода Todus должна была иметь место в недалеком прошлом: не древнее раннего плейстоцена в современной трактовке (Bond, 1963; Kepler, 1977). Таким образом, эта группа птиц, будучи одной из характерных и эндемичных для Антильских островов, может иметь в этом регионе относительно недавнюю историю. В соответствии с данной концепцией предки тоди, уже обособившиеся от ведущей к момотам филогенетической линии, заселили Большие Антильские острова, как и многие другие представители фауны Карибов, из Центральной Америки – через полуостров Юкатан, который во времена падения уровня моря в плейстоцене был отделен от Кубы менее широкой водной преградой (Bond, 1963: Olson, 1976; Kepler, 1977; Pregill, Olson, 1981). При этом кубинский тоди представляется (Kepler, 1977) наиболее близким к предковой форме, давшей начало остальным видам — в первую очередь, сестринскому гаитянскому T. angustirostris (Overton, Rhoads, 2004).

Позднеплейстоцен—раннеголоценовая авифауна Кубы, предшествовавшая масштабному вымиранию позвоночных в Карибском бассейне в голоцене (Tyrberg, 2009; Cooke et al., 2017; Upham, 2017), существенно отличалась от современной и включала значительное число вымерших или ныне не встречающихся на острове видов (Orihuela, 2019). Сходная ситуация выявлена и для других островов Вест-Индии, в частности, Багамских (Steadman, Franklin, 2015). Особенно примечательна находка в четвертичных отложениях Кубы и о-ва Хувентуд мелких плохо летающих кричащих воробьиных Scytalopus — представителей южноамериканской группы, полностью отсутствующей в настоящее время на Карибах (Olson, Kurochkin, 1987). При этом важно отметить, что для завершающего интервала максимума последнего оледенения Кубы реконструируются самые низкие температуры (возможно, до 10°С ниже позднеголоценовых) и самый засушливый климат в этом регионе за последние 82 тыс. л. (Warken et al., 2019). Позднеплейстоценовые климатические условия ставят вопрос о сохранении в это время на Кубе отдельных реликтовых представителей тропической биоты, таких как тоди, которые до настоящего времени не были отмечены в палеонтологической летописи острова. В данной работе описана первая ископаемая находка тоди на Кубе – коракоид из верхнего плейстоцена (~завершающая фаза последнего ледникового максимума; см. ниже) пещеры Эль Аброн (провинция Пинар-дель-Рио), размерами и общей морфологией сходный с таковым современного кубинского тоди Todus multicolor, но отличающийся рядом деталей строения и таким образом, скорее всего, представляющий другой вид.

Описанная в этой работе находка – первое доказательство сосуществования представителей рода Todus в позднеплейстоценовых фаунах Кубы, но для установления точного систематического положения ископаемой формы необходимо сравнение с большим разнообразием современных представителей рода (сравнение проводилось со скелетом T. multicolor). Отличия позднеплейстоценового кубинского тоди от современного могут быть интерпретированы двояко: либо позднеплейстоценовая фауна тодиевых Кубы отличалась от сегодняшней (например, включала большее разнообразие видов), либо тоди (все или только кубинские) характеризуются заметной морфологической изменчивостью или эволюцией на отрезке от позднего плейстоцена до современности. Вторая интерпретация, хотя и представляется возможной, но все же весьма необычна для птиц, поскольку современные виды (или комплексы близких видов) обычно неотличимы от ныне живущих, уже начиная с раннего-среднего плейстоцена (Зеленков, 2013, 2014; Zelenkov, 2016).

Заметная морфологическая эволюция не способных к длительным перелетам тоди могла бы быть объяснена существенными перестройками ландшафтно-климатических обстановок на рубеже плейстоцена и голоцена (климатическими факторами объясняется значительная часть вымираний позвоночных на Багамах в этот же временной промежуток; Steadman et al., 2015). В то же время сам факт присутствия тоди в позднеплейстоценовых фаунах не может служить индикатором каких-либо определенных экологических условий, поскольку современные тоди крайне эврибионтны. В частности, кубинский тоди населя-



Рис. 1. Карта расположения местонахождения Эль Аброн на острове Куба.

ет различные стации: от приморских пляжных порослей морского винограда Coccoloba unifera и ксерофитных кустарниковых зарослей до высокогорных (до 2840 м над уровнем моря) дождевых лесов (Kepler, 1977). Не исключено, что подобная эврибионтность может быть связана с большей морфологической пластичностью, в частности, выражающейся в индивидуальной изменчивости скелета — наподобие той, что выявлена для речных уток (Zelenkov, 2019).

#### ДАННЫЕ О МЕСТОНАХОЖДЕНИИ

Пещера Эль Аброн (22°40' с.ш., 83°28' з.д.) располагается в Западной части острова Куба в провинции Пинар-дель-Рио (рис. 1). Раскопки в пещере проводились сотрудниками департамента палеогеографии и палеобиологии Национального музея естественной истории Кубы в Гаване (далее MNHN), где и хранится описываемый материал. В процессе раскопок были вскрыты плейстоценовые отложения глубиной до 2.85 м, среди которых было выделено 9 слоев, некоторые из которых содержат богатый остеологический материал (подробнее о геологии местонахождения: Suárez, Díaz-Franco, 2003, 2011). Считается, что накопление костей позвоночных в пещере Эль Аброн связано с жизнедеятельностью сипух (Suárez, Díaz-Franco, 2003, 2011; Suárez, 2004). Для слоя VII, из которого происходит описываемый в настоящей статье фрагмент, по кости вымершей сипухи Tyto noeli Arredondo, 1972 была получена радиоуглеродная датировка — 17406 ± 161 л. н. (Suárez. Díaz-Franco, 2003, 2011).

Фауна местонахождения включает несколько видов птиц, в том числе вымершие Falco kurochkini Suarez et Olson, 2001, Capella sp., Tyto noeli, Siphonornis daiquiri Olson, 1985 и ряд современных (Suarez, 2004; Suarez, Díaz-Franco, 2011), а также несколько видов млекопитающих (Díaz-Franco, 2001; Suarez, Díaz Franco, 2003; González, 2015). Из разнообразной герпетофауны местонахождения пока описаны только амфисбены (Syromyatnikova et al., 2020).

## ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

Полный левый коракоид (экз. MNHN. № 73.5395; рис. 2) из слоя VII местонахождения Эль Аброн имеет довольно хорошую сохранность – отломаны только наружные части латерального и медиального отростоков extremitas sternalis, форма которых у большинства птиц подвержена индивидуальной вариации; несколько повреждена медиальная вершина processus acrocoracoideus. Общие очертания коракоида, как и у других представителей Alcedinoidea и в отличие от остальных Coraciiformes, изящные, стержень тонкий и вытянутый, processus acrocoracoideus развит умеренно, имеет шишковидную форму при виде с вентральной стороны и несильно выступает медиально относительно стержня. Как и у Momotidae и Alcedinidae, processus acrocoracoideus ориентирован краниомедиально и несколько наклоняется вентрально. У Momotidae processus acrocoracoideus значительно более мощный и имеет краниокаудально широкое основание. У Alcedinidae общая форма processus acrocoracoideus сходна с таковым у ископаемого экземпляра и современных Todus, но при этом данный отросток сращен с processus procoracoideus.

При виде с вентральной стороны processus acrocoracoideus заметно менее массивный в сравнении с таковым Т. multicolor. В его центральной части, ближе к каудальному краю, присутствует неясное ребро, идущее от impressio bicipitis в каудолатеральном направлении и неявно переходящее каудально в вентральное ребро стержня. Латеральнее этого ребра развита вогнутость, окаймляющая несильно выступающее labrum glenoidale. У современного Т. multicolor labrum заметно сильнее выпуклое, а указанное ребро и гребень в краниальной половине стержня, в который оно переходит, выражены заметно четче, чем у ископаемого эк-



Рис. 2. Тоди (Aves: Todidae) из верхнего плейстоцена Кубы в сравнении с современным кубинским тоди (Todus multicolor):  $a, e - 3\kappa_3$ . MNHN, № 73.5395, полный левый коракоид; местонахождение Эль Аброн (провинция Пинар-дель-Рио), верхний плейстоцен;  $\delta, e -$  Todus multicolor Gould, экз. ПИН, № 1641-1, современный (Куба). Обозначения: соп – углубление в каудальной части processus acrocoracoideus; cs – cotyla scapularis; es – extremitas sternalis; fah – facies articularis humeralis; fas – facies articularis sternalis; ib – impressio bicipitalis; ila – impressio lig. acrocoracoideus; g – labrum glenoidale; li – linea intermuscularis; pa – processus acrocoracoideus; pp – processus procoracoideus.  $a, \delta$  – с дорсальной стороны;  $\theta, e$  – с вентральной стороны.

земпляра: на вентральной поверхности processus acrocoracoideus этот гребень заметно удален относительно каудального края отростка. Эта удаленность выражена за счет того, что каудальная часть основания processus acrocoracoideus v T. multicolor расширена (это обеспечивает массивность отростка) и дистально она переходит в гребень, медиально выступающий относительно sulcus supracoracoidei и оканчивающийся каудально на уровне вершины processus procoracoideus. У экз. MNHN, № 73.5395 этот гребень отсутствует. Кроме того, у T. multicolor медиальнее вышеупомянутого ребра на вентральной поверхности processus acrocoracoideus имеется неглубокое, но выраженное углубление (рис. 2, con), отсутствующее у ископаемого экземпляра. Impressio bicipitis у экз. MNHN, № 73.5395 сохранилось не очень хорошо, но, по-видимому, имело форму вытянутого прямоугольника, как современного v T. multicolor.

При виде с медиальной стороны processus acrocoracoideus выдается вентрально и формирует довольно острую вершину (более тупая у Т. multicolor). Facies articularis clavicularis занимает вершину processus acrocoracoideus и частично ориентирована медиально. Sulcus supracoracoideus предствляет собой узкий косо ориентированный желобок вблизи processus procoracoideus, но краниальнее становится выпуклым, фактически переходя в край стержня. Impressio lig. acrocoracohumeralis слабо удлиненный, овальный и практически не изогнутый.

Facies articularis humeralis краниокаудально вытянутая и узкая, как у Todidae и Alcedinidae, неясно суживается каудально (у Momotidae короткая и широкая, особенно в своей каудальной части). Латеральная поверхность facies articularis humeralis вблизи контакта с cotvla scapularis несильно вогнутая; краниально facies слабо расширена, чем отличается от заметно расширенной facies articularis humeralis современного T. multicolor. Cotvla scapularis имеет субтреугольную форму, представляет собой продолжение facies articularis humeralis (как v Todidae и Alcedinidae) и неясно приподнято относительно последней в своей краниальной части. Каудальная часть cotyla заметно приподнята относительно прилегающей дорсальной поверхности стержня и отделена от нее невысоким "бортиком". Дорсальная поверхность cotyla scapularis неявственно выпуклая в своей латеральной части и неявственно вогнутая - в медиальной; медиальный край cotyla каудально переходит в неявно выраженный рудиментарный (в отличие от Momotidae) processus procoracoideus, вершина которого заметно смещена каудально относительно каудального края cotyla. Краниальный скошенный край processus procoracoideus несет на своей медиальной поверхности сочленовную поверхность для акромиона лопатки. Дистально processus procoracoideus продолжается в длинный гребень, ориентированный медиально, идущий вдоль стержня и маркирующий его выдающуюся над медиальной поверхностью кромку вплоть до ехtremitas sternalis, как у Todidae. У современного T. multicolor этот гребень несколько сильнее выступает медиально, особенно в своей каудальной части. Foramen n. supracoracoidei отсутствует.

В extremitas sternalis хорошо развиты медиальный и латеральные гребни. представляющие собой крыловидные расширения. Медиальный гребень начинается от описанного выше медиального гребня стержня несколько дистальнее отхождения от последнего межмускульной линии, маркирующей краниальный край impressio m. sternocoracoidei. Точные очертания медиального гребня vстановить не vдается, поскольку его наружная часть не сохранилась. Латеральный гребень начинается каудальнее медиального, и его наружный край представляет собой продолжение указанной мускульной линии. Наружная часть гребня также отломана. Дорсальная поверхность extremitas sternalis ровная или немного выпуклая в своей срелней части и отчетливо вогнутая в области латерального гребня. Дорсальная поверхность медиального гребня вогнутая только в своей самой каудальной трети, ближе к angulus medialis. В краниальной части impressio m. sternocoracoidei имеется еще одна неясно выраженная мускульная линия. приближенная к краниальному краю отпечатка. Facies articularis sternalis при виде с дорсальной стороны имеет куполовидную форму с несколько зауженной краниальной вершиной, обрамленной отчетливым гребнем (crista dorsalis; Elzanowski et al., 2012) и удлиненными "языками" основания, распространяющимися латерально и медиально практически на весь сохранившийся каудальный край кости. У современного T. multicolor эти каудальные "языки" практически не выражены, и facies с дорсальной стороны имеет более расширенные очертания.

При виде с вентральной стороны extremitas sternalis выраженно выпуклая в своей краниальной части (продолжение выпуклости стержня) и уплощается дистально, медиально и латерально. Каудальный край равномерно вогнутый; facies articularis sternalis не распространяется на вентральную поверхность кости.

Размеры экз. МNHN, № 73.5395 (в мм): максимальная длина вдоль медиального края — 10.6; минимальная медиолатеральная ширина стержня — 0.9; минимальная дорсовентральная высота стержня — 0.6.

\* \* \*

Настоящее исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и СИТМА в рамках научного проекта №18-54-34004 ("Позднечетвертичные позвоночные Кубы: реликтовые фауны на пороге голоценового вымирания"). Авторы благодарны Э. Перес, Х. Пахон и Р. Рохас Консуегра (Гавана) за консультации и доступ к коллекциям (для первого автора), Е.В. Сыромятниковой (ПИН РАН) за помощь в работе с коллекциями и подготовке карты, а также рецензентам А.В. Пантелееву и А.Б. Савинецкому.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зеленков Н.В. Зоологические проблемы четвертичной палеорнитологии // Зоол. журн. 2013. Т. 92. С. 1077–1087.

Зеленков Н.В. Этапы формирования современного таксономического разнообразия птиц (по данным палеонтологии) // Зоол. журн. 2014. Т. 93. С. 1173–1185.

*Beddard F.E.* The structure and classification of birds. L., N.Y., Bombay: Longmans, Green, and Co., 1898. 548 p.

*Bernstein L.* Fossil birds from the Dominican Republic // Quart. J. Florida Acad. Sci. 1965. V. 28. P. 271–284.

*Bond J.* Derivation of the Antillean avifauna // Proc. Acad. Natur. Sci. Philad. 1963. V. 115. P. 79–98.

*Claramunt S., Cracraft J.* A new time tree reveals Earth history's imprint on the evolution of modern birds // Sci. Advances. 2015. V. 1: e1501005.

*Cooke S.B., Dávalos L.M., Mychajliw A.M. et al.* Anthropogenic extinction dominates Holocene declines of West Indian mammals // Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2017. V. 48. P. 301–327.

*Cracraft J.* Avian higher-level relationships and classification: Nonpasseriformes // The Howard and Moore complete checklist of the birds of the World. 4th ed. / Eds. Dickinson E.C., Remsen Jr. J.V. Eastbourne: Aves Press, 2013. P. XXI–XLI.

*Díaz-Franco S.* Estructura dental interna y modificación del diseño oclusal inferior en Boromys offella (Rodentia: Echimyidae) // Rev. Biol. 2001. V. 15. P. 152–157.

*Elzanowski A., Bieńkowska-Wasiluk M., Chodyń R., Bogdanowicz W.* Anatomy of the coracoid and diversity of the Procellariiformes (Aves) in the Oligocene of Europe // Palaeontology. 2012. V. 55. P. 1199–1221.

*Feduccia A*. A model for the evolution of perching birds // Syst. Biol. 1977. V. 26. P. 19–31.

*Forbes W.A.* On some points in the anatomy of the todies (Todidæ), and on the affinities of that group // Proc. Zool. Soc. London. 1882. V. 50. P. 442–450.

*González S.F.* La fauna mamíferos fósiles fel depósito paleontolígico "El Abrón" (nivel IX), Pinar del Río, Cuba. Unpubl. Thes. Havana: Univ. La Habana, 2015. 69 p.

*Kepler A.K.* Comparative study of todies (Todidae): with emphasis on the Puerto Rican tody, Todus mexicanus // Publ. Nuttal Ornithol. Club. 1977. V. 16. P. 1–190.

*Lowe P.R.* What are the Coraciiformes // Ibis. 1948. V. 90. P. 572–582.

*Mayr G.* New specimens of Hassiavis laticauda (Aves: Cypselomorphae) and Quasisyndactylus longibrachis (Aves: Alcediniformes) from the middle Eocene of Messel, Germany // Cour. Forsch. Senckenb. 2004. Bd 252. S. 23–28.

*Mayr G., Knopf C.W.* A tody (Alcediniformes: Todidae) from the early Oligocene of Germany // Auk. 2007. V. 124. P. 1294–1304.

*Mayr G., Micklich N.* New specimens of the avian taxa Eurotrochilus (Trochilidae) and Palaeotodus (Todidae) from

the early Oligocene of Germany // Paläontol. Z. 2010. Bd 84. P. 387–395.

*Mourer-Chauviré C.* Les Todidae (Aves, Coraciiformes) des Phosphorites du Quercy (France) // Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Ser. B. 1985. V. 88. P. 407–414.

*Murie J.* On the skeleton of Todus, with remarks as to its allies // Proc. Zool. Soc. London. 1872. P. 664–680.

*Olson S.L.* Oligocene fossil bearing on the origins of the Todidae and Momotidae (Aves: Coraciiformes) // Smithson. Contrib. Paleobiol. 1976. № 27. P. 111–119.

*Olson S.L., Kurochkin E.N.* Fossil evidence of a Tapaculo in the Quaternary of Cuba (Aves: Passeriformes: Scytalopodidae) // Proc. Biol. Soc. Wash. 1987. V. 100. P. 353–357.

*Orihuela J.* An annotated list of late Quaternary extinct birds of Cuba // Ornitol. Neotrop. 2019. V. 30. P. 57–67.

*Overton L.C., Rhoads D.* Molecular phylogenetic relationships based on mitochondrial and nuclear gene sequences for the Todies (Todus, Todidae) of the Caribbean // Mol. Phyl. Evol. 2004. V. 32. P. 524–538.

*Pregill G.K., Olson S.L.* Zoogeography of West Indian vertebrates in relation to Pleistocene climatic cycles // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1981. V. 12. P. 75–98.

*Prum R.O., Berv J.S., Dornburg A. et al.* A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing // Nature. 2015. V. 526. P. 569–573.

*Sclater P.L.* Observations on the systematic position of the genera Peltops, Eurylaemus, and Todus // Ibis. 1872. V. 24. P. 177–180.

*Steadman D.W., Albury N.A., Kakuk B. et al.* Vertebrate community on an ice-age Caribbean island // Proc. Natl Acad. Sci. 2015. V. 112. P. E5963–E5971.

*Steadman D.W., Franklin J.* Changes in a West Indian bird community since the late Pleistocene // J. Biogeogr. 2015. V. 42. P. 426–438.

*Stresemann E.* The status of avian systematics and its unsolved problems // Auk. 1959. V. 76. P. 269–280.

*Suárez W.* The enigmatic snipe Capella sp. (Aves: Scolopacidae) in the fossil record of Cuba // Carib. J. Sci. 2004. V. 40. P. 155–157.

*Suárez W., Díaz-Franco S.* A new fossil bat (Chiroptera: Phyllostomidae) from a Quaternary cave in Cuba // Carib. J. Sci. 2003. V. 39. P. 371–377.

*Suárez W., Díaz-Franco S.* Estudio paleontológico del depósito fosilífero El Abrón, Pinar del Río (Sinopsis de las aves fósiles de Cueva El Abrón, Pinar del Río, Cuba) // Biodiversidad Paleontológica del Archipiélago Cubano: Bases Cartográficas y Conservacionistas. Informe final del proyecto 022 AMA-CITMA; 074 MNHN. Havana: Mus. Natl Hist. Natur., 2011. 13 p.

*Syromyatnikova E.V., Aranda E., Gonzalez S.F.* The first fossil record of Cadea (Amphisbaenia, Cadeidae) and other amphisbaenian remains from the Upper Pleistocene of Cuba // J. Vertebr. Paleontol. 2020. e1729167.

https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1729167

*Tyrberg T.* Holocene avian extinctions // Holocene Extinctions / Ed. S.T. Turvey. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2009. P. 63–106.

*Upham N.S.* Past and present of insular Caribbean mammals: understanding Holocene extinctions to inform modern biodiversity conservation // J. Mammal. 2017. V. 98. P. 913–917.

*Warken S.F. Scholz D., Spötl Ch. et al.* Caribbean hydroclimate and vegetation history across the last glacial period // Quatern. Sci. Rev. 2019. V. 218. P. 75–90.

Zelenkov N.V. Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the Neogene fossil record of Asian birds // Paleontol. J. 2016. V. 50. No 12. P. 1421–1433.

Zelenkov N.V. Variability in the postcranial skeleton of the European dabbling ducks (Aves, Anatidae): identifying nodes of strong and relaxed selection // J. Morphol. 2019. V. 280. Suppl. 1. P. S243.

# The First Fossil Tody from Cuba

# N. V. Zelenkov, S. F. Gonzalez

Todies (Aves: Todidae)—endemic to the Greater Antilles and one of the most characteristic components of the modern fauna of Cuba—have not yet been represented in the island's fossil record. This article describes the first fossil find of a representative of this family in Cuba. A coracoid from the upper Pleistocene of the cave of El Abrón (Pinar-del-Río province) in general morphology and size is similar to that of the modern Cuban tody *Todus multicolor*, but differs in structural details and thus can represent a distinct species. The distinctiveness of the upper Pleistocene Cuban tody may also indicate an increased morphological variability of todies, which in most cases is not typical for birds.

Keywords: Cuba, Pleistocene, endemics, Todidae

УДК 561.22;561.232;551.8.07

# ИСКОПАЕМЫЕ ОРГАНИЗМЫ КОТЛИНСКОГО ГОРИЗОНТА ВЕРХНЕГО ВЕНДА СЕВЕРО-ЗАПАДА РУССКОЙ ПЛИТЫ (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2020 г. Е. Ю. Голубкова<sup>*a*, \*</sup>, Е. А. Кушим<sup>*a*</sup>, А. Б. Тарасенко<sup>*a*, *b*</sup>

<sup>а</sup>Институт геологии и геохронологии докембрия РАН (ИГГД РАН), Санкт-Петербург, Россия <sup>b</sup>Санкт-Петербургский горный университет (СПГУ), Санкт-Петербург, Россия \*e-mail: golubkovaeyu@mail.ru

> Поступила в редакцию 17.12.2018 г. После доработки 25.11.2019 г. Принята к публикации 02.12.2019 г.

Проанализировано вертикальное распределение и реконструированы условия обитания поздневендских микро- (группа микрофоссилии) и макроскопических ископаемых организмов северо-запада Русской плиты. Выделено пять ассоциаций котлинского возраста: одна – обедненная транзитная и четыре – богатые. Проведено монографическое переизучение нитчатых водорослей Aataenia reticularis Gnilovskaya, emend. и Bicuspidata fusiformis Assejeva, emend. Последний таксон сопоставлен с цианобактериями порядка Oscillatoriales. Описан новый вид акритарх Pterospermopsimorpha rigida sp. nov.

*Ключевые слова:* микрофоссилии, котлинский горизонт, верхний венд, Восточно-Европейская платформа

DOI: 10.31857/S0031031X20040066

#### **ВВЕДЕНИЕ**

В результате интенсивных исследований, проводившихся во второй половине ХХ в., в терригенных отложениях Восточно-Европейской платформы были обнаружены разнообразные ископаемые организмы, что позволило обосновать выделение верхнего отдела венда в объеме редкинского, котлинского и ровенского региональных горизонтов (Розанов, 1973; Волкова и др., 1979; Вендская система..., 1985; Гниловская и др., 1988; Соколов, 1997 и др.). Вместе с тем, полученные на ранних этапах изучения палеонтологические данные зачастую не имеют привязок к конкретных разрезам, а опубликованные фотографии организмов невысокого качества, либо вовсе отсутствуют, что на фоне утраты части типовых коллекций существенно затрудняет их использование для диагностики ископаемых остатков. В связи с этим, особую актуальность приобретают работы, направленные на детальное переизучение палеонтологических коллекций наших предшественников, а также стратотипических разрезов, к числу которых могут быть отнесены венд – кембрийские последовательности, вскрытые в серии обнажений и скважин Ленинградской области.

Авторы благодарны К.Е. Наговицину за помощь в фотографировании микрофоссилий. Исследования проведены при финансовой поддержке проекта РФФИ № 17-05-00498, программы НИР № 0153-2019-0003 и гранта Польского Национального научного центра № 2013/10/A/ST10/00050.

#### БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОТЛИНСКОГО ГОРИЗОНТА

Благодаря возобновлению палеонтологических исследований на северо-западе Русской плиты, в василеостровской свите (скв. Авлога-12R, Коровье-8, Лахта-77-1, Тайцы-2, Шоткуса-1, Уткина Заводь-1, обн. БИ-1) были обнаружены разнообразные по таксономическому составу и превосходные по сохранности микро-(группа микрофоссилии) и макроскопические ископаемые организмы, что позволило обеспечить проведение настоящих исследований. На востоке Ленинградской области василеостровская свита с постепенным переходом залегает на старорусской свите редкинского горизонта и перекрывается ломоносовской свитой (рис. 1). Последняя, по существующим в настоящее время представлениям, относится к верхнему венду (ровенский горизонт)-нижнему кембрию (лонтоваский горизонт) (Якобсон, 2014), или нижнему кембрию (Вербицкий и др., 2012).



**Рис. 1.** Вертикальное распространение ископаемых организмов в котлинском горизонте северо-запада Русской плиты: 1 – аргиллиты; 2 – алевролиты; 3 – песчаники; 4 – гравелиты; 5 – ассоциации ископаемых организмов: *a* – Leiosphaeridia sp.;  $\delta$  – цианобактерии Siphonophycus sp., Oscillatoriopsis sp.; *a* – Aataenia reticularis Gnilovskaya, emend.; *a* – Pterospermopsimorpha rigida sp. nov.;  $\partial$  – Vendotaenia antiqua Gnilovskaya; *e* – Primoflagella speciosa Gnilovskaya; *w* – Vanavarataenia insolita Pjatiletov, *s* – Pomoria rhomboidalis Siverzeva; *u* – Bicuspidata fusiformis Assejeva, emend. Сокращения: OCШ – Общая стратиграфическая шкала, PCC – Региональная стратиграфическая схема, MCC – Местная стратиграфическая схема, rd – редкинский горизонт, st – старорусская свита, Ш-1 – скв. Шоткуса-1, K-8 – скв. Коровье-8, T-2 – скв. Тайцы-2, УЗ-1 – скв. Уткина Заводь-1, Л-77-1 – скв. Лахта-77-1, А-12R – скв. Авлога-12R, БИ-1 – обн. БИ-1 на р. Черная, около пос. Большая Ижора; R – регрессия, T – трансгрессия.

Василеостровская свита подразделяется на нижнюю и верхнюю подсвиты. Нижняя подсвита сложена отчетливым линзовидно-полосчатым переслаиванием алевритистых глин, кварцевых слюдистых алевролитов и песчаников. Мощность пелитовых разностей увеличивается снизу вверх по разрезу. В верхней части подсвиты появляются тонкие прослои сидеритов. Мощность отложений около 40 м. Микрофоссилии на этом уровне отсутствуют, либо представлены транзитными видами Leiosphaeridia crassa (Naumova) emend. Jankauskas, L. jacutica (B.V. Timofeev) emend. Mikhailova et Jankauskas, L. minutissima (Naumova) emend. Jankauskas, L. tenuissima Eisenack, Siphonophycus Schopf emend. Knoll, Swett et Mark (рис. 1, ассоциация I).

В составе верхней подсвиты выделяются три пачки. Нижняя пачка образована тонким града-

ционным чередованием глины и серицитового волнистослоистого алевролита, количество и мощность прослоев которого уменьшается снизу вверх по разрезу. На этом уровне обнаружена вторая ассоциация, в составе которой были выделены нитчатые водоросли Aataenia reticularis Gnilovskaya, emend., Oscillatoriopsis Schopf, Siphonophycus sp., а также морфологически просто устроенные акритархи Leiosphaeridia jacutica, L. minutissima, L. tenuissima, Pterospermopsimorpha rigida sp. nov. и Navifusa Combaz, Lange et Pansart.

Средняя пачка сложена голубовато-серыми глинами с тонкими (1–10 см) редкими прослоями сидеритов. По всему разрезу распространены органические пленки, неопределимые пиритизированные нити и макроскопические водоросли Vendotaenia antiqua Gnilovskaya (табл. IX, фиг. 8; рис. 1, ассоциация III). Фрагменты вендотениевых водорослей обнаружены на субгоризонтальных межслойковых поверхностях и в органомацерате, полученном при растворении образцов на микрофоссилии. Широкое распространение в составе третьей ассоциации имеют актиномицеты Primoflagella speciosa Gnilovskaya (табл. IX, фиг. 9), которые, как предполагается, развивались по отмершим и захороненным в толще осадка макроскопическим водорослям и растительным пленкам. Спорадически встречаются характерные трубчатые образования Kanilovia aff. insolita A. Istchenko, вендотениевые водоросли Tyrasotaenia Gnilovskaya, микрофоссилии Leiosphaeridia minutissima, L. tenuissima, Navifusa sp., Siphonophycus sp. и некоторые новые, не описанные пока формы. На этом стратиграфическом уровне в скважине Уткина Заводь-1 дополнительно обнаружены спирально свернутые проблематики Cochleatina Assejeva emend. Burzin, которые, возможно, составляли в прижизненном положении единый организм с трубками Kanilovia insolita (Ищенко, 1983).

Верхняя пачка образована глинами с тонкими линзующимися прослоями алевролитов и тонкозернистых алевритистых песчаников. Мощность верхней подсвиты 120-140 м. В нижней части разреза установлена четвертая ассоциация. Она выделяется по появлению ?хитридиевых грибов Vanavarataenia insolita Pjatiletov (табл. IX, фиг. 7), совместно с которыми обнаружены единичные Aataenia reticularis, Pterospermopsimorpha rigida, a также проходящие снизу Leiosphaeridia sp., Navifusa sp. и Siphonophycus sp. В верхней части василеостровской – нижней части ломоносовской свит обнаружена пятая ассоциация, в составе которой доминируют разнообразные нитчатые водоросли Aataenia reticularis, Bicuspidata fusiformis Assejeva, emend., Oscillatoriopsis sp., Pomoria rhomboidalis Siverzeva, Siphonophycus sp., спорадически встречаются акритархи Leiosphaeridia crassa, L. jacutica, L. minutissima, L. tenuissima, Navifusa sp.,

Pterospermopsimorpha insolita B.V. Timofeev, emend. Mikhailova, P. rigida.

Терригенные последовательности василеостровской свиты сформировались в течение полного трансгрессивно-регрессивного цикла (рис. 1). Предполагается, что в ранневасилеостровское время осадконакопление происходило в мелководных обстановках, выше базы нормальных волнений (БНВ). Алевро-псаммитовые отложения слагали систему подводных валов, а пелитовые частицы оседали в понижениях между ними. На этом уровне были распространены эврифациальные, предположительно планктонные акритархи рода Leiosphaeridia (ассоциация I). Постепенное углубление палеобассейна в начале поздневасилеостровского времени привело к возникновению новых палеоландшафтов. На фоне изменчивого гидродинамического режима в зоне лоскутных песков накапливался алевро-пелитовый материал. На пониженных участках дна были распространены матоподобные образования. сложенные нитчатыми цианобактериями Oscillatoriopsis, Siphonophycus. Планктонные формы были представлены многоклеточными водорослями Aataenia и сфероморфными акритархами (ассоциация II). Дальнейшее углубление бассейна привело к постепенному ослаблению гидродинамики и медленному прерывистому осаждению пелитовых частиц ниже БНВ. Наличие сидеритовых прослоев может свидетельствовать об опреснении палеобассейна. На стадии диагенеза в глинистых илах в восстановительной обстановке происходило массовое захоронение органического вещества и образование псевдоморфоз пирита по нитчатым водорослям. Появление вендотениевой флоры и сопутствующих организмов третьей ассоциации отвечает максимуму трансгрессии (ассоциация III). Начавшаяся во второй половине василеостровского времени регрессия привела к постепенному смещению обстановок осадконакопления в более мелководную и высокодинамичную зону морского бассейна. Алевро-псаммитовые отложения накапливались выше БНВ, формируя подводные вдольбереговые валы. Смена обстановок привела к исчезновению вендотениевых водорослей и широкому, но кратковременному развитию ?хитридиевых грибов Vanavarataenia insolita (ассоциация IV), на смену которым, по мере обмеления бассейна, пришли разнообразные цианобактерии (ассоциация V).

В верхней подсвите василеостровской свиты обнаружены Aataenia, Bicuspidata, Kanilovia, Pomoria, Vanavarataenia, Vendotaenia, что подтверждает котлинский возраст вмещающих отложений (Вендская система.., 1985; Стратиграфическая схема.., 1996; Бурзин, 1998).



**Рис. 2.** Морфологическое строение и формы сохранности изученных микрофоссилий. Обозначения: к – клетка, т – трихом, ч – чехол.

#### АНАЛИЗ ИЗУЧЕННЫХ ТАКСОНОВ

Первый анализируемый в работе таксон, Віcuspidata fusiformis, был обнаружен Е.А. Асеевой (1982) в каниловской серии котлинского горизонта Украины. Эти формы были описаны автором как одиночные трихомы, способные в результате продольного деления распадаться на две нити. Полученные нами данные показывают иное, чем предполагалось ранее, морфологическое строение ископаемых остатков. Водоросли сложены пучками трихомов бесклеточного строения в чехле (табл. IX, фиг. 1-6; рис. 2). Предполагается, что в прижизненном положении трихомы были многоклеточными, однако, в процессе фоссилизации их клеточные перегородки были разрушены. В ископаемом материале наблюдаются разнообразные по морфологии экземпляры: от коротких веретеновидных пучков, чехлы в которых плотно прилегают к трихомам (табл. IX, фиг. 1, 2) до форм, внешние оболочки которых сильно вытянуты в длину (табл. IX, фиг. 4). Последние, скорее всего, являются "зрелыми" нитями, в то время как формы с короткими трихомами могут быть отнесены к молодым или ювенильным экземплярам. Такое морфологическое строение характерно для нитчатых цианобактерий, близких к современным родам Microcoleus и Schizothrix. Так как в настоящее время не представляется возможным выяснить, сохранился голотип Bicuspidata fusiformis или нет, в качестве номенклатурного типа нами предлагается выделить неотип (табл. IX, фиг. 4; Turland et al., 2018, ст. 9.8).

Второй таксон, Aataenia reticularis, был описан М.Б. Гниловской (1976) из котлинской свиты верхнего венда скважины Ф-165-Аа Эстонии. По литературным данным, известно всего одно изображение невысокого качества А. reticularis (голотип), поэтому его морфологическое строение и внутривидовая изменчивость оставались долгие годы не вполне понятными (Гниловская, 1976: Волкова и др., 1979; Вендская система..., 1985; Гниловская и др., 1988). Для восполнения существующих пробелов нами была изучена коллекция постоянных препаратов М.Б. Гниловской, хранящаяся в лаборатории литологии и биостратиграфии ИГГД РАН (г. Санкт-Петербург). Препарат № Аа-138-7, в мацерате которого был выделен голотип, в типовой коллекции отсутствует (утрачен). Вместе с тем, в препарате № Аа-138-10 этой коллекции обнаружен фрагмент нитчатой водоросли, который обладает теми же чертами строения, что и описанный ранее голотип. Этот экземпляр предложен нами в качестве лектотипа (табл. Х, фиг. 9; Turland et al., 2018, ст. 9.3, 9.4). Необходимо отметить, что экземпляры, выделенные в качестве голотипа и лектотипа, были захоронены на растительных пленках и представляют собой фрагменты линейно вытянутых микроорганизмов, внешнее очертание и внутреннее строение которых плохо различимы.

В результате изучения разрезов Ленинградской обл. нами были обнаружены целые экземпляры Aataenia reticularis средней и хорошей сохранности, что позволило выделить эпитип (табл. Х, фиг. 6; Turland et al., 2018, ст. 9.9). Анализируемые микрофоссилии сложены многорядными, многоклеточными слоевищами лентовидной формы (рис. 2). Они имеют четкие очертания и характерные плавно закругленные окончания, что позволяет относить их к планктонным формам. При захоронении в толще осадка водоросли сохраняют лентовидное строение и не распадаются на отдельные, более тонкие нити или трихомы (табл. Х, фиг. 7, 8), что говорит об их более сложной морфологической организации по сравнению с цианобактериями. Однако отсутствие репродуктивных органов, а также каких-либо специальных и характерных структур не позволяет на данном этапе исследования определить их систематическое положение.

Последний рассмотренный в работе таксон, Pterospermopsimorpha rigida sp. nov., представлен двухслойными оболочками, форма которых в ископаемом материале варьирует от сферических или незначительно уплощенных (табл. Х, фиг. 1) до сильно деформированных (табл. Х, фиг. 4). При этом деформации, выраженные в образовании вторичных складок смятия, затрагивают преимущественно внешнюю, более тонкую и эластичную оболочку (рис. 2). Предполагается, что внутреннее тело (или оболочка) было способно сохранять объем, либо подвергалось незначительным деформациям при захоронении в толще осадка, что отличает этот таксон от выделенных ранее видов рода Pterospermopsimorpha. Анализируемые формы представлены морфологически просто устроенными гладкостенными микроорганизмами, что не позволяет определить их биологическую природу.

# CИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ Ο Τ Д Ε Л CYANOBACTERIA ΠΟДКЛАСС NOSTOCOBACTERIDAE Π Ο Ρ Я Д Ο K OSCILLATORIALES

#### Род Bicuspidata Assejeva, 1982, emend. nov.

Типовой вид – Bicuspidata fusiformis Assejeva, 1982.

Д и а г н о з. Пучки нитчатых водорослей веретеновидной формы, состоящие из одинаковых по морфологии трихомов в чехле.

Diagnosis emended. Filamentous algae spindle-shaped, consist of uniform trichomata in the sheath.

Видовой состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От позднедокембрийского рода Polythrichoides Hermann, представленного пучками трихомов бесклеточного строения, отличается веретеновидной формой, меньшим числом трихомов в пучке, а также наличием общего чехла. От вендского таксона Talakania Kolosov, сложенного многоклеточными трихомами в чехле, водоросли Bicuspidata отличаются веретеновидной формой чехла и строением трихомов.

#### Bicuspidata fusiformis Assejeva, 1982, emend. nov.

#### Табл. IX, фиг. 1-6

Вісиѕріdata fusiformis: Асеева, 1982, с. 12–13, табл. II, фиг. 7–9; Соколов, 1997, с. 109, табл V, фиг. 7, 8.

Неотип – ИГГД РАН, № І-4; Восточно-Европейская платформа, северо-запад Русской плиты, Балтийско-Ладожская моноклиза, Ленинградская обл., р. Черная, обн. БИ-1 (N 59°56'0.27222"; Е 29°34'0.21845"), обр. БИ-1-8А, пр. 8А/1; верхний венд, котлинский горизонт, верхняя подсвита василеостровской свиты; обозначен здесь, табл. ІХ, фиг. 4.

D i a g n o s i s e m e n d e d. Uniform straight or slightly curved, unbranched trichomata, enclosed in a sheath. The length of the algae are  $540-950 \mu$ m, the width are  $35-70 \mu$ m. The sheath is spindle-shaped, with pointed ends. The number of filaments in the bundle is not constant, averaged 2–5. The trichomata smooth, thin, as a rule, tight to each other. The width of the trichomata are 7–12 µm. The cellular structure of the trichomata not observed.

Описание. Одинаковые по морфологии, прямые или слабо изогнутые, не ветвящиеся трихомы, заключенные в общий чехол. Длина и ширина нитей в чехле составляет, соответственно, 540–950 и 35–70 мкм. Чехол веретеновидной формы, с заостренными окончаниями. Число трихомов в пучке непостоянно, в среднем составляет два–пять. Трихомы гладкие, тонкие, как правило, плотно прилегают друг к другу, шириной 7– 12 мкм. Клеточное строение трихомов не выявлено. Одиночные, предположительно планктонные водоросли, не образуют колоний.

Распространение. Украина: Волынь, каниловская свита; Подолия, жарновская и крушановская свиты каниловской серии; Россия, Ленинградская обл., верхняя подсвита василеостровской свиты; верхний венд, котлинский горизонт.

Материал. 42 экз. хорошей и средней сохранности из верхней подсвиты василеостровской свиты скважин Коровье-8 (инт. 237.6–227 м), Лахта-77-1 (инт. 32.24–26.75 м), Тайцы-2 (инт. 179– 171 м), Шоткуса-1 (гл. 179.5 м) и обнажения БИ-1 (обр. БИ-1-8А, БИ-1-10, БИ-1-14) на р. Черная Ленинградской обл.



## **INCERTAE SEDIS**

## ГРУППА МИКРОФОССИЛИИ

## ПОДГРУППА ACRITARCHA EVITT, 1963

## Род Pterospermopsimorpha B.V. Timofeev, 1966, emend. Mikhailova et Jankauskas, 1989

Pterospermopsimorpha rigida Golubkova, Kushim et Tarasenko, sp. nov.

#### Табл. Х, фиг. 1–4

Рterospermopsimorpha sp.: Соколов, 1997, с. 109, табл. V, фиг. 4.

Название вида от rigidus лат. – жесткий.

Голотип – ИГГД РАН, № І-1; Восточно-Европейская платформа, северо-запад Русской плиты, Балтийско-Ладожская моноклиза, скв. Коровье-8, гл. 259.3 м, обр. Кор-8-1, пр. 1/5; верхний венд, котлинский горизонт, верхняя подсвита василеостровской свиты; обозначен здесь, табл. Х, фиг. 1.

D i a g n o s i s. Vesicles spherical, two-layered. The outer shell is smooth, thin, elastic, pale yellow, often complicated by radially located secondary folds of crushing. The diameter of the outer shell of the least modified forms are 140–305 microns. The outer edge of the shell is from smoothly rounded to severely deformed. The inner body is smooth, dark yellow, light brown, thick-walled, without secondary folds of crushing, retains the volume in the fossil state, with a diameter of 85–145 microns.

Описание. Микрофоссилии сферической формы, двухслойные. Внешняя оболочка гладкая, тонкая, эластичная, бледно-желтого цвета, часто бывает осложнена радиально расположенными вторичными складками смятия. Ее диаметр у наименее измененных форм составляет 140– 305 мкм. Внешний край оболочки от плавно закругленного до сильно деформированного с неровным краем. Внутреннее тело гладкое, темножелтого, светло-коричневого цвета, плотное, толстостенное, без вторичных складок смятия, сохраняет объем в ископаемом состоянии, диаметром 85–145 мкм.

С р а в н е н и е. От других видов рода Pterospermopsimorpha отличается неровным внешним краем оболочки, а также наличием объемного внутреннего тела.

Распространение. Украина, Волынь, каниловская свита; Россия, Ленинградская обл., верхняя подсвита василеостровской свиты; верхний венд, котлинский горизонт.

Материал. 55 экз. хорошей и средней сохранности из верхней подсвиты василеостровской свиты скважин Авлога-12R (гл. 123.5 м), Коровье-8 (инт. 259.6–205.5 м), Лахта-77-1 (инт. 32.24–23.24 м), Тайцы-2 (гл. 233 м) и обнажения БИ-1(обр. БИ-1-8А) на р. Черной Ленинградской обл.

#### КЛАСС VENDOTAENIOPHYCEAE

#### ΠΟΡЯДΟΚ VENDOTAENIALES

#### СЕМЕЙСТВО VENDOTAENIACEAE GNILOVSKAJA, 1988

#### Род Aataenia Gnilovskaya, 1976, emend. nov.

Типовой вид – Aataenia reticularis Gnilovskaya, 1976.

Д и а г н о з. Многорядные многоклеточные не ветвящиеся лентовидные слоевища с плавно закругленными окончаниями.

Diagnosis emended. Thallus multiseriate, multicellular, unbranched, ribbon-like thallus. The end of the threads are smoothly rounded.

#### Aataenia reticularis Gnilovskaya, 1976, emend. nov.

#### Табл. Х, фиг. 5-9а

Ааtaenia reticularis: Гниловская, 1976, с. 11–12, табл. I, фиг. 6; Волкова и др., 1979, с. 41, табл. XLVI, фиг. 7; Вендская система .., 1985, с. 120, табл. XXXV, фиг. 1; Гниловская и др., 1988, с. 45–46, табл. VIII, фиг. 3.

Лектотип – ИГГД РАН, № I-2; Восточно-Европейская платформа, северо-запад Русской плиты, Балтийско-Ладожская моноклиза, Эстония, скв. Ф-165-Аа, инт. 138-140 м, пр. Аа-138-10; верхний венд, котлинский горизонт, верхняя пачка котлинской свиты; обозначен здесь, табл. Х, фиг. 9а.

Эпитип – ИГГД РАН, № І-3; Восточно-Европейская платформа, северо-запад Русской плиты, Балтийско-Ладожская моноклиза, Ленинградская обл., скв. Тайцы-2, гл. 286.3 м, обр. Т-286.3, пр. 286.3/1; верхний венд, котлинский горизонт, верхняя подсвита василеостровской свиты; обозначен здесь, табл. Х, фиг. 6.

Diagnosis emended. Thallus large, unbranched, straight or slightly curved, ribbon-like, multiseriate and multicellular. The ends of the threads

## Объяснение к таблице ІХ

Фиг. 1-6. Bicuspidata fusiformis Assejeva, 1982, emend.: 1 – скв. Шоткуса-1, гл. 179.5 м, обр. Шт-14, пр. 14/4; 2, 3, 5,

<sup>6 –</sup> скв. Тайцы-2, гл. 171 м, пр. 171/1; 4 – неотип № І-4, р. Черная, обн. БИ-1, обр. БИ-1-8А, пр. 8А/1.

Фиг. 7. Vanavarataenia insolita Pjatiletov, 1985; скв. Лахта-77-1, гл. 26.75 м, обр. L26.75, пр. 26.75/3.

Фиг. 8, 9а-2. Vendotaenia antiqua Gnilovskaya, 1971.

Фиг. 9а-1, 96. Primoflagella speciosa Gnilovskaya, 1979.

Фиг. 8, 9 - скв. Авлога-12R, гл. 123.5 м, обр. GDD200-25: 8 - пр. 25/9, 9 - пр. 25/7.

Россия, Ленинградская обл.; верхний венд, котлинский горизонт, василеостровская свита.



#### Объяснение к таблице Х

Фиг. 1–4. Pterospermopsimorpha rigida sp. поv.: 1, 4 – скв. Коровье-8: 1 – голотип № I-1; гл. 259.3 м, обр. Кор8-1, пр. 1/5; 4 – гл. 249.5 м, обр. Кор8-6, пр. 6/3; 2 – скв. Тайцы-2, гл. 230 м, обр. Т-230, пр. 230/1; 3 – скв. Лахта-77-1, гл. 23.24 м, обр. L23.24, пр. 23.24/3.

Фиг. 5–9а. Aataenia reticularis Gnilovskaya, 1976, emend.: 5, 6 – скв. Тайцы-2, гл. 286.3 м, обр. Т-286.3: 5 – пр. 286.3/2; 6 – эпитип № І-3; пр. 286.3/1; 7, 8 – скв. Уткина Заводь-1: 7 – гл. 172.9 м, обр. УЗ-172.9, пр. 172.9/1; 8 – гл. 134.9 м, обр. УЗ-26, пр. 26/1; 9а – лектотип № І-2, скв. Ф-165-Аа, инт. 138-140 м, пр. Аа-138-10.

Фиг. 9б. Siphonophycus sp., скв. Ф-165-Аа, инт. 138-140 м, пр. Аа-138-10.

Фиг. 1–8. Россия, Ленинградская обл., верхняя подсвита василеостровской свиты; фиг. 9 – Эстония, котлинская свита.

are smoothly rounded. The number of rows in the thallus from 12 to 23. The length  $1450-2400 \mu m$ , the width  $150-235 \mu m$ . Cells rectangular in shape, elongated, in the characteristic intracellular seals. Cells width  $6-12 \mu m$ , length  $7-20 \mu m$ . Cell walls fuzzy.

Описание. Крупные, не ветвящиеся, прямые или слабо изогнутые лентовидные слоевища. Окончания нитей плавно закругленные. Слоевища многорядные, многоклеточные. Наблюдаемое количество рядов в слоевище – 12–23. Общая длина и ширина целых экземпляров составляет, соответственно. 1450-2400 мкм и 150-235 мкм. Клетки однотипные, прямоугольной формы, вытянутые в длину, выделяются по характерным внутриклеточным уплотнениям, более темным по сравнению с цветом самого слоевища (табл. Х, фиг. 7, 8). Ширина клеток 6–12 мкм, их длина 7– 20 мкм. Перегородки клеток нечеткие, скорее всего, были подвержены быстрому посмертному разрушению. Водоросли одиночные, не образуют колонии.

Распространение. Восточно-Европейская платформа, северо-запад Русской плиты, Балтийско-Ладожская моноклиза; Эстония, котлинская свита; Ленинградская обл., василеостровская свита; верхний венд, котлинский горизонт.

Материал. 80 экз. хорошей и средней сохранности из василеостровской свиты скважин Авлога-12R (инт. 145.5–106.3 м), Коровье-8 (гл. 259.6 м), Тайцы-2 (инт. 286.3–279.3 м, 233– 217.8 м), Уткина Заводь-1 (инт. 229.3–172.9 м; гл. 134.9 м, 104.5 м, 92.8 м, 79.8 м).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований реконструированы условия и обстановки осадконакопления в поздневендском палеобассейне северо-запада Русской плиты. В василеостровской свите Ленинградской обл. установлено пять последовательно сменяющих друг друга ассоциаций ископаемых организмов котлинского возраста: одна — обедненная транзитная и четыре — более богатые. Ассоциации выдержаны по площади в пределах изученного региона, что может быть использовано для обоснования возраста вмещающих отложений, а также для детализации местной и региональной стратиграфических схем Восточно-Европейской платформы. Диагностичными таксонами котлинского горизонта являются: Aataenia reticularis, Bicuspidata fusiformis, Kanilovia aff. insolita, Pomoria rhomboidalis, Pterospermopsimorpha rigida, Vanavarataenia insolita, Vendotaenia antiqua. Эти формы имеют определенную фациальную приуроченность в котлинское время, однако не известны в выше- и нижележащих отложениях.

Проведено монографическое переизучение стратиграфически значимых нитчатых водорослей Aataenia reticularis и Bicuspidata fusiformis, последний из которых сопоставлен с цианобактериями порядка Oscillatoriales. В составе формальной подгруппы Acritarcha группы микрофоссилии описан новый вид Pterospermopsimorpha rigida.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Асеева Е.А. Новые виды планктонных водорослей венда Волыни–Подолии / Систематика и эволюция древних растений Украины. Киев: Наук. думка, 1982. С. 5–16. Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Т. 1. Палеонтология / Ред. Соколов Б.С., Федонкин М.А. М.: Наука, 1985. 224 с. *Бурзин М.Б.* Палеобиогеография позднего венда Русской платформы // Палеогеография венда–раннего палеозоя Северной Евразии. Сб. науч. трудов. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. С. 136–146.

Вербицкий В.Р., Вербицкий И.В., Васильева О.В. и др. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1 : 1000000 (третье поколение). Серия Центрально-Европейская. Листы 0–35 — Псков, (N-35), 0–36 — Санкт-Петербург. Объяснительная записка. СПб.: Картогр. фабрика ВСЕГЕИ, 2012. 510 с.

Волкова Н.А., Гниловская М.Б., Палий В.В. и др. Палеонтология верхнедокембрийских и кембрийских отложений Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1979. 212 с.

*Гниловская М.Б.* Древнейшие Metaphyta // Междунар. геол. конгресс. XXV сессия. Доклады сов. геологов. Палеонтология. Морская геология. М.: Наука, 1976. С. 10–14.

Гниловская М.Б., Ищенко А.А., Колесников Ч.М. и др. Вендотениды Восточно-Европейской платформы. Л.: Наука, 1988. 143 с.

*Ищенко А.А.* К характеристике вендской водорослевой флоры Приднестровья // Стратиграфия и формации докембрия Украины. Сб. научн. тр. / Ред. Рябенко В.А. Киев: Наук. думка, 1983. С. 181–203. Микрофоссилии докембрия СССР / Ред. Янкаускас Т.В. Л.: Наука, 1989. 190 с.

Розанов А.Ю. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука, 1973. 164 с.

Соколов Б.С. Очерки становления венда. М.: КМК, 1997. 156 с.

Стратиграфическая схема вендских отложений Московской синеклизы. Объяснительная записка. М.: Центр. регион. геол. центр, 1996. 46 с.

*Тимофеев Б.В.* Микрофитологическое исследование древних свит. Л.: Наука, 1966. 237 с.

Якобсон К.Э. Проблемы венда Восточно-Европейской платформы // Региональная геология и металлогения. 2014. № 60. С. 109–116.

*Evitt W.R.* A discussion and proposals concerning dinoflagellates, hystrichosphaeras and acritarchs // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1963. V. 49. № 2. P. 158–164.

*Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R.* International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Regnum Vegetabile 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books, 2018. 254 p.

https://doi.org/10.12705/Code. 2018

# Fossil Organisms of the Kotlin Regonal Stage of the Upper Vendian of North-West of the Russian Plate (Leningrad Region)

## E. Yu. Golubkova, E. A. Kushim, A. B. Tarasenko

The vertical distribution and habitat conditions of micro- (group of microfossils) and macroscopic fossils of the Upper Vendian of the North-Western part of the Russian plate were analyzed. Five associations were distinguished: one improverished transit and four diverse Kotlin age. For substantiating Kotlin age, the following species diagnostic taxa should be used: *Aataenia reticularis, Bicuspidata fusiformis, Kanilovia* aff. *insolita, Po-moria rhomboidalis, Pterospermopsimorpha rigida* sp. nov., *Vendotaenia antiqua*. Filamentous algae *Aataenia, Bicuspidata* have been studied. The algae *Bicuspidata fusiformis* are compared with cyanobacteria of the order Oscillatoriales. A new species of acritarch *Pterospermopsimorpha rigida* has been described.

Keywords: microfossils, Kotlin Regional Stage, Upper Vendian, East European Platform
УДК 541.11

# FAGACEAE В ЭОЦЕНОВОЙ ПАЛИНОФЛОРЕ ЮГА ПРИМОРСКОГО КРАЯ: Новые данные по таксономии и морфологии

© 2020 г. Н. Н. Нарышкина<sup>*a*, \*</sup>, Т. А. Евстигнеева<sup>*b*, \*\*</sup>

<sup>а</sup>Институт географии РАН, Москва, Россия <sup>b</sup>ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток, Россия \*e-mail: naryshkina.natali@gmail.com \*\*e-mail: evstigneeva@biosoil.ru Поступила в редакцию 14.03.2019 г. После доработки 03.06.2019 г. Принята к публикации 03.06.2019 г.

С помощью СЭМ изучены дисперсные пыльцевые зерна Fagaceae из эоценовых отложений юга Приморского края. Выявлено 14 типов пыльцевых зерен Fagaceae: один из них относится к вымершему роду Eotrigonobalanus, четыре типа отнесено к подсемейству Castaneoideae, два типа – к роду Fagus и семь типов – к роду Quercus, среди которых четыре – пыльца листопадных дубов (Quercus), один – вечнозеленых дубов (Cyclobalanoides), и два типа – пыльца вечнозеленых жестколистных дубов (Heterobalanus). Присутствие пыльцы вымершего рода Eotrigonobalanus для изученного региона установлено впервые. Полученные данные свидетельствуют о значительном разнообразии семейства Fagaceae в эоцене Приморского края.

*Ключевые слова:* Eotrigonobalanus, Castanea, Castanopsis, Lithocarpus, Fagus, Ouercus, эоцен, Приморье **DOI:** 10.31857/S0031031X20040121

## введение

Семейство Fagaceae включает 10 родов: Fagus L., Nothofagus Blume, Trigonobalanus Forman, Castanopsis (D. Don) Spach., Castanea L., Lithocarpus Blume, Quercus L., Chrysolepis Hjelmquist, Colombobalanus Lozano, Cyclobalanopsis Oerst. (APG, 2003, 2009). Представители Fagaceae играют важную роль в экосистемах Северного полушария, часто доминируя в умеренных, субтропических и тропических областях с центром разнообразия в тропиках Юго-Восточной Азии (Soepadmo, 1972; Crepet, Daghlian, 1980; Меницкий, 1984, Kubitzki, 1993; Zhou, 1999; Manos, Stanford, 2001; Menitsky, 2005). Разнообразие на видовом vpoвне (Manos et al., 2001, 2008) равномерно распределяется между сезонными субтропическими и вечнозелеными тропическими лесами Центральной Америки (род Quercus) и лесами южной части континентальной Азии и Малайского архипелага (подсемейство Castaneoideae Oerst.). Ископаемые находки Fagaceae (цветки и плоды Archaefagacea futabensis Takahashi, Friis, Herendeen et Crane из отложений раннего коньяка Японии; Takahashi et al., 2008) известны с конца мелового периода. Пыльцевые зерна Archaefagacea futabensis по морфологическим признакам схожи с таковыми у современных Castaneoideae. Однако заметную роль в растительных сообществах представители Fagaceae стали играть только в

палеогене (Grímsson et al., 2015, 2016). В эоцене сформировались все современные роды этого семейства. Наиболее типичными представителями семейства Fagaceae в эоценовых палинофлорах юга Приморского края являлись Quercus gracilis Boitz., Q. graciliformis Boitz., Q. conferta Boitz., Q. forestdalensis Trav., Quercites sparsus (Mart.) Samoil., а также представители Fagus, Castanea и Castanopsis (Баскакова, Громова, 1982; Болотникова, 1988; Верховская, Кундышев, 1989; Павлюткин, Петренко, 2010). Отметим, что исследования пыльцевых зерен с помощью только светового микроскопа не дают полной информации. необходимой для их точной идентификации. Использование сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) в оценке ископаемых пыльцевых зерен открывает новые перспективы, как для таксономических, так и для эволюционных и палеоэкологических исследований (Liu et al., 2007; Naryshkina, Evstigneeva, 2009; Denk et al., 2012; Evstigneeva, Naryshkina, 2012, 2013; Tekleva et al., 2014; Grímsson et al., 2015, 2016; Hofmann, Gregor, 2018; и др.).

Цель настоящей работы — выявить особенности морфологического строения ископаемых пыльцевых Fagaceae с помощью СЭМ, определить их более точное систематическое положение и установить таксономическое разнообразие буковых в эоцене юга Приморского края.



**Рис. 1.** Карта-схема района исследований. 1956 – точка отбора образцов.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, проект 16-04-01241 и по теме Госзадания №0148-2019-0005 (регистрационный номер 01201352491).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили коллекционные образцы из эоценовых отложений, вскрытых скважиной 1956 (рис. 1) в пределах угловской свиты Шкотовской впадины (юг Приморского края). Ранее Н.Б. Верховская и А.С. Кундышев (1989) провели детальный анализ таксономического состава и количественных характеристик спорово-пыльцевых спектров этих отложений.

Палинологический материал был изучен с помощью сканирующего электронного микроскопа Zeiss Merlin в Центре коллективного пользования ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Для изучения особенностей строения скульптуры ископаемых дисперсных пыльцевых зерен было отобрано семь образцов с преобладанием пыльцы Fagaceae (1956 SH/345, 1956 SH/431, 1956 SH/455, 1956 SH/475, 1956 SH/480, 1956 SH/490, 1956 SH/492). Далее материал отмывали от глицерина и наносили на столик для СЭМ. Затем в напылителе Quorum Q150 объекты в вакууме покрывались хромом. Всего было исследовано 34 фоссильных пыльцевых зерна. Терминология для описания морфологии пыльцевых зерен дана ранее (Halbritter et al., 2018).

Образцы № 5 1956 SH/305, 1956 SH/315, 1956 SH/325, 1956 SH/335, 1956 SH/345, 1956 SH/405, 1956 SH/431, 1956 SH/439, 1956 SH/455, 1956 SH/475, 1956 SH/480, 1956 SH/490, 1956 SH/492 хранятся в палеоботанической коллекции № 5 (1956 SH) "Биоресурсной коллекции" ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (г. Владивосток).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

В результате детального исследования дисперсных пыльцевых зерен определены следующие представители семейства Fagaceae (табл. 1).

#### Род Eotrigonobalanus Walther et Kvaček

Еоtrigonobalanus sp. (табл. XI, фиг. 1, 2; см. вклейку), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговато-сфероидальные, соотношение длины полярной оси и экваториального диаметра (P/E) = 1.3; полярная ось 20.0-21.1 мкм, экваториальный диаметр около 10.4-15.8 мкм; трехбороздные, борозды длинные, около 16.3 мкм. Скульптура поверхности морщинистая, тонкие скульптурные элементы скручиваются и переплетаются, формируя более крупные морщины – косы. Длина струй 0.7-1.4 мкм, ширина 0.1-0.2 мкм.

Сравнение. Для ископаемых пыльцевых зерен Eotrigonobalanus характерно большое разнообразие размера, формы и типа скульптурных элементов (Grímsson et al., 2015). Пыльца Eotrigonobalanus описана из отложений палеоцена—эоцена Австрии (Hofmann, Zetter, 2010; Hofmann et al., 2011), эоцена юга Русской равнины (Викулин, Нарышкина, 2015), эоцена Западной Гренладии (Grímsson et al., 2015), палеоцена Западной Гренландии (Grimsson et al., 2016), эоцена Германии (Hofmann, Gregor, 2018), олигоцена Центральной Европы (Denk et al., 2012).

Обнаруженные нами пыльцевые зерна Eotrigonobalanus по скульптуре наиболее схожи с пыльцой из отложений олигоцена Центральной Европы (Denk et al., 2012), палеогена (средний эоцен) юга Русской равнины (Викулин, Нарышкина, 2015) и эоцена Западной Гренландии (Grímsson et al., 2015). Это первое описание пыльцы Eotrigonobalanus для юга Приморского края.

### ПОДСЕМЕЙСТВО CASTANEOIDEAE OERST.

Саstaneoideae sp. 1 (aff. Castanea) (табл. XI, фиг. 3, 4), исследовано три пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговатые, P/E = 1.6; полярная ось 11.0– 13.3 мкм, экваториальный диаметр 6.6–8.2 мкм; трехборозднооровые, борозды длинные, около 9.0 мкм. Скульптура сглажено морщинистая, об-

Морфотипы	Глубина, см						
	345	431	455	475	480	490	492
Eotrigonobalanus sp.						+	+
Castaneoideae sp. 1	+					+	
(aff.Castanea)							
Castaneoideae sp. 2				+	+		
(aff. Castanopsis cuspidata)							
Castaneoideae sp. 3				+			
(aff. Castanopsis/Lithocarpus)							
Castaneoideae sp. 4							+
(aff. Castanopsis/Lithocarpus)							
Fagus sp. 1	+		+				
(aff. Fagus japonica)							
Fagus sp. 2						+	+
Quercus sp.1		+				+	
(aff. Quercus, секция Lobatae)							
Quercus sp. 2	+	+					
(aff. Quercus, секция Lobatae)							
Quercus sp. 3	+		+			+	
(aff. Quercus)							
Quercus sp. 4				+	+		
(aff. Quercus, секция Cerris)							
Quercus sp. 5		+					
(aff. Cyclobalanoides)							
Quercus sp. 6		+			+	+	
(aff. Heterobalanus)							
Quercus sp. 7		+					+
(aff. Heterobalanus, секция Ilex)							

Таблица 1. Распространение пыльцы Fagaceae по разрезу скважины 1956

разована гладкими, короткими морщинами 0.7 мкм длиной и 0.3 мкм шириной, края скульптурных элементов нечетко выраженные, формируют слабый рельеф. Между морщинами имеются перфорации.

Сравнение. Пыльцевые зерна со сглаженной скульптурой характерны для рода Castanea (Grímsson et al., 2015; Нарышкина, 2016; Нарышкина, Евстигнеева, 2017).

Саstaneoideae sp. 2 (aff. Castanopsis cuspidata) (табл. XI, фиг. 5, 6), исследовано три пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, эллипсоидальные, в очертании с полюса трехлопастные, с экватора продолговатые, P/E = 1.5; полярная ось 18.0-20.2 мкм, экваториальный диаметр 11.1-14.4 мкм; трехборозднооровые, борозды длинные, около 13.6 мкм. Скульптура поверхности морщинистая, образована узкими морщинами до 0.1 мкм и длиной до 1.0 мкм. Скульптурные элементы расположены близко друг к другу и пересекаются между собой.

Сравнение. Ископаемые пыльцевые зерна с подобным типом скульптуры были описаны из голоценовых отложений Японии и Японского моря и определены как Castanopsis cuspidata Schottky (Miyoshi, 1983; Нарышкина, Евстигнеева, 2017).

Саstaneoideae sp. 3 (aff. Castanopsis/Lithocarpus) (табл. XI, фиг. 7, 8), исследовано одно пыльцевое зерно. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговато-сфероидальные, P/E = 1.3; полярная ось 15.6 мкм, экваториальный диаметр 12.0 мкм; трехборозднооровые, борозды длинные, около 8.6 мкм. Скульптура поверхности крупно морщинистая, образована морщинами длиной до 1.4 мкм и шириной 0.3 мкм со сглаженным рельефом. Между морщинами имеются перфорации.

Сравнение. Пыльцевые зерна Castaneoideae sp. 3 крупнее по размеру, чем Castaneoideae sp. 1 и имеют более длинные скульптурные элементы. В целом скульптура современных пыльцевых зерен Castaneoideae в СЭМ описывается как струйчатая или слабо морщинистая (Van Benthem et al., 1984; Wang, Chang, 1991; Denk et al., 2012; Grímsson et al., 2015). Ранее нами для некоторых видов Castanopsis и Lithocarpus скульптура также описывалась как морщинистая, сформированная широкими и гладкими морщинами (Нарышкина, 2016; Нарышкина, Евстигнеева, 2017). Саstaneoideae sp. 4 (aff. Castanopsis/Lithocarpus) (табл. XI, фиг. 9, 10), исследовано одно пыльцевое зерно. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговатые, P/E = 1.7; полярная ось 15.9 мкм, экваториальный диаметр 9.5 мкм; трехборозднооровые, борозды длинные, около 14.9 мкм. Скульптура поверхности морщинисто-струйчатая, образована морщинами длиной 1.4–2.2 мкм и шириной 0.2–0.3 мкм, с четкими границами, хорошо выраженным рельефом и хаотично пересекающимися.

С р а в н е н и е. Обоснованием для выделения Castaneoideae sp. 4 послужило отличие в длине (1.4—2.2 мкм) и степени приподнятости скульптурных элементов (морщин), формирующих поверхность и характер залегания от таковых у Castaneoideae sp. 3 (табл. XI, фиг. 7, 8).

#### ПОДСЕМЕЙСТВО FAGOIDAE K.KOCH

#### Род Fagus L.

Fagus sp. 1 (aff. Fagus japonica) (табл. XII, фиг. 1, 2; см. вклейку), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора округлые, P/E = 1.1; полярная ось 27.8– 31.3 мкм, экваториальный диаметр 22.4–27.5 мкм; трехборозднооровые, борозды короткие, поры хорошо заметны. Скульптура поверхности морщинистая, образована широкими (около 0.3 мкм) морщинами, длиной до 0.1 мкм. Морщины между собой перекрещиваются или сливаются, расположены хаотично и имеют вторичную скульптуру в виде поперечных складочек.

Сравнение. Морщинистая скульптура с широкими перекрещивающимися и выступающими морщинами характерна для рода Fagus (Praglowski, 1982; Denk, 2003; Grímsson et al., 2015, 2016). Наибольшее сходство скульптуры исследованных нами ископаемых пыльцевых зерен Fagus sp. 1 было обнаружено со скульптурой пыльцевого зерна Fagus japonica Maxim. (Denk, 2003).

Fagus sp. 2 (табл. XII, фиг. 3, 4), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора округлые, P/E = 1.2; полярная ось 23.6–31.3 мкм, экваториальный диаметр 23.5–26.7 мкм; трехборозднооровые, борозды короткие, поры хорошо заметны. Скулыптура поверхности морщинистая, морщины 0.5–0.6 мкм шириной и длиной до 1.9 мкм. Морщины между собой перекрещиваются или сливаются,

расположены хаотично и имеют вторичную скульптуру – шероховатую или гранулярную.

С р а в н е н и е. Обоснованием для выделения морфотипа Fagus sp. 2 послужило отличие размеров скульптурных элементов (морщин), формирующих поверхность, и различие во вторичной скульптуре. Морщины более длинные и широкие, чем у ископаемых пыльцевых зерен Fagus sp. 1 (табл. XII, фиг. 1, 2). Вторичная скульптура поверхности пыльцевых зерен Fagus sp. 1 – в виде поперечных складочек, тогда как у Fagus sp. 2 она шероховатая или гранулярная.

#### Род Quercus L.

Quercus sp. 1 (aff. Quercus, секция Lobatae) (табл. XII, фиг. 5, 6), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, эллипсоидальные, в очертании с полюса трехлопастные, с экватора продолговатые, P/E = 1.8; полярная ось 26.5–29.2 мкм, экваториальный диаметр 18.2–21.8 мкм; трехбороздные, длина борозд около 24.5 мкм. Скульптура крупноморщинистая, образована крупными, гладкими морщинами шириной более 1.5 мкм. Между морщинами имеются перфорации.

Сравнение. В эоценовых отложениях Гренландии (Grímsson et al., 2015) пыльца с подобным типом скульптуры была определена как Quercus sp. 3 (aff. Group Lobatae).

Quercus sp. 2 (aff. Quercus, секция Lobatae) (табл. XII, фиг. 7, 8), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, эллипсоидальные, в очертании с полюса трехлопастные, с экватора – продолговатые, P/E = 1.6; полярная ось 28.8–30.0 мкм, экваториальный диаметр 15.4–23.3 мкм; трехбороздные, длина борозд около 20.2 мкм. Скульптура морщинистая, морщины гладкие, шириной до 0.7 мкм. Между морщинами хорошо заметны перфорации.

С р а в н е н и е. Этот тип пыльцевых зерен сходен с таковым у ряда видов Quercus секции Lobatae из Северной Америки (Solomon, 1983). Пыльца с подобным типом скульптуры была обнаружена также в эоценовых отложениях Западной Гренландии (Grímsson et al., 2015) и западной части Северной Америки (Bouchal et al., 2014).

Quercus sp. 3 (aff. Quercus) (рис. 2, *a*,  $\delta$ ), исследовано шесть пыльцевых зерен. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговатые, P/E = 1.66; полярная ось 20.8–22.5 мкм, эк-

Рис. 2. Ископаемые пыльцевые зерна Quercus, ФНЦ Биоразнообразия РАН № 5 1956; юг Приморского края; эоцен; СЭМ:  $a, \delta$  – Quercus sp. 3 (aff. Quercus), инт. 490 см: a – общий вид,  $\delta$  – скульптура поверхности; a, e – Quercus sp. 4 (aff. Quercus, секция Cerris), инт. 480 см: e – общий вид, e – скульптура поверхности; d, e – Quercus sp. 5 (aff. Cyclobalanoides), инт. 431 см: d – общий вид, e – скульптура поверхности; w, s – Quercus sp. 6 (aff. Heterobalanus), инт. 431 см: w – общий вид, s – скульптура поверхности;  $u, \kappa$  – Quercus sp. 7 (aff. Heterobalanus, секция Ilex), инт. 431 см: w – общий вид, s – скульптура поверхности; a, g, d, w, u – 2 мкм;  $\delta, e, e, 3, \kappa$  – 1 мкм.



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2020

ваториальный диаметр 10.5—18.8 мкм; трехбороздные, борозды длинные, около 18.6 мкм. Скульптура бородавчато-складчатая, образована бородавками, объединяющимися в складки шириной до 0.5 мкм. Между крупными складками имеются перфорации.

С р а в н е н и е. Подобный тип скульптуры характерен для пыльцевых зерен некоторых современных видов подрода Quercus L. (листопадные дубы) подсекции Quercus (Нарышкина, 2015).

Quercus sp. 4 (aff. Quercus, секция Cerris) (рис. 2, *в*, *г*), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговатые, P/E = 1.7; полярная ось 21.7–25.5 мкм, экваториальный диаметр 12.6–15.3 мкм; трехбороздные, длина борозд 20.0 мкм. Скульптура мелкобородавчатая, бородавки довольно плотно распределены по поверхности и усложнены поперечными морщинками.

С р а в н е н и е. Подобный тип скульптуры был описан для пыльцевых зерен Quercus cerris L. подсекции Cerris (Smit, 1973; Van Benthem et al., 1984; Нарышкина, 2015).

Quercus sp. 5 (aff. Cyclobalanoides) (рис. 2,  $\partial$ , e), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговатые, P/E = 1.6; полярная ось 23.3–23.5мкм, экваториальный диаметр 13.7–14.6 мкм; трехбороздные, длина борозд около 18.7 мкм. Скульптура морщинисто-бородавчатая, образована бородавками с хорошо заметной гранулярной структурой. Бородавки, объединяясь, образуют морщинистую скульптуру.

Сравнение. Тип скульптуры (морщинисто-бородавчатый с гранулами) характерен для пыльцы некоторых современных видов вечнозеленых дубов (Liu et al., 2007; Denk, Grimm, 2009; Нарышкина, 2015).

Quercus sp. 6 (aff. Heterobalanus) (рис. 2, *ж*, *з*), исследовано четыре пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с полюса трехлопастные, с экватора продолговатые, P/E = 1.7; полярная ось 17.9–21.2 мкм, экваториальный диаметр 10.8–13.6 мкм; трехбороздные, длина борозд около 15.9 мкм. Скульптура мелкоморщинистая, с вертикально или горизонтально направленными кончиками скульптурных элементов (палочковидные).

Сравнение. Ранее нами (Нарышкина, 2015) такой тип скульптуры был описан как Heterobalanus — тип, характерный для пыльцевых зерен видов подрода Heterobalanus Oerst. (вечнозеленые жестколистные дубы).

Quercus sp. 7 (aff. Heterobalanus, секция Ilex) (рис. 2, *u*,  $\kappa$ ), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговатые, P/E = 1.9; полярная ось 18.3–22.4 мкм, экваториальный диаметр 10.6– 11.5 мкм; трехбороздные, длина борозд около 13.9 мкм. Скульптура мелкоморщинистая, состоит из заостренных, вертикально направленных палочковидных скульптурных элементов.

Сравнение. Скульптура характерна для пыльцевых зерен Q. phillyreoides A. Gray и Q. engleriana Seem. подсекция Ilex (Smit, 1973; Liu et al., 2007; Нарышкина, 2015). В отличие от предыдущего пыльцевого типа Quercus sp. 6, кончики скульптурных элементов, формирующих скульптуру Quercus sp. 7, длиннее и острее.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В результате детального исследования дисперсных пыльцевых зерен из эоценовых отложений юга Приморского края выделено 14 морфотипов Fagaceae: один из них относится к вымершему роду Eotrigonobalanus, четыре отнесены к подсемейству Castaneoideae, два – к роду Fagus и семь – к роду Quercus.

Использование СЭМ позволило более точно определить систематическое положение ряда таксонов. Так, пыльцевые зерна Castaneoideae sp. 2 и Fagus sp. 1 показали наибольшее сходство с пыльцевыми зернами современных видов – Castanopsis cuspidata и Fagus japonica, соответственно. Пыльцевые зерна Quercus sp. 4 и Quercus sp. 6–7 идентифицированы до уровня секций – Cerris и Ilex.

Интерес представляет сопоставление полученных нами палинологических результатов с данными по макрофлоре Приморского края. Так, пыльцевые зерна вымершего рода Eotrigonobalanus впервые обнаружены и описаны нами для юга Приморского края. В листовой флоре раннего олигоцена Краскино (юг Приморского края) также отмечен Eotrigonobalanus sp. (Павлюткин и др., 2014). Эти данные позволяют утверждать, что Eotrigonobalanus произрастал на данной территории уже в эоцене—олигоцене. Считается, что он был типичным представителем вечнозеленых лесов палеогена и процветал в различных местообитаниях (Walther, 2000).

В палеогеновых флорах юга Приморского края широко представлено подсемейство Castaneoideae: Castaneoideae sp. 1 (aff. Castanea), Castaneoideae sp. 2 (aff. Castanopsis cuspidata), Castaneoideae sp. 3–4 (aff. Castanopsis/Lithocarpus). Пыльцевые зерна Castaneoideae sp. 1 (aff. Castanea) определены только до рода. Макрофлора более разнообразна. Так, в палеогеновых (эоцен – ранний олигоцен) листовых флорах юга Приморского края установлено несколько видов Castanea, например, С. tanaii Huzioka, C. longifolia Borsuk, С. miomollissima Hu et Chaney, С. sachalinensis Kodrul (Красилов, Алексеенко, 1977; Кундышев, Петренко, 1987; Ахметьев, 1993; Аблаев, 2000; Павлюткин, 2007; Павлюткин и др., 2014).

Пыльцевые зерна Castaneoideae sp. 2 схожи с пыльцевыми зернами современного вида C. cuspidata. В раннеолигоценовой листовой флоре Краскино были описаны представители вымершего рода Fagopsis: F. nipponica Tanai и F. primorica Pavlyutkin (Павлюткин и др., 2014). Й. Бучал и др. (Bouchal et al., 2014), описывая пыльцевые зерна Fagopsis из отложений западной части Ceверной Америки, указывал на их наибольшее сходство с таковыми у современных видов Castaneoideae, в частности, по типу микроскульптуры они близки к Castanopsis cuspidata. Кроме того, из отложений верхнего олигоцена Южного Китая описана древесина Castanopsis nanningensis Huang, Jin, Quan et Oskolski, имеющая наибольшее сходство с современным видом C. cuspidata (Huang et al., 2018). Вероятнее всего, в палеогене на территории востока Азии произрастал предковый вид C. cuspidata.

Типы пыльцевых зерен Castaneoideae sp. 3–4 на данном этапе изучения удалось идентифицировать только до группы родов Castanopsis/Lithocarpus. Листовые отпечатки Castanopsis и Lithocarpus также известны из эоцен—олигоценовых отложений Приморского края (Кундышев, Петренко, 1987; Павлюткин, 2007; Павлюткин и др., 2014).

Род Fagus L. представлен двумя типами пыльцевых зерен — Fagus sp. 1 (aff. Fagus japonica) и Fagus sp. 2. В листовой флоре палеогена юга Приморского края также отмечено несколько видов Fagus, в том числе и близких к F. japonica. Известен, например, F. antipovii Heer (Штемпель, 1926; Аблаев, 2000; Павлюткин, Петренко, 2010; Павлюткин и др., 2014), который, по данным Т. Танаи (Tanai, 1974), является предковым видом для F. crenata Blume и F. japonica. Обнаружен также и F. paleojaponica Tanai et Опое в отложениях эоцена-нижнего олигоцена (Красилов, Алексеенко, 1977). В раннеолигоценовой листовой флоре Краскино описан F. cf. paleocrenata Okutsu, близкий к двум видам бука: F. paleocrenata и F. stuxbergii (Nath.) Tanai (Павлюткин и др., 2014), а также F. cf. evenensis Cheleb., близкий к современному виду F. engleriana Seem, произрастающему в Центральном Китае. В настоящее время F. japonica относится к подроду Engleriana и произрастает на территории Корейского п-ова и в Японии (о-ва Хонсю, Кюсю и Сикоку). Вероятнее всего, в палеогене на юге Приморского края уже произошла дифференциация буков на уровне подродов.

Род Quercus в эоценовой палинофлоре юга Приморского края среди Fagaceae играет более заметную роль и насчитывает семь морфотипов пыльцевых зерен. Он представлен тремя линиями: листопадные дубы подрода Quercus – Quercus sp. 1-4, вечнозеленые дубы подрода Cyclobalanoides – Quercus sp. 5 и вечнозеленые жестколистные дубы подрода Heterobalanus – Quercus sp. 6-7. Особый интерес вызывают пыльцевые зерна Quercus sp. 1 и sp. 2. По морфологическим признакам выделенные морфотипы близки к некоторым видам секции Lobatae североамериканских красных дубов. Пыльцевые зерна с подобным типом скульптуры были идентифицированы с помошью СЭМ также в эоценовых отложениях Гренландии, Северной Европы и западной части Северной Америки (Bouchal et al., 2014; Grímsson et al., 2015; Denk et al., 2017). В эоценовой листовой флоре юга Приморского края описан Q. kobatakei Tanai et Yokoyama (Алексеенко, Красилов, 1980), по строению эпидермы близкий к некоторым видам подродов Protobalanus (юг Северной Америки) и Erythrobalanus (Средиземноморье). Пыльцевые зерна Quercus sp. 3 и sp. 4 (секция Cerris) могут рассматриваться как индикаторы присутствия в палеофлорах листопадных дубов.

По листовой флоре палеогена (эоцен—олигоцен) юга Приморского края к секции Cerris отнесены ископаемые Q. pseudocastanea Goepp. (Ахметьев, Манчестер, 2000), Q. ussuriensis Krysht. (Ахметьев, 1988; Tanai, Uemura, 1994; Фотьянова, 1997; Павлюткин и др., 2014) и Q. kraskinensis Pavlyutkin (Павлюткин, 2015).

Представители вечнозеленых жестколистных дубов Heterobalanus (в том числе, секция Ilex Loud.), вероятно, также присутствовали в растительности эоцена-олигоцена юга Приморского края. Пыльца этих дубов была идентифицирована нами как в нижней, так и верхней части разреза (табл. 1). Это подтверждают и данные по макрофлоре. Так, листья Q. chekryzhovii Pavlyutkin из раннеолигоценовой флоры Краскино (юг Приморского края) сравнивались с современным Q. incana Roxb. – представителем секции Ilex (Павлюткин, 2015). В этой же флоре был обнаружен отпечаток листа Quercus sp., имеющий сходство с современными видами Q. lanata Smith и Q. franchetii Scan, также входящими в состав секции Ilex (Павлюткин и др., 2014).

Таким образом, результаты исследования дисперсных пыльцевых зерен хорошо сопоставимы с данными по макрофлоре, что свидетельствует о значительном разнообразии семейства Fagaceae в эоценовой растительности Приморского края. В составе эоценовых флор Приморья были представлены почти все роды семейства: Fagus, Castanea, Castanopsis, Lithocarpus, Quercus, а также вымерший род Eotrigonobalanus. Наибольшее разнообразие отмечено для рода Quercus, что подтверждает мнение Л.И. Фотьяновой (1997) о дифференциации на подродовые категории рода Quercus к позднему эоцену на территории Востока Азии.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А.Г. Биостратиграфия палеогена побережья юга Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2000. 117 с.

Алексеенко Т.М., Красилов В.А. Строение эпидермиса и систематическое положение дубов с лопастными листьями из миоцена Приморья // Палеонтол. журн. 1980. № 3. С. 118–124.

Ахметьев М.А. Кайнозойские флоры Восточного Сихотэ-Алиня. М.: ГИН АН СССР, 1988. 48 с.

Ахметьев М.А. Фитостратиграфия континентальных отложений палеогена и миоцена внетропической Азии. М.: Наука, 1993. 143 с. (Тр. ГИН РАН. Вып.475).

Ахметьев М.А., Манчестер С.Р. Новый вид Paleocarpinus (Betulaceae) из палеогена Восточного Сихотэ-Алиня // Палеонтол. журн. 2000. № 4. С. 107–112.

Баскакова Л.А., Громова Н.С. Фитостратиграфическое расчленение палеогеновых отложений Юго-Западного Приморья // Сов. геол. 1982. № 11. С. 68–77.

Болотникова М.Д. Палинологическая характеристика и возраст угленосных отложений Чернышевского буроугольного месторождения (Южное Приморье) // Тихоокеан. геол. 1988. № 4. С. 101–105.

Верховская Н.Б., Кундышев А.С. Физиономические особенности спорово-пыльцевых спектров и их использование в стратиграфии // Кайнозой Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 128–134.

Викулин С.В., Нарышкина Н.Н. Представители семейства Буковых (Fagaceae) в палинофлоре палеогена юга Русской равнины // Геология и биоразнообразие мезозойско-кайнозойских отложений юга России. Матер. Всеросс. научно-практ. конф. 20-24 июля 2015 г. / Ред. Пинчук Т.Н. Горячий Ключ, 2015. С. 50–56.

Красилов В.А., Алексеенко Т.М. Смена растительных сообществ в палеогене и неогене Южного Приморья / Палеоботаника на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 7–17.

Кундышев А.С., Петренко Т.И. О возрасте Болотнинской ископаемой флоры Южного Приморья // Палинология Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 53–59.

Меницкий Ю.Л. Дубы Азии. Л.: Наука, 1984. 315 с.

*Нарышкина Н.Н.* Морфология пыльцы восточноазиатских представителей рода Quercus (Fagaceae) // Ботан. журн. 2015. Т. 100. № 9. С. 873-885.

Нарышкина Н.Н. Морфология пыльцевых зерен некоторых видов термофильных буковых (Fagaceae) // Бюлл. БСИ ДВО РАН [Электронный ресурс]: науч. журн. Вып. 15. Владивосток: Ботан. сад–ин-т ДВО РАН, 2016. С. 54–56.

Нарышкина Н.Н. Евстигнеева Т.А. Пыльца Castaneoidae (Fagaceae) из голоценовых отложений Японского моря // Палеонтол. журн. 2017. № 3. С. 97–106.

Павлюткин Б.И. Эоценовая усть-давыдовская флора юга Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2007. 148 с.

Павлюткин Б.И. Род Quercus (Fagaceae) в раннеолигоценовой флоре Краскино (Приморский край) // Палеонтол. журн. 2015. № 6. С. 103–110.

Павлюткин Б.И. Петренко Т.И. Стратиграфия палеоген-неогеновых отложений Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2010. 164 с. Павлюткин Б.И., Чекрыжов И.Ю., Петренко Т.И. Геология и флоры нижнего олигоцена Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2014. 236 с.

Фотьянова Л.И. Лопастно-зубчатые дубы в эоцене Восточной Азии // Палеонтол. журн. 1997. № 2. С. 103– 112.

Штемпель Б.М. Угловский район. Отчет о геологическом исследовании осенью 1924 г. // Матер. геол. полезн. ископ. Дальнего Востока. 1926. № 45. С. 1–88.

*APG II.* An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. V. 141. Nº 4. P. 399–436. *APG III.* An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linn. Soc. 2009. V. 161. Nº 2. P. 105–121.

*Bouchal J., Zetter R., Grímsson F., Denk T.* Evolutionary trends and ecological differentiation in early Cenozoic Fagaceae of western North America // Amer. J. Bot. 2014. V.101. P. 1–18.

*Crepet W.L., Daghlian Ch.P.* Castaneoid inflorescences from the Middle Eocene of Tennessee and diagnostic Value of pollen (at the subfamily level) in the Fagaceae // Amer. J. Bot. 1980. V. 67. P. 739–757.

*Denk T.* Phylogeny of Fagus L. (Fagaceae) based on morphological data // Plant Syst. Evol. 2003. V. 240. P. 55–81. *Denk T., Grimm G.W.* Significance of pollen characteristics for infrageneric classification and phylogeny in Quercus (Fagaceae) // Int. J. Plant Sci. 2009. V. 170. P. 926–940.

Denk T., Grimm G.W., Manos P.S. et al. An updated infrageneric classification of the oaks: review of previous taxonomic schemes and synthesis of evolutionary patterns // Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L. V. 7 / Eds. Gil-Pelegrín E., Peguero-Pina J., Sancho-Knapik D. Cham: Springer, 2017. P. 13–38.

*Denk T., Grímsson F., Zetter R.* Fagaceae from the early Oligocene of Central Europe: Persisting new world and biogeographic links // Rev. Palaeobot. Palynol. 2012. V. 169. P. 7–20.

*Evstigneeva T.A., Naryshkina N.N.* Holocene vegetation changes on the north-eastern coast of the Korean Peninsula based on the palynological data // Acta Palaeobot. 2012. V. 52. № 1. P. 147–155.

*Evstigneeva T.A., Naryshkina N.N.* Mid-Holocene vegetation and environments on the northeastern coast of the Korean Peninsula // Botanica Pacifica. 2013. V. 2. № 1. P. 27–34.

*Grímsson F, Grimm G.W., Zetter R., Denk T.* Cretaceous and Paleogene Fagaceae from North America and Greenland: evidence for a Late Cretaceous split between Fagus and the remaining Fagaceae // Acta Palaeobot. 2016. V. 56. № 2. P. 247–305.

*Grímsson F, Zetter R., Grimm G.W. et al.* Fagaceae pollen from the early Cenozoic of West Greenland: revisiting Engler's and Chaney's Arcto-Tertiary hypotheses // Plant Syst. Evol. 2015. V. 301. P. 809–832.

Halbritter H., Ulrich S., Grímsson F. et al. Illustrated Pollen Terminology. Springer, 2018. 483 p.

*Hofmann C.-C., Gregor H.-J.* Scanning electron microscope and light microscope investigations of pollen from an atypical mid-Eocene coal facies in Stolzenbach mine (PreußenElektra) near Borken (Kassel, Lower Hesse, Germany) // Rev. Palaeobot. Palynol. 2018. V. 252. P. 41–63.

*Hofmann C.-C., Mohamed O., Egger H.* A new terrestrial palynoflora from the Palaeocene / Eocene boundary in the

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2020

northwestern Tethyan realm (St. Pankraz, Austria) // Rev. Palaeobot. Palynol. 2011. V. 166. P. 295–310.

*Hofmann C.-C., Zetter R.* Upper Cretaceous sulcate pollen from the Timerdyakh Formation, Vilui Basin (Siberia) // Grana. 2010. V. 49. P. 170–193.

*Huang L., Jin J., Quan C., Oskolski A.A.* Mummified fossil woods of Fagaceae from the upper Oligocene of Guangxi, South China // J. Asian Earth Sci. 2018. V. 152. P. 39–51.

*Kubitzki K.* Fagaceae // The families and genera of vascular plant. V. 2 / Eds. Kubitzki K.J., Rohwer G., Bittrich B. N.Y.: Springer, 1993. P. 301–309.

*Liu Y.-S., Zetter R., Ferguson D.K., Mohr B.A.R.* Discriminating fossil evergreen and deciduous Quercus pollen: A case study from the Miocene of eastern China // Rev. Palaeobot. Palynol. 2007. V. 145. P. 289–303.

*Manos P.S., Cannon C.H., Oh S.H.* Phylogenetic relationships and taxonomic status of the paleoendemic Fagaceae of western North America: recognition of a new genus, Notholithocarpus // Madrono. 2008. V. 55. P. 181–190.

*Manos P.S., Stanford A.M.* The biogeography of Fagaceae: tracking the Tertiary history of temperate and subtropical forests of the Northern Hemisphere // Intern. J. Plant Sci. 2001. V. 162. P. 77–93.

*Manos P.S., Zhou Z.-K., Cannon C.H.* Systematics of Fagaceae: phylogenetic test of reproductive train evolution // Intern. J. Plant Sci. 2001. V. 162. P. 1361–1379.

*Menitsky Y.L.* Oaks of Asia. Enfield, New Hampshire: Sci. Publ., 2005. 549 p.

*Miyoshi N.* Pollen morphology of the genus Castanopsis (Fagaceae) in Japan // Grana. 1983. V. 22. P. 19–21.

*Naryshkina N.N., Evstigneeva T.A.* Sculpture of pollen grains of Quercus L. from the Holocene of the south of the Sea of Japan // Paleontol. J. 2009. V. 43. № 10. P. 1309–1315.

*Praglowski J.* Fagaceae L.: Fagoideae // World Pollen Spore Flora. V. 11. Stockholm: Almqvist and Wiksell, 1982. P. 1–28.

*Smit A*. A scanning electron microscopical study of the pollen morphology in the genus Quercus // Acta Bot. Neerl. 1973. V. 22. P. 655–665.

*Soepadmo E.* Fagaceae // Flora Malesiana. Ser. 1. 1972. V. 7. Pt 2. P. 265–401.

*Solomon A.M.* Pollen morphology and plant taxonomy of red oaks in Eastern North America // Amer. J. Bot. 1983. V. 70. P. 495–507.

*Takanashi M., Friis E.M., Herendeen P.S., Crane P.R.* Fossil flowers of Fagales from the Kamikitaba locality (Early Coniacian; Late Cretaceous) of Northeastern Japan // Intern. J. Plant Sci. 2008. V. 169. P. 899–907.

*Tanai T.* Evolutionary trend of the genus Fagus around the northern Pacific Basin // Symp. on Origin, Phytogeogr. of Angiosperms. Birbal Sahni Inst. Palaeobot., Spec. Publ. 1974. V. 1. P. 62–83.

*Tanai T., Uemura K.* Lobed oak leaves from the Tetriary of East Asia with reference to the oak phytogeography of the Northern Hemisphera // Trans. Proc. Paleontol. Soc. Japan. N.S. 1994.  $\mathbb{N}$  4. P. 343–365.

*Tekleva M.V., Naryshkina N.N., Evstigneeva T.A.* Fine structure of Quercus pollen from the Holocene sediments of the Sea of Japan // Plant. Syst. Evol. 2014. V. 300. № 8. P. 1877–1893.

*Van Benthem F, Clarke G.C.S., Punt W.* Fagaceae. The Northwest European pollen flora // Rev. Palaeobot. Palynol. 1984. V. 42. P. 87–110.

*Walther H.* Floristic relationship between North and Central America and Europe in the Eocene // Acta Univ. Carol. Geol. 2000. V. 44. P. 51–57.

*Wang P.-L., Chang K.-T.* The pollen morphology in relation to taxonomy and phylogeny of Fagaceae // Acta Phytotax-on. Sin. 1991. V. 29. № 1. P. 60–62.

*Zhou Z.K.* Fossils of the Fagaceae and their implications in systematics and biogeography // J. Syst. Evol. 1999. V. 37. P. 369–385.

#### Объяснение к таблице ХІ

Все: ФНЦ Биоразнообразия РАН № 5 1956; юг Приморского края, эоцен, СЭМ.

Фиг. 1, 2. Ископаемые пыльцевые зерна Eotrigonobalanus sp., инт. 490 см: 1 – общий вид, 2 – скульптура поверхности.

Фиг. 3, 4. Ископаемые пыльцевые зерна Castaneoideae sp. 1 (aff. Castanea), инт. 490 см: 3 – общий вид, 4 – скульптура поверхности.

Фиг. 5, 6. Ископаемые пыльцевые зерна Castaneoideae sp. 2 (aff. Castanopsis cuspidata), инт. 475 см: 5 – общий вид, 6 – скульптура поверхности.

Фиг. 7, 8. Ископаемые пыльцевые зерна Castaneoideae sp. 3 (aff. Castanopsis/Lithocarpus), инт. 475 см: 7 – общий вид, 8 – скульптура поверхности.

Фиг. 9, 10. Ископаемые пыльцевые зерна Castaneoideae sp. 4 (aff. Castanopsis/Lithocarpus), инт. 492 см: 9 – общий вид, 10 – скульптура поверхности.

Длина масштабной линейки: фиг. 1, 5, 7, 9, 10 – 2 мкм; 2, 3, 4, 6, 8 – 1 мкм.

## Объяснение к таблице XII

Все: ФНЦ Биоразнообразия РАН № 5 1956; юг Приморского края, эоцен, СЭМ.

Фиг. 1, 2. Ископаемые пыльцевые зерна Fagus sp. 1 (aff. Fagus japonica), инт. 345 см: 1 – общий вид, 2 – скульптура поверхности.

Фиг. 3, 4. Ископаемые пыльцевые зерна Fagus sp. 2, инт. 490 см: 3 – общий вид, 4 – скульптура поверхности.

Фиг. 5, 6. Ископаемые пыльцевые зерна Quercus sp. 1 (aff. Quercus, секция Lobatae), инт. 431 см: 5 – общий вид, 6 – скульптура поверхности.

Фиг. 7, 8. Ископаемые пыльцевые зерна Quercus sp. 2 (aff. Quercus, секция Lobatae), инт. 345 см: 7 – общий вид, 8 – скульптура поверхности.

Длина масштабной линейки: фиг. 1, 5, 7, 8 – 2 мкм; 2, 4, 6 – 1 мкм; 3 – 3 мкм.

НАРЫШКИНА, ЕВСТИГНЕЕВА

# Fagaceae in the Eocene Pollen Flora of the South of the Primorskii Region: New Data on Taxonomy and Morphology

## N. N. Naryshkina, T. A. Evstigneeva

Fossil dispersed pollen grains of Fagaceae from Eocene sediments in the south of Primorskii Region were studied with a scanning electron microscope. Fourteen types of Fagaceae pollen were identified: one type represented an extinct genus *Eotrigonobalanus*, four types were related to the subfamily Castaneoideae, two types belonged to the genus *Fagus* and seven types—to the genus *Quercus*, four of which were produced by deciduous oaks *Quercus*, one—by an evergreen *Cyclobalanoides*, and two types—by *Heterobalanus*. This is the first report of *Eotrigonobalanus* pollen from Primorskii Region. The data obtained indicate a significant diversity of the Fagaceae family in the Eocene of Primorskii Region.

Keywords: Eotrigonobalanus, Castanea, Castanopsis, Lithocarpus, Fagus, Ouercus, Eocene, Primorskii Region

## К ЮБИЛЕЮ ГАЛИНЫ АЛЕКСАНДРОВНЫ АФАНАСЬЕВОЙ

DOI: 10.31857/S0031031X20040091



3 февраля 2020 г. исполнилось 90 лет Галине Александровне Афанасьевой, крупнейшему отечественному специалисту в области изучения ископаемых брахиопод.

Галина Александровна родилась в Москве. С детских лет ее привлекали книги о путешествиях, открытиях, тайнах прошлого, и после окончания средней школы в 1948 г. она поступила на геологический факультет МГУ. Уже в первые студенческие годы проявился интерес к загадкам появления и развития жизни в геологическом прошлом, чему, несомненно, способствовали замечательные лекции академика Ю.А. Орлова, заведующего кафедрой палеонтологии. Живой отклик у студентов получали увлекательные рассказы об экспедиционных исследованиях и уникальных находках ископаемых. Галина Александровна сделала выбор на всю жизнь, она стала палеонтологом.

После окончания МГУ Г.А. Афанасьева поступила в аспирантуру Палеонтологического института АН СССР (ПИН), который остался ее местом работы до настоящего времени. С самого начала своей научной карьеры в 1953 г. Галина Александровна оказалась в кругу известнейших специалистов в изучении ископаемых брахиопод – Т.Г. Сарычевой, Е.А. Ивановой, А.Н. Сокольской и А.Д. Григорьевой. Благодаря врожденным способностям и большому трудолюбию, очень скоро вместе с этими именами стало звучать и имя молодого ученого Г.А. Афанасьевой. Школа советских брахиоподчиков занимала ведущие позиции в мировой палеонтологии. Немалая часть активной творческой жизни Галины Александровны пришлась на эпоху, по праву называемую "золотым веком" отечественной палеонтологии, 50–70-е годы прошлого века. И весьма ощутим тот вклад, который внесли ее труды в становление этого блестящего времени.

В 1959 г. она защитила диссертацию на степень кандидата биологических наук на тему "Нижне-каменноугольные спирифериды Кузнецкого бас-сейна" (опубликована в Трудах ПИН, 1959, т. 75).

своей профессиональной деятельности Г.А. Афанасьева занимается изучением ископаемых брахиопод из палеозойских отложений самых разных регионов (Кузнецкого бассейна, Восточного Казахстана, Забайкалья, Западного Урала, Монголии, Русской платформы, Северо-Востока России, Армении, Европы, США, Японии, Австралии). Ею осуществлены десятки экспедиций, в которых были собраны богатейшие коллекции. В исследованиях палеозойских брахиопод Галина Александровна с успехом применяла новые методики и подходы; ее работы отличаются тщательностью изучения материала, разработкой общих вопросов палеобиологии на примере своей группы. Помимо систематики и филогении брахиопод, в сферу ее интересов входят также вопросы морфологической эволюции, функционального анализа, морфогенеза, динамики биологического разнообразия, микроструктурный анализ, а также проблемы палеонтологической терминологии.

В 1965 г. Г.А. Афанасьева совместно с Ф.А. Журавлевой опубликовали уникальное издание, не потерявшее своей ценности и сегодня – "Палеонтологический словарь". Галина Александровна была составителем, редактором и одним из авторов этого справочного издания, отображающего результаты анализа и осмысления палеонтологической терминологии. В 1985 г. Галина Александровна защитила диссертацию на степень доктора биологических наук на тему: "Брахиоподы отряда Chonetida (историческое развитие, функциональная морфология, филогенез и система)", которая была опубликована в виде монографии в 1988 г. В этой работе была построена система отряда на основании глубокого анализа морфогенеза, реконструкции филогенеза, функционального анализа морфологических структур, изучения микроструктурных особенностей раковины.

Галина Александровна возглавила создание целой серии фундаментальных сводок и коллективных монографий, общим числом 16! Сложно представить, какой это огромный труд, ведь помимо собственных глав нужно было координировать лействия лесятков абсолютно разных авторов и сводить воедино все тексты. В числе этих работ такие известные сводки, как "Брахиоподы палеозоя Восточного Казахстана" (1968), "Палеонтология Монголии. Брахиоподы" (2003), где подведены итоги 30-летнего изучения палеозойских брахиопод Монголии, и многие другие. Совсем недавно, в 2018 г., вышла из печати большая монография о стратиграфии и брахиоподах девона и карбона Закавказья ("Devonian and Carboniferous brachiopods and biostratigraphy of Transcaucasia"), в создании которой Галине Александровне принадлежит главенствующая роль.

Всего в списке трудов Г.А. Афанасьевой насчитывается 170 печатных работ (до 1965 г. печаталась под фамилией Безносова), в том числе две индивидуальных и 16 коллективных монографий.

Еще одна сторона многогранной деятельности Г.А. Афанасьевой — работа в Научном совете по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" (в последнее десятилетие Научный совет по проблемам палеобиологии и эволюции органического мира). Многолетний председатель двух комиссий Научного совета, по брахиоподам и по терминологии, в период с 1979 по 2002 гг. она была организатором пяти Всесоюзных (позднее – Всероссийских) научных школ по теме: "Современное состояние и основные направления изучения брахиопод". В работе школ принимали участие от 100 до 150 специалистов-брахиоподчиков. Сборники докладов школ опубликованы Институтом научной информации РАН.

За годы работы в ПИН Г.А. Афанасьева прошла путь от аспиранта до главного научного сотрудника. Некоторое время исполняла обязанности Ученого секретаря ин-та (1966—1967 гг.). В течение 22 лет (1975—1997 гг.) успешно возглавляла лабораторию брахиопод.

За многолетний добросовестный труд и научные заслуги Галина Александровна награждена медалью А.А. Борисяка "За развитие палеонтологии", Крестом "За заслуги", почетной серебряной медалью В.И. Вернадского за высокие научные достижения и большой вклад в развитие России, медалью Х. Раусинга за лучшую работу по палеонтологии 2004 и 2006 гг., многочисленными памятными медалями и почетными грамотами РАН, Ин-та палеонтологии Монгольской академии наук, Палеонтологического ин-та РАН. Она избрана Почетным членом Палеонтологического общества при РАН.

Общепризнанный авторитет Галины Александровны в палеонтологическом сообществе обусловлен ее высочайшим профессионализмом, интеллигентностью, неиссякаемой энергией и доброжелательностью, ее готовностью выслушать собеседника, помочь, примирить спорящие стороны, объединить коллег для совместной работы.

Сотрудники Палеонтологического института, лаборатории высших беспозвоночных, редколлегия "Палеонтологического журнала", многочисленные друзья, коллеги и ученики поздравляют Галину Александровну с замечательным юбилеем и желают здоровья, долгих лет активной научной деятельности и полного благополучия.