

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

## Номер 4, 2022

---

---

Цианобактериальные сообщества завханской ассоциации позднего венда и палеообстановки формирования вендо-кембрийских отложений Западной Монголии <i>А. Л. Рагозина, Д. Доржнамжаа, Е. А. Лужная (Серезникова), Л. В. Зайцева, Б. Энхбаатар</i>	3
Rusophycus (Hemisphaerichnus) communitas – новый таксон ихнофоссилий в ордовике Тывы <i>Н. В. Сенников</i>	12
Новый представитель рода Arhanaia Koninck из нижней перми Орулганского хребта (Северо-Восток России) <i>А. С. Бяков, Р. В. Кутыгин</i>	18
Пористые девонские и раннекарбоновые ринхонеллиды (Brachiopoda) Закавказья <i>А. В. Пахневич</i>	23
Новый вид рода Waagenoconcha Chao (Brachiopoda, Productida) из ассельско-сакмарских отложений низовьев р. Лены, Северо-Восток России <i>В. И. Макошин</i>	32
Трилобиты рода Toxotiformis gen. nov. из среднего–верхнего кембрия Сибирской платформы и прилегающих территорий <i>А. Л. Макарова</i>	37
Позднебайосские и раннебатские остракоды Русской плиты. Часть III. Роды Camptocythere Triebel и Procytheridea Peterson <i>Е. М. Тесакова</i>	48
Муравьи (Hymenoptera: Formicidae) из местонахождений Амгу и Великая Кема (Дальний Восток, Россия) <i>К. С. Перфильева</i>	59
Новый вид апионин рода Baltocoenarium Legalov, 2020 (Coleoptera: Brentidae) из балтийского янтаря <i>А. А. Легалов</i>	73
Новый вид ризодонтиформной кистеперой рыбы (Sarcopterygii: Rhizodontiformes) из нижнего карбона Московской области <i>А. Ю. Смирнова</i>	77
Применение зигапофизной скелетохронологии для определения индивидуального возраста базального мозазаврида (Squamata, Mosasauridae) из кампана Саратовской области <i>Д. В. Григорьев, М. С. Архангельский, В. В. Колчанов, В. В. Буланов, А. Г. Сенников, В. К. Голубев, П. П. Скучас</i>	87
Микробиолиты содово-соленого озера Лос-Сиснес (о. Огненная Земля, Чили) <i>О. С. Самылина, Л. В. Зайцева, Д. С. Груздев, Е. О. Патутина, А. А. Прокин</i>	95

---

## Вопросы номенклатуры

Ноагерога nom. nov. – новое замещающее название для рода позднепалеозойских ростококнхов <i>А. В. Мазаев</i>	107
Проблема наименований семейств позднеюрских и меловых ихтиозавров <i>Н. Г. Зверьков</i>	108

---

---

# Contents

---

---

No. 4, 2022

---

---

Cyanobacterial Communities of Zavkhan Association of the Late Vendian and the Paleoenvironment of the Formation of the Vendian–Cambrian Deposits of Western Mongolia <i>A. L. Ragozina, D. Dorjnamjaa, E. A. Luzhnaya (Serezhnikova), L. V. Zaitseva, B. Enkhbaatar</i>	3
<i>Rusophycus (Hemisphaerichnus) communitas</i> – New Ichnofossils Taxon from the Ordovician of Tuva Region <i>N. V. Sennikov</i>	12
A New Representative of the Genus <i>Aphanaia</i> Koninck from the Lower Permian of the Orulgan Ridge (Northeast Russia) <i>A. S. Biakov, R. V. Kutugin</i>	18
Punctate Devonian and Early Carboniferous Rhynchonellids (Brachiopoda) of Transcaucasia <i>A. V. Pakhnevich</i>	23
A New Species of the Genus <i>Waagenoconcha</i> Chao (Brachiopoda, Productida) from the Asselian-Sakmarian Deposits of the Lower Reaches of the Lena River, North-East of Russia <i>V. I. Makoshin</i>	32
Trilobites of the Genus <i>Toxotiformis</i> gen. nov. from the Middle–Upper Cambrian of the Siberian Platform and Adjacent Regions <i>A. L. Makarova</i>	37
Late Bajocian and Early Bathonian Ostracods of the Russian Plate. Part III. Genera <i>Camptocythere</i> Triebel and <i>Procytheridea</i> Peterson <i>E. M. Tesakova</i>	48
Ants (Hymenoptera: Formicidae) from Russian Far East localities (Amgu, Velikaya Kema) <i>K. S. Perfilieva</i>	59
A New Species of the Apionine Genus <i>Baltoconapium</i> Legalov, 2020 (Coleoptera: Brentidae) from Baltic Amber <i>A. A. Legalov</i>	73
A New Species of Rhizodontiform Sarcopterygian Fish (Sarcopterygii: Rhizodontiformes) from the Lower Carboniferous of the Moscow Region <i>A. Yu. Smirnova</i>	77
The Use of Zygapophyseal Skeletochronology for Individual Age Determination of a Basal Mosasauroid (Squamata, Mosasauridae) from the Campanian of Saratov Region <i>D. V. Grigoriev, M. S. Arkhangelsky, V. V. Kolchanov, V. V. Bulanov, A. G. Sennikov, V. K. Golubev, P. P. Skutschas</i>	87
Microbialites of the Saline Alkaline Lake Los Cisnes (Big Island of the Land of Fire, Chile) <i>O. S. Samylina, L. V. Zaitseva, D. S. Grouzdev, E. O. Patutina, A. A. Prokin</i>	95

---

## Questions of Nomenclature

<i>Hoarepora</i> nom. nov., a replacement name for the Paleozoic rostroconch genus <i>A. V. Mazaev</i>	107
A Problem of Naming of the Families of Late Jurassic and Cretaceous Ichthyosaurs <i>N. G. Zverkov</i>	108

---

---



УДК 562:551.72(470.11)

## ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА ЗАВХАНСКОЙ АССОЦИАЦИИ ПОЗДНЕГО ВЕНДА И ПАЛЕООБСТАНОВКИ ФОРМИРОВАНИЯ ВЕНДО-КЕМБРИЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ЗАПАДНОЙ МОНГОЛИИ

© 2022 г. А. Л. Рагозина<sup>а</sup>, Д. Доржнамжаа<sup>б, \*</sup>, Е. А. Лужная (Серезжникова)<sup>а, \*\*</sup>, Л. В. Зайцева<sup>а</sup>, Б. Энхбаатар<sup>б</sup>

<sup>а</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

<sup>б</sup>Палеонтологический институт Монгольской академии наук, Улаанбаатар, 5826128 Монголия

\*e-mail: ddorj2001@yahoo.com

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

Поступила в редакцию 25.11.2021 г.

После доработки 14.02.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2022 г.

В составе завханской циано-альго-бактериальной ассоциации верхнего венда верхней части терригенно-карбонатного разреза цаганоломской свиты ( $<632 \pm 14$  млн лет) Дзавханской структурно-фациальной зоны запада Монголии установлены остатки бентосных цианобактериальных сообществ, сформированных в мелководных литоральных условиях. Основными строителями матов являлись нитчатые цианобактерии рода *Siphonophucus*. Бентосные цианобактериальные сообщества маркируют мелководные фации регрессивного этапа развития обширного постледникового вендо-кембрийского Дзавханского палеобассейна запада Монголии.

*Ключевые слова:* водоросли, цианобактериальные маты, микрофоссилии, проблематики, венд, эди-акарий, биостратиграфия, Монголия

DOI: 10.31857/S0031031X22040092

### ВВЕДЕНИЕ

Цианобактериальные сообщества являются самыми древними экосистемами в геологической летописи Земли, их возраст свыше двух млрд лет. Наряду с абиотическими факторами, эти сообщества играли существенную роль в формировании облика планеты, в частности, седиментогенеза и климата. Это во многом предопределило процесс становления биосферы современного типа. Поэтому интерес к их изучению становится особенно активным с середины XX в., когда наступает время мультидисциплинарных исследований древних и современных геобиоценозов (Бактериальная ..., 2002; Заварзин, 2004 и др.).

Как известно, глобальные позднепротерозойские оледенения оказали огромное влияние на древние экосистемы и, как считается, способствовали постепенной смене преимущественно прокариотной биосферы на биосферу современного типа (Федонкин, 2003 и др.). Одним из ключевых моментов обоснования таких построений является изучение непрерывных вендо-

кембрийских последовательностей, с тиллитами (диамиктитами) в основании, богатых разнообразными остатками растительной и животной жизни.

В настоящей работе приведены результаты биостратиграфических исследований авторского коллектива в Дзавханской структурно-фациальной зоне Западной Монголии, которую можно назвать одним из полигонов для решения целого ряда комплексных геологических задач (Доржнамжаа и др., 2018; Dorjnamjaa et al., 2021).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для изучения (кремнисто-карбонатные, фосфатизированные и углефицированные сланцы) был собран участниками Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции Д. Доржнамжаа, А.В. Краюшкиным, А.Л. Рагозиной, Е.А. Лужной (Серезжниковой) и Б. Энхбаатаром из естественных обнажений цаганоломской свиты Дзавханского района: из ручьев Баян Гол, Цаган Гол, района Тайшир сум (села), хр. Хэвтээ



**Рис. 1.** Схема расположения фосфоритовых месторождений и проявлений в Дзабханском бассейне. V — месторождение Алагийн Даваа и Цахир Уул, проявления: I — Баруун Арц, II — Зуун Арц, III — Буурал Уул, IV — Богдын Гол, VI — Аргалант Уул, VII — Хэвтээ Цахир, VIII — Баян Гол, IX — Салааны Гол.

Цахир. Исследование пород проводили в тонких петрографических шлифах на световом биологическом микроскопе Carl Zeiss, а также методом сканирующей электронной микроскопии (SEM) на электронном микроскопе EVO-50 Zeiss с микроанализатором INCA Oxford 350 (Лондон) при 15–20 кВ с применением EDX (энергодисперсионного рентгеновского микроанализа). Полуколичественный элементный анализ состава участков микронного и меньшего размеров проводили с использованием EDX-спектрометра.

Коллекция № 5492 хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН).

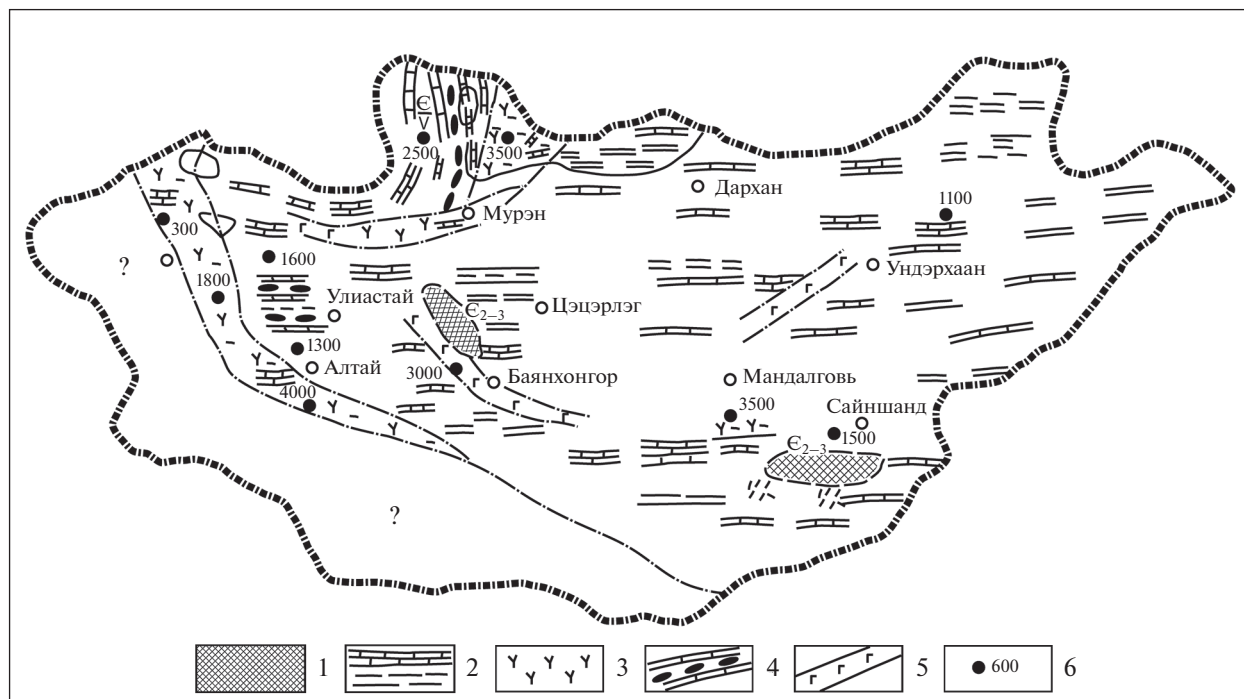
#### СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ, ПАЛЕООБСТАНОВКИ

В Дзабханской структурно-фациальной зоне, в районе руч. Цаган Гол находится один из наиболее полных разрезов венда (майханульская и цаганоломская свиты) с характерными ледниковыми образованиями в основании (Khomontovsky, Gibsher, 1996; Lindsay et al., 1996; Кузнецов, Семихатов, 2014; Рагозина и др., 2016; Доржнамжаа и др., 2018) (рис. 1). Этот разрез охватывает почти

всю вендскую систему. Абсолютный возраст над-тиллитовых карбонатов цаганоломской свиты составляет  $632 \pm 14$  млн лет (Овчинникова и др., 2012).

Накопление терригенно-карбонатных пород цаганоломской свиты сопровождалось образованием маломощных горизонтов фосфоритоносных отложений, главным образом, в северной части Дзабханского бассейна (Алагиндабанское, Цахирулинское), отдельные выходы отмечены в районах зон Зуун Арц, Баруун Арц, Баян Гол и Хэвтээ Цахир (рис. 1).

Последниковая морская трансгрессия в конце венда сменилась регрессией, в результате которой произошла смена бесструктурных и доломитистых фосфоритов сначала вивианитовыми зернистыми, а позже, в подошве баянгольской свиты, песчаниковыми [высокоглиноземистыми (22–23, реже до 33%  $Al_2O_3$ ) каменистыми или коллофанитовыми] фосфоритами (Доржнамжаа и др., 2018; Dorjnamjaa et al., 2021). Формирование кремнисто-карбонатных толщ с фосфоритоносными горизонтами, начавшееся в конце цаганоломского времени в результате периодической трансгрессии и расширения морского бассейна



**Рис. 2.** Палеогеографическая схема цаганоломско–баянгольского времени венда–нижнего кембрия Монголии. Обозначения: 1 – суша – области питания; 2 – мелководное субплатформенное шельфовое море; 3 – эффузивы преимущественно среднего и кислого состава, пирокласты смешанного состава и их туфы; 4 – участки фосфатонакопления; 5 – глубоководные вулканогенные и кремнистые осадки (офиолитовые образования); 6 – мощность по разрезам отложения.

происходило и в раннекембрийское время (баянгольская и саланыгольская свиты). Начало томмотского времени характеризуется расцветом органической жизни и появлением многочисленных скелетных организмов (SSFs). Наибольшее количество остатков фауны томмотской ассоциации приурочено к нижней и средней части баянгольской свиты (Коробов, Миссаржевский, 1977; Воронин и др., 1982; Есакова, Жегалло, 1996). В этих отложениях также содержатся многочисленные следы жизнедеятельности древних организмов, свидетельствующие о разнообразии органической жизни вендо–кембрийского бассейна (Goldring, Jensen, 1996; Рагозина и др., 2007). Чрезмерное мелководье Дзавханского палеобассейна допускало, но не стимулировало накопление водорослевой органики, необходимой для формирования крупных фосфатных месторождений. Обильный привнос кварцевого песка во время фосфоритообразования и строматолитовые биогермы свидетельствуют о литоральной обстановке, которая перемежалась лагунными углублениями, когда формировались черные сланцы. В это время фосфоритообразование прекращалось. Дзавханский вендо–кембрийский морской бассейн был столь же мелководным, как и про-

дуктивные фосфоритоносные бассейны Каратау, Прихубсугуля и Китая (Dorjnamjaa et al., 2021).

Вендо–кембрийский период на территории Западной Монголии характеризуется прогибанием и обширной постледниковой морской трансгрессией. Этот этап отличается единым субплатформенным седиментационным циклом развития осадконакопления. В венде и в начале кембрия формировались шельфовые мелководные морские бассейны (рис. 2). Одним из них был вендо–кембрийский Дзавханский бассейн. В начале стабилизации происходили кратковременные блоковые подвижки, о чем свидетельствуют маломощные конгломераты и гравелиты в трансгрессивной серии терригенно–карбонатных пород.

Дзавханская структурно–фациальная зона является специфической биогеографической провинцией, близкой к Алтае–Саянской складчатой области, с одной стороны, и Сибирской платформе – с другой.

#### ЗАВХАНСКАЯ АССОЦИАЦИЯ. ЦИАНО-БАКТЕРИАЛЬНЫЕ МАТЫ

Завханская ассоциация водорослей, микрофоссилий и проблематик позднего венда (эдиакария) была установлена в верхней части цагано-





**Рис. 3.** Маркирующий кремнисто-фосфоритовый горизонт Дзабханской структурной зоны. Западная Монголия, разрез Хэвтээ Цахир; верхний венд, цаганоломская свита.

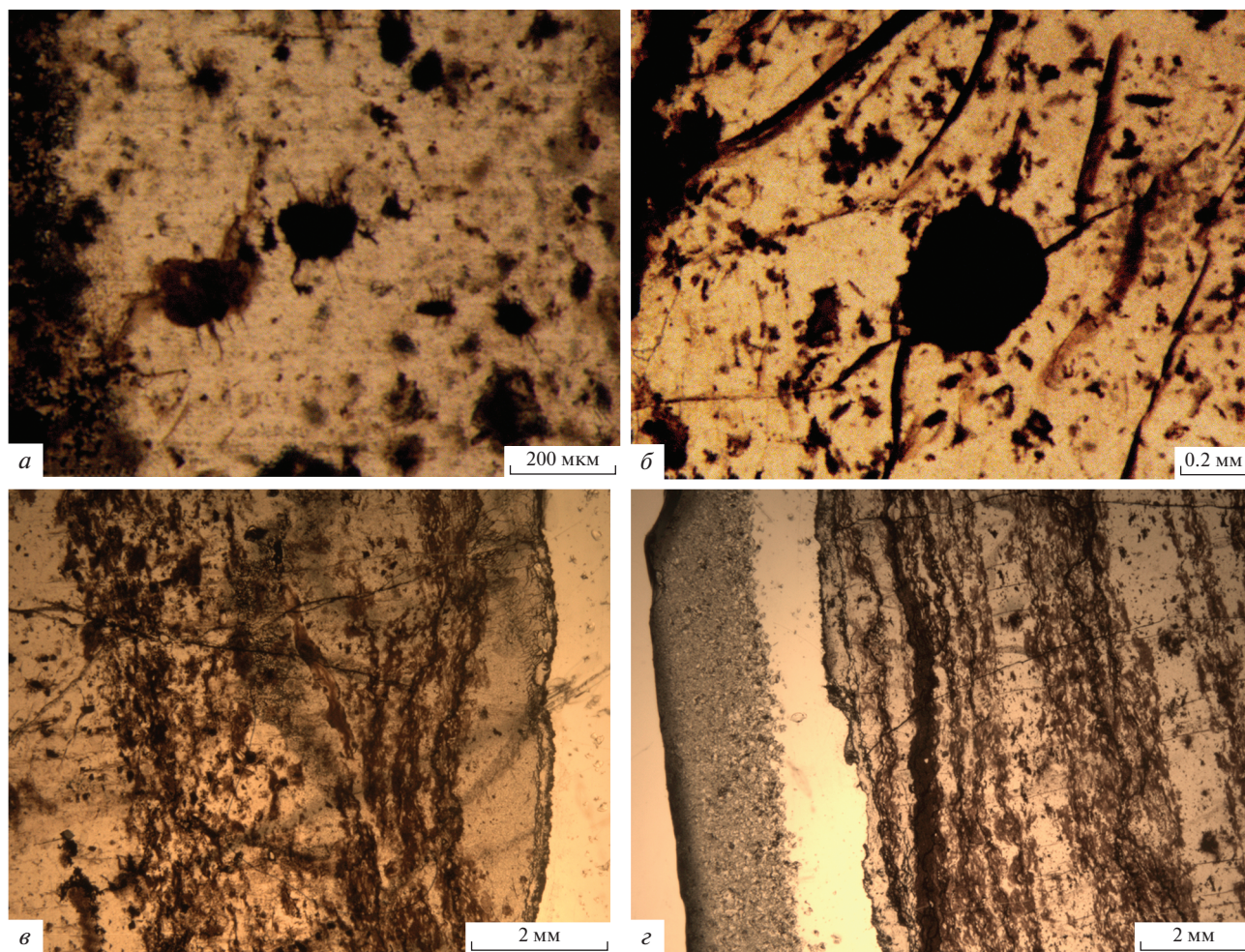
ломской свиты в маркирующем кремнисто-фосфоритовом горизонте (рис. 3), распространенном по всей территории Дзабханского района (Рагозина и др., 2007, 2016, 2019 и др.; Доржнамжаа и др., 2018). Последние палеобиологические исследования вендских (эдиакарских) отложений в Дзабханской структурно-фациальной зоне также подтверждают наличие богатой ассоциации микрорастительных остатков и разнообразных микрофоссилий в Дзабханском морском палеобассейне (Anderson et al., 2017).

Завханская ассоциация содержит многочисленные минерализованные сфероморфные микрофоссилии *Tasmanites mongolicus* Ragozina, 2016, *Megasphaera* sp. (?), *Archaeooides* sp., *Leiosphaeridia* sp., акантоморфные акритархи родов *Tanarium* (рис. 4, а) и *Savaspina* (рис. 4, б) (Рагозина и др., 2016), фрагменты слоевищ вендотениевых водорослей (рис. 4, в, г), водоросли *Rodophyta* (?), *Douchantuophyton zavkhanicus* Ragozina et Luzhnaya (Serezhnikova), 2019, проблематики *Os-*

*toedrixium truncatum* Rud., 1989, *Beltanelliformis* (?) *brunsaе* Menner, 1974.

В позднем венде богатые комплексы ассоциации Doushantuo-Pertatataka резко сокращаются, и акантоморфные микрофоссилии (акритархи) в ней представлены мелкими формами со слабо развитой орнаментацией (Бактериальная ..., 2002). По комплексу сфероморфных микрофоссилий завханская ассоциация может рассматриваться как поздневендская (позднеэдиакарская), что согласуется с биостратиграфическими, хемотратиграфическими и радиометрическими характеристиками цаганоломской свиты. Эта ассоциация коррелируется с биотами верхней части формации Doushantuo-Pertatataka Южного Китая, а также с поздневендской редкинско-котлинской ассоциацией севера Восточно-Европейской платформы. Завханская биота может рассматриваться как поздневендская и сопоставляться с редкинским горизонтом Общей стратиграфической шкалы России или с верхней частью эдиакарской системы МСШ (Рагозина и др., 2016). Леднико-





**Рис. 4.** *a, б* – акантоморфные акритархи завханской ассоциации: *a* – *Tanarium* sp.; *б* – *Cavaspina* sp.; *в, з* – фрагменты тканеподобных вендотениевых водорослей; Западная Монголия, разрез сухого русла р. Баян Гол; верхний венд, цагаоломская свита.

вые отложения майханульской свиты нижнего венда коррелируются с отложениями формации Nantuo (эпоха Marino) (Khomentovsky, Gibsher, 1996; Кузнецов и др., 2014), что согласуется с нашими биостратиграфическими данными.

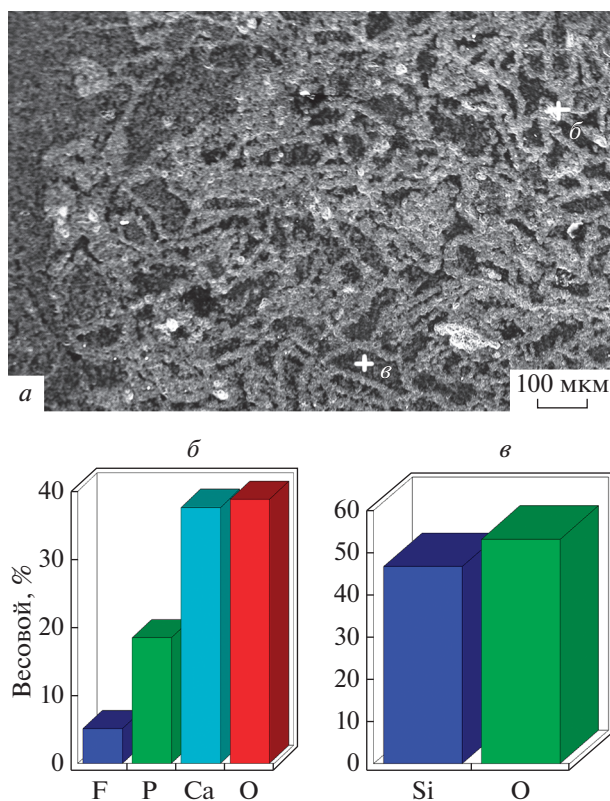
Характерной особенностью завханской ассоциации является широкое развитие минерализованных цианобактериальных матов и биопленок. Бентосные цианобактериальные сообщества занимали главенствующее место в вендских мелководных морских палеобассейнах.

Основными компонентами цианобактериальных матов Дзабханского палеобассейна являются цианобактерии, относящиеся к роду *Siphonophycus* (Schopf, 1968) emend. Knoll et al., 1991. Они представляют собой полые трубчатые несептированные неветвящиеся образования. Структура наружной поверхности варьирует от гладкой до

мелкозернистой. Диаметр этих образований от 0.5 до 8–10 мкм, 25–30, реже до 60 мкм. Цианобактерии *Siphonophycus* формально разделены на несколько видов, имеющих разный диаметр (Butterfield et al., 1994). В Дзабханском вендском морском бассейне распространены, в основном, цианобактерии *Siphonophycus tipicum* (Hermann) Butterfield et al., 1994 и *S. robustum* (Schopf, 1968) Knoll et al., 1991.

На сканирующем электронном микроскопе исследованы цианобактерии *S. robustum* (Schopf, 1968) Knoll et al., 1991 из разных частей мата. Они образуют скопления из многочисленных сложно-переплетенных трубчатых нитей (табл. I, фиг. 1–4). Размеры цианобактерий составляют 1.7–2 мкм в диаметре. Обнаружено различие в составе цианобактерий и вмещающих кремнисто-карбонатных сланцев (рис. 5, в): цианобактерии отличают-





**Рис. 5.** Цианобактериальные сообщества завханской ассоциации: *a* – минерализованный цианобактериальный мат, сложенный нитчатými формами *Siphonophycus*; *б, в* – результаты анализов. Западная Монголия, разрез Хэвтээ Цахир; верхний венд, цаганоломская свита.

ся повышенным содержанием кальция и фосфора (рис. 5, б).

Ископаемые остатки *Siphonophycus* обнаруживают сходство с бентосными гормоногиевыми цианобактериями *Microcoleus*, широко распространенными в современных мелководных бассейнах (Бактериальная ..., 2002). Современные цианобактериальные маты представляют собой бентосные сообщества разнородных организмов, объединенных общим внеклеточным веществом (гликокаликс), выделяемым самими цианобактериями. Устойчивость цианобактериальным матам придают экзополимеры. Цианобактерии образуют “псевдоткань”, в которой могут развиваться другие микроорганизмы (Герасименко, Заварзин, 1993; Заварзин, 2004 и др.). Слизистый чехол цианобактерий выполняет защитную функцию. Толщина чехла может увеличиваться в

зависимости от различных факторов. В современных матах при благоприятных условиях цианобактерии располагаются горизонтальными слоями в верхней части мата. При экстремальных условиях они выползают из общего чехла. Они способны пробуривать верхний слизистый слой мата и выходить на поверхность, образуя новый слой (Бактериальная ..., 2002 и др.).

В завханской ассоциации сохраняется только верхняя часть минерализованного цианобактериального мата. Здесь наблюдаются процессы, аналогичные происходящим в современных матах. Установлены фрагменты минерализованного мата с трубчатыми пустыми чехлами цианобактерий *Siphonophycus* и трихомами водорослей, пробуривших верхний слой и вышедших из чехлов на поверхность мата (табл. I, фиг. 4).

Многочисленные биопленки, содержащиеся в кремнисто-карбонатных породах, в отличие от слоистых цианобактериальных матов, представляют собой различные микробиальные структуры на поверхности цианобактериальных сообществ (Заварзин, 2004).

В завханской ассоциации присутствуют также минерализованные фрагменты верхней части цианобактериальных матов, представленные корковидными образованиями разнообразной формы (табл. I, фиг. 5–7). Поверхность их обычно гладкая, морщинистая или ребристая. Верхние слои современных цианобактериальных матов в неблагоприятных условиях сильно ослизняются, создают пленку, которая при подсыхании образует корки. Корковидные образования завханской ассоциации являются фрагментами литифицированной экзополимерной матрицы верхней части цианобактериальных матов.

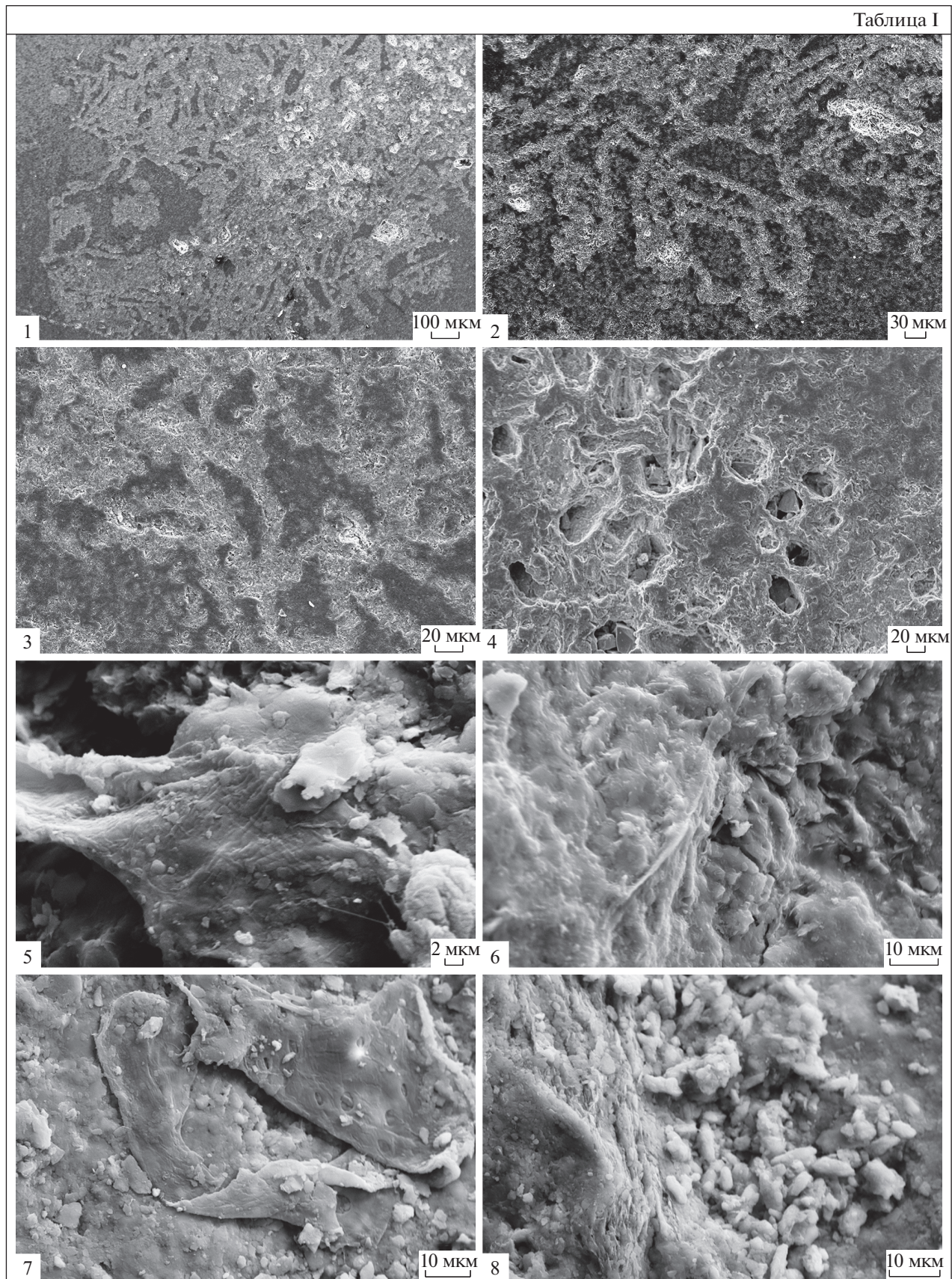
В Дзавханской структурно-формационной зоне широко распространены строматолитовые биогермы с доминирующим видом *Voxonia guttulosa* Komag. Они наряду с вышележащими кремнисто-карбонатными фосфоритами являются хорошим стратиграфическим маркером. В результате исследования строматолитов верхней части цаганоломской свиты были обнаружены ультрамикроскопические структуры (табл. I, фиг. 8), представленные нитчатыми, столбчатыми, палочковидными формами, которые принимали участие в образовании цианобактериального мата (Рагозина и др., 2018). Древние строматолиты, как и современные, развивались в мелководных бассейнах. Форма построек была обусловлена гидродинамическими условиями. Стромато-

#### Объяснение к таблице I

Фиг. 1–8. Цианобактериальные сообщества завханской ассоциации; Западная Монголия, разрез Хэвтээ Цахир; верхний венд, цаганоломская свита.



Таблица I





литы формировались за счет минерализации бентосных цианобактериальных сообществ (матов) и доминировали в докембрийских мелководно-морских обстановках.

Быстрое захоронение микрофоссилий и минерализация полимерной матрицы матов обеспечивали хорошую сохранность органических остатков. Первоначальное органическое вещество (кероген) минерализовано кремнистыми карбонатами с участием фосфатов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В венде и в начале кембрия, в постледниковое время, на территории Монголии существовали шельфовые мелководные морские бассейны, которые были частично изолированы участками суши. Одним из них был вендо-кембрийский Дзабханский бассейн. Поздненденская завханская ассоциация, установленная в верхней части цаганоломской свиты, содержит многочисленные остатки цианобактериальных сообществ: сфероморфные микрофоссилии, цианобактериальные маты, биопленки, корковидные образования. Цианобактериальные сообщества, разнообразные водоросли и обилие кислорода создавали благоприятные условия для развития богатой органической жизни.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 20-55-44010 Монг\_а.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бактериальная палеонтология / Ред. Розанов А.Ю. М.: ПИН РАН, 2002. 188 с.
- Воронин Ю.И., Воронова Л.Г., Григорьева Н.В. и др.* Граница докембрия и кембрия в геосинклинальных областях (опорный разрез Саланы-Гол, МНР). М.: Наука, 1982. 152 с. (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 18).
- Герасименко Л.М., Заварзин Г.А.* Реликтовые цианобактериальные сообщества // Проблемы эволюции ведущих компонентов биосферы. М.: Наука, 1993. С. 221–252.
- Гилювская М.Б.* О древнейшей тканевой дифференциации докембрийских (вендских) водорослей // Палеонтол. журн. 2003. № 2. С. 92–98.
- Доржнамжаа Д., Бат-Ирээдуй Я., Рагозина А.Л., Алтаниагай Г.* Бактериальная палеонтология Монголии. Улаанбаатар, 2018. 175 с.
- Есакова Н.В., Жегалло Е.А.* Биостратиграфия и фауна нижнего кембрия Монголии. М.: Наука, 1996. 216 с. (Тр. Совм. Росс.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 46).
- Заварзин Г.А.* Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2004. 348 с.
- Коробов М.Н., Миссаржевский В.В.* О пограничных слоях кембрия и докембрия Западной Монголии (хребет Хасагт-Хайрхан) // Беспозвоночные палеозоя Монголии. М.: Наука, 1977. С. 7–9 (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 5).
- Кузнецов А.Б., Семихатов М.А., Горохов И.М.* Возможности стронциевой изотопной хемотратиграфии в решении проблем стратиграфии верхнего протерозоя (рифья и венда) // Стратигр. Геол. корреляция. 2014. Т. 22. № 6. С. 3–25.
- Овчинникова Г.В., Кузнецов А.Б., Васильева И.М. и др.* U-Pb возраст и Sr-изотопная характеристика надтиллитовых известняков неопротерозойской цаганоломской свиты, бассейн р. Дзабхан, Западная Монголия // Стратигр. Геол. корреляция. 2012. Т. 20. № 6. С. 28–40.
- Рагозина А.Л., Доржнамжаа Д., Краюшкин А.В., Серезникова Е.А.* Органические остатки и ихнофоссилии в вендо-кембрийских отложениях Дзабханской структурной зоны Западной Монголии. Рассвет и закат вендской (эдиакарской биоты) // Происхождение современной биосферы. Тр. Междунар. конф. по проекту 493 МПГК, 20–31 августа 2007 г. М.: ГЕОС, 2007. С. 57–64.
- Рагозина А.Л., Доржнамжаа Д., Лужная (Серезникова) Е.А., Зайцева Л.В.* Вендская (эдиакарская) ассоциация водорослей, микрофоссилий и проблематик Западной Монголии и вендо-кембрийская граница // Палеонтология, палеогеография и биостратиграфия Монголии / Ред. Лопатин А.В. М.: ПИН РАН, 2019. С. 206–229 (Тр. Совм. Росс.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 48).
- Рагозина А.Л., Доржнамжаа Д., Серезникова Е.А. и др.* Ассоциация макро- и микрофоссилий в вендских (эдиакарских) постледниковых отложениях западной Монголии // Стратигр. Геол. корреляция. 2016. Т. 24. № 3. С. 27–37.
- Рагозина А.Л., Зайцева Л.В., Доржнамжаа Д.* Микробные ультрамикроскопические структуры запада Монголии // Эволюция жизни на Земле. Матер. V Междунар. симп. (Томск, Томский гос. ун-т, 12–16 ноября 2018 г.). Томск: Издат. дом Томского гос. ун-та, 2018. С. 114–116.
- Федонкин М.А.* Сужение геохимического базиса жизни и эвкалиризация биосферы: причинная связь // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 33–40.
- Anderson R.P., McMahon S., Bold U. et al.* Palaeobiology of the early Ediacaran Shurgat Formation, Zavkhan Terrane, south-western Mongolia // J. Syst. Palaeontol. 2017. V. 15. № 11. P. 947–968.
- Butterfield N.J., Knoll A.H., Swett K.* Paleobiology of the Neoproterozoic Svanbergfjellet Formation, Spitsbergen // Fossils and Strata. 1994. V. 34. 84 p.
- Dorjnamjaa D., Enkhbaatar B., Altanshagai G.* Sedimentological and bacterial paleontological peculiarity of the vivianite phosphorites in the Zavkhan basin, Western Mongolia // Mongolian J. Paleontol. 2021. V. 4. P. 5–22.
- Goldring R., Jensen S.* Trace fossils and biofabrics at the Precambrian–Cambrian boundary interval in western Mongolia // Geol. Mag. 1996. V. 133. № 4. P. 403–415.
- Khomentovsky V.V., Gibsher A.S.* The Neoproterozoic–Lower Cambrian in northern Gobi-Altay, western Mongolia: regional setting, lithostratigraphy and biostratigraphy // Geol. Mag. 1996. V. 133. № 4. P. 371–390.
- Lindsay J.F., Brasier M.D., Shields G. et al.* Glacial facies association in a Neoproterozoic back-arc setting, Zavkhan Basin, Western Mongolia // Geol. Mag. 1996. V. 133. № 4. P. 391–402.



## **Cyanobacterial Communities of Zavkhan Association of the Late Vendian and the Paleoenvironment of the Formation of the Vendian–Cambrian Deposits of Western Mongolia**

**A. L. Ragozina<sup>1</sup>, D. Dorjnamjaa<sup>2</sup>, E. A. Luzhnaya (Serezhnikova)<sup>1</sup>, L. V. Zaitseva<sup>1</sup>, B. Enkhbaatar<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

<sup>2</sup>*Paleontological Institute, Mongolian Academy of Sciences, Ulaanbaatar, 5826128 Mongolia*

Remains of ancient cyanobacterial communities are found in the Zavkhan association of the Upper Vendian of the upper terrigenous-carbonate section of the Tsagaan-Olom Formation ( $632 \pm 14$  Ma) of the Dzabkhan structural-formational zone in western Mongolia. The main builders in them were cyanobacteria of the genus *Siphonophycus*. The widespread development of benthic cyanobacterial communities confirms the conclusion about the shallowness of the vast postglacial Vendian–Cambrian Dzabkhan paleobasin in the west of Mongolia.

*Keywords:* algae, cyanobacterial communities, microfossils, problematics, Vendian, Ediacaran, biostratigraphy, Mongolia

УДК 56(113.3):571.52

## RUSOPHYCUS (HEMISPHERICHNUS) COMMUNITAS – НОВЫЙ ТАКСОН ИХНОФОССИЛИЙ В ОРДОВИКЕ ТЫВЫ

© 2022 г. Н. В. Сенников\*

*Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, 630090 Россия**\*e-mail: sennikovnv@ipgg.sbras.ru*

Поступила в редакцию 20.07.2021 г.

После доработки 11.01.2022 г.

Принята к публикации 11.01.2022 г.

В ордовикских терригенных образованиях Тывы нередко встречаются следы жизнедеятельности организмов. Наиболее богатое местонахождение ихнофоссилий обнаружено в разрезе Чиргаки в западной части региона. Там наряду со спорадически встречающимися ранее известными в других регионах мира таксонами ихнофоссилий, такими как *Dimorphichnus* Seilacher, *Helmintopsis* Heer, автором статьи определены преобладающие по численности ихнофоссилии, которые следует отнести к новому виду нового подрода рода *Rusophycus* Hall.

*Ключевые слова:* ордовик, ихнофоссилии, дагыршемийская свита, Тыва

**DOI:** 10.31857/S0031031X22040110

### ВВЕДЕНИЕ

Ордовикские отложения имеют в Тыве достаточно широкое распространение и представлены, главным образом, терригенными образованиями. Число местонахождений, содержащих в разрезах фаунистические остатки, крайне незначительно. В разрезах некоторых свит сами органические остатки и их следы полностью отсутствуют, а в других имеются только находки следов жизнедеятельности организмов. Информация об ихнофоссилиях и об обстановках седиментации ордовикских бассейнов Тывы содержится в ряде работ (Владимирская, 1960; Задорожная, 1961; Сенников В.М., 1977; Kulkov, 1991; Сенников Н.В., 2005, 2018, 2019; Sennikov, 2006; Сенников, Обут, 2018; Sennikov, Obut, 2019).

### МАТЕРИАЛ

Наиболее значительные площади распространения ордовикских отложений в Тыве занимает шемушдагская серия, подразделяющаяся на дагыршемийскую, аянгатинскую и адырташскую свиты. В настоящей работе описываются ихнофоссилии, встреченные в стратотипе дагыршемийской свиты, в нижней ее подсвите в районе пос. Чиргаки (рис. 1, 2).

Литотипы пород дагыршемийской свиты шемушдагской серии Тывы, по которым можно судить о фациальных обстановках формирования осадочных тел со следами жизнедеятельности организмов, имеют следующие характеристики:

а) грунты с воздействием приливов-отливов; б) грунты с высокой и средней гидродинамической энергией; в) мягкие грунты; г) грунты, подвергающиеся высыханию (субаэральные условия); д) линзовидные тела песчаных тел; е) косая слоистость; ж) регрессивный тренд осадконакопления; з) отсутствие самих фаунистических остатков; и) незначительное морфологическое разнообразие ихнофоссилий; к) биотурбация только отдельных слоев с умеренным и низким коэффициентами.

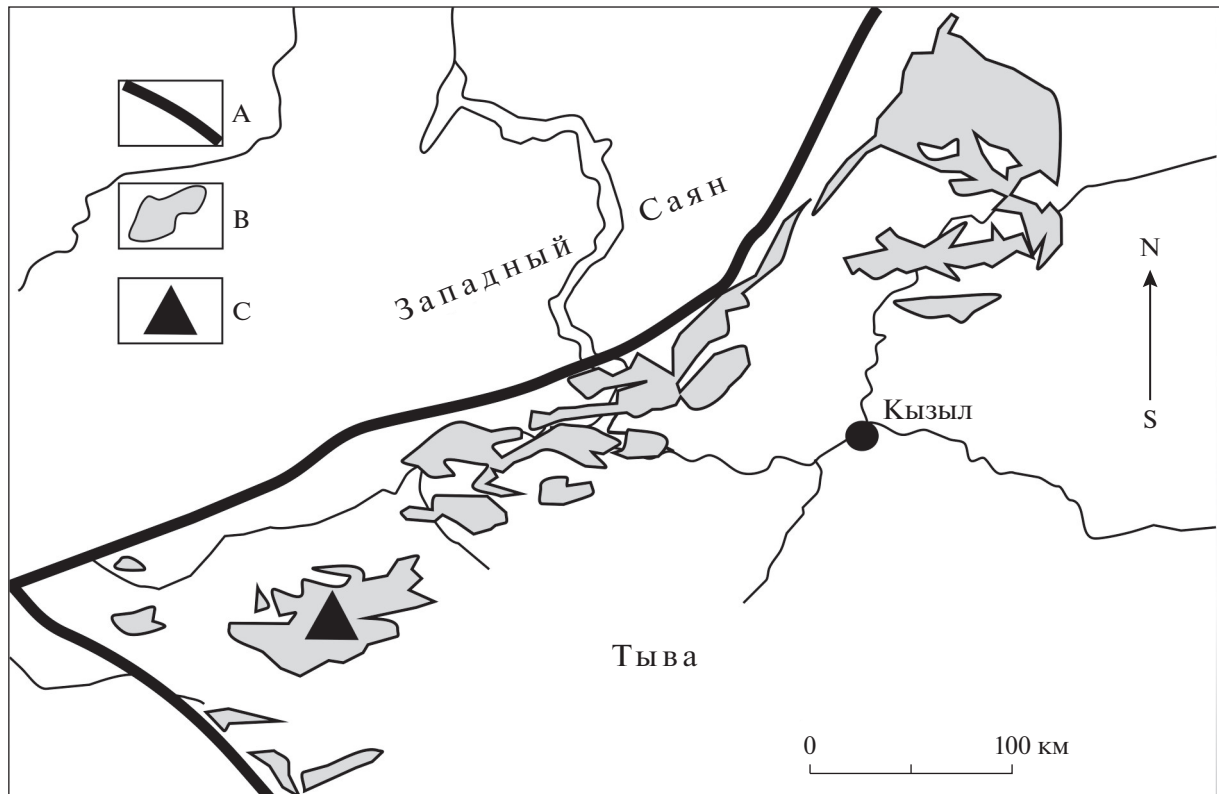
В изученной коллекции дагыршемийских следов жизнедеятельности организмов доминируют ихнофоссилии биоэрозионного типа на плотном (firmground) субстрате. Они имеют положительный гипорельеф (*Hypichnia*) и представляют из себя ямки-экскавации в виде неглубоких полусфер с желобками на их дне и боковых стенках. Такие ямки-экскавации относятся к структурам заполнения ямок-углублений в нижележащих слоях. Ордовикские тувинские *Hypichnia* соседствуют в сближенных группировках с другими ямками-экскавациями.

### ОПИСАНИЕ ИХНОФОССИЛИЙ

#### Ихнород *Rusophycus* Hall, 1852

Типовой вид – *Fucoides bilobata* Vanuxem, 1842 из нижнего кембрия Пакистана.

Диагноз. Двухлопастные (*bilobate*) формы, напоминающие по конфигурации кофейные зерна, как правило, со срединным углублением. У



**Рис. 1.** Схема расположения тувинского ордовикского разреза Чиргакы, содержащего рассмотренные ихнофоссилии: А – крупнейшие тектонические зоны, В – поля выходов ордовикских отложений, С – местоположение района исследований.

ихнофоссилий *Rusophycus* Hall морщинистые пересекающиеся ребра образуют по отношению к центральной, обычно прогнутой и извилистой, осевой части углы  $70^{\circ}$ – $80^{\circ}$  (Vanuxem, 1842; Hall, 1852). У некоторых представителей ихнорода *Rusophycus* (ряд австралийских и боливийских форм ихновида *R. latus*) (Webby, 1983; Davies et al., 2007) срединное углубление не имеет прямолинейной направленности и в рельефе выражено крайне слабо.

**С о с т а в р о д а.** Два подрода: *Rusophycus* Hall и новый ихноподрод *Rusophycus* (*Hemisphaerichnus*) *isubgen. nov.* Первый подрод имеет широкое стратиграфическое распространение – весь палеозой многих регионов мира, а второй пока известен только в нижнем ордовике Тывы.

**З а м е ч а н и я.** Другие известные ихнороды из этологических группировок *Domichnia* (жилищаноры и охотничьи ямы), *Cubichnia* (следы покоя), строящие неглубокие норы, и *Repichnia* (следы направленного передвижения) (Микулаш, Дронов, 2006; Seilacher, 2007; Vuatois, Mangano, 2011), отличаются от нового ихноподродового таксона следующими параметрами. Представители ихнорода *Bergaueria* Prantl имеют неглубокие, цилиндрические, вертикальные норы с ровными стенками, заканчивающимися полусферическим дном. У этих ихнофоссилий каких-либо отпечатков желобков на стенках нет.

Представители этологической группировки *Repichnia* (следы направленного перемещения) в составе ихнорода *Stuziana* d'Orbigny имеют линейную двухлопастную (*bilobate*) форму, реже ямки-экскавации. Пересекающиеся ребра у ихнорода *Stuziana* образуют по отношению к центральной, обычно прогнутой и относительно прямой осевой части, углы  $30^{\circ}$ – $60^{\circ}$ .

**Ихноподрод *Rusophycus* (*Hemisphaerichnus*) Sennikov, *isubgen. nov.***  
**Н а з в а н и е п о д р о д а** от *hemisphaera* *греч.* – полусфера (по форме нор-экскаваций).  
**Т и п о в о й в и д** – *Rusophycus* (*Hemisphaerichnus*) *communitas* *isp. nov.*

**Д и а г н о з.** Простые, неглубокие, вертикальные или со слабым наклоном ямки-экскавации округлых очертаний, реже вытянуто-овальные. Общая форма ямок-экскаваций полусферическая, реже усеченной полусферы. На стенках нор видны отпечатки сегментов тела организма-хозяина.

Система	Отдел	Ярус	Свита	Подсвита	Литология	Ихнофоссилии
Ордовикская	Средний	Дапинский	Дагыршемийская	Верхняя	Красноцветные песчаники, алевролиты, в основании конгломераты  200 м	
	Нижний	Флокий		Нижняя	Сероцветные песчаники, алевролиты, в верхней части сероцветные и красноцветные аргиллиты, косослоистые, со следами ряби, усыхания, каплями дождя, “ледовыми” трещинами  800–900 м	★ Rusophycus (Hemisphaerichnus) subgen. nov., Dimorphichnus Seilacher, Helmintopsis Heer

Рис. 2. Общее строение стратотипического разреза дагыршемийской свиты Чиргаки.

ина. Ямки-экскавации могут быть одиночными и формировать группировки многочисленных сближенных (до соприкасающихся) углублений.

Организмы-хозяева выкапывали ямки-экскавации в плотном (firmground) осадке, оставшемся после отлива. Занимаемая ямками-экскавациями *Rusophycus* (*Hemisphaerichnus*) *isubgen. nov.* площадь поверхности слоя (плотность “ихнофоссилиевого освоения”) составляет не более 5–10%. В целом, такие “ихнофоссилиеносные” слои составляют не более 1–2% от общей мощности разреза.

Учитывая незначительную глубину ямок-экскаваций, нет оснований относить тувинские ихнофоссилии *Rusophycus* (*Hemisphaerichnus*) *isubgen. nov.* к норам-жилищам (*Domichnia*) или охотничьим норам. Предварительно их можно классифицировать как ямки отдыха-укрытия (*Cubichnia*), как и у всех представителей рода *Rusophycus*. На применение “организмами-хозяевами” исследуемых ямок-экскаваций для временного (не постоянного) отдыха-укрытия дополнительно указывает наблюдаемый феномен их многократного использования (незакономерно вкладывающиеся друг в друга отпечатки-слепки). При этом, как правило, “вторичное” и последующее использование ямок-экскаваций происходит организмами близкого по размеру к размеру организма первого “строителя-хозяина” такой ямки-экскавации.

Видовой состав. Типовой ихновид.

Сравнение. У форм рассматриваемого нового ихноподрода полностью отсутствует средин-

ное углубление. Таким образом, это “не двухлопастные” (*non-bilobate*) формы, обособленные внутри рода *Rusophycus* Hall в отдельный подрод *Rusophycus* (*Hemisphaerichnus*) *isubgen. nov.* Классические двухлопастные (*bilobate*) формы в составе рода *Rusophycus* Hall составляют номинативный подрод *Rusophycus* (*Rusophycus*) Hall.

З а м е ч а н и я. Поведенческие функции организмов-хозяев, строящих ямки-экскавации *Rusophycus* (*Hemisphaerichnus*), выражаются в частой концентрации их в группировки, что может указывать на их предрасположенность к групповому образу обитания.

Следует отметить одно обстоятельство, пока не нашедшее логического объяснения. В разрезе с многочисленными дагыршемийскими ихнофоссилиями в виде ямок-экскаваций, созданных организмами с ярко выраженным сегментированным телом, наблюдаются структуры ползания (*Repichnia*), с которыми, предположительно, можно было бы каким-то образом соотносить передвижения таких крупных организмов. Но следы ползания встречаются крайне редко.

Фациальная приуроченность ихнофоссилий *Rusophycus* (*Hemisphaerichnus*) *isubgen. nov.* выражается в их встречаемости в тонких терригенных осадках — аргиллитах, реже алевролитах, вблизи их границ с песчаниками. По этологическим особенностям изученные тувинские ихнофоссилии представляют собой структуры заполнения ямок-углублений в нижележащих слоях.

*Rusophycus (Hemisphaerichnus) communitas* Sennikov, isp. nov.

Табл. II, фиг. 1–8; табл. III, фиг. 1–8 (см. вклейку)

Название вида *communitas* *лат.* — группировка.

Голотип — Музей ИНГГ, № 2107/5; Тыва, водораздел рр. Улуг-Чиргакы и Б. Аянгаты, разрез “Чиргакы”, 16-ая пачка; нижний ордовик, флоский ярус, дагыршемийская свита, нижняя подсвета.

Описание. Обособленные ямки-экскавации, созданные отдельным индивидом организма-хозяина в виде четких полусфер, чаще их соприкасающиеся группировки в более крупных округлых и овальных образованиях — углублениях-выемках усеченной полусферической формы.

Размеры. Ямки-экскавации имеют размеры по длинной оси от 6–8 мм до 10 см, а по короткой оси от 4–6 мм до 9 см. Отношение ширины ямки-экскавации к ее длине в среднем 0.75, реже 1.0. Углубления-выемки, в которые группируются экскавации, имеют размеры от 3–5 см до 12 см.

Изменчивость и параметры, которые можно интерпретировать как возрастные изменения организмов-хозяев — это, прежде всего, длина, а так как они все полусферической формы, то и глубина экскаваций. Ямки-экскавации по их размерам разделены на три условные категории: мелкие (длина до 0.2–0.3 см), средние (длина до 2–4 см) и крупные (длина до 5–7 см). Возможно, что такое разделение можно интерпретировать как следствие жизнедеятельности юных форм, взрослых особей видового таксона средних размеров и геронтологических особей этого же вида или, что менее вероятно, взрослых особей другого видового таксона крупных размеров.

Отношение глубины экскаваций к их длине: у мелких 0.75, у средних 0.75, у крупных 0.4. Отношение глубины экскаваций к их ширине: у мелких 0.5, у средних 0.5, у крупных 0.55. Число отпечатков сегментов тела в экскавациях: у мелких 6–9, у средних 10–15, у крупных 10–20. Границы сегментов иногда слабо изгибаются, чаще строго дугообразные. Ширина сегментов отпечатков тела в экскавациях: у мелких 0.5–0.7 мм, у средних 1.5–3.0 мм, у крупных до 7–8 мм. Глубина отпечатка сегмента тела в экскавациях по отношению к разделяющей сегменты более узкой борозде 0.1–0.4 мм. Ширина борозд, разделяющих сегменты в экскавациях: у мелких 0.4–0.5 мм, у средних 2 мм, у крупных 4–5 мм.

Замечания. Новый тувинский ихнотаксон, кроме отсутствия двухлопастного строения, по своим параметрам (отношение глубины экскаваций к их длине или ширине, характеризующем слабо усеченную полусферу) отличается от всех других ихновидов рода *Rusophycus* Hall. По отношению длины к ширине экскавации новый ихнотаксон можно сравнить с ихновидом *R. leiferikssoni*

*Bergström* (*Bergström*, 1976; *Mangano*, *Buatois*, 2003; *Seilacher*, 2007). Сибирские ихнофоссилии *R. communitas* имеют величину этого параметра 0.75–1.0, а формы ихновида *R. leiferikssoni* — 0.5–0.8. Кроме того, характерной особенностью для *R. leiferikssoni* является четко выраженная двухлопастность строения и сильный наклон экскаваций с глубоким узким концом, а у тувинского ихнотаксона экскавации практически вертикальны.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По полученным и приведенным выше материалам можно сделать некоторые выводы:

I. По условиям обитания и стратегии поведения нового тувинского ордовикского ихнотаксона изученная коллекция его следов жизнедеятельности позволяет констатировать следующее. Для организмов, оставивших такие следы, было характерно: 1) поселение не на твердом (*hardground*), а на плотном (*firmground*) грунте, который они могли использовать для создания ямок-экскаваций; 2) вероятно, группировки ямок-экскаваций (углубления-выемки) создавались животными в микропонижениях рельефа дна палеобассейна, где при отливах оставались лужи воды — такое местообитание можно называть лужей-лежищем (возможно сходство с современными литоральными ваннами, не осушающимися при отливах); 3) создание компактных поселений (“оседлость”) — повышенная концентрация на ограниченной площади поверхности слоя; 4) зависимость от периодических процессов, выражающаяся в многократном посещении одних и тех же ямок-экскаваций (возможно, и одним и тем же индивидом или близким к нему по размерам сородичем), с пропечатыванием следов сегментов их тел поверх уже имеющихся сегментированных отпечатков; 5) “стайность” особей одного размера, фиксируемая в нахождении внутри одного углубления-выемки только отпечатков “сеголетов”, или в другом месте исключительно отпечатков взрослых особей, или в третьем месте малочисленных отпечатков гигантских геронтических экземпляров организмов-хозяев; 6) создание компактных группировок ямок-экскаваций, в которых могла быть температура выше, чем у окружающего воздуха, а такая температура, судя по присутствию в породах ихнофоссиленосных слоев следов “морозных ледовых” трещин (*Сенников*, 2019), могла в ночное время опускаться ниже 0 градусов.

II. В отношении предположения о систематической принадлежности биологических объектов — организмов-хозяев следов жизнедеятельности ордовикских тувинских *Rusophycus* (*Hemisphaerichnus*) предварительно можно отметить следующее. В ряде работ убедительно показано, что многие *Rusophycus* Hall являются следами от-

дыха артропод – трилобитов (Orlowski et al., 1970; Orlowski, 1992; Aceñolaza, 2003; Mangano, Droser, 2004). Имеется информация (Mangano et al., 2020), что кроме трилобитов, такие следы в виде ямок-укрытий могли формировать (“создавать”) эуартроподы.

Ордовикские тувинские *Rusophycus* (*Hemisphaerichnus*) не могли “образовывать” не только отдыхающие артроподы (членистоногие), но и свернувшиеся их формы внутри ямок-экскаваций. В противном случае в тувинском материале должны были остаться отпечатки границ туловищных сегментов и плевральных шипов. Возможно, что “хозяевами” следов жизнедеятельности ордовикских тувинских *Rusophycus* (*Hemisphaerichnus*) были *Malacostraca* – высшие ракообразные, некоторые представители которых известны с кембрийского периода. Высшим ракообразным свойственны стайность и стратегия многократного использования собственных нор.

\* \* \*

Описанная в работе коллекция ихнофоссилий хранится в ЦКП “Геохрон” при Ин-те нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН в г. Новосибирск под № 2107. Исследования проводились в рамках Госзадания РАН FWZZ-2022-0003.

Автор выражает признательность специалистам по палеозойским ихнофоссилиям Л. Бато (L. Buatois, Канада) и Х. Гутиеррес-Марко (J.-C. Gutiérrez-Marco, Испания) за ценные советы, полученные им при дискуссиях с этими коллегами в процессе работы над каменным материалом. Автор благодарит своих коллег О.Т. Обут, Н.Г. Изох, Т.В. Хлебникову, Д.А. Токарева за помощь в сборе тувинских ихнофоссилий. От А.В. Дронова и В.Б. Кушлиной на заключительном этапе работы над рукописью были получены ценные замечания, которые помогли улучшить качество изложения материала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Владимирская Е.В.* Ордовикские отложения Центральной и Западной Тувы // Зап. Ленингр. горн. ин-та. 1960. Т. 37. Вып. 2. С. 21–48.
- Задорожная Н.М.* Стратиграфия ордовикских отложений юго-западной оконечности Кортушубинского хребта // Матер. по региональной геологии Алтае-Саянской складчатой области. Л.: ВСЕГЕИ, 1961. С. 43–48 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 58).
- Микулаш Р., Дронов А.* Палеоихнология. Введение в изучение ископаемых следов жизнедеятельности. Прага: Изд-во Геол. ин-та Акад. наук Чешской Республики, 2006. 122 с.
- Сенников В.М.* История развития структур южной части Алтае-Саянской складчатой области в ордовике. Барнаул: Алтайское книжн. изд-во, 1977. 135 с.
- Сенников Н.В.* Ихнофашии и ихнофоссилии в нижнем палеозое Тувы // Эволюция жизни на Земле. Матер. III Междунар. симп. Томск: ТГУ, 2005. С. 158–160.
- Сенников Н.В.* Фашиальная приуроченность, топономическая и этологическая характеристики ихнофоссилий дагыршемийской свиты среднего ордовика Тывы // Фундаментальная и прикладная палеонтология. Матер. LXIV сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2018. С. 111–113.
- Сенников Н.В.* Лито- и ихнофашии дагыршемийской свиты раннего–среднего ордовика Тывы // Тр. Палеонтол. об-ва. Т. 2. М.: ПИН РАН, 2019. С. 133–145.
- Сенников Н.В., Обут О.Т.* Экосистемы ордовикского бассейна Центральной Тывы // Матер. V Междунар. симп. “Эволюция жизни на Земле”, 12–16 ноября 2018. Томск: Издательский дом Томского госун-та, 2018. С. 117–119.
- Aceñolaza G.F.* Olenidae (Trilobita) – *Rusophycus* isp.: organismo productor-traza fósil resultante. Ejemplos para el análisis en el Cambro/Ordovícico de la Cordillera Oriental Argentina // *Ameghiniana*. 2003. V. 40. № 4. P. 573–583.
- Bergström J.* Lower Paleozoic trace fossils from eastern Newfoundland // *Can. J. Earth Sci.* 1976. V. 13. P. 1613–1633.
- Buatois L.A., Mangano M.G.* Ichnology. Organism-Substrate Interactions in Space and Time. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2011. 358 p.
- Davies N.S., Sansom I.J., Albanesi G.L. et al.* Ichnology, palaeoecology and taphonomy of a Gondwanan early vertebrate habitat: Insights from the Ordovician Anzaldo Formation, Bolivia // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2007. V. 249. P. 18–35.
- Hall J.* Palaeontology of New-York. V. 2. Containing Descriptions of the Organic Remains of the Lower Middle Division of the New-York System (Equivalent in Part to the Middle Silurian Rocks of Europe). Albany: C. Van Benthuysen, 1852. 362 p.
- Kulkov N.P.* The trace fossil *Thalassinoides* from the Upper Ordovician of Tuva // *Lethaia*. 1991. V. 24. P. 187–190.
- Mangano M.G., Buatois L.A.* *Rusophycus* leiferikssoni Bergström en la Formación Campanario: implicancias en la paleoecología de planicies mareales cámbricas // *APA*. 2003. Publ. Especial 9. P. 65–84.
- Mangano M.G., Droser M.L.* The ichnologic record of the Ordovician radiation // *The Great Ordovician Biodiversification Event* / Eds. B. Webby, F. Paris, M.L. Droser, I.G. Percival. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 2004. P. 369–379.
- Mángano M.G., Ortega-Hernández J., Piñuela L. et al.* Trace fossil evidence for infaunal moulting in a Middle Devonian nontrilobite euarthropod // *Sci. reports*. 2020. 10:5316. 15 p. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62019-6>
- Orlowski S.* Trilobite trace fossils and their stratigraphical significance in the Cambrian sequence of the Holy Cross Mountains, Poland // *Geol. J.* 1992. V. 27. P. 15–34.
- Orlowski S., Radwanski A., Roniewicz P.* The trilobite ichno-coenoses in the Cambrian of the Holy Cross Mountains // *Trace fossils* / Eds. T.P. Crimes, J.C. Harper. Liverpool, 1970. P. 345–360 (*Geol. J. Spec. Iss.* № 3).
- Seilacher A.* Trace Fossil Analysis. Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer, 2007. 226 p.

Sennikov N.V. Lower Ordovician paleogeographical environments and ichnofossils from Dagr-Shemi Formation (Tuva region, Siberia, Russia) // Intern. Symp. "Palaeogeography and Global Correlation of Ordovician Events". IGCP 503 Project. Contributions. Novosibirsk, Russia (August 5–7, 2006). Novosibirsk: Publ. House of SB RAS, "Geo" Branch, 2006. P. 53–54.

Sennikov N.V., Obut O.T. Ecosystem reconstruction for the Ordovician Basin of the Central Tuva (South Siberia) // 13th Intern. Symp. on the Ordovician System: Contribu-

tions. Novosibirsk, Russia (July 19–22, 2019) / Eds. O.T. Obut, N.V. Sennikov. Novosibirsk: Publ. House of SB RAS, 2019. P. 183–185.

Vanuxem L. Geology of New York. Part. III. Comprising the Survey of the Third Geological District. Albany, 1842. 306 p.

Webby B.D. Lower Ordovician arthropod. Trace Fossils from western New South Wales // Proc. Linn. Soc. N.S.W. 1983. V. 107. № 2. P. 59–74.

### Объяснение к таблице II

Фиг. 1–8. *Rusophycus* (*Hemisphaerichnus*) *communitas* subgen. et isp. nov.: 1 – экз. Музей ИНГГ, № 2107/1, сближенные и частично накладывающиеся друг на друга нижние поверхности заполнения экскаваций с отпечатками одной размерности (нижняя поверхность слоя); 2, 7, 8 – экз. Музей ИНГГ, №№ 2107/2, 2107/7, 2107/8, боковые стороны поверхности заполнения полусферических выемок с многочисленными наложенными друг на друга экскавациями с сегментированными отпечатками, сформировавшимися при многократных посещениях экскаваций организмами-хозяевами близкой размерности; 5 – голотип Музей ИНГГ, № 2107/5; 3, 4, 6 – экз. Музей ИНГГ, №№ 2107/3, 2107/4, 2107/6, нижние поверхности заполнения полусферических выемок, с многочисленными, неоднократно посещаемыми экскавациями, оставленными сегментированными отпечатками организмов-хозяев близкой размерности; Тыва, водораздел рек Улуг-Чиргакы и Б. Аянгаты; дагыршемийская свита, флоский ярус.

### Объяснение к таблице III

Фиг. 1–3, 5–8. *Rusophycus* (*Hemisphaerichnus*) *communitas* subgen. et isp. nov.: 1, 5 – экз. Музей ИНГГ, №№ 2107/9, 2107/10, нижняя поверхность заполнения изолированной мелкой экскавации с сегментированными отпечатками организма-хозяина; 2, 3, 6, 8 – экз. Музей ИНГГ, №№ 2107/11, 2107/13, 2107/14, 2107/15, отпечатки нижней поверхности заполнения крупной полусферической выемки с многочисленными наложенными друг на друга сегментированными отпечатками, сформировавшимися при многократных посещениях экскаваций организмами-хозяевами; 7 – экз. Музей ИНГГ, № 2107/16, боковая сторона нижней поверхности заполнения одной крупной полусферической выемки с многочисленными наложенными друг на друга экскавациями с сегментированными отпечатками, сформировавшимися при многократных посещениях экскаваций организмами-хозяевами близкой размерности; Тыва, водораздел рек Улуг-Чиргакы и Б. Аянгаты; дагыршемийская свита, флоский ярус.

Фиг. 4. *Rusophycus* (?) sp., экз. Музей ИНГГ, № 2107/12, нижняя и боковая стороны вложенных друг в друга нижних поверхностей заполнения экскаваций с не проявленной сегментированностью отпечатков организмов-хозяев; Тыва, водораздел рек Улуг-Чиргакы и Б. Аянгаты; дагыршемийская свита, флоский ярус.

## ***Rusophycus* (*Hemisphaerichnus*) *communitas* – New Ichnofossils Taxon from the Ordovician of Tuva Region**

**N. V. Sennikov**

*Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,  
Novosibirsk, 630090 Russia*

The traces of the vital activity of organisms are not uncommon in the Ordovician terrigenous deposits of Tuva. The richest location of ichnofossils was found in the Chirgaki section in the western part of the region. There, along with the taxa of ichnofossils that were previously known sporadically in other regions of the world, such as *Dimorphichnus* Seilacher, *Helmintopsis* Heer, the author of the article found the predominant numbers of trace fossils, which should be attributed to a new species of a new subgenus of the genus *Rusophycus* Hall.

**Keywords:** Ordovician, ichnofossils, Dagrshemi Formation, Tuva

УДК 564.1:551.736(571.56+571.65)

## НОВЫЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЬ РОДА *ARHANAIA KONINCK* ИЗ НИЖНЕЙ ПЕРМИ ОРУЛГАНСКОГО ХРЕБТА (СЕВЕРО-ВОСТОК РОССИИ)

© 2022 г. А. С. Бяков<sup>а</sup>, \*, Р. В. Кутыгин<sup>б</sup><sup>а</sup>Северо-Восточный комплексный научно-исследовательский институт им. Н.А. Шило ДВО РАН,  
Магадан, 685000 Россия<sup>б</sup>Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, 677000 Россия\*e-mail: [abiakov@mail.ru](mailto:abiakov@mail.ru)

Поступила в редакцию 03.10.2021 г.

После доработки 08.11.2021 г.

Принята к публикации 08.11.2021 г.

Из нижнепермских отложений Южного Орулгана (Северное Верхоянье, Северо-Восток России) описан новый вид иноцерамоподобных двустворок биполярного рода *Arhanaia* – *A. sobopolensis* sp. nov.

**Ключевые слова:** иноцерамоподобные двустворчатые моллюски, род *Arhanaia*, нижняя пермь, халджинская свита, хребет Орулган, Северо-Восток России

DOI: 10.31857/S0031031X22030047

Двустворчатые иноцерамоподобные моллюски биполярного рода *Arhanaia Koninck*, 1877 являются наиболее древними и наиболее примитивными представителями семейства *Kolumiidae* на Северо-Востоке Азии. Они повсеместно распространены в среднеартинско-роудских сообществах бентоса как Верхояно-Охотского, так и Колымо-Омолонского регионов, нередко образуя массовые скопления.

Появление первых афанай в северо-восточно-азиатских бассейнах, вероятнее всего, было связано с кратковременной инвазией представителей этого рода из бассейнов Гондваны в конце сакмарского века (Бяков, Кутыгин, 2015). Однако это не привело к их широкому распространению на Северо-Востоке Азии. Лишь в конце артинского века, в связи с крупной трансгрессией, афанай повсеместно расселились в акватории Верхояно-Охотского и Колымо-Омолонского бассейнов (Бяков, 2010).

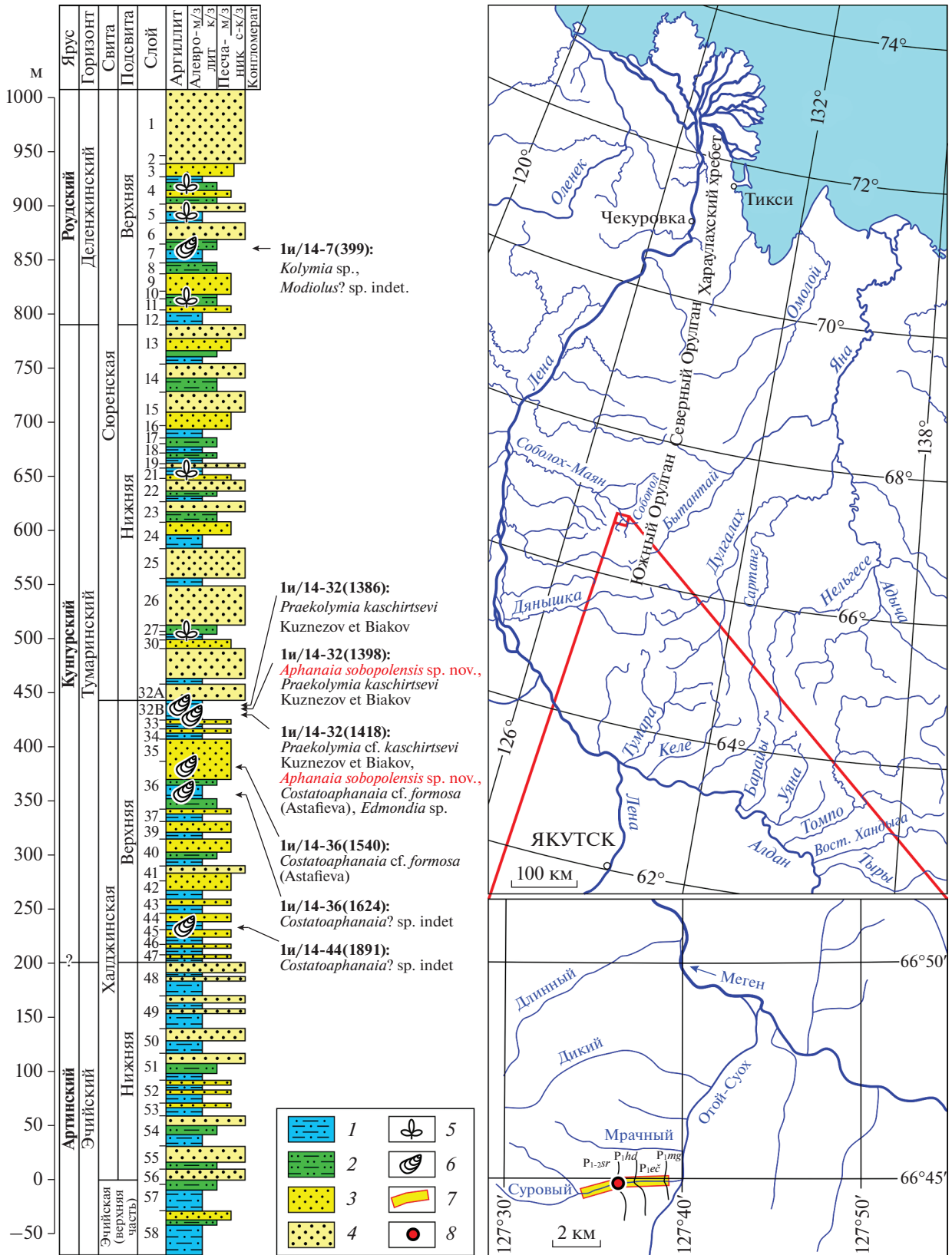
Ранее одним из авторов был дан краткий обзор исторического развития афанай на Северо-Востоке Азии и описан ряд новых видов (Бяков, 2011). Однако информация о раннепермских иноцерамоподобных двустворках все еще достаточно ограничена, поэтому любые новые сведения о ранних этапах эволюции группы весьма важны. Накопившиеся за последнее время материалы, преимущественно из разрезов Верхоянья, позволяют дополнить имеющиеся сведения по систе-

матическому составу и стратиграфическому распространению группы.

В 2014 г. И.В. Будников, Р.В. Кутыгин, В.И. Макошин, Л.Г. Перегоедов и А.И. Килясов послойно изучили ряд опорных разрезов карбона и перми в верховьях р. Соболох-Маян Южного Орулгана (Северное Верхоянье). Одним из ключевых разрезов, раскрывающих особенности биостратиграфического деления нижней–средней перми в регионе, является протяженное скальное обнажение (1и/14) мегенской, эчийской, халджинской и сюренской свит по руч. Суловому, левобережье р. Отой-Суох, левого притока р. Меген бассейна р. Собопол (рис. 1). Мегенская и эчийская свиты охарактеризованы последовательными комплексами брахиопод (Кутыгин и др., 2018), уверенно сопоставляемыми с зональными подразделениями хорокытского и эчийского (нижняя часть) региональных горизонтов Верхоянья (Макошин, Кутыгин, 2020).

Иноцерамоподобные двустворки обнаружены в халджинской и сюренской свитах, относящихся к эчийскому (верхняя часть), тумаринскому и деленжинскому региональным горизонтам. Нижняя подсвита халджинской свиты является возрастным аналогом хабахской свиты Западного Верхоянья (Budnikov et al., 2020), завершающей разрез эчийского горизонта и отличающейся крайней редкостью находок беспозвоночных. Верхнехалджинская подсвита, относящаяся к нижнему подгоризонту тумаринского региональ-





**Рис. 1.** Опорный разрез ниже–среднепермских отложений по руч. Суровому (слева) и его местоположение (справа): 1 – алевролиты мелкозернистые, 2 – алевролиты крупнозернистые, 3 – песчаники мелкозернистые, 4 – песчаники средне- и крупнозернистые, 5 – уровни с ископаемыми растительными остатками, 6 – уровни с двустворками, 7 – обнажение Ии/14 (разрез Суровый), 8 – местонахождение описанного вида; свиты: Р<sub>1-2sr</sub> – сюреньская, Р<sub>1hd</sub> – халджинская, Р<sub>1eč</sub> – эчийская, Р<sub>1mg</sub> – мегенская; нижнюю часть разреза (мегенская и эчийская свиты) см.: Кутыгин и др., 2018, рис. 2.

ного горизонта (Решения..., 2009), в разрезе по руч. Суворову содержит несколько уровней с двустворчатými моллюсками. В нижней и средней частях подбиты (слои 44 и 36) встречаются плохо сохранившиеся остатки иноцерамоподобных двустворок, морфологически близких к роду *Costatoarphanaia*, но до вида неопределимых. Кроме них, из верхов слоя 36 установлены представители вида *Costatoarphanaia cf. formosa* (Astafieva). Самые верхи халджинской свиты (слой 32В) содержат комплекс двустворок, представленный видами *Praekolymia kaschirtsevi* Kusnezov et Biakov, *Costatoarphanaia cf. formosa* (Astafieva), *Edmondia sp.*, характеризующими бивальвиевую зону *Arphanaia andrianovi* нижней части тумаринского регионального горизонта (Бяков, 2012).

В этом же комплексе имеются многочисленные ядра и отпечатки двустворок, отнесенных к новому виду *Arphanaia sobopolensis*. Этот вид занимает промежуточное положение между первыми массовыми представителями рода [*A. lima* (Lutkevich et Lobanova)], которые обладают вытянутой в длину слабо скульптурированной не крупной раковиной, и самыми поздними формами [*A. stepanovi* (Mironzeva)], характеризующимися гигантской резко неравностворчатой раковиной.

Описываемый в статье материал хранится в музее Северо-Восточного комплексного научно-исследовательского ин-та им. Н.А. Шило ДВО РАН (СВКНИИ), Магадан, колл. № 06.115.

В описании приняты сокращения: В – высота раковины, Вп – выпуклость створки, ГД – длина раковины по главной диагонали, Д – длина раковины, ДЗК – длина замочного края раковины, МУ – макушечный угол, УС – угол скоса створки.

Работа выполнена по государственным заданиям СВКНИИ ДВО РАН, ИГАБМ СО РАН и при поддержке РФФИ, проект 20-05-00604.

#### СЕМЕЙСТВО КОЛЫМИИДАЕ KUSNEZOV, 1973

ПОДСЕМЕЙСТВО АТОМОДЕСМАТИНАЕ WATERHOUSE, 1976

#### Род *Arphanaia* Koninck, 1877

*Arphanaia sobopolensis* Biakov, sp. nov.

Название вида – по р. Собопол, хр. Орулган, из бассейна которой происходит голотип описываемого вида.

Голотип – СВКНИИ, № 1/02–6.115, ядро левой створки; Северное Верхоянье, хр. Орулган, верховья р. Соболах-Маян, басс. р. Меген, руч. Суворый; нижняя пермь, кунгурский ярус, тумаринский региональный горизонт, верхи халджинской свиты; обн. 1и/14, 1398 метр азимутального хода, слой 32В, в 11 м выше его подошвы; сборы Р.В. Кутыгина, 2014 г.

Описание (рис. 2). Раковина от средней до крупной, до 175 мм по ГД, треугольно-овальная, несколько вытянутая в длину (Д : В = 1.24–1.28),

сильно скошенная (УС = 32°–35°). Замочный край прямой, умеренной длины, почти равен или несколько меньше половины длины раковины (ДЗК : Д = 0.42–0.52). Передний край почти прямой, очень длинный, по крутой дуге переходит в относительно короткий нижний край, очерченный такой же крутой дугой, который также по подобной крутой дуге переходит в длинный, очень слабовыпуклый задний край. Последний под тупым углом около 150° соединяется с замочным краем. Заднее крыло хорошо выражено, слабо обособлено от основной части раковины. Выпуклость створок небольшая (Вп : В = 0.20–0.22), точка наибольшей выпуклости расположена в верхней трети створки и несколько смещена к переднему краю. Макушки терминальные, довольно крупные, умеренно широкие, высокие, не нависающие над замочным краем, слегка повернутые вперед, притупленные.

Скульптура наружной поверхности представлена относительно равномерными сглаженными концентрическими складками, обычно лучше выраженными на более поздних стадиях роста. Призматический слой, кое-где сохранившийся на ядрах и отпечатках, был умеренной толщины, до 1.2 мм.

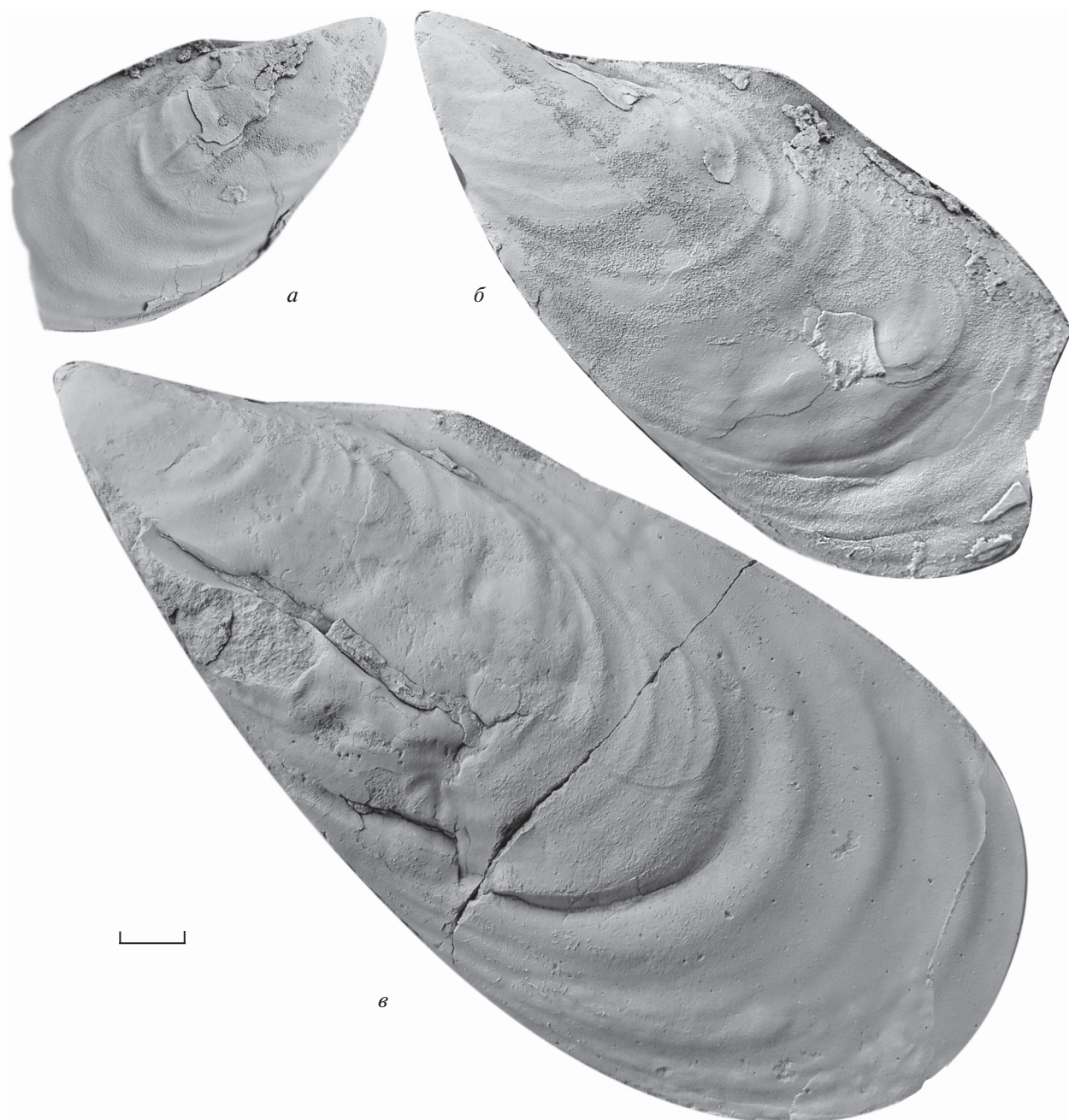
На ядрах сохранились отпечатки мускульной системы: отпечатки мантийных мускулов маленькие, удлинённые, четковидные, и крупный седловидный отпечаток заднего мускула-замыкателя; иногда наблюдается след его перемещения в процессе роста раковины.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Вп	ГД	ДЗК	УС	МУ	Д : В	Вп : В	ВДЗК : Д
Голотип	145	115	~25	175	65	35°	55°	1.26	0.22	0.45
1/02-6.115										
2/02-6.115	104	81	~16	~125	54	35°	55°	1.28	0.20	0.52
3/02-6.115	~62	50	~11	~78	26	32°	55°	1.24	0.22	0.42

Изменчивость. Может несколько варьировать характер скульптуры – от сглаженной до более четко выраженной, и длина замочного края раковины.

Сравнение. От *A. ? lobanovae* (Astafieva) из верхов нижней перми Пай-Хоя (Люткевич, Лобанова, 1960; Астафьева, 1989) отличается менее крупной и менее расширенной раковиной с более сглаженной скульптурой, более отчетливым задним крылом и гораздо более крупными и высокими макушками. От *A. lima* (Lutkevich et Lobanova) из нижней части нижней перми Верхоянья и Колымо-Омолонского региона (Бяков, 2010) отличается, как правило, более крупной и менее скошенной раковиной с гораздо более развитой скульптурой створок и более обособленным задним крылом.



**Рис. 2.** Двустворчатые моллюски вида *Arhanaia sobopolensis* Viakov, sp. nov. из кунгурских (нижнепермских) отложений Южного Орулгана: *a* – экз. № 3/02-6.115, неполное ядро правой створки с участками сохранившейся раковины; *б, в* – ядра левых створок с участками сохранившейся раковины: *б* – голотип № 1/02-6.115, *в* – экз. № 2/02-6.115; верхняя часть халджинской свиты, обр. 1и/14-32 (1398). Длина масштабной линейки 1 см.

**Материал.** Около 20 ядер и отпечатков хорошей и удовлетворительной сохранности, иногда с остатками сохранившейся раковины, из сл. 32В, в 4.5 и 11 м выше его подошвы (см. рис. 1), хр. Орулган.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Астафьева М.М.* О представителях рода *Maitaia* (Bivalvia) // Палеонтол. журн. 1989. № 3. С. 14–23.

*Бяков А.С.* Зональная стратиграфия, событийная корреляция, палеобиогеография перми Северо-Востока Азии (по двустворчатым моллюскам). Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 2010. 262 с.

*Бяков А.С.* Новые виды иноцерамоподобных двустворок рода *Arhanaia* Koninck из нижней перми Северо-Востока Азии // Палеонтол. журн. 2011. № 1. С. 7–13.

*Бяков А.С.* Новая зональная схема пермских отложений Северо-Востока Азии по двустворчатым моллюс-

кам. Статья 1. Зональное расчленение // Тихоокеан. геол. 2012. Т. 31. № 5. С. 13–40.

Бяков А.С., Кутыгин Р.В. Новый древнейший представитель пермских иноцерамоподобных двустворок рода *Aphanaia* Koninck на Северо-Востоке Азии // Палеонтол. журн. 2015. № 4. С. 21–25.

Кутыгин Р.В., Макошин В.И., Будников И.В., Перегудов Л.Г. Биостратиграфия ассельско-сакмарских отложений верховьев р. Соболох-Маян Орулганского хребта // Отечеств. геол. 2018. № 5. С. 74–80.

Люткевич Е.М., Лобанова О.В. Пелециподы перми советского сектора Арктики // Тр. ВНИГРИ. 1960. Вып. 149. 294 с.

Макошин В.И., Кутыгин Р.В. Зональная шкала ассельско-сакмарских (нижнепермских) отложений Верхоянья (Северо-Восток России) по брахиоподам // Стратигр. Геол. корреляция. 2020. Т. 28. № 4. С. 43–72.

Решения Третьего межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и мезозою Северо-Востока России (Санкт-Петербург, 2002) / Ред. Корень Т.Н., Котляр Г.В. СПб.: ВСЕГЕИ, 2009. 268 с.

Budnikov I.V., Kutygin R.V., Shi G.R. et al. Permian stratigraphy and paleogeography of Central Siberia (Angaraland) – A review // J. Asian Earth Sci. 2020. V. 196: 104365. P. 1–21. <https://doi.org/10.1016/j.jseae.2020.104365>

## A New Representative of the Genus *Aphanaia* Koninck from the Lower Permian of the Orulgan Ridge (Northeast Russia)

A. S. Biakov<sup>1</sup>, R. V. Kutygin<sup>2</sup>

<sup>1</sup>North-East Interdisciplinary Scientific Research Institute n.a. N.A. Shilo, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia

<sup>2</sup>Diamond and Precious Metal Geology Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677000 Russia

A new species of *Inoceramus*-like bivalves of the bipolar genus *Aphanaia* – *A. sobopolensis* sp. nov. from the Lower Permian deposits of the Southern Orulgan Ridge (Northern Verkhoyansk Region, Northeast Russia) is described.

**Keywords:** *Inoceramus*-like bivalves, genus *Aphanaia*, Lower Permian, Khaldzhin Formation, Orulgan Ridge, Northeast Russia

УДК 564.8(479.2)

## ПОРИСТЫЕ ДЕВОНСКИЕ И РАННЕКАРБОНОВЫЕ РИНХОНЕЛЛИДЫ (BRACHIOPODA) ЗАКАВКАЗЬЯ

© 2022 г. А. В. Пахневич\*

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

\*e-mail: alvpb@mail.ru

Поступила в редакцию 06.04.2021 г.

После доработки 16.12.2021 г.

Принята к публикации 16.12.2021 г.

Представлены данные о разнообразии позднедевонских и раннекарбонных пористых ринхонеллид Закавказья. Рассмотрены различные возможные причины происхождения пористости. Она появилась в разных надсемействах отряда Rhynchonellida в результате адаптации к обеднению кислородом придонного слоя морской воды. Первые пористые ринхонеллиды появились после фран-фаменского экосистемного кризиса в Закавказье. Это виды *Greira transcaucasica* Erlanger, 1993 и *Sharovaella mirabilis* Pakhnevich, 2012, найденные в отложениях зоны *Cyrtospirifer asiaticus*–*Mesoplicia meisteri* нижнего фамена. Большинство пористых ринхонеллид расселилось вдоль северного побережья Гондваны. И только виды рода *Araratella* Abramian, Plodowski et Sartenaer, 1975 населяли моря вдоль южного побережья Лавруссии. Из закавказских видов только *Tchanakhtchirostrum araraticum* (Abramian, 1957) продолжал существовать в раннем карбоне, но быстро вымер.

**Ключевые слова:** пористые ринхонеллиды, Закавказье, поздний девон, ранний карбон

DOI: 10.31857/S0031031X22040079

### ВВЕДЕНИЕ

Для большинства ископаемых и всех современных брахиопод отряда Rhynchonellida характерна непористая раковина. Всего несколько родов за миллионы лет существования отряда, начиная с раннего ордовика, имели пористую раковину. Появление пор в раковинах этих брахиопод совпало с крупной экосистемной перестройкой. Первые представители пористых ринхонеллид появились сразу после девонского вымирания на границе франа и фамена. Наибольшее их разнообразие приходится на фамен (пять родов и 10 видов, не считая спорных и слабо изученных): *Greira transcaucasica* Erlanger, 1993, *Sharovaella mirabilis* Pakhnevich, 2012, *S. morini* (Drot, 1964), *Tchanakhtchirostrum araraticum* (Abramian, 1957), *T. centralis* (Sartenaer et Plodowski, 2003), *Zaigunrostrum iranicum* (Gaetani, 1965), *Z. nakhichevanense* Pakhnevich, 2018, *Araratella dichotomians* (Abramian, 1954) [в т.ч. подвиды *A. dichotomians assimulata* (Abramian, 1954), *A. moresnetensis* (de Koninck, 1887) и, возможно, *A. dichotomians kazakhstanica* (Rozman, 1962)], *A. anatolica* Sartenaer et Plodowski, 2003.

Помимо этого, к надсемейству Rhynchoneroidea различными авторами относилось еще несколько родов: *Rariella* Zhang, 1981 и *Ying-*

*tangella* Bai et Ying, 1977 из нижнего девона Южного Китая (Rong, Zhang, 1994), *Momarrhynchus* Baranov et Sartenaer, 1996 из отложений фамена Якутии (Баранов, 1996), *Paryphorhynchopora* Simorin, 1956 из турнейских отложений Казахстана (Симорин, 1956), *Striatorhynchus* Pushkin, 1986 из фаменских отложений Белоруссии (Пушкин, 1986), *Porostictia* Cooper, 1955 из верхнего фамена США (Нью-Мексико) (Cooper, 1955). Но некоторые из них (*Rariella*, *Yingtangella*) затем были отнесены к другим отрядам. Для других (*Momarrhynchus*) не было достаточно доказательств для отнесения их к пористым ринхонеллидам, в частности, не проиллюстрировано наличие пор. Поры остальных спорных родов (*Paryphorhynchopora*, *Striatorhynchus*, *Porostictia*) оказались экзопорами, т.е., ямками на наружной поверхности раковины. Экзопористость возникла независимо в разных эволюционных стволах ринхонеллид. Более подробно о спорных родах пористых ринхонеллид можно посмотреть в публикациях (Sartenaer, Plodowski, 2003; Pakhnevich, 2013).

Цель настоящей работы проанализировать динамику биоразнообразия пористых ринхонеллид Закавказья, пути их расселения, центры происхождения, причины возникновения пористости.





**Рис. 1.** Следы выростов кэки в поре (обозначены стрелками), обнаруженной в створке *Sharovaella mirabilis* Pakhnevich, 2012, голотип ПИН, № 3744/804; Нахичеванская АР, гора Геран-Каласы, обн. 1241; нижний фамен, зона *Cyrtospirifer asiaticus*–*Mesoplicia meisteri*.

#### К ВОПРОСУ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОР У RHYNCHONELLIDA

На границе двух веков девонского периода, франского и фаменского, у нескольких родов брахиопод отряда Rhynchonellida появилась необычная особенность в микроструктуре раковины – пористость. Известно семь родов пористых ринхонеллид, пять из которых характерны для фамена. Поры относятся к типу эндопор. Что стало движущим толчком для изменений микроструктуры раковины? Ответ на этот вопрос следует искать в физиологических изменениях у брахиопод, которые произошли в начале фаменского века. Следует рассмотреть версии о функции пор. У современных теребратулид пора прорастает через вторичный и первичный слои раковины и соприкасается с периостракумом с помощью выростов кэки (англ. саеса), которые заканчиваются пептидными трубочками (Williams, 1997). Поскольку у пор есть контакт с наружной водой, и в них заходят клетки наружного эпителия мантии, их может характеризовать полифункциональность. Есть предположение, что поры, а точнее, те ткани, которые в них заходят, участвуют в дыхании (Shumway, 1982), то есть эти ткани можно назвать дыхательными (Peck et al., 1986). Вероятно, клетки эпителия в порах могут запасать некоторые вещества, напр., липиды и полисахариды (Pérez-Huerta et al., 2009). Существует предположение, что пористость раковины отрицательно влияет на обрастателей, поселяющихся на поверхности раковин (Alexander, Scharpf, 1990). Вероятно, защита осуществляется с помощью веществ-репеллентов, которые “отпугивают” личинок. В девоне в различных акваториях планеты

обрастатели на раковинах брахиопод были многочисленны (Hoare, Steller, 1967; Thayer, 1974; Пахневич, 2008). Ч. Тейер предполагал, что брахиоподы таким образом могли “отпугивать” и хищников (Thayer, 1974). Еще одна версия о функции пор связана с возможностью их деятельности как органов чувств (Pérez-Huerta et al., 2009). Считается, что эндопоры палеозойских ринхонеллид заканчивались во вторичном слое, и тогда логично было бы предположить, что они выполняли функцию запасаания. Но в результате новых исследований (рис. 1) появилось предположение, что у ринхонеллид также были выросты (саеса), которые распространялись в первичный слой и, возможно, подходили к периостракуму. Но первичной слой раковин пористых ринхонеллид не изучен.

Какие же события могли привести к значительным физиологическим изменениям в различных группах ринхонеллид? С границей франа и фамена связано массовое вымирание, произошедшее в различных группах морской фауны. О его причинах высказывалось несколько версий. На границе двух веков в атмосфере увеличивается содержание углекислого газа. При этом содержание кислорода в придонном слое воды падает. Для данного времени характерно накопление в донных осадках большого количества органического углерода. Одна из возможных причин повышения содержания углерода – снос органического вещества с континентов (Joachimski et al., 2001). В связи с этим на границе франа и фамена встречаются черные углеродистые породы (Bug-gisch, 1991; Язиков и др., 2013). В фамене в Южной Гондване происходит оледенение (Caruto, 1985). Конец франа – начало фамена характеризуется трансгрессивно-регрессивным морским циклом, который связан с тектоническими процессами на планете (Мизенс, 2003). С этим же связана и активная вулканическая активность, вплоть до конца франа (Маслов и др., 2008). О возможности импактного события на границе франа и фамена могут свидетельствовать иридиевые аномалии (Nicoll, Playford, 1993) и микротектиты (Claeys, Casier, 1994) в породах этого возраста. В девоне на суше продолжается экспансия высших растений. Их разнообразие увеличивается. По молекулярно-генетическим данным, в позднем девоне отмечено шесть событий, связанных с дивергенцией линий наземных растений (Рубан, 2013). Еще в раннем девоне происходит активное почвообразование, формирование углей (Броушкин, Горденко, 2012). В связи с этим в океан поступает больше органического вещества с суши. Таким образом, опираясь на предположение, что поры связаны с дыханием брахиопод, можно предположить, что обеднение кислородом придонного слоя морской воды могло стать определяющим фактором для независимого появле-

ния пор в раковинах нескольких групп позднедевонских ринхонеллид. На это могли повлиять и вулканическая активность, и повышение уровня углекислого газа, и увеличившийся снос органики с суши, и падение космического тела. Данная проблема остается одной из самых сложных в эволюции девонских ринхонеллид, и ей необходимо посвятить отдельное исследование.

Если обратиться непосредственно к описанию литологических особенностей отложений последней франской зоны Закавказья *Uchtospirifer subarchiaci*—*Cyphoterorhynchus argaensis*, то выясняется, что верхняя часть зоны сложена черными аргиллитами с маломощными прослоями органо-детритовых известняков (Grechishnikova, 2018, с. 852). В вышележащей пачке кварцитов тоже содержатся углистые примазки, а также слои черных аргиллитов, т.е., присутствует много обугленного органического вещества. Первые три пачки фаменских отложений зоны *Cyrtospirifer asiaticus*—*Mesoplica meisteri* сложены темно-серыми и черными известняками или аргиллитами (Grechishnikova, 2018, с. 854—855), т.е., отложения вновь богаты обугленной органикой. Из этого можно сделать предположение, что на границе франа и фамена в исследуемом районе в море было недостаточно кислорода из-за большого поступления органики, и появление пористости у ринхонеллид совпадает с этим временным периодом. При этом ринхонеллиды были обитателями нижнего придонного слоя воды, где и накапливалось органическое вещество.

#### СИСТЕМАТИКА ПОРИСТЫХ РИНХОНЕЛЛИД

Х. Мюр-Вуд (Muir-Wood, 1955) выделила пористых ринхонеллид в отдельное надсемейство *Rhynchoporoidea*. Для них характерны простые и дихотомизирующие эндопоры, располагающиеся в фиброзном слое двух- или трехслойной раковины. На начало 2000-х гг. (Savage, 2002) пористые ринхонеллиды рассматривались в рамках единого надсемейства *Rhynchoporoidea*. Основным объединяющим признаком данной группы была пористость раковины, хотя положение пор в слоях раковины внутри надсемейства отличалось. Анализируя характер пористости и строение стенки раковины, ряд исследователей (Эрлангер, 1986; Savage, 2002) не придавал большого значения серьезным различиям во внутреннем строении раковин пористых ринхонеллид. В первую очередь они сравнивали их друг с другом по признакам микроструктуры, тогда как по внутреннему строению можно было отметить, что надсемейство состоит из таксонов с различными внутренними морфологическими структурами, собранных вместе по единственному признаку. По внутреннему строению хорошо видно, что объединенные

в одно надсемейство ринхонеллиды не принадлежали одной группе. За основу проведенной ревизии было взято сравнение родов по таким признакам, как особенность развития зубных пластин, длина и высота септы в спинной створке, открытый или закрытый септалий, слитная или разделенная замочная пластина, форма круральных оснований и круп. Поэтому после ревизии (Pakhnevich, 2013) данное надсемейство было признано сборным, и сделан вывод, что пористость появилась в разных группах девонских ринхонеллид, семействах *Trigonirhynchiidae*, *Leiorhynchidae*, *Septalariidae*, параллельно.

В настоящее время представляется, что систематическое положение этих брахиопод выглядит следующим образом (Pakhnevich, 2013):

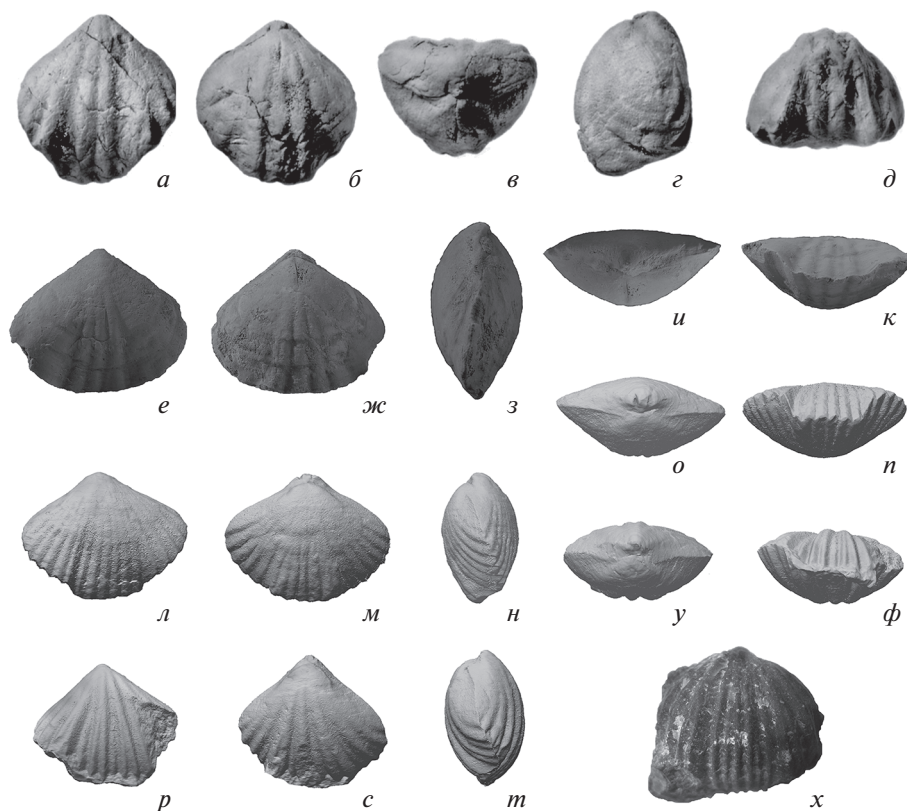
**Надсемейство** *Rhynchotrematoidea* Schuchert, 1913, **Семейство** *Trigonirhynchiidae* Schmidt, 1965, **Подсемейство** *Rhynchoporidae* Muir-Wood, 1955: Род *Rhynchopora* King, 1865; **Подсемейство** *Greirinae* Erlanger, 1993: Роды: *Greira* Erlanger, 1993, *Tchanakhtchirostrum* Sartenaer et Plodowski, 2003, *Sharovaella* Pakhnevich, 2012, *Zaigunrostrum* Sartenaer et Plodowski, 2003.

**Надсемейство** *Camarotoechioidea* Schuchert, 1929, **Семейство** *Leiorhynchidae* Stainbrook, 1945, **Подсемейство** *Tretorhynchinae* Savage, 2002: Род *Tretorhynchia* Brunton, 1971; **Семейство** *Septalariidae* Havlíček, 1960, **Подсемейство** *Araratellinae* Erlanger, 1986: Род *Araratella* Abramian, Plodowski et Sartenaer, 1975.

Из представленных родов в фамене Закавказья встречаются *Greira*, *Tchanakhtchirostrum*, *Sharovaella*, *Zaigunrostrum*, *Araratella*. Они представлены видами: *G. transcaucasica*, *S. mirabilis*, *T. araraticum*, *Z. nakhichevanense*, *A. dichotomians* (рис. 2).

#### ПОЯВЛЕНИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОРИСТЫХ РИНХОНЕЛЛИД В ЗАКАВКАЗЬЕ

В отложениях девона Закавказья встречена разнообразная фауна ринхонеллид, начиная с верхов эмса и до границы девона и карбона. Высоко разнообразие ринхонеллид и в фаменских отложениях. В конце девона территория Закавказья находилась в Южном полушарии недалеко от экватора в составе континента Гондваны (Лордкипанидзе и др., 1984) или было небольшим микроконтинентом (Grigoryan et al., 2019). Это было его северное побережье, омываемое водами океана Палеотетис (Torsvik, Cocks, 2011). Рядом с изучаемым районом располагался микроконтинент “Иран—Афганистан” (Gamkrelidze, 1986; Ruban et al., 2007). Сходство фаун брахиопод Ирана, Афганистана и Армении (правда, на родовом уровне) подробно изучено с помощью коэффициента Жаккара (Brock, Yazdi, 2000). Они имеют несо-



**Рис. 2.** Пористые ринхонеллиды Закавказья: *а–д* – *Sharovaella mirabilis* Pakhnevich, 2012, голотип ПИН, № 3744/804; цельная раковина ( $\times 1$ ): *а* – со стороны брюшной створки, *б* – со стороны спинной створки, *в* – со стороны замочного края, *г* – сбоку, *д* – со стороны переднего края; Нахичеванская АР, гора Геран-Каласы, обн. 1241; нижний фамен, зона *Cyrtospirifer asiaticus*–*Mesoplica meisteri*; *е–к* – *Zaigunostrotrum nakhichevanense* Pakhnevich, 2018, экз. ПИН, № 3744/861, цельная раковина ( $\times 1.5$ ): *е* – с брюшной створки, *ж* – со спинной створки, *з* – сбоку, *и* – со стороны замочного края, *к* – со стороны переднего края; левобережье р. Арпы, обн. 20, сл. 6; верхний фамен, зона *Cyrtospirifer ramiricus*–*Enchondrospirifer ghorensis*; *л–н* – *Greira transcaucasica* Erlanger, 1993, экз. ПИН, № 3744/856, цельная раковина, трехмерная модель, полученная с помощью рентгеновского микротомографа Skyscan 1172 ( $\times 1.7$ ): *л* – с брюшной створки, *м* – со спинной створки, *н* – сбоку, *о* – со стороны замочного края, *п* – со стороны переднего края; Нахичеванская АР, гора Геран-Каласы, обн. 1241; нижний фамен, зона *Cyrtospirifer asiaticus*–*Mesoplica meisteri*; *р–ф* – *Tchanakhtchirostrum araraticum* (Abramian, 1957); экз. ПИН, № 3744/855, цельная раковина, трехмерная модель, полученная с помощью рентгеновского микротомографа Skyscan 1172 ( $\times 1.5$ ): *р* – с брюшной створки, *с* – со спинной створки, *т* – сбоку, *у* – со стороны замочного края, *ф* – со стороны переднего края; Нахичеванская АР, р-н с. Кярки; верхний фамен, зона *Sphenospira julii*–*Spinocarinifera nigra*; *х* – *Araratella dichotomians* (Abramian, 1954), экз. ПИН, № 3744/864, цельная раковина ( $\times 1$ ), вид с брюшной створки; Нахичеванская АР, восточнее горы Геран-Каласы, обн. 10, сл. 3; верхний фамен, зона *Sphenospira julii*–*Spinocarinifera nigra*.

мненное сходство, так же как и позднедевонская фауна Турции, микроконтиненты Тауриды [Taurides (Nazik et al., 2018)], которые также располагались географически близко к Закавказью (Ruban et al., 2007, рис. 7, 8). Среди общих видов фаменных ринхонеллид Ирана (Jafarian, 2000; Kebria-Ee Zadeh, 2009) и Закавказья (Pakhnevich, 2018) отмечаются *Araratella dichotomians* (Abramian, 1954) (оба подвида), *Paurogastroderhynchus nalivkini* (Abramian, 1957), *Sartenaerus charakensis* (Brice, 1967), а также виды родов *Stenaulacorhynchus* Sartenaer, 1968 и *Leptocaryo-rhynchus* Sartenaer, 1970. Среди общих видов ринхонеллид с фаменом Афганистана почти все те же представители отряда, что известны из фамена Ирана (кроме видов *Stenaulacorhynchus*), плюс к

ним добавляется *Paropamisorhynchus kotalensis* (Brice, 1970) (Brice, 1967, 1970).

Первый вид пористых ринхонеллид *Greira transcaucasica* Erlanger, 1993 (семейство Trigonirhynchiidae) отмечается для нижнего фамена зоны *Cyrtospirifer asiaticus*–*Mesoplica meisteri* (Эрлангер, 1993) (табл. 1). Для него характерно типичное для тригониринхий внутреннее строение раковины: хорошо развитые зубные пластины в макушке брюшной створки, септа с закрытым септалием и единая замочная пластина. Вид и род являются эндемиками, поскольку нигде более не встречаются.

В то же время появляется еще один род, представленный в Закавказье одним видом, *Sharovael-*



**Таблица 1.** Стратиграфическая последовательность брахиоподовых зон, в отложениях которых встречаются пористые ринхонеллиды

Ярус	Брахиоподовые зоны
Турнейский	<i>Parallelora praeulbanensis</i> — <i>Rhytiophora curtirostris</i>
Фаменский	<i>Sphenospira julii</i> — <i>Spinocarinfera nigra</i> <i>Paurogastroderhynchus nalivkini</i> <i>Cyrtospirifer pamiricus</i> — <i>Enchondrospirifer ghorensis</i> <i>Dmitria seminoi</i> <i>Cyrtospirifer asiaticus</i> — <i>Mesoplica meisteri</i>

*la mirabilis* (семейство *Trigonirhynchiidae*). Для *Sharovaella* характерны наличие зубных пластин в макушке брюшной створки, септы с закрытым септалием в спинной створке и уплощенные с боков круральные основания и круры. Не совсем понятно, какой из двух родов, *Sharovaella* или *Greiga*, появился раньше. Первый характерен для нижнего и верхнего фамена, начиная с зоны *Cyrtospirifer asiaticus*—*Mesoplica meisteri* и заканчивая *Cyrtospirifer pamiricus*—*Enchondrospirifer ghorensis*. В других частях побережья Северной Гондваны и за ее пределами данный вид неизвестен. Вид *S. mirabilis* можно считать эндемиком Закавказья, но не род *Sharovaella*. Другой вид этого рода, *S. togini* (Drot, 1964), известен из верхнего фамена Марокко, зоны IV (Drot, 1964), что соответствует низам верхнего фамена (Kaiser et al., 2007) близко к зоне *Cyrtospirifer pamiricus*—*Enchondrospirifer ghorensis*. Т.е., *S. mirabilis* появился раньше в море на территории Закавказья и расселился вдоль северного побережья Гондваны в северо-западном направлении. Виды сходны друг с другом, но у *S. mirabilis* раковина более выпуклая.

В верхнем фамене появляются сразу три рода и три вида пористых ринхонеллид: *Zaigunrostrum nakhichevanense* (семейство *Trigonirhynchiidae*), *Araratella dichotomians* (семейство *Septalariidae*), *Tchanakhtchirostrum araraticum* (семейство *Trigonirhynchiidae*). *Z. nakhichevanense* известен в Закавказье в отложениях зон *Cyrtospirifer pamiricus*—*Enchondrospirifer ghorensis* и *Sphenospira julii*—*Spinocarinfera nigra*. Для *Zaigunrostrum* характерно присутствие зубных пластин в макушке брюшной створки, в спинной створке — закрытый септалей, единая изогнутая замочная пластина, треугольные в сечении круральные основания, вытянутые в дорсо-вентральном направлении круры. К роду *Zaigunrostrum* принадлежит еще вид *Z. iranicum*, описанный в Северном Иране из отложений, изначально (Gaetani, 1965) относимых к нижнему фамену, зоне *Ptychomaletoechia ? deltoidalis*, но позже — к верхнему девону (Jafarian, 2000). Поскольку он появляется позже зонально-го для Закавказья вида *Paurogastroderhynchus nalivkini* Sartenaer, 1970, эти отложения, скорее,

соответствуют зоне *Sphenospira julii*—*Spinocarinfera nigra*. Т.е., *Z. nakhichevanense* является предковым для *Z. iranicum*. Поскольку территория Ирана располагалась недалеко от исследуемой территории (Gamkrelidze, 1986; Ruban et al., 2007), расселение произошло недалеко. *Z. nakhichevanense* отличается от *Z. iranicum* более уплощенной и вытянутой в ширину раковинной, более вытянутой макушкой брюшной створки, менее глубоким синусом и не очень высоким седлом.

Из верхов фамена Закавказья известен вид *T. araraticum* (зоны *Paurogastroderhynchus nalivkini* и *Sphenospira julii*—*Spinocarinfera nigra*). Этот вид является эндемиком, но род распространен более широко. Для рода *Tchanakhtchirostrum* характерно наличие длинных зубных пластин в макушке брюшной створки, закрытый септалей в спинной створке, а также тонкая единая замочная пластина, круральные основания и круры в форме полумесяцев или дуговидные. Интересная морфологическая особенность раковин данного рода — ребра образуются путем дихотомии или интеркаляции. Этим он похож на *A. dichotomians*, но значительно отличается по внутреннему строению. Вид *T. araraticum* также характерен для зоны турне, нижнего карбона *Parallelora praeulbanensis*—*Rhytiophora curtirostris*. Очень немногие виды ринхонеллид пережили девон — карбонное массовое вымирание и перешли в турнейский век, но *T. araraticum* вымирает в начале карбона. Помимо него, к тому же роду относится вид *T. centralis*, известный из самых верхов девона Центрального Марокко (Sartenaer, Plodowsky, 2003), вероятно, соответствующих зоне *Sphenospira julii*—*Spinocarinfera nigra* Закавказья. И вновь, *T. araraticum* является более ранним видом рода *Tchanakhtchirostrum*, вероятно, предковым для *T. centralis*. Как и в случае с *S. mirabilis*, представители рода расселились вдоль северного побережья Гондваны северо-западнее территории Закавказья.

Гораздо шире расселился по северному побережью Гондваны еще один вид пористых ринхонеллид, *A. dichotomians*. В Закавказье он характерен для зон *Cyrtospirifer pamiricus*—*Enchondrospirifer ghorensis*—*Sphenospira julii*—*Spinocarinfera*

*nigra*. Род *Araratella* отличается некоторыми интересными особенностями внешнего и внутреннего строения раковины. Скульптура сходна с видами рода *Tchanakhtchirostrum* и представлена дихотомирующими или интеркалирующими складками (у *Tchanakhtchirostrum* – ребра). Именно поэтому виды *T. araraticum* и *A. dichotomians* объединяли в пределах рода *Araratella*. В брюшной створке зубные пластины короткие неутолщенные, сближенные со стенками макушки, а ближе к ее кончику срастающиеся со стенками. Стенки макушек створок утолщены. В спинной створке есть многолопастный замочный отросток, с зубовидными лопастями. Септалий Y-образный, широкий, открытый. Под септалием в септе образуется расширение и полость. Она формирует ложнозакрытый септалий. Замочные пластины короткие. Ближе к макушке они соединены с септалием. В момент образования полости в септе они разъединяются с септалием. Продолжением септалия является вогнутый к спинной створке выступ, по краям которого формируются V-образные круральные основания, открытые в сторону спинной створки. Круры ближе к макушке в виде удлиненной запятой, а затем удлиняются параллельно боковым краям и становятся дуговидными. Ближе к переднему краю они распрямляются. Замочный отросток – черта, не характерная для остальных девонских пористых ринхонеллид. До нашей публикации (Пахневич, 2015) эта особенность никем не отмечалась. Еще одна своеобразная черта строения раковины – ложно-закрытый септалий. Почти на всем своем протяжении он открыт, но под его дном образуется полость в утолщенной септе, что приводит к заблуждению, что септалий имеет крышечку. В связи с этим вид *A. centralis* был отнесен (Пахневич, 2015) к роду *Tchanakhtchirostrum*, поскольку не имел ряд черт внутреннего строения (замочный отросток, ложно-закрытый септалий), характерных для рода *Araratella*. Интересно, что раковина данного рода трехслойная, в отличие от всех остальных пористых ринхонеллид, что также заставляет рассматривать этот род как стоящий особняком от остальных закавказских родов.

*Araratella* – единственный представитель семейства *Septalariidae* (надсемейство *Camarotoechioidea*), у которого появилась пористая раковина. *A. dichotomians* характерен для близких по возрасту отложений верхнего девона Ирана и Афганистана, возможно, и Казахстана. В Иране он известен из фауны (Biozone 11 и 12). Судя по находению (Kebria-Ee Zadeh, 2009) в комплексе Biozone 11 зонального вида *Enchondrospirifer ghorensis* Brice, 1971 (табл. 1), эта биоцона соответствует закавказской брахиоподовой зоне *Cyrtospirifer pamiricus*–*Enchondrospirifer ghorensis*, тем более для Biozone 10 характерен вид *Dmitria seminovi* (Verneui, 1850), который является зональным

для одноименной подстиляющей зоны. А в комплексе брахиопод Biozone 12 есть вид *Paurogastroderynchus nalivkini* (Abramian, 1957), по видовому названию которого именуется вышележащая закавказская зона. То есть, *A. dichotomians* появляется в районе современных территорий Ирана и Закавказья одновременно, и определить область его происхождения не представляется возможным. Тем более, эти территории располагались близко.

Также в конце фауны оба подвида *A. dichotomians* обитали в акватории на территории Афганистана. По возрасту зоны, в которых распространены брахиоподы, соответствуют иранским (Sartenaer, Plodowsky, 2003).

К верхам фауны приурочены и другие виды рода. *A. anatolica* известен из верхнедевонских отложений Турции [“middle praesulcata zone” (Sartenaer, Plodowsky, 2003)], что, вероятно, соответствует брахиоподовой зоне *Sphenospira julii*–*Spinocarinifera nigra* (Гречишникова, Левицкий, 2011). Вид очень похож на *A. dichotomians assimulata*, но раковина у *A. anatolica* вытянута в длину, синус у закавказского вида развит слабо и находящаяся в нем дихотомирующая срединная складка крупнее, чем у турецкого вида; есть отличия в скульптуре (Sartenaer, Plodowsky, 2003). *A. anatolica* имеет более выпуклую раковину (Pakhnevich, 2018).

Род *Araratella* наиболее широко расселился не только в пределах северной оконечности Гондваны, но также попал в южные акватории Лавруссии. *A. moresnetensis* внешне очень похож на *A. dichotomians*, но отличается большим количеством радиальных складок. *A. moresnetensis* известен из отложений зоны *Quasiendothyra kobeitusa* на Бельгии и Франции, зоны *Siphonodella praesulcata* Испании, зоны *Wocklumeria* Германии (Sartenaer, Plodowsky, 2003; Nicollin, Brice, 2004) – примерно в то же время, что в Турции известен *A. anatolica*. Но отложения, где находят *A. dichotomians* в Закавказье, Иране, Афганистане, старше – они характерны для зоны *Cyrtospirifer pamiricus*–*Enchondrospirifer ghorensis*, которая соответствует конодонтовым зонам: верхней части *marginifera* и *trachytera* (Гречишникова, Левицкий, 2011), что в современной стандартной конодонтовой шкале относится к среднему фауну (Becker et al., 2020). То есть, вид *A. dichotomians* в районе Закавказья и микроконтинента “Иран–Афганистан” появился еще в среднем фауне, но более точный район происхождения определить пока невозможно. Он стал родоначальником еще двух видов, которые обитали на территории современной Турции и у южных берегов Лавруссии. Возможно, он проник даже в акватории континента Казахстан. Из верхнего фауны Каратау описан подвид *A. dichotomians kazakhstanica* Rozman, 1962 (Розман, 1962), од-

нако его принадлежность к роду *Araratella* остается неуточненной. В описании поры в стенке раковины не упоминаются, на иллюстрациях — не изображены. У *A. dichotomians kazakhstanica* септалий открыт и не утолщен, ложно-закрытый септалий не образуется, выступа как продолжения септалия нет, основания круп уплощенные, а круры стержневидные (Розман, 1962, рис. 26). Материал, описанный Х.С. Розман, требует дополнительного изучения.

Вероятно, к роду *Araratella* относится неопределенный до рода и вида экземпляр *Rhynchonella* gen. et sp. indet (Balinski, 1995), с дихотомирующими ребрами, который А. Балински сближал с видами *Liorhynchus dichotomians* и *Samarotoechia (?) aragatica*. Он описан из фамена юга Польши, при этом в тексте нет никаких указаний на поры. Наличие дихотомирующих ребер или складок не является доказательством принадлежности к роду *Araratella*.

Почти все пористые ринхонеллиды в исследуемом районе вымирают на границе девона и карбона, кроме *T. aragaticum*. Но и тот просуществовал недолго, исчезнув в турне. Последние его находки — в отложениях зоны *Parallelora praeulbanensis*—*Rhytiophora curtirostris*. Также до турнейского века в море на территории современного Ирана доживает вид *Z. iranicum*. В турне Франции и США (Mottequin et al., 2014) появляется новый род пористых ринхонеллид *Rhynchoroga*, который широко расселяется в морях позднего палеозоя, вымирая только в пермском периоде. Данный род относится к семейству *Trigonirhynchiidae*. Вероятно, он является продолжением ветви пористых ринхонеллид-тригониринхиид, но какой род предковый для него, неизвестно. В самом конце фамена на территории современной Франции обитает пористая ринхонеллида *A. poresnetensis*. Но род *Araratella* не может быть предковым для *Rhynchoroga*, так как значительно отличается по внутреннему строению — у ринхопоры стенки макушек не утолщенные, настоящий закрытый септалий, единая замочная пластина. Возможно, предком *Rhynchoroga* был какой-то закавказский род, расселившийся в конце фамена на южные берега Лавруссии, который еще не найден.

С середины до конца визе в Западной Европе обитает еще один род пористых ринхонеллид из семейства *Leiorhynchidae* — *Tretorhynchia*, но он исчезает до серпуховского века. Пористость у данного рода возникла независимо.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в фамене Закавказья появились первые пористые ринхонеллиды, относящиеся к семейству *Trigonirhynchiidae*, подсемейству *Greirinae*. То есть, данную территорию можно

считать центром происхождения подсемейства и пористости у ринхонеллид. Причиной появления пористости можно предполагать кислородное обеднение придонного слоя морской воды. Первые пористые ринхонеллиды относятся к родам *Greira* и *Sharovaella*. Здесь же пористые тригониринхииды достигли максимального разнообразия. Позже подсемейства *Greirinae* в данном районе появились и первые пористые представители семейства *Septalariidae*, подсемейства *Araratellinae* — род *Araratella*. Для него характерна очень необычная морфологическая особенность — ложно-закрытый септалий, что отличает его от всех остальных упомянутых родов. Если род *Greira* является эндемиком Закавказья, то род *Sharovaella* распространился вдоль северного побережья Гондваны (до территории современного Марокко). Это направление расселения характерно и для другого рода пористых тригониринхиид, *Tchanakhtchirostrum*. Род *Zaigunrostrum* не распространился дальше побережий ближайших микроконтинентов, помимо территории современного Закавказья; его представители жили в акватории около микроконтинента “Иран—Афганистан”.

В отличие от тригониринхиид, род *Araratella* расселился гораздо шире. Вид *A. dichotomians* известен из ближайших акваторий северного побережья Гондваны (отложения Афганистана, Ирана), а другие виды данного рода заселили не только ближайшие воды (территория современной Турции), но и южные побережья Лавруссии, а возможно, и континента Казахстан. Девон—карбонное массовое вымирание пережили два рода: *Tchanakhtchirostrum* и *Zaigunrostrum*. Они оба известны из акватории современного Закавказья и микроконтинента “Иран — Афганистан”, но оба вымирают в турне. Центр видообразования карбонных пористых ринхонеллид переместился в моря, омывающие Лавруссию. Новые, карбонные, пористые ринхонеллиды появились в семействах *Leiorhynchidae* и *Trigonirhynchiidae*. Пористость стенки раковины у рода *Tretorhynchia* возникла независимо от других обладателей этой необычной для ринхонеллид особенности. Связь девонских пористых тригониринхиид Северной Гондваны и космополитного карбон—пермского рода *Rhynchoroga* достоверно не просматривается. За время существования ринхонеллид пористость стенки раковины возникала у них независимо в разных семействах не менее трех раз за всю историю отряда.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранов В.В. Отряд *Rhynchonellida* // Атлас девонских брахиопод Северо-Востока России. М.: Наука, 1996. С. 55—112 (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 266).

- Броушкин А.В., Горденко Н.В. Древнейшие сосудистые растения и их влияние на окружающую среду // Ранняя колонизация суши. Серия "Гео-биологические системы в прошлом". М.: ПИН РАН, 2012. С. 157–176.
- Гречишников И.А., Левицкий Е.С. Опорный разрез фауны и нижнего карбона Геран-Каласи (Нахичеванская АР, Азербайджан) // Стратигр. Геол. корреляция. 2011. Т. 19. № 1. С. 24–46.
- Лордкипанидзе М.Б., Адамия Ш.А., Асанидзе Б.З. Эволюция активных окраин океана Тетис (на примере Кавказа) // Докл. 27 Междунар. геол. конгр. Палеоокеанология. Т. 3. М.: Наука, 1984. С. 72–83.
- Маслов В.А., Артюшкова О.В., Якупов Р.Р., Мавринская Т.М. Проблемные вопросы стратиграфии нижнего и среднего палеозоя Южного Урала // Геол. сборник ИГ УНЦ РАН. 2008. № 7. С. 193–204.
- Мизенс Г.А. Колебания уровня Мирового океана и осадконакопление в девонских глубоководных бассейнах юга Урала // Литосфера, 2003. № 4. С. 43–64.
- Пахневич А.В. Обрастатели беломорских брахиопод *Nemithyris psittacea* // Матер. науч. конф., посвященной 70-летию Беломорской биологической станции МГУ: Сборн. статей. М.: Изд.-во "Гриф и К", 2008. С. 94–97.
- Пахневич А.В. К ревизии пористых ринхонеллид рода *Aragatella* (Rhynchonellida, Brachiopoda) // Палеонтол. журн. 2015. № 4. С. 47–54.
- Пушкин В.И. Фаменские ринхонеллиды (Brachiopoda) Белоруссии. Семейства *Trigonirhynchiidae*, *Pugnacidae*, *Hadrogrhynchiidae* // Новые и малоизученные виды ископаемых животных и растений Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1986. С. 63–96.
- Розман Х.С. Стратиграфия и брахиоподы фаменского яруса Мугоджар и смежных районов. М.: Наука, 1962. 196 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Т. 50).
- Рубан Д.А. Дивергенции линий высших растений в палеозое в свете молекулярно-генетических исследований и глобальные условия их проявления // Палеоботан. временник. Прилож. к "Lethaea rossica". 2013. Вып. 1. С. 18–20.
- Симорин А.М. Стратиграфия и брахиоподы Карагандинского бассейна. Алма-Ата: Изд-во АН Каз. ССР, 1956. 300 с.
- Эрлангер О.А. К систематике пористых ринхонеллид (брахиоподы) // Палеонтол. журн. 1986. № 3. С. 52–59.
- Эрлангер О.А. *Greira* gen. nov. – древнейший род пористых брахиопод // Палеонтол. журн. 1993. № 1. С. 118–122.
- Язиков А.Ю., Изох Н.Г., Сараев С.В. и др. Новые данные по биостратиграфии и седиментологии верхнедевонских отложений о. Столб (дельта р. Лена) // Геол. и геофизика. 2013. Т. 54. № 8. С. 1013–1027.
- Alexander R.R., Scharpf C.D. Epizoans on late Ordovician brachiopods from Southeastern Indiana // Hist. Biol. 1990. V. 4. № 3–4. P. 179–202.
- Balinski A. Brachiopods and conodont stratigraphy of the Famennian from the Debnik anticline, southern Poland // Palaeontol. Pol. 1995. V. 54. 88 p.
- Becker R.T., Marshall J.E.A., Da Silva A.-C. Chapter 22 – The Devonian Period // Geologic Time Scale 2020. V. 2 / Eds Gradstein F.M., Ogg J.G., Schmitz M.D., Ogg G.M. Amsterdam: Elsevier, 2020. P. 733–810.
- Brice D. Deux nouvelles espèces de Rhynchonelloidea dans le Dévonien supérieur d'Afghanistan central // Ann. Soc. Géol. Nord. 1967. V. 87. № 2. P. 95–105.
- Brice D. Étude paléontologique et stratigraphique du Dévonien de l'Afghanistan. Contribution à la connaissance des brachiopodes et des polypiers rugueux // Notes Mém. Moyen-Orient. 1970. T. 11. 364 p.
- Brock G.A., Yazdi M. Palaeobiogeographic affinities of Late Devonian brachiopods from Iran // Rec. West. Austral. Mus. 2000. V. 58. Suppl. P. 321–334.
- Buggisch W. The global Frasnian – Famennian "Kellwasser Event" // Geol. Rundschau. 1991. V. 80. № 1. P. 49–72.
- Caputo M.V. Late Devonian glaciation in South America // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1985. V. 51. P. 291–317.
- Claeys P., Casier J.-G. Microtektite-like impact glass associated with the Frasnian–Famennian boundary mass extinction // Earth Planet. Sci. Lett. 1994. V. 122. P. 303–315.
- Cooper G.A. New genera of Middle Paleozoic brachiopods // J. Paleontol. 1955. V. 29. № 1. P. 45–63.
- Drot J. Rhynchonelloidea et Spiriferoidea Siluro-Dévonien du Maroc Pré-Saharien // Notes Mém. Serv. Géol. Maroc. 1964. № 178. 284 p.
- Gaetani M. Brachiopods and mollusks from Geirud formation, Member A (Upper Devonian and Tournaisian). The geology of the Upper Djadgerud and Lar Valleys (North Iran). II. Palaeontology // Riv. Ital. Paleontol. 1965. V. 71. № 3. P. 679–770.
- Gamkrelidze I.P. Geodynamic evolution of the Caucasus and adjacent areas in Alpine time // Tectonophysics. 1986. V. 127. P. 261–277.
- Grechishnikova I.A. Biostratigraphy of the Devonian and Carboniferous of Transcaucasia (Brachiopod Zonal Scale) // Devonian and Carboniferous Brachiopods and Biostratigraphy of Transcaucasia. N.Y., 2018. P. 832–873 (Paleontol. J. V. 52. № 8).
- Grigoryan A., Serobyanyan V., Randon C. et al. A Famennian (Late Devonian) conodont assemblage from brachiopod-rich limestones of the Djravank section (Southern Armenia) // Proc. NAS RA, Earth Sci. 2019. V. 72. № 3. P. 3–12.
- Hoare R.D., Steller D.L. A Devonian brachiopod with epifauna // Ohio J. Sci. 1967. V. 67. № 5. P. 291–297.
- Jafarian M.A. Late Devonian index Brachiopoda of north-east Esfahan in correlation with other regions // J. Sci. I. R. Iran. 2000. V. 11. № 3. P. 221–231.
- Joachimski M.M., Ostertag-Henning C., Pancost R.D. et al. Water column anoxia, enhanced productivity and concomitant changes in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{34}\text{S}$  across the Frasnian–Famennian boundary (Kowala – Holy Cross Mountains / Poland) // Chem. Geol. 2001. V. 175. P. 109–131.
- Kaiser S.I., Becker R.T., El Hassani A. Middle to Late Famennian successions at Ain Jemaa (Moroccan Meseta) – implications for regional correlation, event stratigraphy and syndimentary tectonics of NW Gondwana // Geol. Soc. Lond. Spec. Publ. 2007. V. 278. P. 237–260.
- Kebria-Ee Zadeh M. Biozonation of Geirud Formation in the Eastern Alborz (Damghan Region) based on the Brachiopoda // Sci. Quart. J. Geosci. 2009. V. 18. № 71. P. 19–30. (in Farsi).
- Mottequin B., Brice D., Legrand-Blain M. Biostratigraphic significance of brachiopods near the Devonian–Carbonif-

- erous boundary // *Geol. Mag.* 2014. V. 151. № 2. P. 216–228.
- Muir-Wood H.M.* A history of the classification of the phylum Brachiopoda. L.: Brit. Museum (Natur. History), 1955. 124 p.
- Nazik A., Groos-Uffenorde H., Olempska E. et al.* Late Silurian and Devonian ostracods of the Istanbul Zone (Western Pontides) and the Taurides: palaeogeographical implications // *Palaeobiodiv. Palaeoenv.* 2018. V. 98. № 4. P. 593–612.  
<https://doi.org/10.1007/s12549-018-0340-5>
- Nicoll R.S., Playford P.E.* Upper Devonian iridium anomalies, conodont zonation and the Frasnian–Famennian boundary in the Canning Basin, Western Australia // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1993. V. 104. P. 105–113.
- Nicollin J.-P., Brice D.* Biostratigraphical value of some Strunian (Devonian, uppermost Famennian) Productidina, Rhynchonellida, Spiriferida, Spiriferinida brachiopods // *Geobios.* 2004. V. 37. P. 437–453.
- Pakhnevich A.V.* Revision of the Superfamily Rhynchoporoidae Muir-Wood, 1955 // *Paleontol. J.* 2013. V. 47. № 1. P. 36–43.
- Pakhnevich A.V.* Order Rhynchonellida // *Devonian and Carboniferous Brachiopods and Biostratigraphy of Transcaucasia.* N.Y., 2018. P. 892–956 (*Paleontol. J.* V. 52. № 8).
- Peck L.S., Morris D.J., Clarke A., Holmes L.J.* Oxygen consumption and nitrogen excretion in the Antarctic brachiopod *Liothyrella uva* (Jackson, 1912) under simulated winter conditions // *J. Exper. Var. Biol. Ecol.* 1986. V. 104. Iss. 1–3. P. 203–213.
- Pérez-Huerta A., Cusack M., McDonald S. et al.* Brachiopod punctae: a complexity in shell biomineralisation // *J. Struct. Biol.* 2009. V. 167. P. 62–67.
- Rong J.-Y., Zhang Y.* Rariellidae, a new family of Rhynchoporoidae (Brachiopoda) with a restudy of the type genus *Rariella* Zhang 1981, from the Emsian (Early Devonian) of Inner Mongolia, north China // *Alcheringa.* 1994. V. 18. P. 135–146.
- Ruban D.A., Al-Husseini M.I., Iwasaki Y.* Review of Middle East Paleozoic plate tectonics // *GeoArabia.* 2007. V. 12. № 3. P. 35–56.
- Sartenaer P., Plodowski G.* Reassessment of the Strunian genus *Araratella* Abrahamian, Plodowski & Sartenaer 1975 in the northern Gondwanaland (Rhynchonellida, Brachiopoda) // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenb.* 2003. V. 242. P. 329–348.
- Savage N.M.* Superfamily Rhynchoporoidae Muir-Wood, 1955 // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda. Vol. 4: Rhynchonelliformea (part).* Lawrence: Kansas Univ. Press, 2002. P. 1232–1235.
- Shumway S.E.* Oxygen consumption in brachiopods and the possible role of punctae // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1982. V. 58. P. 207–220.
- Thayer C.W.* Substrate specificity of Devonian Epizoa // *J. Paleontol.* 1974. V. 48. № 5. P. 881–894.
- Torsvik T.H., Cocks L.R.M.* The Paleozoic palaeogeography of central Gondwana // *Geol. Soc. Lond. Spec. Publ.* 2011. V. 357. P. 137–166.
- Williams A.* Shell structure // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda, Revised, Vol. 1. Introduction / Ed. Kaesler R.L. Boulder (Co)—Lawrence (Ks): Geol. Soc. Amer.—Univ. Kansas Press, 1997. P. 267–320.*

## Punctate Devonian and Early Carboniferous Rhynchonellids (Brachiopoda) of Transcaucasia

A. V. Pakhnevich

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

Data on the diversity of the Late Devonian and Early Carboniferous punctate rhynchonellids of Transcaucasia are presented. Various possible reasons for the origin of punctation are considered. It appeared in different superfamilies of the order Rhynchonellida as a result of adaptation to the oxygen deficiency of the bottom layer of seawater. The first punctate rhynchonellids appeared in Transcaucasia after the Frasnian–Famennian ecosystem crisis. These are the species *Greira transcaucasica* Erlanger, 1993 and *Sharovaella mirabilis* Pakhnevich, 2012, found in the sediments of the *Cyrtospirifer asiaticus*–*Mesoplica meisteri* Zone of the Lower Famennian. Most of the punctate rhynchonellids settled along the northern coast of Gondwana. And only species of the genus *Araratella* Abramian, Plodowski & Sartenaer, 1975 inhabited the seas along the southern coast of Lavrussia. Of the Transcaucasian species, only *Tchanakhtchirostrum araraticum* (Abramian, 1957) continued to exist in the Early Carboniferous, but soon extinct.

*Keywords:* punctate rhynchonellids, Transcaucasia, Late Devonian, Early Carboniferous

УДК 564.82(551.736.1)

## НОВЫЙ ВИД РОДА WAAGENOSONCHA CHAO (BRACHIOPODA, PRODUCTIDA) ИЗ АССЕЛЬСКО-САКМАРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ НИЗОВЬЕВ Р. ЛЕНЫ, СЕВЕРО-ВОСТОК РОССИИ

© 2022 г. В. И. Макошин\*

Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, 677000 Россия

\*e-mail: makoshin\_89@mail.ru

Поступила в редакцию 11.01.2022 г.

После доработки 22.02.2022 г.

Принята к публикации 03.03.2022 г.

Описан новый вид *Waagenosoncha peregoedovi* sp. nov. из кубалахской свиты (нижняя пермь) низовьев р. Лены. Похожие формы раннепермских ваагеноконх Верхоянья ранее относили к виду *W. wimani* (Fredericks).

**Ключевые слова:** *Waagenosoncha*, брахиоподы, пермская система, хорокытский горизонт, кубалахская свита, Верхоянье

**DOI:** 10.31857/S0031031X22040055

Род *Waagenosoncha* широко распространен в верхнепалеозойских отложениях Северной и Южной Америки, Евразии, Австралии и Новой Зеландии и характеризуется относительно большим видовым разнообразием (Сарычева и др., 1968; Сарычева, 1984; Waterhouse, 2002; Грунт, 2006; Shen et al., 2013). Представители рода *Waagenosoncha* иногда встречаются в палеонтологически слабо охарактеризованных интервалах нижней перми Верхоянья, чем вызывают повышенный интерес, поскольку способствуют внутри- и межрегиональной корреляции морских нижнепермских отложений. Однако видовая принадлежность всех верхоянских ваагеноконх требует серьезного переосмысления, чему и посвящена настоящая статья.

Представители вида *Waagenosoncha ex gr. humboldti* (Orb.) ранее указывались в верхоянской свите на правом берегу низовьев р. Лены немногим выше устья руч. Кубалах (Соломина и др., 1970). Однако эти ваагеноконхи не изображались и не описывались.

В 2010 г. автор совместно с Р.В. Кутыгиным и Л.Г. Перегоедовым изучил разрез каменноугольно–пермских отложений в районе устья руч. Кубалах (Кубалахский разрез). Саму находку ваагеноконх во время этого полевого сезона повторить не удалось из-за очень узкого выхода пород кубалахской свиты в указанной Р.В. Соломиной точке. Однако была четко установлена принадлежность вышеуказанного уровня находки *W. ex gr.*

*humboldti* к верхней части кубалахской свиты (Макошин, Кутыгин, 2014; Makoshin, 2016).

Кубалахский разрез повторно был изучен в 2019 г. совместно с Р.В. Кутыгиным и А.Н. Килясовым. Для поиска брахиопод в указанном Соломиной местонахождении *W. ex gr. humboldti*, в береговой террасе р. Лены нами была прорыта небольшая канава, в которой в 1.5 м выше подошвы слоя 3 (см. Макошин, Кутыгин, 2021, рис. 1) была обнаружена ракушняковая линза известковистых алевролитов мощностью 15 см и протяженностью более метра. Эта линза, расположенная на правом берегу р. Лены в 300 м выше устья руч. Кубалах, была заполнена крупными раковинами брахиопод рода *Waagenosoncha* хорошей сохранности. В подстилающих ракушняковую линзу алевролитах также обнаружены ваагеноконхи, но худшей сохранности. Присутствие брахиопод вида *Jakutoproductus verkhoianicus* (Fredericks) (Соломина и др., 1970) указывает на принадлежность слоя 3 Кубалахского разреза (обн. 10R2) к нижней части зоны *Jakutoproductus verkhoianicus*, относимой к ассельскому ярусу (Budnikov et al., 2020, фиг. 6).

Ранее из нижней перми различных районов Верхоянья исследователи указывали вид *Waagenosoncha wimani* (Fredericks) (Абрамов, Григорьева, 1988; Клец, 2005; Решения..., 2009). К виду *W. aff. wimani* (Fredericks) автором были отнесены и единичные экземпляры из эчийского горизонта верховьев р. Соболах-Маян Орулганского хребта Северного Верхоянья (Makoshin, Kutygin, 2020) и бассейна р. Эндыбал Западного Верхоянья (Kuty-



gin et al., 2020). По морфологической близости с эчийскими ваагеноконхами, брахиоподы из кубалахской свиты предварительно были определены как *W. aff. wimani* (Fredericks) (Макошин, Кутыгин, 2021). Последующее, более тщательное изучение этих форм позволило установить их принадлежность к новому виду.

Все описанные экземпляры хранятся в Ин-те геологии алмаза и благородных металлов СО РАН (ИГАБМ), колл. № 202.

Выражаю искреннюю благодарность В.Г. Ганелину за ценные замечания и Р.В. Кутыгину и А.Н. Киясову за участие в совместных полевых исследованиях. Работа выполнена по госзаданию ИГАБМ СО РАН.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТ РЯД PRODUCTIDA

ПОДОТРЯД PRODUCTIDINA

НАДСЕМЕЙСТВО ECHINONCHOIDEA  
STENLI, 1954

СЕМЕЙСТВО WAAGENOCONCHIDAE MUIR-WOOD  
ET COOPER, 1960

ПОДСЕМЕЙСТВО WAAGENOCONCHINAE MUIR-WOOD ET  
COOPER, 1960

Триба *Waagenoconchini* Muir-Wood et Cooper, 1960

Род *Waagenoconcha* Chao, 1927

*Waagenoconcha peregoedovi* Makoshin, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1–9; табл. V, фиг. 1–11 (см. вклейку)

*Waagenoconcha* ex gr. *humboldtii*: Соломина и др., 1970, с. 16.

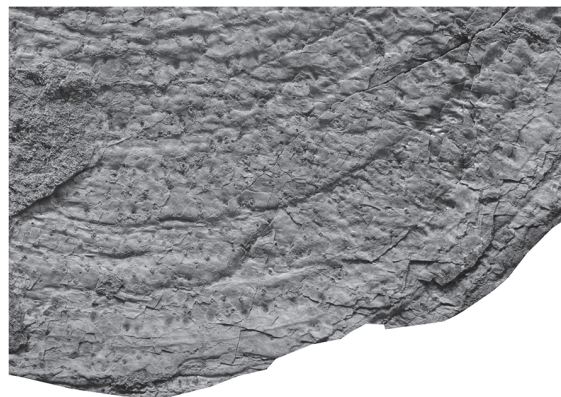
*Waagenoconcha wimani* (non Fredericks, 1934): Абрамов, Григорьева, 1988, с. 121, табл. VI, фиг. 3, табл. VII, фиг. 1.

*Waagenoconcha* aff. *wimani*: Kutugin et al., 2020, фиг. 5Q.

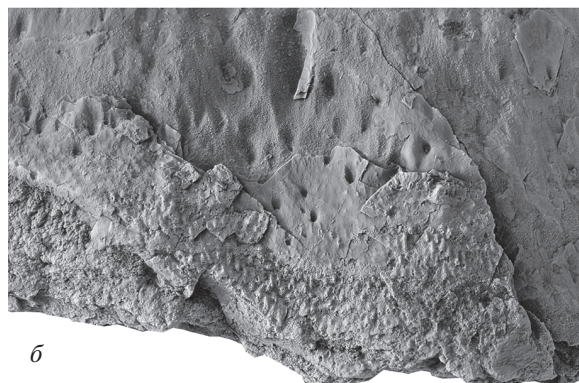
Название вида — в честь геолога и палеонтолога Л.Г. Перегоедова.

Голотип — ИГАБМ СО РАН, № 202/577-2, раковина с сочлененными створками; Северное Верхоянье, низовье р. Лены (Кубалахский разрез); нижняя пермь, ассельский ярус, зона *Jakutoproductus verkhojanicus*, верхняя часть кубалахской свиты, обн. 19RK2, сл. 3, в 1.5 м выше его подошвы, обр. 19RK2-3-1,5р.

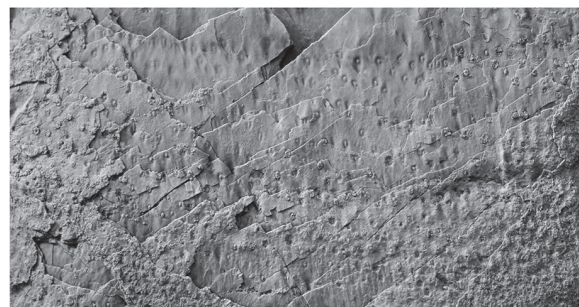
Описание (рис. 1). Раковины крупных размеров, округлого, реже прямоугольного, несколько вытянутого в длину очертания. Размеры раковины ( $L \times W$ , где  $L$  — длина раковины,  $W$  — ширина раковины) от  $52 \times 60$  до  $59 \times 66$  мм, наибольшая ширина раковины приурочена к средней части створки, у юных экземпляров к задней части. Брюшная створка выпуклая ( $H/L$  от 0.25 до 0.44, среднее 0.37;  $CL/L$  от 1.26 до 1.61, среднее 1.38, где  $H$  — высота раковины,  $L$  — длина раковины и  $CL$  — длина раковины по изгибу), наибольшая выпуклость приурочена к средней части створки, реже к задней части. Длина брюшной створки по изгибу от 67 до 95 мм. В передней ча-



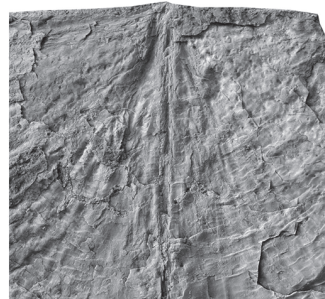
a



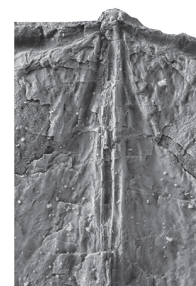
b



v



z



d

Рис. 1. *Waagenoconcha peregoedovi* sp. nov., элементы скульптуры: a — фрагмент спинной створки с дорсальными иглами, экз. ИГАБМ, № 202/577-2; б — фрагмент передней части брюшной створки с поясом из мелких округлых оснований игл, экз. ИГАБМ, № 202/577-2; в — то же, экз. ИГАБМ, № 202/577-4; z — фрагмент внутреннего строения спинной створки с опорными пластинами, экз. ИГАБМ, № 202/577-2; d — то же, экз. ИГАБМ, № 202/577-34. Размерная шкала 5 мм.

сти брюшной створки имеется шлейф длиной от 6 до 16 мм. Макушка выпуклая, по величине макушечного угла широкая ( $90^\circ$ – $100^\circ$ ), заходящая за замочный край, макушечные склоны крутые. Ушки округло-треугольные, со слегка тупым кардинальным углом, слабо уплощенные, отделенные плавным перегибом. На небольшом расстоянии от макушки развит неглубокий и широкий синус. Он протягивается до передней части створки, где выполаживается. Скульптура брюшной створки представлена густо расположенными мелкими пустулами, несущими тонкие иглы. В средней части брюшной створки на 10 мм насчитывается в ширину 12–14 пустул, в длину — две–три. Близ переднего края висцеральной области длина пустул существенно сокращается, а их густота увеличивается (табл. IV, фиг. 9). В передней части брюшной створки взрослых экземпляров наблюдается пояс, свободный от пустул и усеянный округлыми основаниями прямых игл, количество которых достигает 20–22 на 10 мм в ширину (рис. 1, б, в; табл. IV, фиг. 5). Помимо этого, немногочисленные округлые основания крупных (диаметр до 2 мм) прямых игл беспорядочно расположены ближе к переднему краю (табл. IV, фиг. 1, 3–5, 7, 8; табл. V, фиг. 1, 2, 4). В передней части брюшной створки и на боковых краях имеются отчетливые концентрические линии нарастания.

Спинная створка в висцеральной части плоская, по периферии слабоогнутая. Скульптура спинной створки представлена негативным отражением наружной скульптуры брюшной створки и наличием многочисленных тонких прямых игл (рис. 1, а; табл. V, фиг. 7, 8). Ушки спинной створки гладкие, без следов отражения скульптуры брюшной створки, несут следы многочисленных тонких прямых игл.

Внутри спинной створки имеются отпечатки двух пар мускулов-аддукторов. Внешняя пара удлиненных ветвистых аддукторов, расположенная под углом к септе, занимает  $1/2$  длины висцерального диска. В передней части внешней пары аддукторов, примыкая к септе, располагается вторая пара небольших мускулов, характеризующаяся миндалевидной формой, с неявным ветвистым рисунком. Имеются плохо проявленные фрагменты слабо рельефных брахиальных петель (табл. V, фиг. 7, 9). Внутренняя поверхность висцеральной части створки покрыта многочисленными слегка продолговатыми сосочками. Присутствует малорельефный маргинальный пояс (шириной  $1/5$  длины створки), покрытый тонкими, продолговатыми сосочками. К области кардинального отростка прикрепляются тонкие опорные пластины (рис. 1, г, д), покрытые вместе с септой последовательными слоями раковинного вещества (Сарычева и др., 1968). Септа тонкая,

протяженностью до  $3/4$  длины висцерального диска.

Внутри брюшной створки имеется обширное мускульное поле, большая часть которого занята тонко продольно исчерченными дидукторами и небольшими лепестками аддукторов (Абрамов, Григорьева, 1988, табл. VII, фиг. 1).

**Возрастные изменения.** По мере роста раковины смещается наибольшая ширина раковины с задней части створки к средней. Увеличиваются размеры и выпуклость брюшной створки. Синус расширяется и становится более пологим. Макушка более заходит за замочный край. Увеличивается количество концентрических линий нарастания, которые становятся более отчетливыми. Уменьшается длина пустул, в передней части брюшной створки закладывается концентрический пояс, свободный от пустул и покрытый прямыми иглами.

**Изменчивость.** В изученной коллекции внутривидовая изменчивость связана, в первую очередь, с различными очертаниями формы раковины — округлой и прямоугольной. Также в коллекции преобладают раковины с наибольшей выпуклостью брюшной створки в средней части створки (20 экз.), реже в задней части (8 экз.). Незначительно варьирует ширина макушечного угла от  $90^\circ$  до  $100^\circ$ .

**Сравнение.** От *W. humboldti* (d'Orbigny), типового вида рода, новый таксон отличается крупными размерами, более выпуклой брюшной створкой, пологим синусом, меньшим количеством пустул в средней части брюшной створки на 10 мм в ширину.

От *W. wimani* (Fredericks), из пермских отложений Шпицбергена (Wiman, 1914; Сарычева, 1984 и др.), к которому описываемый вид близок по размерам и округлому очертанию части раковин, *W. peregoedovi* sp. nov. существенно отличается характером скульптуры. В частности, наличием в передней части брюшной створки пояса, свободного от пустул и усеянного прямыми иглами. Такой пояс у *W. wimani* отсутствует. Наличием преимущественно в передней части брюшной створки беспорядочно разбросанных округлых оснований крупных (диаметр до 2 мм) прямых игл. Присутствием на ушках спинной створки скопления тонких прямых игл, отсутствующих у *W. wimani*. Наличием внутри спинной створки описываемого вида маргинального пояса, покрытого сосочками. Эти же особенности отличают новый вид от других представителей рода, известных в пермских отложениях северо-востока Азии.

**З а м е ч а н и я.** Брахиоподы из эчийской свиты Западного Верхоянья, изображенные как *Waagenoconcha wimani* (Абрамов, Григорьева, 1988, табл. VI, фиг. 3; табл. VII, фиг. 1), обладают схожими размерами и формой раковины, неглу-



боким широким синусом, отчетливыми концентрическими морщинами, что позволяет относить их к описываемому виду.

**Распространение.** Нижняя пермь Верхоянья.

**Материал.** 36 экз. из низовьев р. Лены (Кубалахский разрез); нижняя пермь, ассельский ярус, зона *Jakutoproductus verkhojanicus*, кубалахская свита (верхняя часть), обн. 19RK2, сл. 3, в 1.5 м выше его подошвы, обр. 19RK2-3-1,5р (3 экз. брюшной створки, 8 экз. сочлененных раковин, 19 экз. ядер брюшной створки, 4 экз. внутреннего строения спинной створки, 1 экз. отпечатка спинной створки и 1 экз. спинной створки); 2 экз. отсюда же, но с уровня 1.4 м выше подошвы слоя 3, обр. 19RK2-3-1,4р (1 экз. ядра брюшной створки и 1 экз. отпечатка спинной створки).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов Б.С., Григорьева А.Д.* Биостратиграфия и брахиоподы перми Верхоянья. М.: Наука, 1988. 204 с.
- Грунт Т.А.* Отряд Productida // Верхняя пермь полуострова Канин. М.: Наука, 2006. С. 132–151.
- Клец А.Г.* Верхний палеозой окраинных морей Ангариды. Новосибирск: Акад. изд-во ГЕО, 2005. 241 с.
- Макошин В.И., Кутыгин Р.В.* Биостратиграфия и брахиоподы ассельско-сакмарских отложений Кубалахского разреза (низовье р. Лена) // *Отечеств. геол.* 2014. № 4. С. 17–21.
- Макошин В.И., Кутыгин Р.В.* Биостратиграфия терминального карбона низовья реки Лены // *Уч. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки.* 2021. Т. 163. Кн. 3. С. 406–413.
- Решения Третьего межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и мезозою Северо-Востока России (Санкт-Петербург, 2002). СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2009.
- Сарычева Т.Г.* Продуктиды рода *Waagenoconcha* Chao в карбоне и перми Сибири и Арктики // *Вопросы эволюционной морфологии брахиопод.* М.: Наука, 1984. С. 120–135.
- Сарычева Т.Г., Григорьева А.Д., Насиканова О.Н.* Подотряд Productidina // *Брахиоподы верхнего палеозоя Восточного Казахстана.* М.: Наука, 1968. С. 74–154.
- Соломина Р.В., Лунгерсгаузен Г.Ф., Захаров В.В.* Разрезы каменноугольных и пермских отложений Хараулахского хребта // *Стратиграфия каменноугольных и пермских отложений Северного Верхоянья.* Л.: Недра, 1970. С. 8–20.
- Фредерикс Г.Н.* Фауна пермских отложений полуострова Канин. Л.: Главсевморпуть, 1934. С. 5–42 (Тр. Арктич. ин-та. Т. 13).
- Budnikov I.V., Kutygin R.V., Shi G.R.* Permian stratigraphy and paleogeography of Central Siberia (Angaraland) – A review // *J. Asian Earth Sci.* 2020. V. 196. P. 1–21. <https://doi.org/10.1016/j.jseae.2020.104365>
- Kutygin R.V., Biakov A.S., Makoshin V.I.* Biostratigraphy and important biotic events in the Western Verkhoyansk Region around the Sakmarian–Artinskian boundary // *Palaeworld.* 2020. V. 29. № 2. P. 303–324. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2018.10.001>
- Makoshin V.I.* New species of *Jakutoproductus* from the Lower Permian of Verkhoyansk Region // *Paleontol. J.* 2016. V. 50. № 5. P. 463–470. <https://doi.org/10.1134/S0031030116050087>
- Makoshin V.I., Kutygin R.V.* Asselian–Sakmarian (Lower Permian) brachiopod zonation of the Verkhoyansk Region, Northeast Russia // *Stratigr. Geol. Correlation.* 2020. V. 28. № 7. P. 716–744. <https://doi.org/10.1134/S0869593820040061>
- Shen S.-Z., Zhang H., Shi G.R. et al.* Early Permian (Cisuralian) global brachiopod palaeobiogeography // *Gondwana Res.* 2013. V. 24. № 1. P. 104–124. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2012.05.017>
- Waterhouse J.B.* Classification within Productidina and Strophalosiidina // *Earthwise.* 2002. V. 5. P. 1–62.
- Wiman C.* Über die Karbonbrachiopoden Spitzbergens und Beeren Eilands // *Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsaliensis.* Ser. IV. 1914. V 3. № 8. 92 p.

### Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–9. *Waagenoconcha peregoedovi* sp. nov.: 1, 3–8 – ядра брюшных створок: 1 – экз. ИГАБМ, № 202/577-1; 3 – голотип ИГАБМ, № 202/577-2; 3а – вид снаружи, 3б – со стороны переднего края, 3в – спинная створка; 4 – экз. ИГАБМ, № 202/577-3; 5 – экз. ИГАБМ, № 202/577-4; 5а – вид снаружи, 5б – со стороны переднего края; 6 – экз. ИГАБМ, № 202/577-5; 7 – экз. ИГАБМ, № 202/577-6; 8 – экз. ИГАБМ, № 202/577-9; 2, 9 – брюшные створки: 2 – экз. ИГАБМ, № 202/577-26; 9 – экз. ИГАБМ, № 202/577-28; Северное Верхоянье, низовье р. Лены (Кубалахский разрез); нижняя пермь, ассельский ярус, зона *Jakutoproductus verkhojanicus*, верхняя часть кубалахской свиты, сл. 3, обр. 19RK2-3-1,5р. Размерная шкала 10 мм.

### Объяснение к таблице V

Фиг. 1–11. *Waagenoconcha peregoedovi* sp. nov.: 1–6 – ядра брюшных створок: 1 – экз. ИГАБМ, № 202/577-7; 2 – экз. ИГАБМ, № 202/577-11; 3 – экз. ИГАБМ, № 202/577-14; 4 – экз. ИГАБМ, № 202/577-16; 4а – вид снаружи, 4б – со стороны переднего края; 5 – экз. ИГАБМ, № 202/577-21; 6 – экз. ИГАБМ, № 202/577-22; 7–10 – внутреннее строение спинной створки: 7 – экз. ИГАБМ, № 202/577-31; 8 – экз. ИГАБМ, № 202/577-34; 9 – экз. ИГАБМ, № 202/577-32; 10 – экз. ИГАБМ, № 202/577-35; 11 – экз. ИГАБМ, № 202/577-36, отпечаток спинной створки; Северное Верхоянье, низовье р. Лены (Кубалахский разрез); нижняя пермь, ассельский ярус, зона *Jakutoproductus verkhojanicus*, верхняя часть кубалахской свиты, сл. 3, обр. 19RK2-3-1,5р. Размерная шкала 10 мм.

**A New Species of the Genus *Waagenoconcha* Chao (Brachiopoda, Productida)  
from the Asselian-Sakmarian Deposits of the Lower Reaches of the Lena River,  
North-East of Russia**

**V. I. Makoshin**

*Diamond and Precious Metal Geology Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,  
Yakutsk, 677000 Russia*

A new species *Waagenoconcha peregoedovi* sp. nov. is described from the Kubalakh Formation (Lower Permian) of the lower reaches of the Lena River. Similar forms of Early Permian *Waagenoconcha* of Verkhoyanie previously belonged to the species *W. wimani* (Fredericks).

*Keywords:* *Waagenoconcha*, Brachiopoda, Permian, Khorokytian Horizon, Kubalakh Formation, Verkhoyanie

УДК 551.732.3(565.2)

## ТРИЛОБИТЫ РОДА *TOXOTIFORMIS* GEN. NOV. ИЗ СРЕДНЕГО–ВЕРХНЕГО КЕМБРИЯ СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ

© 2022 г. А. Л. Макарова\*

*Всероссийский научно-исследовательский геологический нефтяной институт (Новосибирский филиал),  
Новосибирск, 630007 Россия**\*e-mail: makarova@vnigni.ru*

Поступила в редакцию 28.09.2021 г.

После доработки 19.01.2022 г.

Принята к публикации 19.01.2022 г.

Род *Toxotiformis* gen. nov. установлен на основе вида *venustus* Lazarenko, 1968, который ранее был условно отнесен к роду *Toxotis* Wallerius, 1895. Данный вид встречается в переходных отложениях среднего–верхнего кембрия стратотипического разреза р. Кулюмбэ (северо-запад Сибирской платформы), которые формировались в условиях верхнего склона. Описаны пять новых видов из среднекембрийских толщ, в том числе открыто-морских фаций: *T. artus* (pp. Хос-Нелегэ, Котуй), *T. ventosus* (pp. Оленек, Керби), *T. nelegensis* (р. Хос-Нелегэ) и *T. kotuyensis*, *T. tuberculosus* (р. Котуй). Часть указанных видов основаны на экземплярах, ранее отнесенных к *venustus*. Представители рода *Toxotis* пока не найдены на Сибирской платформе и прилегающих территориях.

*Ключевые слова:* Трилобиты, средний и верхний кембрий, Сибирская платформа, р. Кулюмбэ, *Toxotiformis*

DOI: 10.31857/S0031031X22040043

### ВВЕДЕНИЕ

В основу нового рода *Toxotiformis* gen. nov. положен ранее известный вид *venustus*, который при первоописании был под вопросом отнесен Н.П. Лазаренко к роду *Toxotis* Wallerius, 1895 (Лазаренко, Никифоров, 1968; Даценко и др., 1968). Данный вид происходит из переходных слоев среднего–верхнего кембрия разреза р. Кулюмбэ (северо-запад Сибирской платформы). В этом разрезе установлены стратотипы горизонтов и региоарусов среднего, верхнего кембрия и нижнего ордовика (Розова, 1964, 1968; Rozova, 1984). Разрез является типовым для Котуйско-Игарского фациального региона верхнего кембрия Сибирской платформы, и в данном интервале сложен отложениями относительно мелководных фаций (Решения..., 1983). Региональная биостратиграфическая шкала, принятая Межведомственным стратиграфическим комитетом в 1979 г., объединяет в себе две схемы, построенные по верхнему кембрию разреза р. Кулюмбэ (там же, с. 113). Названия горизонтов даны по схеме А.В. Розовой (1964, 1968; Rozova, 1984), а трилобитовые комплексы и границы этих горизонтов приняты по зонам схемы Лазаренко (Лазаренко, Никифоров, 1968). Объединенная шкала вошла и в левую часть

современной унифицированной схемы Сибирской платформы (Региональная..., 2021).

*Toxotis* (?) *venustus* Lazarenko является одним из важных видов трилобитов, на который опираются специалисты при определении возраста вмещающих отложений пограничных слоев среднего и верхнего кембрия Сибирской платформы и прилегающих территорий. Указанный род принят в качестве зонального для обширной зоны *Pedinocerphalina*–*Toxotis* (?), лежащей, по мнению Лазаренко, в основании верхнего кембрия типового разреза р. Кулюмбэ (Лазаренко, Никифоров, 1968; Даценко и др., 1968). Согласно схемам 1979 г. (Решения..., 1983) и 2012 г. (Региональная..., 2021), подошва зоны *Pedinocerphalina*–*Toxotis* (?) соответствует подошве нгансанского горизонта, по которой нижнюю границу верхнего кембрия проводит Розова (Розова, 1964, 1968; Журавлева и др., 1984; Rozova, 1984). Некоторые новые данные, которые еще требуют дальнейшего анализа, показывают, что эти указанные границы не совпадают. Для более точного проведения границы между средним и верхним кембрием на Сибирской платформе необходимо уточнение систематического положения и занимаемого стратиграфического диапазона вида *venustus*.

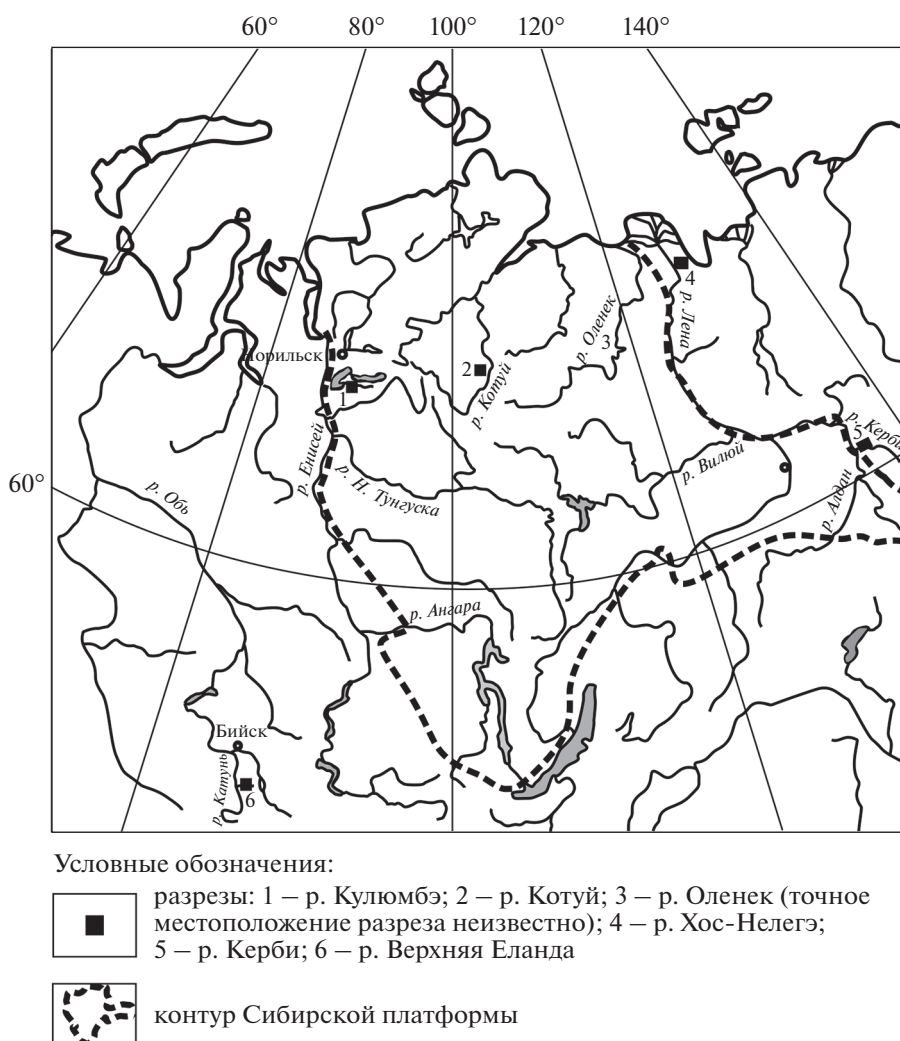


Рис. 1. Схема расположения разрезов, в которых встречены представители рода *Toxotiformis* gen. nov.

В настоящей работе для верхнего отдела кембрия используется название **эвенийский**, предложенное Розовой в 1984 г. для биостратиграфического подразделения, нижняя граница которого определяется уровнем первого появления (First Appearance Datum – FAD) трилобита *Glyptagnostus reticulatus*, а верхняя – FAD *Eoparatokephalus puacicus* (Розова в: Журавлева и др., 1984, с. 58). Название зоны *Pedinosephalina* – *Toxotis* (?) заменено на *Pedinosephalina* – *Toxotiformis*, поскольку, вид *venustus* отнесен здесь к новому роду *Toxotiformis* вместо *Toxotis* (?).

Схема расположения разрезов, в которых встречены представители рода *Toxotiformis* gen. nov., приведена на рис. 1. Образцы из коллекции автора с р. Кулюмбэ привязаны к номерам обнажений и слов, выделенных А.И. Варламовым. Фрагмент стратиграфической колонки (рис. 2) приведен из диссертации Варламова (с его разрешения) (Варламов, 2012). Коллекция автора хранится под

№ 2106 в Центре коллективного пользования (ЦКП) “Коллекция Геохрон” г. Новосибирска. Фотографии сделаны П.В. Фоминым.

#### СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

При описании трилобитов использовались латинские термины (Розова, Розов, 1975; Rosova, Makarova, 2008) (рис. 3, а–в). К ним даны определения при помощи традиционных терминов (без упоминания синонимов) из “Словаря морфологических терминов...” (Чернышева и др., 1982). После сокращения “англ.” следует один синоним на английском языке. При характеристике морфологических элементов даны их относительные размеры. Например, запись  $a_1G = 0.63–(0.65) 0.70 a_1Cr$  означает, что по осевой линии ( $a_1$ ) величина глабели ( $G$ ) составляет от 0.63 до 0.70 величины краинидия ( $Cr$ ). В скобках указано соотношение у голотипа.

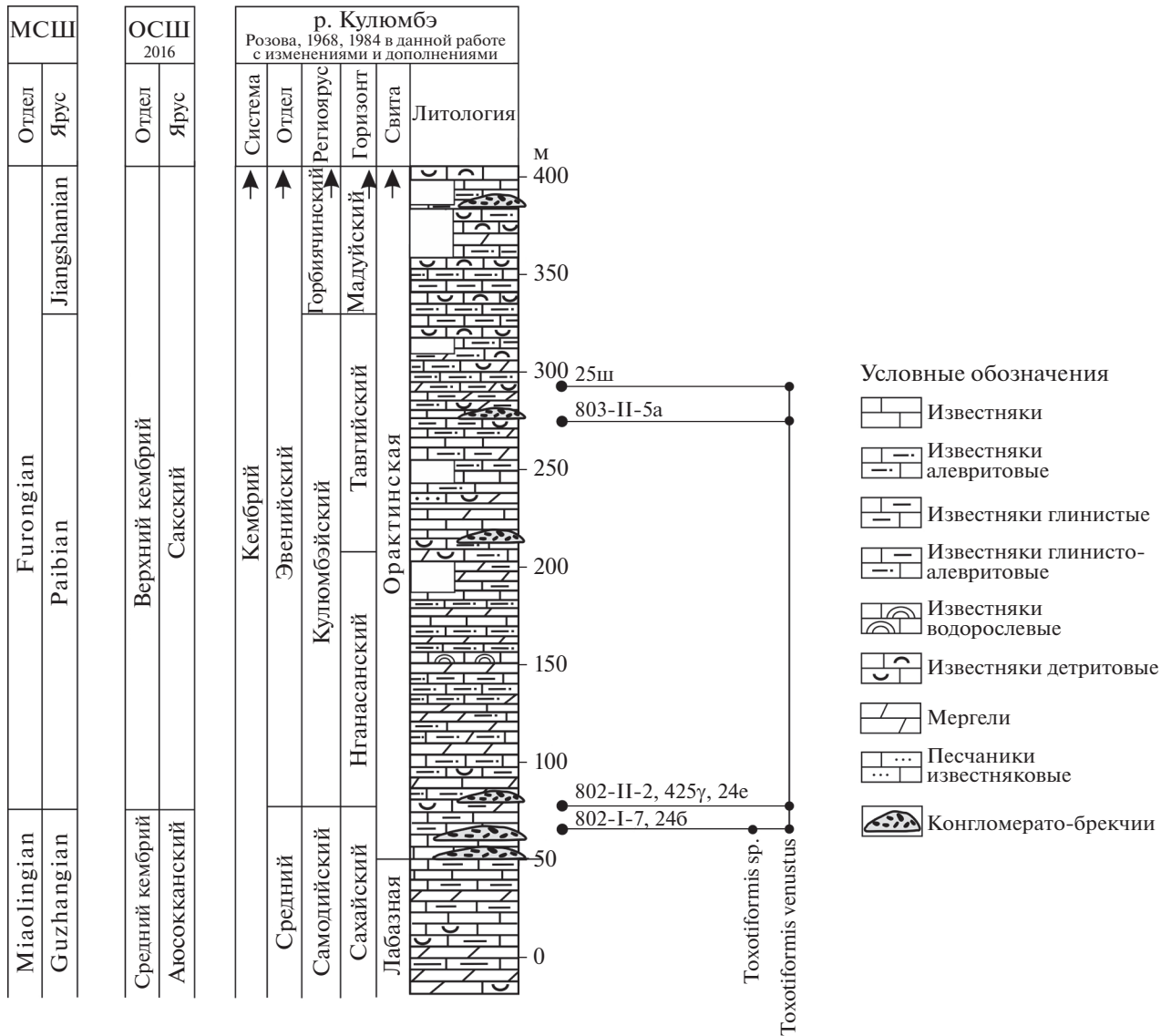


Рис. 2. Схема распространения представителей рода *Toxotiformis* gen. nov. в стратотипическом разрезе р. Кулюмбэ.

Используемые термиксы:

**A**, area (арья) – фронтальное поле

**Ar**, arculum (аркулюм) – передняя кайма крапидия; англ. – anterior border

**Vcl**, viscula (буккула) – часть фиксигены в пределах глазных крышек; англ. – palpebral area

**Cr**, campus (кампус) – предглабельное поле; англ. – preglabellar field

**Cor**, corona (корона) – передняя часть крапидия; англ. – frontal area

**Cr**, cranidium (крапидий) – крапидий; англ. – cranidium

**Fix**, fixigena (фиксигена) – неподвижные щеки; англ. – fixigena

**G**, glabella (глабель) – глабель; англ. – glabella

**O**, occiput (окципут) – затылочное кольцо; англ. – occipital ring

**P**, planta (планта) – задняя часть неподвижной щеки; англ. – posterior area

**Pal**, palpebra (пальпебра) – глазная крышка; англ. – palpebral lobe

**SAr**, sulcus arcularis (сулькус аркулярис) – передняя краевая борозда; англ. – border furrow

**SD**, sulcus dorsalis (сулькус дорзалис) – спинные борозды цефалона; англ. – axial furrow

**SFix**, sulcus fixigenalis (сулькус фиксигеналис) – задняя краевая борозда; англ. – posterior border furrow of cephalon

**SG**, sulcus glabellaris (сулькус глабеллярис) – боковые борозды глабели; англ. – lateral glabellar furrow

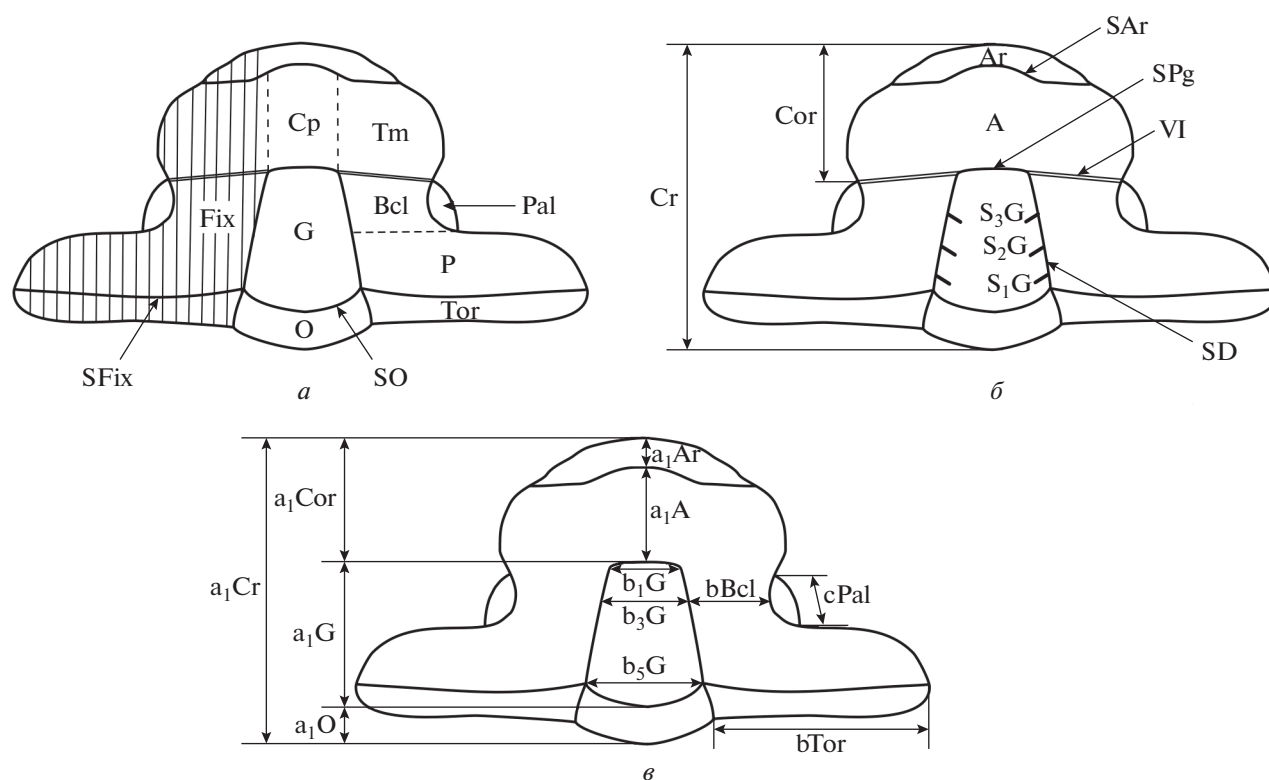


Рис. 3. Схема морфологических элементов трилобитов (а, б) и их основные замеры (в) с использованием латинских термиков.

**SO**, sulcus occipitalis (сультус окципиталис) – затылочная борозда; англ. – occipital furrow

**SPg**, sulcus preglabellaris (сультус преглабеллярис) – предглабеллярная борозда; англ. – preglabellar furrow

**Tm**, tempus (темпус) – боковой участок фронтального поля; англ. – preocular field

**Tor**, torus (торус) – задняя кайма; англ. – posterior border

**VI**, vallum (валлюм) – глазные валики; англ. – eye ridge

Замеры морфологических элементов кранидия:  $a_1$  – замеры по осевой линии;  $a$  – замеры по параллельным линиям оси;  $b$  – замеры, по линиям, перпендикулярным осевой линии;  $cPal$  – замер по прямой от переднего до заднего края **Pal**.

## К Л А С С Т Р И Л О Б И Т А

### О Т Р Я Д И С Е М Е Й С Т В О Н Е И З В Е С Т Н Ы

#### Род *Toxotiformis* Makarova, gen. nov.

Название рода – от рода *Toxotis* и *formis* лат. – форма, облик.

Типовой вид – *Toxotis* (?) *venustus* Lazarenko, 1968; разрез р. Кулюмбэ, зона *Pedinoscephalina*–*Toxotiformis* по схеме Лазаренко (соответству-

ет интервалу от верхов сахайского до тавгийского горизонта включительно), переходные слои среднего–верхнего кембрия, орактинская свита.

Диагноз. Спинной щит очень маленьких размеров (2.7–2.8 мм). **G** усеченно-коническая, разной степени сужения вперед. **Cor** очень большая, по осевой линии почти равна или превышает **G**. **Cor** несет срединную выпуклость, ограниченную депрессиями разной степени выраженности. **Tm** уплощенные (от субгоризонтально направленных до заметно наклоненных вперед) или в виде равномерно выпуклого перегиба поверхности. По направлению назад **Tm** либо резко, отвесно наклонены к **Bcl**, либо переходят в **Bcl** с небольшим плавным наклоном. **Ar** узкий, обычно представляет собой несколько уплощенный передний край **Cor**, иногда хорошо обособленный, плоский, лентовидный, иногда отсутствует. **Bcl** широкие (иногда их величина по линии  $b$  превышает величину **G**), уплощенные, у части видов (в том числе у типового) резко понижены относительно **G** и почти отвесно поднимаются к **Tm** и **Pal**, а у части видов – равномерно приподнимаются к ним. Наивысшая точка **Bcl** заметно ниже наивысшей точки **G**. **SD** мелкие.

Видовой состав. Помимо типового вида, среднекембрийские *T. nelegensis* sp. nov. (р. Хос-Нелегэ), *T. artus* sp. nov. (рр. Хос-Нелегэ, Котуй),



*T. kotuyensis* sp. nov. (р. Котуй), *T. tuberculosus* sp. nov. (р. Котуй), *T. ventosus* sp. nov. (рр. Оленек, Кербин), *T. garus* (Egorova, 1960) (р. В. Еланда, Горный Алтай).

**С р а в н е н и е.** От рода *Toxotis* Wallerius, 1895, представленного только типовым видом *T. pusilla* Waller. (Westergård, 1948, табл. 3, фиг. 17–21; верхи зоны *Lejopyge laevigata* среднего кембрия Швеции), новый род отличается усеченно-конической **G**, тогда как у *Toxotis* **G** параллельно-сторонняя, заметно округленная впереди, очень выпуклая и в целом напоминает цилиндр, а между **G** и вздутыми частями **Cor** присутствует заметный плоский, резко пониженный участок. У нового рода **Tm** гораздо более уплощенные и отделены от **Cr** очень мелкими, менее выраженными депрессиями (у *Toxotis* депрессии очень четкие, широкие и явно разделяют **Cor** на три обособленных вздутия). Также отличия состоят в более сложном строении задних частей **Fix** (**Bcl** + **P**): у нового рода только участки, прилегающие к **G**, уплощенные, а затем обычно резко поднимаются к **Pal**; **P** слабовыпуклые и у части видов имеют локальную вздутость. У *Toxotis* задние части **Fix** плоские.

От среднекембрийского рода *Eldoradia* Resser, 1935 [типовой вид *E. linnarssoni* (Walcott, 1884)] (см. Palmer, 1954, с. 77) новый род отличается значительно меньшими по величине кранидиями (почти в 5 раз), менее поднимающимися **Bcl**, которые заметно ниже **G**, более мелкими **SD** и отсутствием борозд на **Cor** (у *Eldoradia* на **Cor** протягиваются широкие расходящиеся борозды, которые как бы продолжают **SD**).

**З а м е ч а н и я.** Из разреза р. Алдан изображен спинной щит, отнесенный к *Toxotis venustus* Laz. (Гогин, Пегель, 1997, табл. XXXII, фиг. 4). Кранидий этого экземпляра (здесь: табл. VII, фиг. 9; см. вклейку) резко отличается параллельно-сторонней **G**, глубокими, параллельными **SD**, переходящими в очень длинные, четкие борозды на **Cor**, меньшей величиной **Cor**, гораздо более длинными **Tor**, плоскими **Fix**, значительно наклоненными относительно осевой линии **Pal**. Указанные отличия не позволяют относить данный экземпляр ни к виду *venustus*, ни к роду *Toxotiformis* или другому близкому роду.

В состав рода *Toxotis* были включены под вопросом два вида, происходящие из разрезов Горного Алтая: *T. (?) garus* Egorova, 1960 (Егорова и др., 1960, с. 252, табл. XXVIII, фиг. 20) и *T. (?) insolitus* E. Romanenko, 1977 (Романенко, 1977, с. 173, табл. XXIV, фиг. 9). Вид *garus* является самостоятельным видом рода *Toxotiformis* (см. “Сравнение” к виду *venustus*). Вид *insolitus*, на наш взгляд, не относится ни к роду *Toxotis*, ни к роду *Toxotiformis*. По полуэллиптическому очертанию **Cr**, равномерно слабо выпуклым **Fix**, четким **SD**, гребневидно вздутой **A**, отклоняющимся

вперед мощным **VI**, этот вид близок к видам рода *Ajrikina* Kraskov, 1963, которые найдены в тех же слоях, что и *insolitus*, разреза р. Большая Иша (Романенко, 1977).

#### *Toxotiformis venustus* (Lazarenko, 1968)

Табл. VI, фиг. 1–6; см. вклейку

*Toxotis(?) venustus*: Даценко и др., 1968 (part.), с. 198, табл. XVIII, фиг. 4, 6, 9; Лазаренко, Никифоров, 1968 (part.), с. 63, табл. III, фиг. 6.

**Г о л о т и п** — **Cr**, ЦНИГР музей № 53/9654; р. Кулюмбэ, обр. 25ш; орактинская свита (Лазаренко, Никифоров, 1968, табл. III, фиг. 6; Даценко и др., 1968, табл. XVIII, фиг. 4; здесь: табл. VI, фиг. 1), низы верхнего кембрия, верхи зоны *Pediposcephalina* — *Toxotiformis* по схеме Лазаренко (соответствующие стратотипу тавгийского горизонта).

**О п и с а н и е.** Спинной щит очень маленьких размеров (2.7–2.8 мм). **Cr** маленькие ( $a_1Cr = 1.0–1.5$  мм), относительно спинного щита составляют 0.37–0.41 его величины. **G** сглаженная, маленькая ( $a_1G = (0.4)–0.45 a_1Cr$ ), заметно расширяющаяся назад, выпуклая, причем боковые части почти отвесно опускаются к **SD**. Впереди **G** отделена от **Cor** только перегибом поверхности, т.к. **SPg** очень мелкий, имеет вид небольшого понижения. **SD** очень мелкие, сливаются с поверхностью **Fix**. **O** по краям узкий, валиковидный, посередине расширен, на части экземпляров как бы немного вздернут вверх, практически всегда обломан. По имеющемуся материалу не удалось точно определить, вытягивается ли **O** в шип, или имеет заостренно-треугольное очертание. На некоторых экземплярах видно, как задний край **O** протягивается практически до осевой линии и нет “ответвления” на шип.

**Cor** примерно равна **G** ( $a_1Cor \approx a_1G$ ). **Cr** имеет четкую вздутость, вытянутую по осевой линии. Наивысшая точка **Cr** на одном уровне с наивысшей точкой **G** или чуть выше. **Tm** в передней части уплощенные, наклонены вперед; в задней части резко, почти отвесно, наклонены к **Bcl** — из-за этого резкого перепада поверхности создается впечатление, что **Tm** в задней части выпуклые. Депрессии, очерчивающие **Cr**, довольно четкие. **Ar** очень узкий, слабо выраженный, представляет собой немного уплощенный передний край **Cor**, посередине сужается; от **A** направлен вперед и вниз. **SAr** очень мелкий, в виде перегиба поверхности, посередине изгибается вперед, огибая выпуклость на **Cr**; по краям этой выпуклости имеет небольшие углубления.

**Bcl** широкие ( $bBcl = 0.72–0.8 (0.85) b_3G$ ), резко понижены относительно **G** и **Tm**; в прилегающей к **G** области — плоские, субтреугольные, горизонтально направленные, затем круто поднимаются к **Pal** и **Tm**. **Pal** сдвинуты вперед. **VI** отсутствуют.

**SFix** не соединяются с **SD** и **SO** (между ними присутствует широкая перемычка). **SFix** почти не изменяются на всем своем протяжении. **Tor** примерно в 2 раза длиннее основания **G**. Передние лицевые швы от слабо расходящихся до слабо сходящихся. Задние лицевые швы почти параллельны **Tor**. Поверхность **Cr** гладкая.

**Изменчивость.** Немного варьирует степень выраженности **Ar** и **SAr**.

**Сравнение.** Среднекембрийский вид *T. garus* (Egogova) с Горного Алтая отличается от *T. venustus* менее расширяющейся назад **G** с двумя парами **SG**, шарообразным и более вздутым **Cr**, четким **SPg** и равномерно приподнятыми **Bcl**.

**Замечания.** Сохранность представителей вида *T. venustus* не позволяет получить достоверное подтверждение или опровержение наличия шипа на **O**.

Экз. из разреза р. Кулюмбэ, ранее отнесенный к *venustus* (Даценко и др., 1968, табл. XVIII, фиг. 7, обр. 246), отличается от этого вида заметно большей и треугольно-подобной выпуклостью на **Cr**, большей величиной и более передним положением **Pal**, более длинными **Tor** и отсутствием перемычки между **SFix** и **SD**. Данный кранидий здесь отнесен к *Toxotiformis* sp. (табл. VI, фиг. 7). По фондовым материалам удалось установить местоположение обр. 246 в разрезе (рис. 2).

У формы из разреза р. Маспаки (Даценко и др., 1968, табл. XVIII, фиг. 5; Лазаренко, Никифоров, 1968, табл. III, фиг. 5) практически полностью отсутствует кранидий, поэтому определить ее родовую и видовую принадлежность не представляется возможным.

**Материал.** Р. Кулюмбэ, сл. 802-I-7 – 1 **Cr** (хор.), 802-II-2 – 1 **Cr** (хор.), обр. 425γ – 1 **Cr** (неполн.), обр. 24ε – 1 **Cr** (хор.), 803-II-5а – 5 **Cr** (неполн.), обр. 25ш – 1 **Cr** (хор.).

*Toxotiformis nelegensis* Makarova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1, 2

*Toxotis venustus*: Лазаренко и др. в: Кембрий..., 2008, табл. 14, фиг. 6, 10.

**Название вида** – от р. Нелегэ.

**Голотип** – **Cr**, СНИИГГиМС № 384/1; р. Хос-Нелегэ (Хараулахские горы); огоньорская свита, слой 14-13 (Кембрий..., 2008, табл. 14, фиг. 10; здесь: табл. VII, фиг. 1), верхи среднего кембрия, зона *Clavagnostus spinosus*.

**Описание.** Цефалон полуовальных очертаний. **Cr** очень маленький ( $a_1Cr = 1.4-1.5$  мм). **G** небольшая ( $a_1G = (0.45)a_1Cr$ ), усеченно-коническая, выпуклая, слабо расширяется назад. Две пары **SG**: **S<sub>1</sub>G** длинные, косые, четкие; **S<sub>2</sub>G** более короткие, субпоперечные. **SD** средней ширины. **SPg** очень четкий, глубже и шире, чем **SD**. **O** большой ( $a_1O = 0.34-(0.33) a_1G$ ), посередине

значительно расширяется, наличие шипа не подтверждено. **Cor** большая ( $a_1Cor = (0.83) a_1G$ ), довольно резко наклонена вперед. **Cr** несет равномерную удлиненную выпуклость. **Tm** в виде округленного перегиба поверхности. Депрессии между **Cr** и **Tm** слабо выражены. Передняя часть **Cor** слабо выполаживается в узкий, неясный **Ar** (на фото **Ar** более четкий, чем на самих каменных образцах). **SAr** очень нечеткий, слабо различим.

**Bcl** очень широкие, заметно шире **G** на уровне середины **Pal** ( $bBcl = 1.27-1.37 b_1G$ ). **Pal** очень маленькие, лежат как бы сверху **Bcl** и значительно сдвинуты вперед, их середина расположена напротив переднего края **G**. Задние части **Fix** (**Bcl** + **P**) совершенно плоские, без перепадов поверхности. На **P** около основания **G** присутствуют четкие, довольно большие бугорки. **VI** мощные, широкие, субпоперечные. **SFix** очень широкие, наиболее глубокие на внутренней части около **G** и на внешней у самого наружного края, где наблюдаются значительные углубления, вплоть до образования четких овальных ямок. **SFix** соединяются с **SD** и **SO**. **Tor** примерно в два раза длиннее основания **G**. Передние лицевые швы сходящиеся, задние – дугообразно изогнутые. Поверхность **Cr** гладкая.

**Сравнение.** От *T. venustus* отличается чуть меньшей по величине **Cor**, менее выраженными депрессиями, гораздо более широкими и уплощенными **Fix** (в т.ч. менее наклоненными назад **Tm**, которые лишь с небольшим перегибом сливаются с **Bcl** и незначительно наклонены вперед), наличием массивных **VI**, наличием **SG**, более сдвинутыми вперед **Pal**, более широкими **P**, несущими бугорки, ямкообразными углублениями на **SFix**, более глубокими **SD** и **SPg**, отсутствием перемычки между **SD**, **SFix** и **SO**, а также дугообразно изогнутыми задними лицевыми швами.

**Материал.** Р. Хос-Нелегэ, слой 14-13 – 2 **Cr** (хор.), 1 **Cr** с частью торакса (неполн.).

*Toxotiformis kotuyensis* Makarova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 3а, 3б

**Название вида** – от р. Котуй.

**Голотип** – **Cr**, СНИИГГиМС № 383/1а (табл. VII, фиг. 3а); север Сибирской платформы, р. Котуй; эйринская свита, обр. 62д, средний кембрий.

**Описание.** **Cr** маленький ( $a_1Cr = 1.8$  мм). **G** слабо расширяется назад. **SG** две пары, в виде слабовыраженных вмятин средней длины. **SD** очень мелкие, сливаются с поверхностью **Fix**. **SPg** очень четкий, глубокий, хорошо отделяет **Cor** от **G**. **O** посередине расширен и вытягивается в шип, который примерно в два раза длиннее  $a_1O$  и направлен строго назад. **Cor** по оси примерно равна **G**. **Cr** очень выпуклый. **Tm** представляют собой равномерную выпуклость, которая одинаково и

довольно круто наклонена вперед к **Ar** и назад к **Bcl**. **Ar** плоский, лентовидный, четко обособленный и направлен субгоризонтально вперед. **SAr** мелкий, почти прямой, имеет лишь небольшой изгиб напротив **Cr**. Депрессии заметно выраженные. **Bcl** очень широкие, плоские, в области **G** субгоризонтальные, затем постепенно поднимаются к **Pal**; впереди более резко поднимаются к **Tm**. **VI** узкие, субпоперечные. **P** слабовыпуклые, около **G** несут небольшие слабовыраженные вздутия. Передние ветви лицевых швов субпараллельные, задние — длинные, слабо дугообразные. Поверхность **Cr** редко-, крупно бугорчатая.

**С р а в н е н и е.** От *T. venustus* отличается более выпуклой **Cor**, у которой **Cr** значительно выше **G** и выпуклые **Tm** (у *venustus* **Cr** примерно на одном уровне с **G** и почти плоские **Tm**), четко обособленным, более широким, лентовидным **Ar**, четким и глубоким **SPg**, соединяющимися **SFix** с **SD** и **SO**, гораздо более широкими и уплощенными **Bcl**, наличием **SG**, **VI** и вздутий на **P**, бугорчатой поверхностью **Cr**.

От *T. nelegensis* отличается более выпуклой **Cor**, лентовидным, более широким **Ar**, менее сдвинутыми вперед **Pal**, менее выраженными **VI** и вздутиями на **P**, бугорчатой поверхностью **Cr**.

**М а т е р и а л.** Р. Котуй, обр. 62д — 2 **Cr** (хор.).

*Toxotiformis artus* Makarova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 4–6

**Н а з в а н и е** вида *artus* *лат.* — узкий.

**Г о л о т и п** — **Cr**, СНИИГГиМС № 384/3 (табл. VII, фиг. 4); р. Хос-Нелегэ (Хараулахские горы); огоньорская свита, сл. 14-4, средний кембрий, зона *Clavagnostus spinosus*.

**О п и с а н и е.** **Cr** очень маленькие ( $a_1Cr = 1.1–(1.6)$  мм). **G** небольшая ( $a_1G = 0.43–(0.47) a_1Cr$ ), слабо расширяется назад, несет две–три пары нечетких **SG**. **S<sub>1</sub>G** протягиваются почти до середины **G**. **SD** умеренной ширины и глубины. **SPg** очень четкий, глубокий, хорошо отделяет **Cor** от **G**. **O** большой ( $a_1O = 0.27–(0.28) 0.33 a_1G$ ), посередине расширяется, вытягивается в шип, направленный строго назад; его длина почти равна **G**.

**Cor** по оси примерно равна **G**. **Cr** несет равномерную удлиненную выпуклость. **Tm** плоские, очень слабо наклонены вперед; депрессии между ними и **Cr** почти не развиты. В целом **Cor** равномерно слабо наклонена вперед, до субгоризонтальной. **Ar** отсутствует.

**Bcl** узкие ( $bBcl = 0.60–(0.66) bG$ ). Задние части **Fix** плоские, слабо приподнимаются только при переходе к **Tm** и не приподнимаются к **Pal**, которые лежат как бы сверху. **VI** нечеткие, тонкие, субпоперечные. **Pal** выпуклые, зерновидные, сдвинуты вперед. В нижней части **P** около **G** заметны небольшие слабовыраженные бугорки.

**SFix** по линии **a** очень широкие, в средней части их ширина приближается к ширине **P** на этом же уровне; нередко углубляются около **G** и на внешнем крае; соединяются с **SD** и **SO**. **Tor** примерно в два раза длиннее основания **G**. Передние лицевые швы субпараллельные, задние — длинные, дугообразно изогнутые. Поверхность **Cr** гладкая.

**С р а в н е н и е.** От *T. venustus* отличается расчлененной **G**, более узкими **Bcl**, гораздо более уплощенными **Fix**, менее наклоненной вперед **Cor** (вплоть до субгоризонтальной), отсутствием **Ar**, четким, глубоким **SPg**, соединяющимися **SFix** с **SD** и **SO**, наличием **VI**, небольших бугорков на **P** и подтвержденного шипа на **O**.

От *T. nelegensis* из чуть более высоких отложений того же разреза р. Хос-Нелегэ этот вид отличается гораздо меньшей величиной **Bcl** (у *T. nelegensis* **Bcl** почти в 1.5 раза шире **G**), менее сдвинутыми вперед **Pal**, несколько большей величиной **Cor**, которая гораздо меньше наклонена вперед (почти субгоризонтальная), отсутствием **Ar**, менее выраженными **VI** (даже на ядре) и менее выраженными бугорками на **P**, отсутствием ямкообразных углублений на внешних краях **SFix** и наличием подтвержденного шипа.

От *T. kotuyensis* отличается гораздо менее выпуклой и почти горизонтально направленной **Cor**, у которой **Cr** примерно на одном уровне с **G** и плоские **Tm** (у *kotuyensis* **Cor** заметно наклонена вперед, **Cr** значительно выше **G** и выпуклые **Tm**), отсутствием **Ar** и **SAr**, значительно более узкими **Bcl** и гладкой поверхностью **Cr**.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Средний кембрий северо-запада Сибирской платформы.

**М а т е р и а л.** Р. Хос-Нелегэ, сл. 14-4 — 2 **Cr** (хор.); р. Котуй, обр. 64ф — 1 **Cr** (хор.).

*Toxotiformis ventosus* Makarova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 7, 8

*Toxotis* (?) *venustus*: Даценко и др., 1968, табл. XVIII, фиг. 8; Гогин, Пегель, 1997, табл. XXXII, фиг. 7.

**Н а з в а н и е** вида *ventosus* *лат.* — вздутый.

**Г о л о т и п** — Цефалон, ЦНИГР музей № 9654; северо-восток Сибирской платформы, р. Оленек, обр. 37-б-3 (Даценко и др., 1968, табл. XVIII, фиг. 8; здесь: табл. VII, фиг. 7); средний кембрий.

**О п и с а н и е.** **Cr** выпуклый, маленький ( $a_1Cr = 1.5–(1.6)$  мм без учета шипа и  $a_1Cr = (2.4)–2.6$  мм с шипом). **G** маленькая ( $a_1G = (0.42) a_1Cr$ ), сглаженная, впереди слабо очерченная, немного расширяется назад. **SD** очень мелкие, сливаются с поверхностью **Fix**. **SPg** в виде понижения, поэтому **G** отделена от **Cor** только перепадом поверхности. **O** слабовыпуклый, оттянут в шип, который немного длиннее **G** и составляет примерно половину и больше от величины **Cr**, а именно  $(0.47)–0.63 a_1Cr$ . Основание шипа на **O** очень ши-

рокое и составляет 0.65 от основания **G**. Шип направлен строго назад и при взгляде сбоку составляет с **O** и **G** единую линию. **SO** мелкий, слабо заметный. **Cor** очень большая, по оси больше, чем **G** и составляет примерно половину **Cr**, т.е.,  $a_1Cor = 1.22 a_1G$  и  $a_1Cor = 0.49 a_1Cr$ . Наибольшая выпуклость приурочена к **Cr**, где наблюдается расплывчатая вздутость, которая плавно переходит в равномерно выпуклые **Tm**. Понижения почти не проявлены, поэтому **Cor** имеет вид почти равномерной выпуклости. Наивысшая точка **Cr** значительно выше наивысшей точки **G**. У голотипа передняя часть **Cor** наклонена строго вниз, как продолжение наклона припухлости, а у экземпляра с р. Керби в области **Cr** передняя часть также наклонена вниз, а в области **Tm** слабо уловимо очень небольшое выполаживание (на фото оно выражено гораздо более отчетливо, чем на образце). **SAr** отсутствует. **Bcl** большие ( $bBcl \approx 0.7 b_3G$ ). Задние части **Fix** (**Bcl** + **P**) почти плоские, субтреугольные, значительно понижены относительно **G**. Резкое повышение поверхности происходит только в районе **Tm** и около **Pal**, и переходит на либригены. **SFix** широкие и глубокие, несут углубления около **G** и у самого наружного края. Между **SFix**, **SD** и **SO** есть широкая перемычка. **Tor** в 1.8 раза длиннее основания **G**. Передние лицевые швы субпараллельные, задние лицевые швы почти параллельны **Tor**. Поверхность **Cr** гладкая у голотипа и редко очень мелкобугорчатая у экземпляра с р. Керби. Либригены очень выпуклые. Шипы либриген плоские, широкие, длинные — несколько длиннее шипа на **O**.

**Изменчивость.** Весь передний край **Cor** наклонен вниз, в продолжение наклона припухлости, либо в области **Tm** улавливается очень слабое уплощение. Поверхность **Cr** гладкая или редко мелкобугорчатая.

**Сравнение.** От *T. venustus* отличается большей величиной, выпуклостью и иным строением **Cor**, которая представляет собой практически равномерно выпуклую поверхность без выраженных депрессий; передняя часть **Cor** наклонена вниз, и лишь в области **Tm** иногда заметно очень слабое выполаживание; **SAr** и **Ar** отсутствуют, при взгляде сбоку **Cr** значительно выше **G**, **O** слабо-выпуклый. Кроме того, новый вид несет мощный длинный шип, наличие которого у *T. venustus* не доказано.

От *T. nelegensis* отличается гораздо более выпуклой **Cor** (без четкого обособления срединной вздутости) и ее большей величиной, превышающей величину **G**, а также отсутствием **Ar** и **SAr**, более узкими **Bcl**, которые резко поднимаются к **Tm** и **Pal** (у *T. nelegensis* **Bcl** очень широкие, субгоризонтальные), очень мелким и слабым **SPg**, наличием перемычки между **SFix**, **SD** и **SO**, менее

сдвинутыми вперед **Pal**, отсутствием **SG**, **VI** и бугорков на **P**.

От *T. kotuyensis* отличается большей величиной, почти равномерно выпуклой **Cor**, отсутствием **Ar** и **SAr**, более короткой, сглаженной **G**, слабым **SPg**, перемычкой между **SFix**, **SD** и **SO**, строением **Bcl** (у *T. kotuyensis* **Bcl** без резкого подъема к **Tm** и **Pal**), отсутствием **VI** и вздутий на **P**.

От *T. artus* отличается более короткой и расширяющейся назад, сглаженной **G**, большей по величине и гораздо более выпуклой **Cor**, наивысшая точка **Cr** значительно выше наивысшей точки **G** (у *T. artus* **Cor** почти субгоризонтальная, имеет четко обособленный припухший **Cr** и уплощенные **Tm**; наивысшая точка **Cr** на одном уровне с наивысшей точкой **G**), более широкими **Bcl**, которые резко поднимаются к **Tm** и **Pal** (у *T. artus* **Fix**, в целом, более уплощенные), более короткими **Tor**, отсутствием **VI** и бугорков на **P**.

**Замечания.** Кранидии *T. ventosus* изучались непосредственно на каменных образцах в ЦНИГР Музее (ВСЕГЕИ, г. С.-Петербург). Экземпляр из разреза р. Керби (Гогин, Пегель, 1997, табл. XXXII, фиг. 7) имеет небольшие отличия от голотипа, но по совокупности общих признаков был включен в состав вида с некоторой долей условности. Он найден совместно с *Peronopsis insignis* (Wallerius, 1895) и *Sacha* sp. На 7 м ниже встречен пигидий *Oidalagnostus trispinifer* Westergård, 1946 (там же). В разрезе р. Кулюмбэ *Peronopsis insignis* и *Sacha perexiqua* Rosova, 1964 найдены в нижней половине сахайского горизонта, а *Oidalagnostus trispinifer* — в верхней половине самского горизонта. По известным сейчас материалам, вид *T. ventosus* распространен в более древних отложениях, чем типовой вид *T. venustus*.

**Распространение.** Средний кембрий восточной части Сибирской платформы и прилегающих территорий.

**Материал.** Р. Оленек, обр. 37-6-3 — 1 **Cr** (хор.); р. Керби, обр. К-4 — 1 **Cr** (неполн.).

*Toxotiformis tuberculosus* Makarova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 10

*Toxotis venustus*: Pegel, 2000, рис. 12.15; Пегель, 2010, табл. III, фиг. 9.

**Название вида** *tuberculosus lam.* — бугорчатый.

**Голотип** — **Cr**, СНИИГГиМС № 459/16; р. Котуй; эйринская свита, обр. 67е, средний кембрий (Pegel, 2000, рис. 12.15; Пегель, 2010, табл. III, фиг. 9; здесь: табл. VII, фиг. 10).

**Описание.** **Cr** очень маленький ( $a_1Cr = 1.4$  мм). **G** средней величины ( $a_1G = 0.5 a_1Cr$ ), слабо расширяется назад, сильно выпуклая. **SG** две пары, они имеют вид довольно длинных, нечетких, косых вмятин, на которых отсутствует



скульптура. **SD** широкие, средней глубины. **SPg** очень четкий, хорошо отделяет **G** от **Cor**. **O** большой ( $a_1O = 0.28 a_1G$ ), посередине значительно расширяется. **Cor** большая ( $a_1Cor = 0.75 a_1G$ ). **Cr** умеренно выпуклый, хорошо обособлен. Депрессии слабо выражены. Наивысшая точка **Cr** заметно ниже наивысшей точки **G**. **Tm** в передней части плоские, слабо наклонены вперед, в задней — выпуклые за счет округленного перегиба поверхности, который представляет собой переход к резко пониженным **Bcl**. Узкая передняя часть **Cor** немного выполаживается, образуя **Ar**. **SAr** в виде перегиба поверхности. **Bcl** заметно меньше величины **G** на уровне середины **Pal** (т.е.  $bBcl = 0.84 b_3G$ ), плоские, от **SD** плавно приподнимаются к **Pal**, а в продольном направлении — более резко к **Tm**. **VI** отсутствуют. **P** слабовыпуклые, сильно выступают наружу. **SFix** соединяются с **SD** и **SO**. **Pal** очень маленькие ( $cPal = 0.28 a_1G$ ), расположены выше **Bcl**. Передние лицевые швы субпараллельные. Задние лицевые швы очень длинные, слабодугообразные, направлены параллельно **Tor**. Поверхность **Cr** крупно-, часто равномерно бугорчатая (бугорки отсутствуют только на **SG**).

Сохранившаяся часть торакса состоит из пяти заостренно-выпуклых колец, разделенных глубокими бороздами, которые по ширине примерно равны ширине самих колец. Средняя часть торакса резко возвышается над плоскими плеврами, которые даже по краям направлены субгоризонтально (т.е., почти не подворачиваются).

**Сравнение.** По строению **Cr** новый вид наиболее близок к типовому виду *T. venustus*, но отличается расчлененной **G**, более уплощенными **Bcl**, четким и глубоким **SPg**, соединяющимися **SFix** с **SD** и **SO**, бугорчатой поверхностью **Cr**.

От *T. nelegensis* отличается чуть меньшей величиной, гораздо менее наклоненной вперед и менее выпуклой **Cor**, значительно пониженным **Cr** относительно **G** (у *T. nelegensis* **Cr** примерно на одном уровне с **G**), почти плоскими **Tm** (у *T. nelegensis* **Tm** в виде округленного перегиба поверхности), заметно более узкими и приподнимающимися **Bcl** (у *T. nelegensis* **Bcl** очень широкие, почти горизонтальные), менее сдвинутыми вперед **Pal**, отсутствием **VI** и бугорков на **P**, крупно бугорчатой поверхностью **Cr**.

От *T. kotuyensis* отличается чуть меньшей величиной **Cor**, у которой **Cr** гораздо ниже **G** и почти плоские **Tm** (у *T. kotuyensis* **Cr** значительно выше **G** и выпуклые **Tm**), менее выраженным, слабо обособленным **Ar** (у *T. kotuyensis* **Ar** более широкий, четкий, лентовидный), более узкими **Bcl**, отсутствием **VI** и вздутый на **P** и часто (а не редко) бугорчатой поверхностью **Cr**.

От *T. artus* отличается меньшей по величине и более наклоненной вперед **Cor** (у *T. artus* **Cor** почти горизонтально направленная), наличием **Ar**, более широкими и более приподнимающимися **Bcl** (у *T. artus* **Bcl** узкие, субгоризонтальные), отсутствием **VI** и бугорков на **P**, бугорчатой поверхностью **Cr**.

От *T. ventosus* новый вид отличается меньшей величиной и гораздо менее выпуклой **Cor**, четко обособленным **Cr**, который ниже **G**, уплощенными **Tm**, наличием узкого **Ar** и двух пар **SG**, четким и глубоким **SPg**, соединяющимися **SFix** с **SD** и **SO**, уплощенными, постепенно поднимающимися **Bcl**, крупно бугорчатой поверхностью **Cr**.

**Материал.** Р. Котуй, обр. 67е — 1 **Cr** и часть торакса (хор.).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Установлен новый род *Toxotiformis* на основе вида *venustus*, ранее условно отнесенного к роду *Toxotis*. Выделено пять новых видов — *T. artus*, *T. nelegensis*, *T. tuberculosus*, *T. kotuyensis* и *T. ventosus*, которые встречаются в разнофациальных отложениях. Типовой вид *T. venustus* найден только в относительно мелководных толщах северо-запада Сибирской платформы — в верхах сахайского, в нганасанском и тавгийском горизонтах стратотипического разреза р. Кулюмбэ. Он является самым молодым представителем рода *Toxotiformis*. Кранидии, отнесенные ранее к *T. venustus* и встреченные в среднекембрийских отложениях других разрезов, в т.ч. открыто-морских фаций (рр. Хос-Нелегэ, Оленек, Керби, Котуй), имеют четкие морфологические отличия, которые легли в основу выделения самостоятельных видов. Часть из них последовательно сменяют друг друга в разрезе. На р. Хос-Нелегэ, в зоне *Clavagnostus spinosus* вид *T. artus* (сл. 14-4) найден стратиграфически ниже, чем *T. nelegensis* (сл. 14-13). Виды *T. tuberculosus* (обр. 67е), *T. artus* (обр. 64ф), *T. kotuyensis* (обр. 62д) встречены в разных слоях разреза р. Котуй. Вид *T. ventosus* в разрезе р. Керби распространен в нижней половине сахайского горизонта, т.е. в более древних отложениях, чем типовой вид *T. venustus*. Объединение указанных видов в один вид, как было сделано ранее, приводило к расширению диапазона его распространения и уменьшению стратиграфической ценности. Это, в свою очередь, затрудняет возможность уточнения корреляции разнофациальных отложений.

\*\*\*

Автор выражает искреннюю благодарность и признательность Т.В. Пегель (Сибирский науч-

но-исследовательский ин-т геологии, геофизики и минерального сырья) за предоставление каменного материала из разрезов рр. Котуй, Хос-Нелегэ, а также А.И. Варламову (Всероссийский научно-исследовательский геологический нефтяной ин-т) за возможность использовать фрагмент его стратиграфической колонки разреза р. Кулюмбэ.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Варламов А.И.* Стратиграфия и седиментогенез верхнекембрийских отложений северо-запада Сибирской платформы. Дис. ... докт. геол.-мин. наук. М., 2012. 382 с.
- Гогин И.Я., Пегель Т.В.* Трилобиты среднего и верхнего кембрия западной части Сетте-Дабана // Атлас зональных комплексов ведущих групп раннепалеозойской фауны севера России. Граптолиты. Трилобиты. СПб.: ВСЕГЕИ, 1997. С. 100–205.
- Дацинко В.А., Журавлева И.Т., Лазаренко Н.П. и др.* Биостратиграфия и фауна кембрийских отложений северо-запада Сибирской платформы. Л.: Недра, 1968. 242 с. (Тр. НИИГА. Вып. 155).
- Егорова Л.И., Ившин Н.К., Покровская Н.В. и др.* Тип Arthropoda. Членистоногие // Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Новосибирск, 1960. С. 152–253 (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 19. Т. 1).
- Журавлева И.Т., Репина Л.Н., Розова А.В.* О расчленении кембрия на самостоятельные системы // Фанерозой Сибири. Т. 1. Венд, палеозой. Новосибирск: Наука, 1984. 183 с.
- Кембрий Сибирской платформы. Кн. 2. Северо-восток Сибирской платформы / Ред. А.Ю. Розанов, А.И. Варламов. М.; Новосибирск: ПИН РАН, 2008. 140 с.
- Лазаренко Н.П., Никифоров Н.И.* Комплексы трилобитов из отложений верхнего кембрия р. Кулюмбэ (северо-запад Сибирской платформы) // Уч. зап. НИИГА. Палеонтология и биостратиграфия. Л., 1968. С. 20–80 (Тр. НИИГА. Вып. 23).
- Пегель Т.В.* Корреляция разнофациальных поздне-среднекембрийских отложений типовых разрезов Сибирской платформы // Региональная геология. Стратиграфия и палеонтология докембрия и нижнего палеозоя Сибири. Новосибирск: СНИИГГиМС, 2010. С. 110–123.
- Региональная стратиграфическая схема кембрийских отложений Сибирской платформы (Решения Всероссийского стратиграфического совещания по разработке региональных стратиграфических схем верхнего докембрия и палеозоя Сибири (Новосибирск, 2012) (Кембрий Сибирской платформы)) / Ред. Сухов С.С., Пегель Т.В., Шабанов Ю.Я. Новосибирск: СНИИГГиМС, 2021. 60 с.
- Решения Всесоюзного стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и четвертичной системе Средней Сибири. Ч. 1 (Верхний протерозой и нижний палеозой). Новосибирск: СНИИГГиМС, 1983. 215 с.
- Розова А.В.* Биостратиграфия и описание трилобитов среднего и верхнего кембрия северо-запада Сибирской платформы. М.: Наука, 1964. 148 с.
- Розова А.В.* Биостратиграфия и трилобиты верхнего кембрия и нижнего ордовика северо-запада Сибирской платформы. М.: Наука, 1968. 196 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 36).
- Розова А.В., Розов С.Н.* Трилобиты // Описание палеонтологических объектов с применением латинских термиксов. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1975. С. 17–133.
- Романенко Е.В.* Кембрийские трилобиты из разреза по р. Большой Ише (Северо-Восточный Алтай) // Биостратиграфия и фауна верхнего кембрия и пограничных с ним слоев. Новосибирск, 1977. С. 161–184 (Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 313).
- Чернышева Н.Е., Суворова Н.П., Левицкий Е.С. и др.* Словарь морфологических терминов и схема описания трилобитов. М.: Наука, 1982. 60 с.
- Palmer A.R.* An appraisal of the Great Basin Middle Cambrian trilobites described before 1900 // Geol. Surv. Wash. Prof. Pap. 1954. № 264-D. 86 p.
- Pegel T.V.* Evolution of trilobite biofacies in Cambrian basins of the Siberian platform // J. Paleontol. 2000. V. 74. № 6. P. 1000–1019.
- Rosova A.V., Makarova A.L.* On the application of Latin terms and their indices (termixes) in the description of trilobites // Advances in Trilobite Research. Madrid: Instituto Geologico y Minero de Espana, 2008. P. 337–344.
- Rozova A.V.* Biostratigraphic Zoning and Trilobites of Upper Cambrian and Lower Ordovician of the Northwestern Siberian Platform. Washington: Publ. for the USD of the Interior and Nat. Sci. Foundation, 1984. 243 p.
- Westergård A.H.* Non-agnostidean trilobites of the Middle Cambrian of Sweden // Sveriges Geol. Undersök., ser. C. 1948. № 498. Arsbok 42, № 7. 33 p.

## Объяснение к таблице VI

Фиг. 1 – 6. *Toxotiformis venustus* (Lazarenko, 1968): 1 – голотип ЦНИГР музей № 53/9654,  $a_1Cr = 1.5$  мм, ×16, обр. 25ш, тавгийский горизонт; 2 – экз. ЦКП “Коллекция Геохрон” № 2106/344,  $a_1Cr = 1.15$  мм, ×23, сл. 803-II-5а, там же; 3 – экз. ЦКП “Коллекция Геохрон” № 2106/342,  $a_1Cr = 1.4$  мм, ×22, сл. 802-II-2, 3а – вид сбоку, ×22, нганасанский горизонт; 4 – экз. ЦНИГР музей № 9654,  $a_1Cr = 1.6$  мм, ×14, обр. 425у, там же; 5 – экз. ЦНИГР музей № 9654,  $a_1Cr = 1.7$  мм, ×14, обр. 24е, там же; 6 – экз. ЦКП “Коллекция Геохрон” № 2106/341а,  $a_1Cr = 1.2$  мм, ×20, сл. 802-I-7, 6а – вид сбоку, ×20, верхи сахайского горизонта.

Фиг. 7. *Toxotiformis* sp., экз. ЦНИГР музей № 9654,  $a_1Cr = 1.9$  мм, ×16, обр. 24б, верхи сахайского горизонта.

Все экземпляры из стратотипического разреза р. Кулюмбэ.

## Объяснение к таблице VII

Фиг. 1, 2. *Toxotiformis nelegensis* sp. nov.: 1 – голотип СНИИГГиМС № 384/1,  $a_1Cr = 1.5$  мм,  $\times 16$ , слой 14-13; 2 – экз. СНИИГГиМС № 384/2,  $a_1Cr = 1.4$  мм,  $\times 12$ , слой 14-13; р. Хос-Нелегэ, верхи среднего кембрия, зона *Clavagnostus spinosus*.

Фиг. 3. *Toxotiformis kotuyensis* sp. nov.: 3а – голотип СНИИГГиМС № 383/1а,  $a_1Cr = 1.8$  мм,  $\times 14$ ; 3б – экз. СНИИГГиМС № 383/1б,  $a_1Cr = 1.6$  мм,  $\times 14$ , обр. 62д; р. Котуй; средний кембрий.

Фиг. 4–6. *Toxotiformis artus* sp. nov.: 4 – голотип СНИИГГиМС № 384/3,  $a_1Cr = 1.65$  мм,  $\times 16$ , слой 14-4; 5 – экз. СНИИГГиМС № 384/4,  $a_1Cr = 1.1$  мм,  $\times 18$ , слой 14-4; р. Хос-Нелегэ; верхи среднего кембрия, зона *Clavagnostus spinosus*; 6 – экз. СНИИГГиМС № 383/2,  $a_1Cr = 1.5$  мм,  $\times 16$ , обр. 64ф; р. Котуй; средний кембрий.

Фиг. 7, 8. *Toxotiformis ventosus* sp. nov.: 7 – голотип ЦНИГР музей № 9654,  $a_1Cr = 1.6$  мм,  $\times 12$ , обр. 37-б-3; р. Оленек; средний кембрий; 8 – экз. ЦНИГР музей № 12718/46,  $a_1Cr = 1.5$  мм,  $\times 12$ , обр. К-4; р. Керби; верхи среднего кембрия, сахайский горизонт.

Фиг. 9. Gen. et sp. indet., экз. ЦНИГР музей № 12718/45,  $a_1Cr = 1.4$  мм,  $\times 13$ , обр. П-10; р. Алдан.

Фиг. 10. *Toxotiformis tuberculatus* sp. nov., голотип СНИИГГиМС № 459/16,  $a_1Cr = 1.4$  мм,  $\times 20$ , обр. 67е; р. Котуй; средний кембрий.

## Trilobites of the Genus *Toxotiformis* gen. nov. from the Middle–Upper Cambrian of the Siberian Platform and Adjacent Regions

A. L. Makarova

*All-Russian Research Geological Oil Institute (Novosibirsk Department), Novosibirsk, 630007 Russia*

The genus *Toxotiformis* gen. nov. is established with the type species *venustus* Lazarenko, 1968, which had previously been referred under question to the genus *Toxotis* Wallerius, 1895. The species was found in the transitional middle-upper Cambrian sediments of the Kulyumbe River stratotype section (northwest of the Siberian Platform). These deposits were formed in the upper slope. Five new species from the middle Cambrian sediments, from upper slope and basin facies, have been described: *T. artus* (Khos-Nelege, Kotuy Rivers), *T. ventosus* (Olenek, Kerbi Rivers), *T. nelegensis* (Khos-Nelege River) and *T. kotuyensis*, *T. tuberculatus* (Kotuy River). Some of these species were described based on the specimens that had previously been assigned to *venustus*. Representatives of the genus *Toxotis* have not yet been found on the Siberian Platform and adjacent regions.

**Keywords:** Trilobites, Middle and Upper Cambrian, Siberian Platform, Kulyumbe River, *Toxotiformis*

УДК 565.33:551.762(47)

## ПОЗДНЕБАЙОССКИЕ И РАННЕБАТСКИЕ ОСТРАКОДЫ РУССКОЙ ПЛИТЫ. ЧАСТЬ III. РОДЫ SAMPTOCYTHERE TRIEBEL И PROCYTHERIDEA PETERSON

© 2022 г. Е. М. Тесакова<sup>a, b, \*</sup><sup>a</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия<sup>b</sup>Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

\*e-mail: ostracon@rambler.ru

Поступила в редакцию 13.10.2021 г.

После доработки 22.10.2021 г.

Принята к публикации 22.10.2021 г.

Из отложений верхнего байоса (аммонитовая зона Michalskii) и нижнего бата (зона Besnosovi) Русской плиты (Сокурский сводный разрез, Саратовская обл.) описан новый вид *Samptocythere* (*Anabarocythere*) *triangula* sp. nov. Предположительно он являлся предком *S. (A.) muricata* Gerke et Lev, sp. nov. из верхнего бата — келловая севера Сибири, Тимано-Печорской провинции и Баренцевоморского шельфа, первоописание которого также приводится в настоящей статье. Публикация оригинального описания, составленного ранее О.М. Лев, расширенного и дополненного автором настоящей статьи, обеспечивает валидность вида *S. (A.) muricata*, который до сих пор фигурировал в литературе как *nom. nud.* Возможное филогенетическое родство между упомянутыми видами в будущем позволит рассматривать их индексами соответствующих филон в шкале по эволюции подрода *S. (Anabarocythere)*. Из тех же отложений Сокурского разреза и нижнего бата скважины Обвал (Пензенская обл.) был переизучен таксон *Procytheridea? bajociensis* (Khabarova, 1955). После ревизии, в синонимику к этому виду сведены *P. concinna* Permjakova, 1974 и *P. ljubimovae* Permjakova, 1974 из одновозрастных отложений Украины; выделен неогип; сделано расширенное и дополненное переписание на современном уровне. Моновидовые комплексы (или с доминированием этого таксона) в интервале верхнего байоса—нижнего бата Русской плиты указывают на крайне мелководную прибрежную обстановку, возможно, с нестабильной соленостью.

**Ключевые слова:** остракоды, новые виды, средняя юра, байос, бат, Центральная Россия, Поволжье

**DOI:** 10.31857/S0031031X22040134

### ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа является продолжением систематического изучения остракоид из верхнего байоса и нижнего бата Русской плиты (РП) по материалам из разрезов Поволжья и центральных районов России, результаты которого частично опубликованы в первой и второй частях статьи (Тесакова, 2022а, б). В них были представлены результаты ревизии, а также уточненные и расширенные описания стратиграфически значимых родов *Plumhoffia* Brand, 1990, *Pseudohutsonia* Wienholz, 1967 и *Procytherura* Whatley, 1970 (семейство *Cytheruridae*) и *Aaleniella* Plumhoff, 1963 (семейство *Eucytheridae*). Для двух видов, установленных Т.Н. Хабаровой (1955) — *Plumhoffia tricostata* (Khabarova, 1955) и *Pseudohutsonia clivosa* (Khabarova, 1955) — выделены неогипы и выполнены актуализированные переписания; семь других: *Aaleniella franzi*, *A. volganica*, *A.? ovoidea*, *Procytherura iyae*, *Acrocythere sokurensis*, *Nana-*

*cythere octum* и *Trachycythere peculiaris* описаны как новые. Для четырех таксонов, оставленных в открытой номенклатуре (*Nanacythere* sp. 1, *N. sp. 2*, *Ljubimovella* sp. 1 и *Gen. et sp. 8*), приведены сведения о материале и распространении по изученным разрезам. Все перечисленные виды (новые и виды Хабаровой) являются индексами комплексов, установленных в отложениях терминального байоса и нижнего бата (аммонитовые зоны *Michalskii* и *Besosovi*) РП; их нижние границы определяются по первому появлению видов-индексов.

В настоящей статье продолжено монографическое описание остракоид из сводного Сокурского разреза (Саратовская обл.) и скважины Обвал (Пензенская обл.), расположение которых представлено на рис. 1 в первой части статьи (Тесакова, 2022а). Одной из задач является ревизия и переписание стратиграфически важного вида *Procytheridea? bajociensis* (Khabarova, 1955). Таксон



был предложен Хабаровой (1955, 1961) в качестве руководящей формы для верхнего байоса – нижнего бата РП, поскольку он отличался наибольшим обилием и частотой встречаемости.

Другая задача связана с выделением и описанием нового вида камптоцитер (см. ниже) – представителя рода, часто встречающегося в комплексах остракод из нижней и средней юры северного полушария. Появление рода *Camptocythere* Triebel, 1950 географически было связано с арктическим Бореальным палеобассейном, а его расселение в шельфовых и эпиконтинентальных морях Лавразии происходило благодаря трансгрессиям с севера. Нефтегазоносность Российской Арктики сыграла большую роль в изучении юрской микрофауны региона, в том числе остракод. Первые описания семи новых видов (в т.ч. камптоцитер) из средней юры Нордвикского р-на опубликовала Е.Г. Шарапова (1940). Позже по керновому материалу из юры и нижнего мела Лено-Енисейской области А.А. Герке (1953) сделал предварительные описания 33 видов остракод, которые нельзя было считать валидными, но он дал анализ их стратиграфического распределения, важный при поисковых работах. Эти исследования были продолжены О.М. Лев, в результате чего она описала ряд новых таксонов из нижней и средней юры Нордвикского и Лено-Оленекского районов с персональным авторством или совместным с Герке – для тех видов, которые он выделил раньше, но не успел опубликовать, включая три вида камптоцитер (Лев, 1958, 1961). Но все еще значительная часть новых остракод из коллекции Герке не была описана, хотя их названия вошли в работы по стратиграфии севера бывшего СССР (Рунева, 1961; Сакс и др., 1963 и др.), что привело к возникновению ряда *nomina nuda*. К их числу относилось четыре стратиграфически значимых вида: *Camptocythere scrobiculata* Gerke et Lev, *C. dextra* Gerke et Lev, *C. muricata* Gerke et Lev и *C. laciniosa* Gerke et Lev, которые фигурировали в списках стратиграфических комплексов для средней и верхней юры Сибири (Лев, 1966; Стратиграфия ..., 1976), а позже в названиях слоев с остракодами для Тимано-Печорской провинции (ТПП) (Лев, Кравец, 1982; Практическое ..., 1999) и Баренцево-морского шельфа (Репин и др., 2007 и др.). Современные требования к стратиграфическим схемам (замена в них *nom. nud.* на валидные таксоны) заставили безотлагательно опубликовать перечисленные виды, и они были примерно в одно и то же время подготовлены для печати двумя разными исследователями. Н.В. Куприянова поместила полные палеонтологические описания четырех камптоцитер, ранее сделанные О.М. Лев, в монографию, написанную коллективом сотрудников ВНИИОкеангеологии и сданную в Рос-

геолфонд как отчет, т.е., оставшейся рукописью и так и не увидевшей свет (Атлас ..., 1995). А Б.Л. Никитенко (1994) переописал *C. scrobiculata* и *C. dextra* как *C. (Camptocythere) scrobiculataformis* Nikitenko, 1994 и *C. (Anabarocythere) arangastachiensis* Nikitenko, 1994, и в последующих стратиграфических схемах для средней юры севера Сибири, ТПП и Баренцево-морского шельфа эти (уже зональные) индексы фигурировали под новыми названиями (Никитенко, 1994, 2009; Девятов и др., 1994; Басов и др., 2009; Унифицированная ..., 2012).

Таксон *C. muricata* не попал в статью Никитенко (1994) с описаниями, но был заменен в стратиграфических шкалах для севера России другим индексом, *C. micra* Nikitenko, который тоже являлся *nom. nud.* (Девятов и др., 1994; Никитенко, 2009; Басов и др., 2009; Унифицированная ..., 2012). Для слоев с *C. micra* (JO15) Никитенко (2009) указал характерные виды с таким же, как у индекса, распространением – *C. (C.) muricata* и *C. (C.) laciniosa*. В интервале верхнего бата (аммонитовая зона *Variabile*) – келловая (аммонитовая зона *Lamberti*) севера Сибири им были выделены две руководящие формы, *C. (C.) micra* и *C. (C.) muricata* (Никитенко, 2009, рис. 86, 88), а для Печорской синеклизы три – те же и *C. (C.) laciniosa* (рис. 119)<sup>1</sup>. Изображение голотипа *C. (C.) micra*, приведенное в монографии (Никитенко, 2009, табл. о-5, фиг. 2–5), не позволяет считать этот вид валидным, т.к. его описание нигде не опубликовано, а ссылка (Никитенко, 2009, с. 57) на публикацию в (Никитенко, 1994) не соответствует истине. Следовательно, валидизация видов *C. muricata* Gerke et Lev и *C. micra* Nikitenko по-прежнему актуальна.

В настоящей статье приводится оригинальное описание вида *C. (A.) muricata*, составленное Лев для монографии (Атлас ..., 1995) в нашей редакции и с расширенным стратиграфическим распространением. Несмотря на то, что этот вид пока не встречался в материале автора, он имеет прямое отношение к новому позднебайосскому виду *C. (A.) triangula* sp. nov. в качестве звена той же самой филологии и, по-видимому, является его прямым потомком.

Четвертый таксон камптоцитер Герке и Лев – *C. laciniosa* – был описан автором из нижнего келловая (аммонитовая зона и подзона *Elatmae*)

<sup>1</sup> Вызывает недоумение отнесение трех перечисленных камптоцитер к номинативному подроду, т.к. все они демонстрируют четкие признаки подрода *C. (Anabarocythere)* Nikitenko, 1994. У первого, судя по изображениям плохого качества (Никитенко, 2009, табл. о-5, фиг. 2–5), имелись бугорки в заднебрюшной части на обеих створках, как у *C. (A.) triangula* sp. nov., а у двух последних – хорошо развитые шипы. В этом абзаце введения сохранено написание Б.Л. Никитенко, но ниже по тексту эти виды перенесены Е.М. Тесаковой в подрод *Anabarocythere*.

Саратовской обл. как новый вид *C. (A.) starcevae* Tesakova, 2013 (Тесакова, Сельцер, 2013), поскольку она не знала тогда о его существовании и не имела доступа к рукописи с первоописанием и изображениями голотипов камптоцитер из келловея Баренцевоморского шельфа. Теперь же, опираясь на информацию о распространении *C. laciniosa* (Атлас ..., 1995; Басов и др., 2009; Унифицированная ..., 2012), следует расширить полный стратиграфический и хорологический диапазон *C. (A.) starcevae*. Если до недавнего времени он рассматривался в рамках нижнего келловея Саратовской (Тесакова, Сельцер, 2013), Нижегородской (Тесакова и др., 2020) и Костромской (рабочие коллекции автора) областей РП, то теперь расширяется до верхнего бата – келловея ТПП, Баренцевоморского шельфа и Сибири. Более позднее, чем на севере России, расселение *C. (A.) starcevae* в пределах РП определяется палеогеографией, и по его появлению в соответствующих разрезах можно выделять на РП номинативную миграционную зону с узким стратиграфическим интервалом (аммонитовые зоны *Elatmae* и *Subpatruus*). Сравнительно недолгое существование *C. (A.) starcevae* на РП, скорее всего, было связано с сильной конкуренцией со стороны остракод из других родов и семейств, которые отсутствовали в средней юре в палеоморях ТПП, Баренцевоморского шельфа и севера Сибири. Различие между высоким разнообразием в комплексах юрских остракод РП против низкого, характерного для комплексов из арктических палеобассейнов, заставляет предполагать различия в газовом режиме дна, который контролировал благополучие бентосной фауны и определялся разной трофностью этих палеообластей.

Для научных учреждений, упомянутых в тексте, приняты следующие аббревиатуры: ВГУ (Воронежский государственный ун-т), ГИН РАН (Геологический ин-т РАН, Москва), ИГ РАН (Ин-т географии РАН, Москва), ИНГГ СО РАН (Ин-т нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск), МГУ (Московский государственный ун-т им. М.В. Ломоносова), ПИН РАН (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, Москва), СНИГУ (Саратовский национальный исследовательский государственный ун-т им. Н.Г. Чернышевского), ЦНИЛ объединения “Саратовнефть” (см. Тесакова, 2022а), НИИГА (Научно-исследовательский ин-т геологии Арктики; впоследствии преобразован во Всесоюзный научно-исследовательский ин-т геологии и минеральных ресурсов Мирового океана – ВНИИОкеангеология, С.-Петербург).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

О происхождении материала и методах его изучения подробно написано в первой части статьи (Тесакова, 2022а).

Коллекции остракод хранятся на кафедре региональной геологии и истории Земли МГУ под №№ МГУ Sokur, МГУ Sokur-Ya и МГУ Sokur-LG (Сокурская скв.) и под № МГУ Pnz-12 (скв. Обвал).

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Систематика надродовых таксонов принята по “Практическому руководству ...” (1999) и приведена в соответствие с “Международным кодексом ...” (2004), терминология для различных элементов раковин остракод взята из “Практического руководства...” (1989). При измерении параметров раковин или отдельных створок приняты следующие сокращения: Д – длина, ВПК – высота переднего конца, ВЗК – высота заднего конца, Т – толщина, Д/В – отношение длины к максимальной высоте (здесь – к ВПК), juv. – ювенильная особь. Возрастные стадии остракод принято считать, начиная от половозрелой (где различаются самец или самка), а ювенильные обозначают римскими цифрами, где I – предпоследняя стадия, а VIII (IX) – начальная, самая юная. При работе с палеонтологическим материалом, не отличающимся обилием и/или идеальной сохранностью, ювенильные экземпляры удобно относить к смежным возрастным группам, что нивелирует возможные погрешности (напр., juv. I-II, juv. III-IV).

## О Т Р Я Д PODOCOPIDA

### ПОДОТРЯД CYTHEROCOPINA

### НА Д С Е М Е Й С Т В О POGONOCYTHEROIDEA SYLVESTER-BRADLEY, 1948

#### СЕМЕЙСТВО POGONOCYTHERIDAE SYLVESTER-BRADLEY, 1948

#### ПОДСЕМЕЙСТВО KIRTONELLINAE BATE, 1963

#### Род *Camptocythere* Triebel, 1950

#### Подрод *Camptocythere* (*Anabarocythere*) Nikitenko, 1994

#### *Camptocythere* (*Anabarocythere*) *muricata* Gerke et Lev, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1 (см. вклейку)

*Camptocythere muricata* (nom. nud.): Лев, 1966, с. 33, 35, 39, табл.; Лев, Кравец, 1982, с. 67, рис. 1; Атлас ..., 1995, с. 147, табл. 2, фиг. 4, 5; Практическое ..., 1999, с. 127, табл. III.3; Репин и др., 2007, с. 127, табл. 3; Никитенко, 2009, рис. 86, 88, 119.

На з в а н и е в и д а *muricata* *lat.* – колючая, по наличию шипа на левой створке.

Г о л о т и п – НИИГА, № 1267-170, целая раковина самки; Средняя Сибирь, Нордвик-Хатангский р-н, скв. К-441, гл. 33–36 м; средняя юра, средний–верхний бат, аммонитовая лона *Arcticoceras kochi* (табл. VIII, фиг. 1).

**О п и с а н и е.** Раковина среднего размера, яйцевидно-овальная, короткая, сильно расширяющаяся на переднем конце. Раковина сильно и равномерно выпуклая, створки плавно сходятся к обоим концам, но к заднему более полого. Спинной край относительно длинный, прямой, чуть вогнутый в задней половине; при переходе в передний край образует тупой, сильно округленный угол, а при переходе в задний — тоже закругленный, но менее тупой, или почти прямой угол. Брюшной край не параллелен спинному, сильно конвергирует к заднему концу, спереди вогнут, что незаметно при виде сбоку из-за нависающей выпуклости створки; в оба конца переходит плавно. Передний конец значительно выше заднего, плавно дугообразно закруглен, может быть незначительно скошен сверху. Задний конец низкий, округлый и несколько скошен снизу. На левой створке в заднебрюшной части имеется короткий острый шип, развитый в различной степени; на правой створке шипа нет. Поверхность гладкая с мелкими точками пор. Замок и мускульные отпечатки как у рода.

**Размеры в мм:**

	Д	ВПК	ВЗК	Т	Д/В
Голотип 1267-170 (самка)	0.54	0.37	—	0.29	1.46
Все оригиналы	0.50–0.53	0.32–0.33	—	0.25–0.31	—

**Изменчивость.** Выражается в большей или меньшей длине (выраженности) шипа на левой створке. Длина раковины взрослых представителей превышает высоту в 1.4–1.5 раза, иногда до 1.6 раза.

**С р а в н е н и е.** От сходных по наличию шипов видов: *C. (A.) spinulosa* (Sharapova, 1940) из байоса севера Сибири (Шарапова, 1940, с. 126, табл. 1, фиг. 6; Никитенко, 2009, табл. о-3, фиг. 14–17), *C. (A.) praearangastachiensis* Nik., 1994 из верхней части нижнего байоса севера Сибири (Никитенко, 1994, с. 53, табл. 1, фиг. 10; 2009, табл. о-4, фиг. 1, 2), *C. (A.) arangastachiensis* Nik., 1994 из нижнего байоса — низов нижнего бата севера Сибири и севера Европейской России (Никитенко, 1994, с. 53, табл. 1, фиг. 11–15; 2009, табл. о-4, фиг. 3–10; Басов и др., 2009; Унифицированная ..., 2012) и *C. (A.) starcevae* Tes., 2013 из нижнего келловея РП (Тесакова, Сельцер, 2013, с. 63, рис. 5, фиг. 10, 11, 14, 15; Тесакова и др., 2020, рис. 3) и верхнего бата—келловея севера России (Атлас ..., 1995, с. 148, табл. 2, фиг. 1–3; Басов и др., 2009; Никитенко, 2009; Унифицированная ..., 2012), отличается высоким передним концом, значительно превышающим низкий задний конец. Кроме того, от *C. (A.) spinulosa* и *C. (A.) starcevae* отличается заднебрюшным шипом, развитым только на одной створке (против шипов на обеих

створках у сравниваемых видов). А от *C. (A.) praearangastachiensis* и *C. (A.) arangastachiensis*, у которых тоже развит только один шип, но на правой створке, отличается наличием шипа на другой — левой — створке. Сравнение с наиболее сходным по форме раковины *C. (A.) triangula* приводится при его описании.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Верхний бат — келловей Западной Сибири, Тимано-Печорской провинции и Баренцевоморского шельфа.

**М а т е р и а л.** Около 20 раковин и отдельных створок различной степени сохранности.

*Camptocythere (Anabarcocythere) triangula* Tesakova, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 2–13

Gen. sp. 2: Шурупова и др., 2016, рис. 6/13.

**Н а з в а н и е** вида *triangula lam.* — треугольник, по треугольной форме раковины.

**Г о л о т и п** — МГУ Sokur-Ya-172, правая створка самки; Саратовская обл., Сокурская скв., гл. 19.5 м; верхний байос, аммонитовая зона *Mischalskii* (табл. VIII, фиг. 3)

**О п и с а н и е.** Раковина маленького размера, округло-треугольная, короткая, сильно расширяющаяся на переднем конце. Раковина умеренно и равномерно выпуклая, створки плавно сходятся к обоим концам, но к заднему более полого, а на переднем конце образуют отчетливый уступ. Практически равностворчатая, но левая створка незначительно перекрывает правую по передне-спинному и заднеспинному углам. Спинной край длинный и прямой, слабовогнут посередине, конвергирует к заднему концу. С передним краем сопрягается на левых створках плавно, через сильно округленный тупой угол; на правых тоже плавно, но с незначительным уступом. В задний край на обеих створках переходит хотя и плавно, но под значительно меньшим углом или почти под прямым, с отчетливым уступом. Брюшной край вогнут посередине, что маскируется выпуклостью створки и не заметно при виде сбоку, конвергирует к заднему концу; в оба края переходит плавно. Передний конец высокий, симметричный, дугообразно закруглен; на правых створках может быть скошен сверху, но весьма слабо; вдоль края узко уплощен. За исключением кардинальных углов, на нем развита узкая краевая кайма. Задний конец низкий, короткий, коробчатой формы, с отчетливым уступом в верхней части (где сопрягается со спинным краем); вдоль края узко уплощен. На обеих створках в заднебрюшной части развито по одному небольшому округлому бугорку. На поверхности створок, в том числе на этих бугорках, выделяются круглые ситовидные поры, иногда окруженные (что особенно хорошо заметно на заднем конце). Вялая петлистая скульптура покрывает всю поверхность створок, за исключением узкой уплощенной части

переднего конца, и представлена сглаженными ячейками с низкими округлыми в сечении гранями, выраженными довольно слабо. Размер ячеек одинаковый на всей поверхности, а их дно покрыто мелкими простыми порами (по несколько штук в каждой ячейке). Замок и мускульные отпечатки как у рода.

#### Размеры в мм:

	Д	ВПК	ВЗК	Д/В
Голотип Sokur-Ya-172 (самка)	0.50	0.28	0.17	1.79
Экз. Sokur-Ya-184 (juv. I-II)	0.41	0.25	0.13	1.64
Экз. Sokur-Ya-189 (самка)	0.56	0.31	0.18	1.81
Экз. Sokur-Ya-161 (juv. III-IV)	0.39	0.21	0.12	1.86
Экз. Sokur-Ya-165 (juv. III-IV)	0.37	0.22	0.11	1.68
Экз. Sokur-Ya-004 (juv. III-IV)	0.40	0.24	0.12	1.67
Экз. Sokur-Ya-126 (juv. I-II)	0.43	0.24	0.12	1.79
Экз. Sokur-63 (juv. III-IV)	0.39	0.24	0.11	1.63
Экз. Sokur-Ya-271 (juv. VII-VIII)	0.23	0.15	0.07	1.53
Экз. Sokur-Ya-263 (juv. V-VI)	0.32	0.19	0.10	1.68
Экз. Sok-LG-26 (самка)	0.52	0.30	0.18	1.73
Экз. Sokur-Ya-084 (juv. I-II)	0.49	0.29	0.16	1.69

**Изменчивость.** Незначительно варьируют размеры взрослых представителей (длина раковин самок 0.50–0.56 мм; Д/В самок 1.73–1.81) и выраженность скульптуры. *Половой диморфизм* выражается в большей длине раковин и более высоком заднем конце у самцов; отношение Д/В у самцов больше, чем у самок.

**Сравнение.** У описываемого вида форма раковин ювенилий средних возрастных стадий более всего сходна с таковой взрослых представителей *C. (A.) muricata*, от которого отличается наличием округлых бугорков в заднебрюшной части обеих створок, против короткого шипа на одной – только левой – створке у *C. (A.) muricata*. По тем же параметрам (маленький размер и округло-треугольная форма) раковины неполовозрелых особей нового вида весьма схожи с таковыми у взрослых *C. (A.) starcevae* из верхнего бата – келловей ТПП, Баренцевоморского шельфа и севера Сибири (Атлас ..., 1995, с. 148, табл. 2, фиг. 1–3; Никитенко, 2009) и нижнего келловей РП (Тесакова, Сельцер, 2013, с. 63, рис. 5, фиг. 10, 11, 14, 15; Тесакова и др., 2020), от которого отличается более низким задним концом, коробчатой формой заднего конца [против округлого у *C. (A.) starcevae*], отсутствием одного–двух шипов в нижней части переднего конца, бугорками, а не шипами в заднебрюшной части створок и слабой петливой скульптурой [против четкой ямчато-ячеистой у *C. (A.) starcevae*].

**Замечания.** 1. Вялая, слабо развитая скульптура *C. (A.) triangula* легко маскируется наросшим микритом, полностью скрывается под

ним, и на таких экземплярах не различается совсем, а их поверхность кажется гладкой (табл. VIII, фиг. 10, 11, 13). Частично скрытая под микритом скульптура, напротив, выглядит мелкоямчатой или как мелкоячеистая робустная сеть (табл. VIII, фиг. 2, 9). Мелкие простые поры на таких экземплярах никак не проявляются, а ситовидные поры могут выглядеть по-разному. Например, на поверхности будут выделяться только окруженные поры (вернее, сами возвышенные стенки) в виде единичных округлых бугорков на заднем конце (табл. VIII, фиг. 2, 7, 13). И (или) микритом зарастут ситовидные пластинки, но сохранится сравнительно крупная центральная пора, и тогда ситовидные поры будут восприниматься как редкие мелкие простые поры (табл. VIII, фиг. 11а). Ситовидные поры, полностью заросшие микритом, могут создавать впечатление ямок (табл. VIII, фиг. 2, 9) или, напротив, низких круглых и совершенно плоских бугорков (табл. VIII, фиг. 11б).

2. В свете вышеописанного следует подчеркнуть, что самыми яркими видовыми признаками *C. (A.) triangula*, практически не меняющимися даже из-за плохой сохранности и позволяющими определять экземпляры, сильно обросшие микритом, являются: весьма характерная форма раковины (округло-треугольная, с высоким, симметричным и округлым передним концом, сильно превышающим низкий задний конец коробчатой формы), мелкие размеры и наличие хорошо развитых бугорков в заднебрюшной части обеих створок.

Опираясь на перечисленные признаки, можно попытаться сравнить новый вид с экземплярами *C. (A.) micra* Nikitenko nom. nud. из верхов верхнего бата – келловей центральной и северной части Западной Сибири, изображенными Никитенко (2009, табл. о-5, фиг. 2–5). Оба сравниваемых вида весьма похожи по округло-треугольной форме и размеру раковины, что в большей степени относится к ювенилиям средних возрастных стадий *C. (A.) triangula*, а также по наличию бугорков в заднебрюшной части обеих створок. Отличаются они по орнаментации – хорошо развитая ямчато-ячеистая скульптура с отчетливыми толстыми гранями покрывает всю поверхность створок *C. (A.) micra*, против слабой петливой с призматическими гранями у *C. (A.) triangula*.

3. Анализ морфологического сходства и различий между видами *C. (A.) triangula*, *C. (A.) muricata* и *C. (A.) micra* позволяет выделить их в один кластер и на основе стратиграфической последовательности предположить родственные связи: *C. (A.) triangula* → *C. (A.) micra* и *C. (A.) triangula* → *C. (A.) muricata*. Поскольку автор статьи не имеет другой информации о видах *C. (A.) muricata* и *C. (A.) micra*, кроме описания, фотографии и рисунка голотипа для первого (Атлас ..., 1995,

с. 147, табл. 2, фиг. 4, 5), и четырех фотографий плохого качества для второго (Никитенко, 2009, табл. о-5, фиг. 2–5), не имеет данных ни о микроскульптуре, ни о строении пор (простых и ситовидных), ни об их онтогенезе – предполагаемые филолинии должны считаться условными, пока не будут подкреплены (или опровергнуты) новыми фактами. Но, несмотря на отсутствие онтогенетических доказательств в преимуществах членов предполагаемых филолиний, и сохраняющейся вероятности того, что три обсуждаемых вида являются гомологами (финальными звеньями трех совершенно разных, дальнеродственных, филолиний), выделение по ним филозон по первому появлению в разрезах представителей соответствующих таксонов вполне правомочно.

**Распространение.** Верхний байос и нижний бат Саратовской области.

**Материал.** Целые раковины и отдельные створки хорошей и удовлетворительной сохранности из средней юры Саратовской обл. (разрез Сокурской скв.): 34 экземпляра из верхнего байоса (зона Michalskii) и четыре раковины из нижнего бата (зона Besnosovi).

#### **Род *Procytheridea* Peterson, 1954**

##### ***Procytheridea?* bajociensis (Khabarova, 1955)**

Табл. IX, фиг. 1–17 (см. вклейку)

*Palaeocytheridea bajociensis*: Хабарова, 1955, с. 196, табл. 1, фиг. 3.

*Procytheridea bajociensis*: Пяткова, Пермякова, 1978, с. 153, табл. 69, фиг. 3.

*Procytheridea concinna*: Пермякова, 1974, с. 61, фиг. 1/1; Пяткова, Пермякова, 1978, с. 153, табл. 68, фиг. 3, 4; Шурупова и др., 2016, рис. 5/17–20; Shurupova, Tesakova, 2017, рис. 3.

*Procytheridea ljubimovae*: Пермякова, 1974, с. 63, фиг. 1/3; Пяткова, Пермякова, 1978, с. 154, табл. 69, фиг. 2; Шурупова и др., 2016, рис. 6/1–2; Shurupova, Tesakova, 2017, рис. 3.

**Голотип** – ЦНИЛ объединения “Саратовнефть” № 82, левая створка самки; Волгоградская обл., с. Жирное; средняя юра, байос (Хабарова, 1955, табл. 1, фиг. 3).

**Неотип** – МГУ Sokur-41, левая створка самки; Саратовская обл., скв. Сокурская, гл. 38.8 м; верхний байос, зона Michalskii (табл. IX, фиг. 8).

**Описание.** Раковина крупного и среднего размера, по форме – удлиненный параллелепипед с округленными углами, умеренно выпуклая, с параллельными боковыми сторонами и узкой уплощенной частью переднего и заднего концов. Выпуклая часть створки выполаживается на переднем и заднем концах резко, образуя одинаковые уступы (табл. IX, фиг. 13–16). Левая створка больше правой и охватывает ее по всей контуре, кроме переднего конца. Наибольшая длина наблюдается на середине высоты раковины, наибольшая высота – в начале переднего конца, у самок толщина раковин практически одинаковая в

передней и задней половинах (табл. IX, фиг. 14–16), а у самок весьма незначительно превалирует в задней части (табл. IX, фиг. 13). Спинной край прямой при виде изнутри створки, но при виде снаружи он выглядит выпуклым в трех местах – в районе замочных ушек и в задней половине створки; соответственно, между выпуклостями наблюдаются два понижения. Из-за сильнее развитых замочных ушек левой створки, ундуляция спинного края ярче проявляется именно на ней, на правой створке слабее. Спинной край переходит в задний край с уступом на обеих створках; в передний край – с уступом только на левых створках, на правых – без уступа, плавно. Брюшной край не параллелен спинному, конвергирует к заднему концу и слабо вогнут посередине; в передний и задний края переходит плавно. Высокий передний конец равномерно и плавно закруглен; очень слабо скошен сверху на левых створках, на правых – отчетливо, с выемкой. Задний конец более низкий, короткий, округло-треугольной формы на правых створках и округло-квадратный на левых. Глазной бугорок отсутствует. Вся поверхность створки, кроме узкой уплощенной части переднего и заднего концов, нижней (брюшной), верхней (спинной) стороны и передне-спинного угла с замочным ушком, покрыта сглаженной сетчатой (петлевидной) скульптурой, выраженной округло-угловатыми ячейками с толстыми, низкими и пологими стенками. Размер ячеек средний и не меняется по площади створки. Стенки ячеек, сливаясь, могут формировать короткие, нерегулярные, слабо выраженные ребра. Наиболее отчетливо такие ребра проявляются на периферии створки, особенно в ее задней половине: вдоль заднеспинного угла и заднего края могут наблюдаться два–три тонких дуговидных ребрышка. Другое неясное, но более толстое ребро подчеркивает перегиб створки на переднем конце. На брюшной стороне развиты два–три тонких продольных ребрышка. С наружной стороны створки над мускульными рубцами образуется небольшой продолговатый низкий и сглаженный бугорок. Днища ячеек покрыты множественными “точечными ямками” (Пермякова, 1974, с. 64) или “устьями поровых каналов” (Хабарова, 1955, с. 197), которые наблюдались и на некоторых экземплярах из колл. автора (табл. IX, фиг. 6б). Присутствуют сложные ситовидные поры, с главной порой, смещенной к периферии. Они, так же как ячейки, окружены толстыми стенками и приподняты над створкой, что особенно хорошо заметно в ее задней половине (в виде приземистых бугорков с кратером на вершине) (табл. IX, фиг. 8, 9, 12).

Замок правой створки представлен крупными краевыми зубами, расчлененными на девять хорошо обособленных зубцов каждый (табл. IX, фиг. 7), и узким срединным желобком равномер-



ной ширины, мелко насеченным, с отчетливой крупной ямкой, примыкающей к переднему зубу. На левой створке элементы замка имеют обратное выражение. В средней (вогнутой) части брюшного края на правой створке имеется ромбовидная выемка (табл. IX, фиг. 7, 10), в которую входит утолщенная часть брюшного края левых створок. Порово-канальная зона широкая и развита вдоль всего свободного края. Отпечатки аддуктора представлены четырьмя удлиненно-округлыми рубцами, выстроенными в субвертикальный ряд, слабовыпуклый в сторону заднего конца; размер рубцов уменьшается снизу вверх. Другие мускульные отпечатки (мандибулярные, антеннальные и др.) в виде крупных округлых пятен (иногда сдвоенных и строенных) весьма отчетливые и хорошо заметны в верхней половине створки над аддуктором и спереди от аддуктора (табл. IX, фиг. 7).

#### Размеры в мм:

	Д	ВПК	ВЗК	Т	Д/В
Неотип Sokur-41 (самка)	0.69	0.41	0.26	—	1.58
Экз. Sokur-36 (самка)	0.71	0.42	0.30	—	1.69
Экз. Sokur-Ya-033 (самка)	0.67	0.37	0.23	—	1.81
Экз. Sokur-7 (самка)	0.60	0.34	0.23	—	1.76
Экз. Sokur-Ya-148 (самка)	0.66	0.38	0.24	—	1.74
Экз. Sokur-2 (самка)	0.72	0.40	0.28	—	1.80
Экз. Sokur-3 (самка)	0.73	0.39	0.27	—	1.87
Экз. Sokur-40 (самка)	0.67	0.35	0.23	—	1.91
Экз. Sokur-157 (самка)	0.69	0.42	0.26	—	1.64
Экз. Sokur-Ya-079 (самец)	0.70	0.35	0.28	—	2.00
Экз. Pnz-12-52 (самка)	0.69	0.40	0.29	—	1.73
Экз. Sokur-Ya-096 (самец)	0.74	0.36	0.28	—	2.06
Экз. Sokur-Ya-025 (самец)	0.71	—	—	0.27	—
Экз. Sokur-Ya-026 (самка)	0.67	—	—	0.32	—
Экз. Sokur-38 (самка)	0.68	—	—	0.31	—
Экз. Sokur-1 (самка)	0.68	—	—	0.34	—
Экз. Sokur-124 (самец)	0.76	0.39	0.34	—	1.95

**Изменчивость.** Незначительно варьирует скульптура: размер ячеек и их форма — от округлых до угловатых с тремя—четырьмя гранями. Внутри ячеек могут развиваться дополнительные перегородки, вследствие чего первые трансформируются в мелкие округлые ямки, сгруппированные по две—пять (табл. IX, фиг. 3). Ребрышки, получившиеся из-за слияния граней ячеек, могут быть довольно отчетливыми, и тогда будут заметны следующие: полукруглое, что оконтуривает передний конец; вилочковидное — берет начало у переднего замочного ушка, стремится вниз, раздваивается, и передняя ветвь поворачивает наискось и достигает середины переднего конца, а задняя ветвь может достичь верхней точки мускульного валика; два—три концентрических реб-

рышка на заднем конце; одно—три коротких субгоризонтальных или извилистых в задней половине створки (табл. IX, фиг. 8, 9, 12, 17).

**Половой диморфизм.** Самцы (табл. IX, фиг. 10, 12, 13, 17) отличаются от самок (табл. IX, фиг. 1—9, 11, 14—16) более длинной раковиной; более высоким задним концом (почти равным по высоте переднему); параллельными спинным и брюшным краями (в отличие от конвергирующих к заднему концу у самок); более низким передним замочным ушком. Длина раковин самок варьирует довольно сильно (0.60—0.73 мм), а самцов слабее (0.70—0.76 мм); соотношение Д/В у самок меняется в пределах 1.64—1.91, у самцов — 1.92—2.06. Более длинная раковина самцов позволяет иметь большее число ячеек в задней половине створки по сравнению с самками. Различия между самками и самцами проявляется на раковинах только по достижении половой зрелости.

**Возрастная изменчивость.** Ювенильные представители отличаются слабо развитым передним ушком левой створки, более короткими раковинами, сильнее конвергирующими к заднему концу, и меньшим числом ячеек в задней половине створки (эти параметры максимальны у наиболее юных особей и снижаются по мере взросления).

**Сравнение.** От единственного вида из верхнего байоса (аммонитовые зоны *S. niofferise* и *G. garantiana*) Днепровско-Донецкой впадины и северо-западной окраины Донбасса, похожего по петлевидной скульптуре и строению замка — *P. ukrainica* Permjakova (Пермякова, 1969, с. 36, табл. 1, фиг. 3; Пяткова, Пермякова, 1978, с. 155, табл. 70, фиг. 1) — описываемый таксон отличается более длинной и менее выпуклой раковиной с почти параллельными боковыми сторонами, почти не скошенным сверху передним концом и более высоким задним концом, наличием ситовидных пор.

**Замечания.** 1. Вид отнесен к роду *Procytheridea* единственно по сходству замка, что не является достаточным для этого условием. Округло-прямоугольная форма раковины, параллельные боковые стороны, высокий задний конец и петлевидная скульптура *P. bajociensis* не соответствуют признакам рода из первоописания, которое опиралось на келловейские экземпляры из Северной Америки: “Раковина от овальной до округло-треугольной; спинной край сильно конвергирует к заднему концу; передний край широко закруглен; задний край узко закруглен. Поверхность умеренно или сильно сетчатая, с продольными элементами сеточки, часто переходящими в гребни. Створка в центральной части на некоторых образцах имеет тенденцию быть уплощенной или слегка волнистой” (Peterson, 1954, с. 171; Howe et al., 1961, с. 330).

2. От сохранности материала очень сильно зависит диагностика таких признаков, как наличие и расположение на раковине простых пор [описанных Хабаровой у *P. bajociensis* (1955, с. 197), а М.Н. Пермяковой только у *P. ljubimovae* (1974, с. 64)], ситовидных пор (не описанных ни Хабаровой, ни Пермяковой), петлевидных ребер и их выраженности. Скелеты ракушковых раков из коллекций автора были покрыты слоем микрита, который маскирует и закрывает простые поры (табл. IX, фиг. 1, 2, 5, 9, 17), сглаживает ребра, вплоть до того, что поверхность створки кажется практически гладкой (табл. IX, фиг. 11); или, напротив, формирует робустный облик ребер, одновременно нивелируя ячейки (табл. IX, фиг. 1, 4). Слой микрита зачастую изобилует сверлениями губок, которые, конечно же, отличаются по размерности и форме от простых пор, но отвлекают от них внимание и позволяют их проглядеть, если последние все-таки проступают из-под микрита. Поэтому отличия видов *P. concinna* Permjakova и *P. ljubimovae* Permjakova друг от друга [“...*P. ljubimovae* отличается от *P. concinna* точечной скульптурой и сеткой ребер, тогда как у последнего поверхность створок покрыта четкими беспорядочно расположенными ячейками” (Пермякова, 1974, с. 64)] и от *P. bajociensis* (Khabarova) [“У описанного вида (*P. concinna*) боковые поверхности раковины покрыты округлыми четкими ячейками, расположенными беспорядочно, а не концентрически, как у *P. bajociensis*. ... у описанного вида развита четкая ячеистая скульптура, без точечной...” (Пермякова, 1974, с. 62)] связаны не более, чем с разной степенью сохранности материала, который описывали эти исследователи. По той же причине автор сначала тоже различала виды *P. concinna* (Шурупова и др., 2016, рис. 5/17–20) и *P. ljubimovae* (Шурупова и др., 2016, рис. 6/1–2). Кстати, представители, определенные ею, как *P. concinna* (табл. IX, фиг. 5), отличались наилучшей сохранностью и составляли практически моновидовые комплексы мелководья.

**Палеоэкология.** Эврибионтный вид в пределах верхней сублиторали. При миграциях остракод, на новое место вселялся первым, где образовывал моновидовые сообщества. Такие комплексы можно рассматривать индексами крайнего мелководья и, возможно, нестабильной солености.

**Распространение.** Верхний байос и нижний бат Днепровско-Донецкой впадины и северо-западной окраины Донбасса, Поволжья (Саратовская и Волгоградская обл.) и центральных районов ВЕП (Пензенская обл.), Западного Казахстана.

**Материал.** Одна створка из верхнего байоса(?) и 18 отдельных створок хорошей и удовлетворительной сохранности самок и самцов из нижнего бата (остракодовая зона *G. bathonica*)

скв. Обвал; 422 створки и раковины хорошей и удовлетворительной сохранности из верхнего байоса (зона Michalskii) и 43 отдельные створки и целые раковины хорошей и удовлетворительной сохранности из нижнего бата (зона Besnosovi) скв. Сокурская.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из отложений верхнего байоса (зона Michalskii) и нижнего бата (зона Besnosovi) Сокурского сводного разреза (Саратовская обл.) описан новый вид *Camptocythere* (*Anabarocythere*) *triangula* sp. nov. Предположительно он являлся предком *C. (A.) muricata* Gerke et Lev, sp. nov. из верхнего бата—келловеев севера Сибири, ГПП и Баренцевоморского шельфа (первоописание которого впервые публикуется в настоящей статье). Вид *C. (A.) muricata* был выделен и введен в списки стратиграфически значимых остракод, но не описан (Герке, 1953). Его палеонтологическое описание в соавторстве с Герке было сделано Лев, но не опубликовано (Атлас ..., 1995). Публикация оригинального описания Лев, расширенное и дополненное автором настоящей статьи, обеспечивает валидность вида и устраняет недостатки в стратиграфической литературе, где *C. (A.) muricata* фигурировал как nom. nud.

Морфологический анализ позволил предположить (но не доказать) филогенетическое родство между этими двумя камптоцитерами, что в будущем даст основание рассматривать их индексами соответствующих филозон в шкале по эволюции подрода *Anabarocythere*. В литературе упоминается еще один “голый вид” — *C. (A.) mikra* Nikitenko (Никитенко, 2009), который, вероятно, тоже был связан родством с *C. (A.) triangula*, возможно, даже более близким, чем *C. (A.) muricata*. Но решить этот вопрос более определенно, так же как описать вид и сделать его валидным, опираясь только на фотографии плохого качества (Никитенко, 2009, табл. о-5, фиг. 2–5), пока нельзя.

Из тех же отложений Сокурского разреза и нижнего бата скважины Обвал (Пензенская обл.) был переизучен таксон *Procytheridea? bajociensis* (Khabarova, 1955). Ревизия этого вида позволила свести к нему в синонимику *P. concinna* Perm., 1974 и *P. ljubimovae* Perm., 1974 из одновозрастных отложений Украины, выделить неотип и сделать расширенное и дополненное переописание на современном уровне. Широкое стратиграфическое и латеральное распространение *P.? bajociensis*, обилие его представителей во всех разрезах, изученных Хабаровой, позволили ей предложить этот вид в качестве руководящей формы для верхнего байоса — нижнего бата Поволжья (Хабарова, 1955, 1961). Действительно, высокая экологическая пластичность определяет вездесущность и высокую численность этого таксона в обозначенном

стратиграфическом интервале на всей РП (Хабарова, 1955, 1961; Пермькова, 1974; Пяткова, Пермькова, 1978; Тесакова, 2014, 2015; Шурупова и др., 2016; Shurupova, Tesakova, 2017), но современные требования к стратиграфическим шкалам заставляют повышать их детальность и выделять стратоны с более узкими интервалами. Таким образом, *P. bajociensis* утратил лидирующую роль индекса в стратиграфии, которая перешла к другим остракодам (в частности, к камптоцитерам), но его статус убиквиста открывает другие возможности. Именно его представители первыми занимают новые морские пространства, поэтому моновидовые комплексы *P. bajociensis* (или с его значительным преобладанием) маркируют не только позднебайосское время, но также крайне мелководную прибрежную обстановку, возможно, с нестабильной соленостью. То есть, слои, выделенные в разрезе по первому появлению этого таксона, имеют палеоэкологическую природу, а вид приобретает статус индекса совершенно определенной обстановки.

\* \* \*

Автор весьма признательна Н.А. Колпенской (Геологоразведка), Я.А. Шуруповой (МГУ), Л.А. Глинских (ИНГГ), А.С. Алексею (МГУ), А.В. Черешинскому (ВГУ), Р.А. Воиновой (МГУ), В.Б. Сельцеру (СНИГУ) и А.В. Иванову (ИГ РАН) за разнообразную помощь в сборе и обработке материала, легшего в основу этой статьи (Тесакова, 2022а, б). Отдельная благодарность моим рецензентам Л.М. Мельниковой (ПИН РАН) и Ю.Н. Савельевой (ВНИГНИ) за замечания к тексту статьи и Н.В. Куприяновой (ВНИИОкеангеология) за обсуждение истории изучения и хранения коллекций, в т.ч., голотипов, А.А. Герке и О.М. Лев.

Работа выполнена в рамках тем госзадания №№ 0135-2019-0062 (ГИН РАН) и АААА-А16-116033010096-8 (МГУ).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас руководящих ископаемых мезозоя баренцевского шельфа и его островного обрамления. Кн. 3. Юрская и меловая системы / Ред. Шульгина Н.И. СПб.: ВНИИОкеангеология, 1995. 175 с. (неопубл.)
- Басов В.А., Никитенко Б.Л., Куприянова Н.В. Стратиграфия и микрофауна (фораминиферы и остракоды) нижней и средней юры баренцевоморского шельфа // Геол. и геофизика. 2009. Т. 50. № 5. С. 525–549.
- Герке А.А. О составе и распределении микрофауны в мезозойских отложениях Енисейско-Ленского края // К биостратиграфии верхнепалеозойских и мезозойских отложений Енисейско-Ленского края. Л.: Водотрансиздат, 1953. С. 3–108 (Тр. Ин-та геол. Арктики. Т. 53).
- Девятков В.П., Казаков А.М., Касаткина Г.В. и др. Проблемы стратиграфии нижней и средней юры Западной Сибири // Геол. и геофизика. 1994. Вып. 12. Т. 35. С. 3–17.
- Лев О.М. Нижнеюрские остракоды Нордвикского и Лено-Оленекского районов // Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии. Л., 1958. С. 23–49 (Тр. НИИГА. Вып. 12).
- Лев О.М. Микрофауна ниже- и среднеюрских отложений Лено-Оленекского района // Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии. Л., 1961. С. 35–71 (Тр. НИИГА. Вып. 26).
- Лев О.М. Комплексы остракод из юрских отложений Анабарского района // Палеонтология и биостратиграфия. Л., 1966. С. 25–41 (Учен. зап. НИИГА. Вып. 15).
- Лев О.М., Кравец В.С. Юрские остракоды Тимано-Печорского региона и их стратиграфическое значение // Стратиграфия триасовых и юрских отложений нефтегазоносных бассейнов СССР. Л.: ВНИГРИ, 1982. С. 65–78.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2000. 221 с.
- Никитенко Б.Л. Ранне- и среднеюрские остракоды севера Сибири: основные закономерности эволюции и зональная шкала // Стратигр. Геол. корреляция. 1994. Т. 2. № 4. С. 38–55.
- Никитенко Б.Л. Стратиграфия, палеобиогеография и биофауны юры Сибири по микрофауне (фораминиферы и остракоды). Новосибирск: Параллель, 2009. 680 с.
- Пермякова М.Н. Новые виды остракод из байосских отложений Днепровско-Донецкой впадины // Палеонтол. сб. 1969. Вып. 1. № 6. С. 34–48.
- Пермякова М.Н. О некоторых широко распространенных остракодах рода *Procytheridea* из среднеюрских отложений Днепровско-Донецкой впадины // Палеонтол. сб. 1974. Вып. 2. № 11. С. 61–66.
- Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 3. Остракоды кайнозоя / Ред. Соколов Б.С. Л.: Недра, 1989. 233 с.
- Практическое руководство по микрофауне. Т. 7. Остракоды мезозоя / Ред. Соколов Б.С. СПб.: ВСЕГЕИ, 1999. 244 с.
- Пяткова Д.М., Пермякова М.Н. Фораминиферы и остракоды юры Украины. Киев: Наук. думка, 1978. 288 с.
- Ретин Ю.С., Федорова А.А., Быстрова В.В. и др. Мезозой Баренцевоморского седиментационного бассейна // Стратиграфия и ее роль в развитии нефтегазового комплекса России. СПб.: ВНИГРИ, 2007. С. 112–161.
- Рунева Н.П. Новые данные о микрофауне из мезозойских отложений Якутии // Геологический сборник. 6. Л.: Гостоптехиздат, 1961. С. 64–78 (Тр. ВНИГРИ. Вып. 186).
- Сакс В.Н., Ронкина З.З., Шульгина Н.И. и др. Стратиграфия юрской и меловой систем севера СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 227 с.
- Стратиграфия юрской системы севера СССР. М.: Наука, 1976. 436 с.

Тесакова Е.М. Юрские остракоды Русской плиты: стратиграфическое значение, палеоэкология и палеогеография. Автореф. дис. ... докт. геол.-мин. наук. М.: МГУ, 2014. 48 с.

Тесакова Е.М. Корреляция средне-верхнеюрских остракодовых шкал Западной и Восточной Европы // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. VI Всеросс. совещ. 15–20 сентября 2015 г., Махачкала. Научн. матер. / Ред. Захаров В.А. Махачкала: АЛЕФ, 2015. С. 268–272.

Тесакова Е.М. Позднебайосские и раннебатские остракоды Русской плиты. Часть I. Роды *Plumhoffia* Brand и *Aaleniella Plumhoff* // Палеонтол. журн. 2022а. № 2. С. 57–68.

<https://doi.org/10.31857/S0031031X2202012X>

Тесакова Е.М. Позднебайосские и раннебатские остракоды Русской плиты. Часть II. Роды *Procytherura* Whatley, *Pseudohutsonia* Wienholz, *Acrocythere* Neale, *Nanacythere* Herrig и *Trachocythere* Triebel et Klingler // Палеонтол. журн. 2022б. № 3. С. 19–30.

<https://doi.org/10.31857/S0031031X22030151>

Тесакова Е.М., Глинских Л.А., Федяевский А.Г. и др. Микрофоссилии из нижнекелловейской аммонитовой зоны *Subpatruus* Нижегородской области // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Науч. матер. VIII Всеросс. совещ. Онлайн-конф., 7–10 сентября 2020 г. / Ред. Захаров В.А. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2020. С. 222–230.

Тесакова Е.М., Сельцер В.Б. Остракоды и аммониты нижнего келловейского разреза Бартоломеевка (Саратовская обл.) // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2013. Т. 88. Вып. 2. С. 50–68.

Унифицированная региональная стратиграфическая схема юрских отложений Восточно-Европейской платформы. Объяснительная записка / Ред. В.В. Митта. М.: ПИН РАН – ФГУП “ВНИГНИ”, 2012. 64 с.

Хабарова Т.Н. Остракоды из отложений средней юры Саратовской области и северных районов Сталинградской области // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. 1955. Вып. 84. С. 192–197.

Хабарова Т.Н. О микрофауне юрских отложений Саратовской области // Тр. ВНИГРИ. 1961. Вып. 29. Т. 3. С. 177–184.

Шарапова Е.Г. Остракоды батского яруса полуострова Нордвик (Юрjung-Тумус) // Тр. НГРИ. Нов. сер. 1940. Вып. 10. С. 120–130.

Шурупова Я.А., Тесакова Е.М., Колпенская Н.Н. и др. Саратовское Поволжье в позднем байосе (средняя юра): палеогеография, реконструированная по остракодам // Жизнь Земли. 2016. Т. 38. № 1. С. 22–37.

Howe H.V., van den Bold W.A., Reymont R.A. Family Progonocytheridae Sylvester-Bradley, 1948 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Arthropoda 3. Crustacea, Ostracoda. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1961. P. 322–331.

Peterson J.A. Jurassic ostracoda from the “Lower Sundance” and Rierdon Formations, western interior United States // J. Paleontol. 1954. V. 28. № 2. P. 153–176.

Shurupova Y.A., Tesakova E.M. Detailed biostratigraphic scales as based on the palaeobiogenetical approach (an example of the Upper Bajocian–Lower Bathonian ostracod scale of the Russian Platform) // *Volumina Jurassica*. 2017. V. 15. P. 1–17.

### Объяснение к таблице VIII

Принятые сокращения к табл. VIII и IX: цр – целая раковина, пс – правая створка, лс – левая створка, juv. – ювенильная особь.

Фиг. 1. *Camptocythere* (*Anabarocythere*) *muricata* Gerke et Lev, sp. nov., голотип НИИГА № 1267-170, цр самки; Средняя Сибирь, Хатангская впадина, Нордвик, скв. К-441, гл. 33–36 м; средний–верхний бат (лона *Arcticoceras kochi*): 1а – с левой стороны, 1б – с брюшной стороны (рисунки А.А. Герке).

Фиг. 2–13. *Camptocythere* (*Anabarocythere*) *triangula* sp. nov.: 2 – экз. Sokur-Ya-184, лс juv. I-II; гл. 24.0 м; 3 – голотип Sokur-Ya-172; гл. 19.5 м; 3а – пс самки, 3б – фрагмент поверхности створки с ситовидными порами и простыми порами на дне ячеек; 4 – экз. Sokur-Ya-189; гл. 30.6 м; 4а – пс самки, 4б – фрагмент поверхности створки с ситовидными порами и простыми порами на дне ячеек; 5 – экз. Sokur-Ya-161, цр juv. III-IV справа; гл. 15.6 м; 6 – экз. Sokur-Ya-165, пс juv. III-IV; гл. 22.2 м; 7 – экз. Sokur-Ya-004, цр juv. III-IV слева; гл. 31.0 м; 8 – экз. Sokur-Ya-126, пс juv. I-II изнутри; гл. 25.5 м; 9 – экз. Sokur-63, пс juv. III-IV; гл. 33.6 м; 10 – экз. Sokur-Ya-271, пс juv. VII-VIII; гл. 28.5 м; 11 – экз. Sokur-Ya-263; гл. 33.0 м; 11а – лс juv. V-VI, 11б – фрагмент поверхности створки с ситовидными порами, заросшими микритом; 12 – экз. Sok-LG-26, пс самки; гл. 15.8 м; 13 – экз. Sokur-Ya-084, лс juv. I-II; гл. 17.8 м.

Все экземпляры на фиг. 2–13 происходят из Сокурской скв. из верхнего байоса, зона *Michalskii*. Размеры остракод см. в описании видов.

### Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–17. *Procytheridea?* *bajociensis* (Khabarova, 1955): 1 – экз. Sokur-36, цр самки справа; гл. 39.3 м; 2 – экз. Sokur-Ya-033, цр самки слева; гл. 5.5 м; 3 – экз. Sokur-7, лс самки; гл. 55.1 м; 4 – экз. Sokur-Ya-148, пс самки; гл. 31.5 м; 5 – экз. Sokur-2, лс самки; гл. 56.3 м; 6 – экз. Sokur-3; гл. 56.3 м; 6а – пс самки, 6б – фрагмент поверхности створки с ситовидными порами и ячейками, дно которых покрыто простыми порами; 7 – экз. Sokur-40, пс самки изнутри; гл. 38.8 м; 8 – неотип Sokur-41, лс самки; гл. 38.8 м; 9 – экз. Sokur-157, цр самки справа; гл. 4.4 м; 10 – экз. Sokur-Ya-079, пс самца изнутри; гл. 10–12; 11 – экз. Pnz-12-52, лс самки; 12 – экз. Sokur-Ya-096, пс самца; гл. 13.3 м; 13 – экз. Sokur-Ya-025, цр самца со спинной стороны; гл. 20.5 м; 14 – экз. Sokur-Ya-026, цр самки со спинной стороны; гл. 20.5 м; 15 – экз. Sokur-38, цр самки со спинной стороны; гл. 39.3 м; 16 – экз. Sokur-1, цр самки со спинной стороны; гл. 56.3 м; 17 – экз. Sokur-124, лс самца; гл. 18.2 м.

Все экземпляры, кроме фиг. 11, происходят из Саратовской обл., скв. Сокурская: фиг. 1, 3–8, 10, 12–17 из верхнего байоса, зона *Michalskii*, фиг. 2, 9 из нижнего бата, зона *Vesnosovi*. Экз. на фиг. 11 – Пензенская обл., скв. Обвал, гл. 354.5–355.0 м; нижний бат. Размеры остракод см. в описании видов.

**Late Bajocian and Early Bathonian Ostracods of the Russian Plate.  
Part III. Genera *Camptocythere* Triebel and *Procytheridea* Peterson**

**E. M. Tesakova<sup>1, 2</sup>**

<sup>1</sup>*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

<sup>2</sup>*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

A new species *Camptocythere* (*Anabarocythere*) *triangula* Tesakova, sp. nov. is described from the upper Bajocian (*Michalskii* Ammonite Zone) and the lower Bathonian (*Besosovi* Ammonite Zone) of the Russian Plate (Sokur Borehole, Saratov Region). This species is presumed to be the ancestor of *C. (A.) muricata* Gerke et Lev, sp. nov. from the upper Bathonian—Callovian of northern Siberia, Timan-Pechora Province and the Barents Sea shelf, the first description of which is also published in this paper. The publication of the original description by O.M. Lev, expanded and supplemented by the author of this study, confers availability and validity of this species from the date of the present publication, and eliminated shortcomings in the stratigraphic literature, where until now *C. (A.) muricata* was a nomen nudum. The possible phylogenetic relationship between these species allows them to be considered indices of the corresponding phylozones in the scale of evolution of the subgenus *C. (Anabarocythere)*. The species *Procytheridea?* *bajociensis* (Khabarova, 1955) is re-studied from the same deposits of the Sokur Borehole and the lower Bathonian of the Obval Borehole (Penza Region). *P. concinna* Perm., 1974 and *P. ljubimovae* Perm., 1974 from the synchronous deposits in Ukraine were synonymized with this species after its revision. A neotype is designated for *P.?* *bajociensis* and an expanded and supplemented redescription is provided. The monospecific assemblages (or with the dominance of this taxon) with *P.?* *bajociensis*, which mark not only the late Bajocian—early Bathonian of the Russian Plate but also an extremely shallow coastal setting, possibly with unstable salinity.

*Keywords:* ostracods, new species, Middle Jurassic, Bajocian, Bathonian, Central Russia, Volga region



УДК 565.79:551.782:57.073:574.9:59.087

## МУРАВЬИ (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ АМГУ И ВЕЛИКАЯ КЕМА (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК, РОССИЯ)

© 2022 г. К. С. Перфильева\*

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия**\*e-mail: ksenperf@mail.ru*

Поступила в редакцию 15.09.2021 г.

После доработки 10.01.2022 г.

Принята к публикации 28.02.2022 г.

В коллекции Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН имеются отпечатки изолированных крыльев муравьев из кайнозойских местонахождений с территории России, собранные в разное время. Отпечатки из местонахождений Амгу (один отпечаток переднего крыла) и Великая Кема (16 крыльев) [Дальний Восток, нижний олигоцен—начало среднего миоцена (?)] описаны впервые и принадлежат представителям Dolichoderinae (*Emplastus amguensis* sp. nov., *E. obliquus* sp. nov., *E. similis* sp. nov., *Technomyrmex kemaensis* sp. nov.; 6 экз.), Formicinae (*Camponotus parvus* sp. nov., *Lasius vulgaris* sp. nov.; 4 экз.), Myrmicinae (*Paraphaenogaster ussuriensis* sp. nov.; 3 экз.), а также Formicidae incertae sedis (4 экз.). Отмечается одновременное присутствие элементов мирмекокомплексов умеренного климата и тропических теплолюбивых видов, а также значительная доля дендрофильных видов.

*Ключевые слова:* олигоцен, миоцен, ископаемые муравьи, Formicidae, крылья муравьев, Приморье

DOI: 10.31857/S0031031X22040080

### ВВЕДЕНИЕ

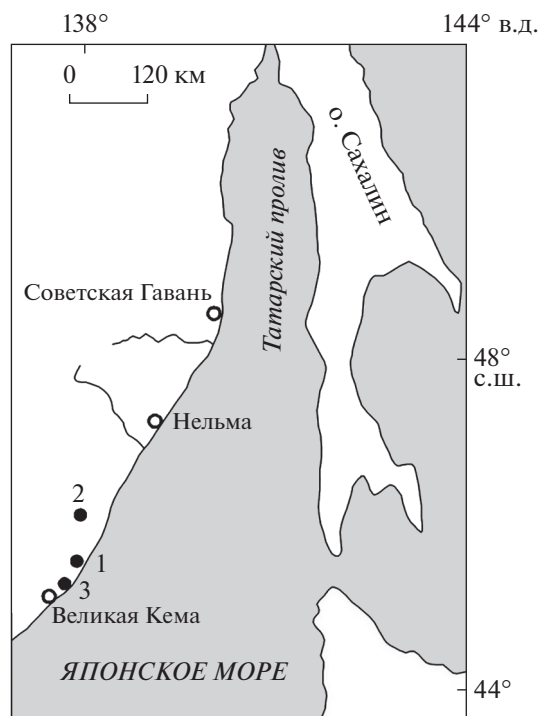
В коллекции лаборатории артропод Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), собранной в разное время из разных географических точек, имеются отпечатки изолированных крыльев Formicidae. Поскольку для рецентных муравьев крыловые признаки практически не применяются в качестве таксономических, а их изменчивость довольно слабо изучена, то описание отпечатков отдельных крыльев и определение их таксономической принадлежности является довольно сложной задачей. Наши оригинальные исследования и обобщение информации других авторов позволяют утверждать, что крылья муравьев имеют не меньшую таксономическую ценность, чем для других хорошо летающих групп перепончатокрылых (Brown, Nutting, 1949; Перфильева, 2000, 2010, 2011, 2021). Поэтому нам представляется актуальным и адекватным описание имеющихся отпечатков изолированных крыльев муравьев для предварительной оценки таксономического состава мирмекофаун местонахождений, где таковые встречаются.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В настоящем исследовании описываются один отпечаток переднего крыла из местонахождения

Амгу (Приморский край, Татарский пролив, р. Амгу, Восточный Сихотэ-Алинь) и отпечатки передних и задних крыльев 16 экземпляров из местонахождения Великая Кема (Приморский край, Тернейский р-н, пос. Великая Кема, р. Кема, Восточный Сихотэ-Алинь), имеющиеся в коллекции лаборатории артропод ПИН. Оценка возраста местонахождений по описанию флористических комплексов неодинакова у разных авторов. Кизинская свита (Великая Кема) в региональной стратиграфической схеме соответствует геохронологическому интервалу поздний олигоцен — средний миоцен, но некоторые исследователи считают эту свиту невалидным стратонем (Павлюткин и др., 2014). Флористический комплекс соответствует так называемой “энгельгардиевой” флоре, которую долгое время относили к среднему миоцену. Однако наиболее поздние исследования флористических комплексов «удревнили» датировки местонахождений Амгу и Великая Кема до раннего олигоцена. Мы приводим обе точки зрения, а в описаниях указываем новейшие датировки.

Согласно флористическому анализу Д.А. Лопатиной (2004), возраст местонахождения Амгу оценивается как конец позднего олигоцена—начало раннего миоцена, местонахождение Великая Кема — вторая половина раннего—начало



**Рис. 1.** Расположение изученных местонахождений: 1 – Амгу, 2 – Большая Светловодная, 3 – Великая Кема (по: Лопатина, 2004).

среднего миоцена (рис. 1). Ранее из этого региона было описано богатое отпечатками муравьев местонахождение Большая Светловодная позднеэоценового возраста (рис. 1) (Dlussky et al., 2015). По данным Лопатиной, климат и флористическая обстановка в этом регионе заметно менялись во временном промежутке эоцен–средний миоцен. Флора Большой Светловодной соответствует смешанным мезофитным лесам с доминированием листопадных широколиственных родов с высокими значениями термофильности и коэффициента влажности флоры (субтропические и тропические растительные компоненты преобладают), что указывает на довольно высокие среднегодовые температуры:  $+10...+13^{\circ}\text{C}$ . Похолодание и иссушение климата на рубеже эоцена–олигоцена в этой области довольно ярко выражено и отражается в замещении формальных родов цветковых на современные. Более поздняя флора Амгу (поздний олигоцен–ранний миоцен) отличается доминированием хвойных, значительную роль играли также таксодиевые, с примесью ильмовых, березовых. По данным эколого-флористического анализа Лопатиной, климат был менее жарким (среднегодовые температуры  $+3...+10^{\circ}\text{C}$ ), чем в Светловодной: похолодание на рубеже олигоцена–миоцена еще более ярко выражено, чем на границе эоцена–олигоцена. Снижение роли гигро- и гидрофитов и увеличение доли мезофи-

тов говорит о заметном понижении влажности. Местонахождение Великая Кема относится ко времени проявления миоценового температурного оптимума (конец раннего–начало среднего миоцена). Для него характерны хвойно-широколиственные леса с заметной ролью бука, таксодиевых и разнообразных вечнозеленых. Значительна доля субтропических и тропических элементов растительности (хурма, магнолия, конский каштан). Прослеживается сходство растительности миоценового термального оптимума (Великая Кема) с лесами этого региона в период позднего эоцена–раннего олигоцена (Большая Светловодная), что соответствует климатическим условиям со среднегодовыми температурами  $+10...+13^{\circ}\text{C}$  (Лопатина, 2004).

В относительно недавних работах палеоботаников местонахождения Амгу и Великая Кема (Ключ Тихий) признаются раннеолигоценовыми (рюпель), при этом флористический состав этих местонахождений несколько различен (Павлюткин и др., 2014; Bondarenko et al., 2019). Несмотря на существенную разницу в датировках местонахождений у Лопатиной и приведенных авторов, оценки флористической обстановки сопоставимы у всех авторов. Флористический анализ макрофоссилий О.В. Бондаренко с соавт. (Bondarenko et al., 2019) предполагает наличие широколиственного листопадного леса с высокой долей хвойных (до 25%) и участием вечнозеленых субтропических компонентов. Флора Амгу имеет большее участие вечнозеленых субтропических растений (18% против 8.3% в Ключе Тихом), и авторы относят ее к переходному экотону: от широколиственного теплоумеренного к субтропическому смешанному лесу. Широколиственный листопадный лес Великой Кемы отнесен авторами к теплоумеренному типу растительности.

Таким образом, все авторы отмечают наличие в период образования отложений в местонахождениях Амгу и Великая Кема мезофитного широколиственного листопадного леса с высокой долей хвойных и существенным участием субтропических вечнозеленых компонентов. Представляется, что флора носила характер современных горных субтропических лесов без участия равнинных элементов (отсутствие трав). Климат в это время характеризовался довольно высокими температурами летнего периода со значительным понижением зимних, т.е., наблюдается увеличение сезонности по отношению к эоценовому периоду.

Номенклатура жилкования переднего крыла муравьев согласно А.П. Расницыну (1980) представлена на рис. 2, а. Сокращения названий используемых в тексте измерений и расшифровка индексов: FWL – длина переднего крыла (forewing length); FWpt – расстояние между основаниями крыла и птеростигмы;  $Icu = [1Cu + (2M +$

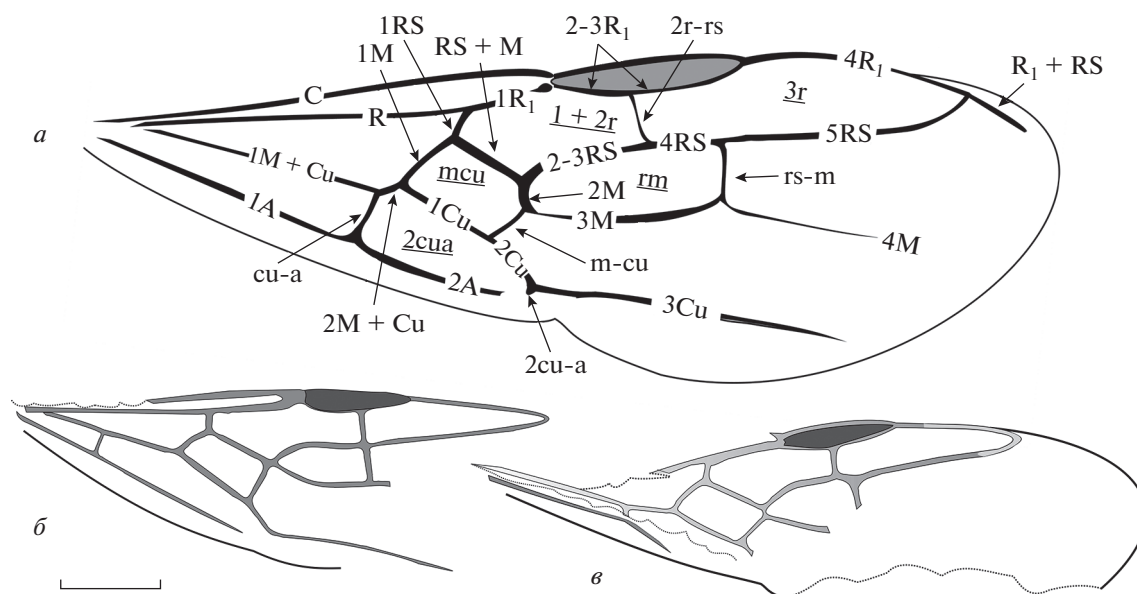


Рис. 2. а – Номенклатура жилкования переднего крыла муравьев (по: Расницын, 1980); б – *Emplastus amguensis* sp. nov., голотип ПИН, № 3135/1, переднее крыло (зеркальное отражение); Амгу; в – *E. obliquus* sp. nov., голотип ПИН, № 3136/9, переднее крыло (зеркальное отражение); Великая Кема. Масштабная линейка – 1 мм.

+ Cu)]/1Cu – отражает положение поперечной жилки cu-a относительно медиокубитальной (mCu) ячейки;  $I_{Cu} = [(1M + Cu) + (2M + Cu)] / (1M + Cu)$  – отражает положение поперечной жилки cu-a относительно основания крыла;  $I(mCu) = (\text{высота ячейки } mCu) / (\text{длина средней линии ячейки } mCu)$  – отражает относительную высоту медиокубитальной ячейки [ $I(mCu) = 1$  указывает на близость формы ячейки к квадрату;  $>1$  соответствует высокой и короткой ячейке,  $<1$  – низкой и длинной]. Индекс  $I(mCu)$  адекватно применять только для ячеек, в которых RS+M приблизительно параллельна 1Cu – трапециевидных, прямоугольных, квадратных, типа параллелограмма. Индекс радиальных ячеек ( $I_r$ ) – соотношение длин ячеек 1+2r и 3r.

## ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

СЕМЕЙСТВО FORMICIDAE LATREILLE, 1809

ПОДСЕМЕЙСТВО DOLICHODERINAE FOREL, 1878

Род (формальный) *Emplastus* Donisthorpe, 1920

Типовой вид – *Dolichoderus britannicus* Cockerell, 1915 (младший синоним: *Emplastus emeryi* Donisthorpe, 1920).

Диагноз (для крыльев). Отпечатки ископаемых муравьев с признаками принадлежности к подсемейству Dolichoderinae, сохранность которых не достаточна для описания нового или отношения к известному ортотаксону, но имеющие определенный набор признаков. Передние крылья с тремя замкнутыми дистальными ячейками: 3r, rm и mCu. Вершина ячейки 3r лежит на краю

крыла, отрезки 1RS и 2r-rs отходят от радиальной жилки под прямым углом или с небольшим уклоном. Медиокубитальная ячейка среднего размера, ее дистальный край не достигает уровня основания птеростигмы.  $I_{Cu} > 1.45$ ,  $I_{Cu} > 1.2$ .

Видовой состав. На настоящий момент было описано 12 ископаемых видов (каталог Ant-Web, август 2021). Из верхнего эоцена Дальнего Востока: *E. macrops* Dlussky, Rasnitsyn et Perfilieva, 2015, *E. elongatus* Dlussky, Rasnitsyn et Perfilieva, 2015, *E. biamoensis* (Perfilieva et Rasnitsyn, 2015); Великобритании: *E. britannicus* (Cockerell, 1915), *E. hypolithus* (Cockerell, 1915), *E. gurnetensis* (Donisthorpe, 1920), *E. kozlovi* Dlussky et Perfilieva, 2014; из миоценовых отложений Хорватии – *E. miocenicus* (Dlussky et Putyatina, 2014), *E. antiquus* (Mayr, 1867), *E. dubius* (Dlussky et Putyatina, 2014), *E. haueri* (Mayr, 1867), *E. ocellus* (Heer, 1849).

Замечания. Сходный тип жилкования имеют Aneuretinae, однако в крыльях их рецентных представителей ячейка 3r относительно большей длины по отношению к другим ячейкам и длине всего крыла, чем у долиходерин. Принадлежность крыла с подобным жилкованием к Aneuretinae на данный момент рационально трактовать только в сочетании с иными признаками тела, по причине того, что изменчивость жилкования целого подсемейства по одному (современному) виду оценить невозможно. Тип жилкования, представленный в этом формальном роде, может встречаться у представителей *Liometopum*, *Dolichoderus*, *Azteca*, *Technomyrmex*, *Taripoma*, но жилкование крыльев представителей данных ро-

дов отличается разнообразной формой медиокубитальной ячейки, соотношением длин ячеек 1 + 2r и 3r и/или наличием участка 4RS в ячейке gm (когда rs-m расположена значительно дистальнее 2r-rs).

Жилкование крыльев *Dolichoderus* довольно изменчиво: имеются крылья от наиболее полного типа с пятиугольной радиомедиальной ячейкой и выраженными участками 2M и 4RS до треугольной ячейки gm со стебельком — участком 2RS + M; существенно варьируют форма и относительные размеры ячейки m-cu. Необходимы дополнительные исследования для выявления общих особенностей жилкования, характерных для представителей этого рода.

Сходен с *Emplastus* тип жилкования у некоторых *Murmicinae*. Однако современные мирмицины с подобным типом жилкования (*Pheidole*, *Messor*, *Murmica*, *Pogonomurmes*, *Aphaenogaster*), помимо обычно (но не всегда) незамкнутой ячейки 3r, имеют отличительные особенности, позволяющие отнести отпечатки их крыльев к ортотаксонам. Поэтому описание ископаемых мирмицин по отпечаткам тел муравьев с крыльями будет способствовать корректному отнесению отпечатков крыльев этого формального рода к *Murmicinae*.

*Emplastus amguensis* Perfilieva, sp. nov.

Табл. X, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида от местонахождения отпечатка у р. Амгу.

Голотип — ПИН, № 3135/1, отпечаток переднего крыла; Приморский край, Татарский пролив, Тернейский р-н, пр. берег р. Кудья, притока р. Амгу; нижний олигоцен, гранатненская толща.

Описание (рис. 2, б). Птеростигма удлинённая. Радиомедиальная ячейка треугольная без выраженного участка 2M и без стебелька, либо стебелек экстремально короткий, практически не выражен; соотношение длины ячейки к ширине составляет около 2.5. Отрезки 2r-rs и rs-m находятся на одной прямой. Медиокубитальная ячейка средних размеров трапециевидная, m-cu и 1M почти одинаковой длины (m-cu > 1M в 1.1 раза), 1Cu в 1.3 раза длиннее RS+M. Ячейка m-cu удлинённая, ее дистальный конец не достигает уровня птеростигмы. Вторая кубитоанальная ячейка не сформирована. Соотношение длин радиальных ячеек  $I_r = 0.8$ ,  $I_{cu} \sim 1.5$ ,  $I_{cu_a} \sim 1.3$ ,  $I(mcu) \sim 0.5$ .

Размеры в мм. FWL ~ 7.0. FWPt = 3.5, длина ячейки 3r = 2, длина ячейки gm = 1.1.

Сравнение. Треугольная без стебелька радиомедиальная ячейка имеется у трех видов этого рода: *E. kozlovi* (FWL 7.8–8.8 мм у самцов), *E. haueri* (FWL 5.4 мм), *E. miocenicus* (FWL 10.1). Последний, помимо значительно больших разме-

ров, отличается от нового вида прямоугольной формой медиокубитальной ячейки. У *E. haueri* относительно короткая ячейка 3r и меньший размер крыла. Наибольшее сходство имеется с *E. kozlovi* из эоценовых мергелей Бембриджа, но относительно более длинная медиокубитальная ячейка у *E. amguensis* sp. nov. [ $I(mcu)$  0.7 и 0.5 соответственно] имеет иное соотношение длин 1M и m-cu. Размеры крыльев у трех видов этого рода из Большой Светловодной несколько меньше, чем у нового вида (Dlussky et al., 2015).

З а м е ч а н и я. Жилкование крыла свидетельствует о принадлежности к *Dolichoderinae*. Хотя по отдельности признаки жилкования *E. amguensis* sp. nov. и *E. kozlovi* встречаются у современных представителей нескольких родов долиходерин, определенное сочетание признаков жилкования у этих отпечатков уникально [треугольная gm, отсутствие 4RS, трапециевидная m-cu, соотношение 1M и m-cu,  $I(mcu)$ ]. Наиболее сходное жилкование имеют некоторые современные *Taripoma* (напр., Specimen CASENT0109245, онлайн каталог AntWeb.org), но при этом иная форма медиокубитальной ячейки и меньшее значение индекса радиальных ячеек —  $I_r = 0.5$ . Также можно отметить большое сходство с крылом *Aneuretinae*, однако, как отмечено выше, в отсутствие отпечатка тела, мы не рассматриваем этот вариант.

М а т е р и а л. Голотип.

*Emplastus obliquus* Perfilieva, sp. nov.

Табл. X, фиг. 2

Название вида *obliquus* *lat.* — косой, по характерной форме медиокубитальной ячейки.

Голотип — ПИН, № 3136/9, отпечаток переднего крыла; Приморский край, Тернейский р-н, пос. Великая Кема; нижний олигоцен, кизинская свита.

Описание (рис. 2, в). Птеростигма удлинённая. Радиомедиальная ячейка четырехугольная без стебелька, имеется очень короткий участок 2M, ее длина примерно в 1.9 раз больше ширины. Отрезок rs-m расположен дистальнее 2r-rs, так что длины 4RS и 2r-rs одинаковы. Медиокубитальная ячейка средних размеров типа параллелограмма, так что противоположные стороны параллельны и почти равны по длине: 1M > m-cu в 1.1 раза; 1Cu и (RS+M)+2M одинаковой длины. Ячейка m-cu удлинённая, ее дистальный конец не достигает уровня птеростигмы. Вторая кубитоанальная ячейка не сформирована.  $I_r = 0.7$ ,  $I_{cu} \sim 1.6$ ,  $I_{cu_a} \sim 1.3$ ,  $I(mcu) \sim 0.6$ .

Размеры в мм. FWL 6.7–7.0. FWPt ~ 3.3, длина ячейки 3r = 1.9, длина ячейки gm = 0.96.

Сравнение. Размеры крыльев у трех видов этого рода из Большой Светловодной несколько меньше, чем у нового вида, а также этот отпеча-

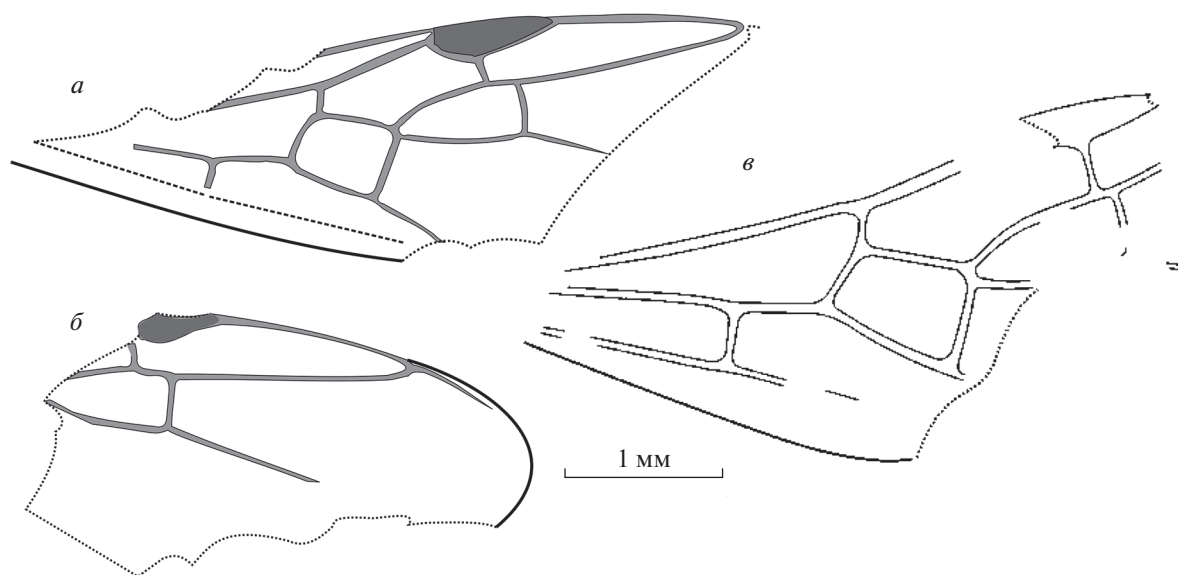


Рис. 3. Виды *Emplastus*: *a, б* – *E. similis* sp. nov., передние крылья; Великая Кема: *a* – голотип ПИН, № 3136/10, *б* – экз. ПИН, № 3136/11 (зеркальное отражение); *в* – *E. hypolithus* (Cockerell, 1915), голотип USNM 61411; Бембридж. Масштабная линейка – 1 мм.

ток значительно отличается от всех известных *Emplastus* по форме медиокубитальной ячейки.

**З а м е ч а н и я.** Особенностью нового вида является форма медиокубитальной ячейки, что отражено в ее названии. Наибольшее сходство, в том числе по форме ячейки *mcu*, наблюдается с жилкованием крыла *Britaneuretus anglicus* (Cockerell, 1915) (Antropov et al., 2014). Похожее жилкование имеют некоторые *Pachycondyla*, но важные отличия, а именно: проксимальное положение *m-cu* (дистального края ячейки *mcu*) относительно птеростигмы и *cu-a*, расположенная на удалении от ячейки *mcu*, обуславливают принадлежность крыла к *Dolichoderinae* (либо к вымершим родам *Aneuretinae*, подобно *Britaneuretus*).

**М а т е р и а л.** Голотип.

***Emplastus similis* Perfilieva, sp. nov.**

Табл. X, фиг. 3

**Н а з в а н и е** вида *similis* *лат.* – подобный, похожий.

**Г о л о т и п** – ПИН, № 3136/10, отпечаток переднего крыла; Приморский край, Тернейский р-н, пос. Великая Кема; нижний олигоцен, кизинская свита.

**О п и с а н и е** (рис. 3, *a, б*). Птеростигма округлая. Ячейка *3r* замкнута, ее вершина расположена близко к краю крыла, имеется выраженный участок  $R_1 + RS$ . Радиомедиальная ячейка (*rm*) без стебелька, имеется небольшая зона контакта с ячейкой *mcu* (отрезок *2M* очень короткий), ее длина в 2.5 раза больше ширины. Поперечная *2r-rs* слегка наклонена нижним концом к верши-

не крыла. Ячейка *mcu* почти прямоугольная, средних размеров, *1M* равна *m-cu* и в 2 раза длиннее *1RS*. Отрезок *rs-m* расположен значительно дистальнее *2r-rs*, но проксимальнее уровня вершины птеростигмы, так что *4RS* хорошо выражен. Поперечная *cu-a* расположена на удалении от ячейки *mcu*. Вторая кубитоанальная ячейка не сформирована.  $I_r = 0.63$ ,  $I_{cu} = 1.3$ ,  $I_{cu-a} \sim 1.4$ ,  $I(mcu) \sim 0.8$ .

**Р а з м е р ы** в мм. Голотип:  $FWL \sim 4.8$ ,  $FWPt = 2.8$ , длина ячейки *3r* = 1.7, длина ячейки *rm* = 0.8.

**С р а в н е н и е.** Крыло по размерам и деталям жилкования очень сходно с крылом голотипа *Emplastus hypolithus* USNM 61411, описанного из эоценового местонахождения Бембридж, Великобритания (рис. 3, *в*). Небольшие отличия наблюдаются по размерам крыла, в относительной длине участков *2M + Cu* и *4RS*. Учитывая некоторые отличия в жилковании и в силу временного интервала, разделяющего находки, возможно описание нового вида.

**З а м е ч а н и я.** Особенность описанного жилкования – в сочетании признаков, имеющих в крыльях разных современных родов долиходерин, но не встречающихся совместно: относительно небольшой размер крыла, длина *m-cu* несколько больше *1M*, имеется выраженный отрезок *4RS*, поэтому отнесение крыла к ортотаксону пока не может быть нами обосновано.

**М а т е р и а л.** Голотип (переднее крыло) и отпечаток вершинной части крыла ПИН, № 3136/11.



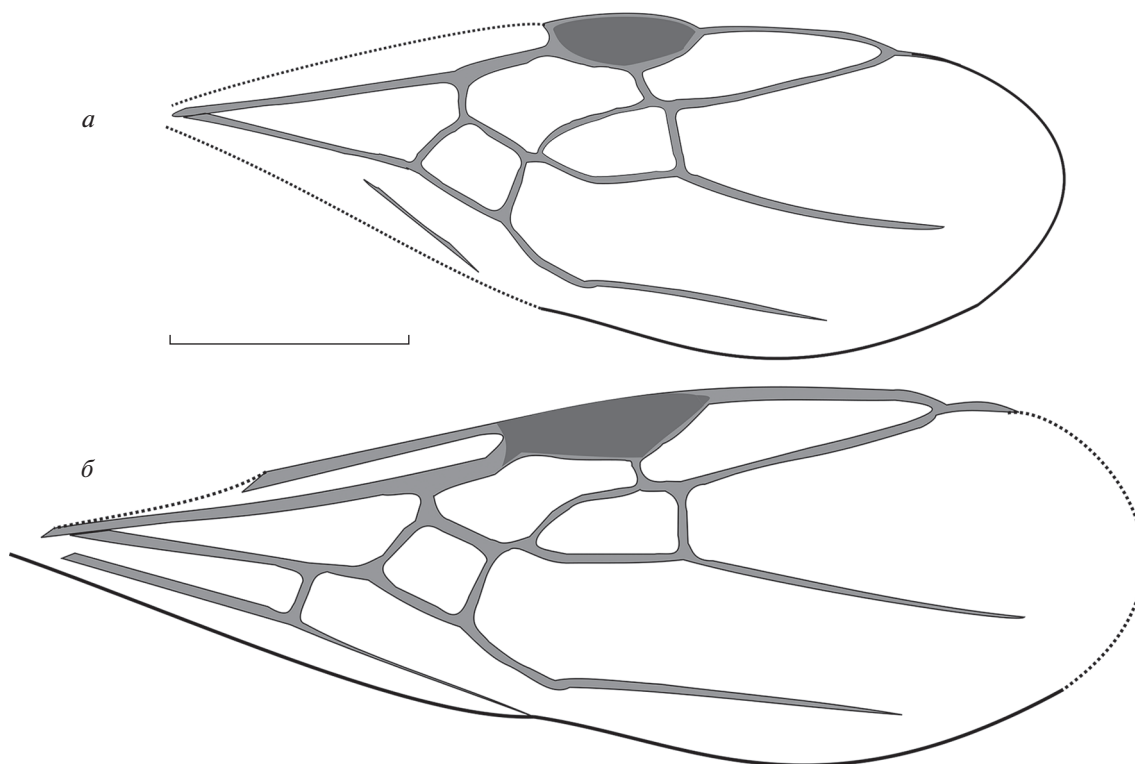


Рис. 4. *Technomyrmex kemaensis* sp. nov., переднее крыло; Великая Кема: а – экз. ПИН, № 3136/6, б – голотип ПИН, № 3136/14. Масштабная линейка – 1 мм.

#### Род *Technomyrmex* Mayr, 1872

Типовой вид – *Technomyrmex strenuous* Mayr, 1872; по монотипии.

**Диагноз** (для крыльев). Передние крылья с замкнутыми дистальными ячейками: 3г, gm, mcu. Однако маленькие самцы некоторых видов могут иметь редукцию дистальных ячеек gm и mcu, в этом случае сохраняются хорошо выраженные изгибы RS + M (в месте отхождения редуцированной m-cu) и свободной ветви M (в месте, где гипотетическая rs-m переходит в 4M). Радиомедиальная ячейка может быть четырехугольной, так что отрезок 2M хорошо выражен, однако не менее чем вдвое короче RS + M, или треугольной с очень коротким стебельком (т.е. отрезок 2RS + M короткий). Отличительная особенность рода – относительно маленькая прямоугольной формы медиокубитальная ячейка. Вторая кубитоанальная ячейка не сформирована. Заднее крыло у мелких видов с сильно редуцированным жилкованием, без свободной M, часто все дистальные свободные ветви представлены спектральными жилками, либо редуцированы.

**Видовой состав.** Род насчитывает 94 современных вида (каталог AntWeb, август 2021), представители которого встречаются на всех континентах. Наибольшее разнообразие видов наблюдается в Старом Свете: Африке и на юге Азии,

и лишь четыре вида встречаются в Новом Свете, два из которых, по-видимому, являются завезенными человеком. Населяют влажные леса теплого климата, гнезда в почве, либо на деревьях. К настоящему моменту были описаны четыре ископаемых вида: два из доминиканского янтаря (Brandão et al., 1999): *T. caritatis* Brandão et al., 1999 (рабочий) и *T. hispaniolae* (Wilson, 1985); *T. deletus* Emery, 1891 из сицилийского янтаря (рабочий) и *T. septentrionalis* Zhang, 1989 (самец?) из миоцена Китая (формация Шанвонг, Шаньдун).

#### *Technomyrmex kemaensis* Perfilieva, sp. nov.

Табл. X, фиг. 4, 5

**Название** вида от местонахождения отпечатка у р. Кемы.

**Голотип** – ПИН, № 3136/14, отпечаток переднего крыла; Приморский край, Тернейский р-н, пос. Великая Кема; нижний олигоцен, кизинская свита.

**Описание** (рис. 4). Крыло с относительно большой, округлой птеростигмой. Ячейка 3г замкнута, ее вершина расположена на краю крыла, участок R<sub>1</sub> + RS расположен по краю крыла. Радиомедиальная ячейка на коротком стебельке, так что участок 2RS + M составляет не более одной четверти длины ячейки gm. Длина ячейки gm

в 2.0–2.3 раза больше ширины. Отрезок 2-3RS изогнут. Поперечная 2г-rs слегка наклонена нижним концом к вершине крыла. Медиокубитальная ячейка относительно маленькая, форма практически квадратная; 1M в 2 раза длиннее 1RS. Отрезок rs-m расположен значительно дистальнее 2г-rs, но проксимальнее уровня вершины птеростигмы, так что 4RS хорошо выражен. Поперечная cu-a расположена недалеко от ячейки mscu (у отпечатка № 3136/6 cu-a не видна).  $I_r = 0.7$ ,  $I_{cu} = 1.7$ ,  $I_{cu-a} \sim 1.3$ ,  $I(mscu) \sim 0.8$ .

Размеры в мм. Голотип: FWL  $\sim 4.8$ , FWPt = 2.1, длина ячейки 3г = 1.3, 1M = m-cu = RS + M = 0.3, 2M + Cu = 0.3, 1M + Cu = 1, 1Cu = 0.5. Экз. ПИН, № 3136/6: FWL  $\sim 3.7$ , FWPt = 1.6, длина ячейки 3г = 1, 1M = m-cu = RS + M = 0.3, 1-2M + Cu = 0.9, 1Cu = 0.4.

Сравнение. Отпечатки крыльев имеются только у китайского *T. septentrionalis*, который значительно крупнее (FWL = 6.7 мм).

Материал. Голотип и прямой и обратный отпечатки переднего крыла ПИН, № 3136/6.

#### ПОДСЕМЕЙСТВО FORMICINAE LATREILLE, 1809

##### Род *Camponotus* Mayr, 1861

Типовой вид – *Formica ligniperda* Latreille, 1802, по последующему обозначению Bingham, 1903.

Диагноз (для крыльев). Передние крылья с замкнутой ячейкой 3г. Ячейка 1 + 2г среднего размера, не длиннее 3г. Ячейки радиомедиальная и медиокубитальная отсутствуют. 1RS и 1M составляют единую прямую линию и приблизительно равной длины. RS + M, ограничивающая ячейку 1 + 2г, плавно выгнута, практически не имеет S-образного изгиба. Вторая кубитоанальная ячейка не сформирована.

Видовой состав. Род насчитывает более 1000 современных видов (1045 видов, каталог AntWeb, август 2021), встречающихся на всех континентах. Наибольшее разнообразие видов наблюдается в гумидных бореальных экосистемах. К настоящему моменту описан 31 ископаемый вид с эоцена по миоцен в местонахождениях Северной Америки, Европы и Китая: эоцен: *C. cockerelli* (Donisthorpe, 1920) (Великобритания), *C. mengei* Mayr, 1868 (балтийский янтарь), Северная Америка – *C. fuscipennis* Carpenter, 1930, *C. microcephalus* Carpenter, 1930, *C. petrifactus* Carpenter, 1930, *C. vetus* Scudder, 1877, и Китай – *C. tokunagai* Naora, 1933 (янтарь). Оligоцен: *C. vehemens* Förster, 1891 (Германия), Франция – *C. theobaldi* Özdişmen, 2010, *C. compactus* Förster, 1891, *C. longiventris* Théobald, 1937, *C. penninervis* Théobald, 1937. 10 миоценовых видов из Китая: *C. ambon* Zhang, 1989, *C. ampullosus* Zhang, 1989, *C. curviansatus* Zhang, 1989, *C. gracilis* Zhang, 1989,

*C. longus* Zhang, 1989, *C. microthoracus* Zhang, 1989, *C. palaeopterus* (Zhang, 1989), *C. pictus* Zhang, Sun et Zhang, 1994, *C. plenus* Zhang, 1989 и *C. shanwangensis* Hong, 1984; четыре вида из местонахождений Германии и Швейцарии: *C. obesus* Piton, 1935, *C. lignitus* (Germar, 1837), *C. heracleus* (Heer, 1849), *C. oeningensis* (Heer, 1849), по одному из Франции, Хорватии, Чехии, Австрии и Северной Америки соответственно, – *C. crozei* Riou, 1999, *C. induratus* (Heer, 1849), *C. novotnyi* Samsinák, 1967, *C. ullrichi* Bachmayer, 1960, *Paleosminthurus juliae* Pierce et Gibron, 1962 (перенесен в *Camponotus*: Najt, 1987).

Замечания. Из рода *Camponotus* следует исключить *C. ullrichi* Bachmayer, 1960. Схематичный рисунок крыла и недостаточно хорошего качества фотоизображение в оригинальной публикации не позволяют определить однозначно таксономическую принадлежность отпечатка крыла, однако незамкнутая 3г и проксимальное положение ответвления свободной продольной ветви M относительно 2г-rs и птеростигмы, взаимное под углом расположение 1RS и 1M, отсутствие наклона 2г-rs и другие особенности указывают на ошибочность описания этого крыла как *Camponotus* (рис. 5, а) (Bachmayer, 1960). Наиболее вероятно его положение в подсемействе *Murgmicinae*, поэтому здесь переносим в формальный род неясного положения – *Murgmicitis ullrichi*, comb. nov.

Изображение и рисунок миоценового *C. palaeopterus* (Zhang, 1989) вполне отчетливы и детальны для того, чтобы исключить принадлежность этого муравья к роду *Camponotus*: из-за наличия радиомедиальной ячейки очевидна его принадлежность к *Dolichoderinae* (рис. 5, б). Мы считаем, что первоначальное таксономическое положение этого экземпляра (Zhang, 1989) необходимо восстановить – *Shanwangella palaeoptera* Zhang, 1989.

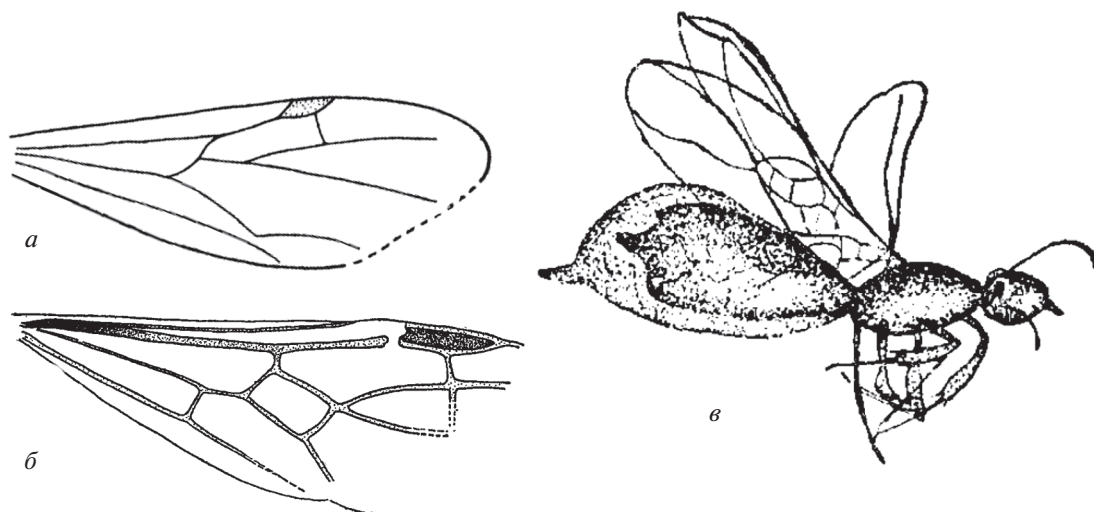
Весьма сомнительна принадлежность *C. tokunagai* Naora, 1933: авторский рисунок крыла не соответствует не только жилкованию *Camponotus*, но не сопоставим с любым типом жилкования крыльев муравьев (рис. 5, в). Также есть сомнения в отношении *C. microcephalus* Carpenter, 1930 к этому роду, поскольку на рисунке крыла 1RS находится под углом к 1M, однако эти утверждения требуют дополнительного исследования материала.

#### *Camponotus parvus* Perfilieva, sp. nov.

Табл. X, фиг. 6

Название вида *parvus* *lat.* – маленький.

Голотип – ПИН, № 3136/359, прямой и обратный отпечатки переднего крыла самца (?); Приморский край, Тернейский р-н, пос. Великая Кема; нижний олигоцен, кизинская свита.



**Рис. 5.** Ископаемые экземпляры, выведенные из *Camponotus*: *a* – *Myrmecites ullrichi* comb. nov. (*Camponotus ullrichi*, из: Bachmayer, 1960, рис. 8), *б* – *Shanwangella palaeoptera* (*Camponotus palaeopterus*, из: Zhang, 1989, рис. 307), *в* – *Camponotus* (?) *tokunagai* (из: Naora, 1933, рис. 19).

**О п и с а н и е** (рис. 6). Птеростигма маленькая, округлая. Ячейка 3г приблизительно в 1.6 раза длиннее 1 + 2г. Отрезок 1RS приблизительно в 1.9 раза короче 1M. RS + M, 5RS плавно выгнуты.  $I_r = 0.63$ ,  $I_{cu} = 1.5$

**Р а з м е р ы** в мм. FWL ~ 6; FWPt = 2.9; длина ячейки 3г = 2.2.

**С р а в н е н и е.** Сопоставление признаков отпечатков крыльев *Camponotus*, описанных на данный момент, малопродуктивно. Во-первых, большинство из 28 ископаемых видов (т.е. без трех отпечатков, выведенных из *Camponotus* в настоящей работе) описаны по самкам. С учетом выраженного полового диморфизма по размерам половых особей в этом роде сложно сопоставить даже размеры самцов и самок из разных местонахождений. Поскольку длина крыла самца *C. parvus* sp. nov. составляет 6 мм, то можно считать, что размеры самок этого вида могут быть 8–16 мм. Во-вторых, стандарты описания и рисунков большинства видов, описанных в начале прошлого века, не позволяют сравнивать детали жилкования,

которые являются важными для таксономических целей. Учитывая эти особенности, наше сравнение показывает, что среди известных ископаемых представителей *Camponotus* имеются три вида с относительно длинной ячейкой 3г ( $I_r$  около 0.6): *C. curviansatus* (самка, FWL = 10 мм), *C. longus* (самка, FWL = 11.8 мм) и *C. gracilis* (самец, FWL = 10.4 мм). Однако последний значительно крупнее *C. parvus* sp. nov. Исключить синонимию *C. parvus* sp. nov. с одной из двух самок указанных двух видов без дополнительного исследования образцов невозможно.

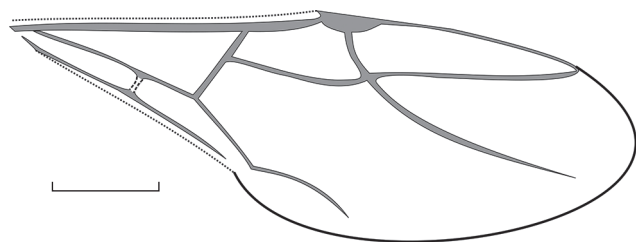
**З а м е ч а н и я.** В исследовании крыльев современных представителей *Formicinae* было показано, что самцы имеют относительно более широкие крылья, чем самки этого подсемейства, вне зависимости от абсолютных размеров особей (Перфильева, 2007, 2021). Исходя из этих данных, мы предполагаем, что отпечаток крыла *C. parvus* sp. nov. принадлежит самцу.

**М а т е р и а л.** Голотип.

#### Под *Lasius* Fabricius, 1804

**Т и п о в о й в и д** – *Formica nigra* (L., 1758), по последующему обозначению Bingham, 1903.

**Д и а г н о з** (для крыльев). Передние крылья с двумя дистальными ячейками: 3г и mси. Радиомедиальная ячейка отсутствует. Ячейка mси у мелких самцов может отсутствовать за счет редукции поперечной m-си. Ячейки 1 + 2г и 3г среднего размера, последняя обычно относительно длиннее первой. Ячейка mси трапециевидная, обычно средних размеров, иногда относительно маленькая; 1M и m-си приблизительно равной длины, 1Cu несколько длиннее отрезка 1RS + M. Отрезок



**Рис. 6.** *Camponotus parvus* sp. nov., голотип ПИН, № 3136/359, переднее крыло (зеркальное отражение); Великая Кема. Масштабная линейка – 1 мм.

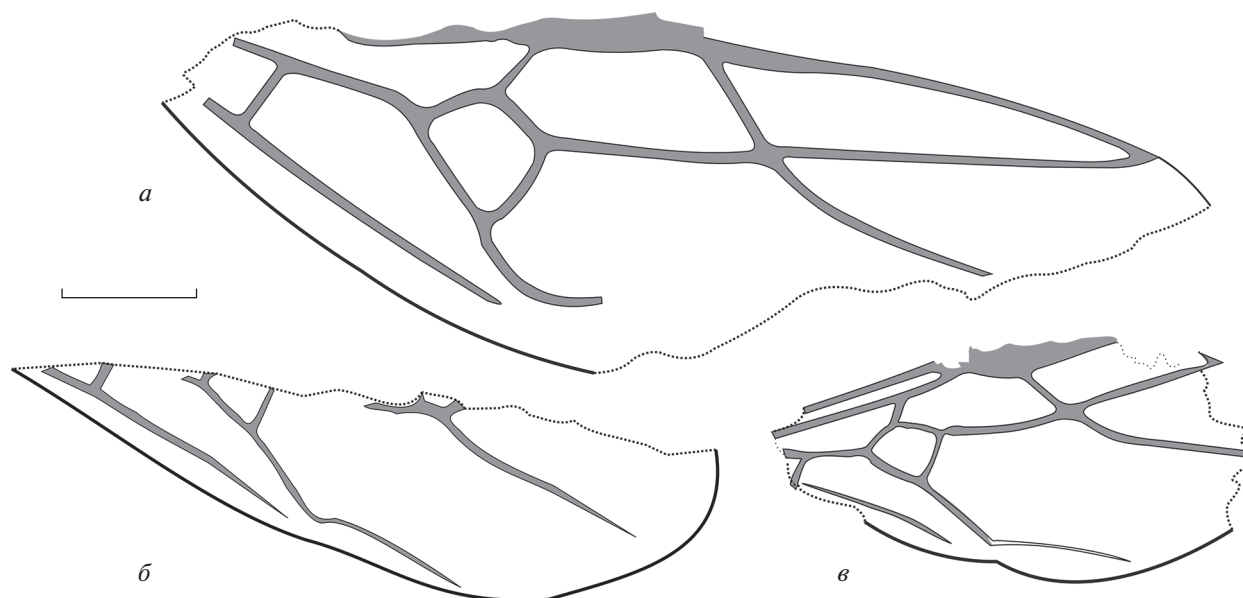


Рис. 7. *Lasius vulgaris* sp. nov., переднее крыло: а – голотип ПИН, № 3136/3, самка (?), б – экз. ПИН, № 3136/8, самец (?), в – экз. ПИН, № 3136/7, самец (?) (зеркальное отражение); Великая Кема. Масштабная линейка – 1 мм.

2RS + M, как правило, плавно выгнут, отсутствует S-образный изгиб. 2г-rs прямая и явно наклонена нижним концом к вершине крыла, 5RS и свободная M выходят из одной точки, при этом изгиб последней заметно больше, чем у 5RS.

**Видовой состав.** На настоящий момент насчитывается 127 современных видов *Lasius*, обитающих в голарктической области, и 22 ископаемых вида (каталог AntWeb, август 2021). Два вида из эоцена США: *L. glom* LaPolla et Greenwalt, 2015, *L. peritulus* (Cockerell, 1927). Четыре ископаемых вида из балтийского янтаря: *L. punctulatus* Mayr, 1868, *L. pumilus* Mayr, 1868, *L. schiefferdeckeri* Mayr, 1868, *L. nemorivagus* Wheeler, 1915 (Dlussky, 2011). В олигоценовых отложениях Франции найден *L. epicentrus* Théobald, 1937 (самец). Миоценовые представители рода описаны из разных местонахождений: Хорватия – *L. osculatus* (Heer, 1949), *L. globularis* (Heer, 1949), *L. longaevus* (Heer, 1949), *L. ophthalmicus* (Heer, 1949), *L. anthracinus* (Heer, 1867), *L. longipennis* (Heer, 1849) (Dlussky, Putyatina, 2014); Китай – *L. inflatus* (Zhang, 1989) *L. truncatus* Zhang, 1989 (самка), *L. validus* Zhang, 1989, *L. mordicus* Zhang, 1989 (Zhang, 1989); Россия – *L. vetulus* Dlussky, 1981, *L. tertarius* Zalessky, 1949; Польша – *L. oblongus* Assmann, 1870; Франция – *L. crispus* Théobald, 1935, а также из плиоценовых отложений *L. chambonensis* Théobald, 1935.

**Замечания.** Один или оба вида из верхнеэоценовых отложений о-ва Уайт, описанные в формальном таксоне, *Leucotaphus donisthorpei* Dlussky et Perfilieva, 2014 и *L. gurnetensis* (Cock-

erell, 1915), также могут принадлежать *Lasius* (Antropov et al., 2014).

***Lasius vulgaris* Perfilieva, sp. nov.**

Табл. X, фиг. 7, 8

**Название вида** *vulgaris lam.* – типичный, обыкновенный.

**Голотип** – ПИН, № 3136/3, прямой и обратный отпечатки переднего крыла самки (?); Приморский край, Тернейский р-н, пос. Великая Кема; нижний олигоцен, кизинская свита.

**Описание** (рис. 7). Ячейки 1 + 2г и 3г среднего размера, последняя относительно длиннее первой. Ячейка m-cu трапецевидная, средних размеров; 1M и m-cu приблизительно равной длины, 1Cu приблизительно в 1.9 раза длиннее отрезка 1RS + M; отрезки 2RS + M и 5RS слабо выгнуты – почти прямые линии, без изгибов. 2г-rs прямая и явно наклонная.  $I_r = 0.6$ ,  $I(mcu) = 0.8$ ,  $I_{cu} \sim 2-2.2$ . Исца рассчитать не удастся, т.к. основание крыла не сохранилось.

**Размеры** в мм. FWL (самка, голотип) ~9–9.5 (длина видимой части отпечатка от cu-a до вершины ячейки 3г около 6.6), FWL (самцы, экз. № 3136/7 и 8) ~5–5.4 (длина видимой части отпечатка от cu-a до вершины ячейки 3г около 3.2).

**Сравнение.** Размеры крыльев большинства описанных ископаемых видов *Lasius* и двух видов *Leucotaphus* отличаются от описанного вида. Сходные размеры крыльев у олигоценового *L. epicentrus*, однако рисунок крыла недостаточно детальный для анализа. Особый интерес представляет сравнение с другими миоценовыми ви-

дами подходящего размерного класса: *L. anthracinus* и *L. occultatus* имеют более высокую ячейку *mcu*, у *L. ophthalmicus* *cu-a* расположена значительно дальше от ячейки *mcu*, *L. validus* и *L. chambonensis* имеют относительно более короткую ячейку *3r*. Китайский *L. truncatus* без крыльев, поэтому сравнение невозможно. *Leucotaphus donisthorpei* отличается относительно маленькой ячейкой *mcu*.

**З а м е ч а н и я.** Судя по пропорциям крыльев, более маленькие крылья принадлежат самцам, а крупные — самке. Остальные признаки жилкования очень сходны, поэтому мы считаем возможным объединение трех отпечатков в один вид. Абсолютные размеры крыльев вычислены по реконструкциям, выполненным на основании анализа формы крыльев современных *Lasius*.

**М а т е р и а л.** Помимо голотипа, экз. ПИН, № 3136/7 — отпечаток (прямой и обратный) центральной части переднего крыла самца (?) и экз. ПИН, № 3136/8 — неполный отпечаток нижней части переднего крыла самца (?).

ПОДСЕМЕЙСТВО MYRMICINAE LEPELETIER  
DE SAINT-FARGEAU, 1835

**Род (формальный) *Paraphaenogaster* Dlussky, 1981**

**Т и п о в о й в и д** — *Paraphaenogaster microphthalmalms* Dlussky, 1981, миоцен Северного Кавказа.

**Д и а г н о з** (для крыльев). Передние крылья с редуцированной ячейкой *gm*. Третья радиальная ячейка обычно открыта: свободная ветвь *RS* длинная, не доходит до *R*<sub>1</sub>, но в редких случаях они соединяются, так что *3r* оказывается замкнутой. Поперечная *2r-gs* строго вертикальная по отношению к нижнему краю птеростигмы, либо слегка наклонена нижним концом к основанию крыла, относительно короткая. Радиомедиальная ячейка отсутствует за счет полной редукции поперечной *rs-m*. Отрезки *2RS + M* и *3RS* хорошо выражены и, таким образом, свободная ветвь *M* ответвляется значительно проксимальнее *2r-gs*. Ячейка *mcu* трапециевидной формы, среднего размера. Вторая кубитоанальная ячейка не сформирована.

**В и д о в о й с о с т а в.** Описано 11 ископаемых видов с верхнего эоцена до среднего миоцена. Из верхнего эоцена Великобритании известен *P. hooleyana* Dlussky et Perfilieva, 2014 (о. Уайт, Бембридж). Шесть видов из верхнего олигоцена Германии (Энспель): *P. bizeri* Jessen, 2020, *P. freihauti* Jessen, 2020, *P. loosi* Jessen, 2020, *P. schindleri* Jessen, 2020, *P. wettlauferi* Jessen, 2020 и *P. wuttki* Jessen, 2020. Из миоцена Китая: *P. dumetorum* (Lin, 1982). Из нижнего миоцена Хорватии (Радобой): *P. tertiaria* (Heer, 1849) и *P. jurinei* (Heer, 1849). Из среднего миоцена Ставропольского

края (Россия, Вишневая балка): *P. microphthalmalms* Dlussky, 1981.

**З а м е ч а н и я.** Целесообразно рассматривать представителей этого рода, включая в анализ три миоценовых вида из Китая, которые отнесены к *Aphaenogaster*: *A. lapidescens* Zhang, 1989, *A. paludosa* Zhang, 1989 и *A. shanwangensis* (Hong, 1984). *P. hooleyana* Dlussky et Perfilieva, 2014 имеет наиболее уклоняющееся жилкование крыла среди всех остальных видов, а именно: относительно короткой участок *3RS*. По нашему мнению, формальный характер рода требует пересмотра на основании довольно репрезентативного к настоящему моменту палеонтологического материала, включающего самцов, крылатых самок и рабочих особей и, соответственно, следует пересмотреть его состав. Эта работа планируется на ближайшее будущее.

*Paraphaenogaster ussuriensis* Perfilieva, sp. nov.

Табл. X, фиг. 9

**Н а з в а н и е в и д а** — от исторического названия географического региона — Уссурийский край.

**Г о л о т и п** — ПИН, № 3136/1, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Приморский край, Тернейский р-н, пос. Великая Кема; нижний олигоцен, кизинская свита.

**О п и с а н и е** (рис. 8). Птеростигма продолговатая. Вершина ячейки *3r* плохо видна, поэтому сложно определить, замкнута она или нет. Медиокубитальная ячейка средних размеров, трапециевидная, длины *1M* и *m-cu* равны, отрезок *1Cu* в 1.1–1.4 раза длиннее *1RS + M*. Поперечная жилка *2r-gs* вертикальная. Свободная ветвь *M* отходит от *2RS + M* значительно проксимальнее *2r-gs*, так что длина *2RS + M* приблизительно в 1.7 раза короче *3RS*. *Icu* = 2.1, *I(mcu)* = 1.

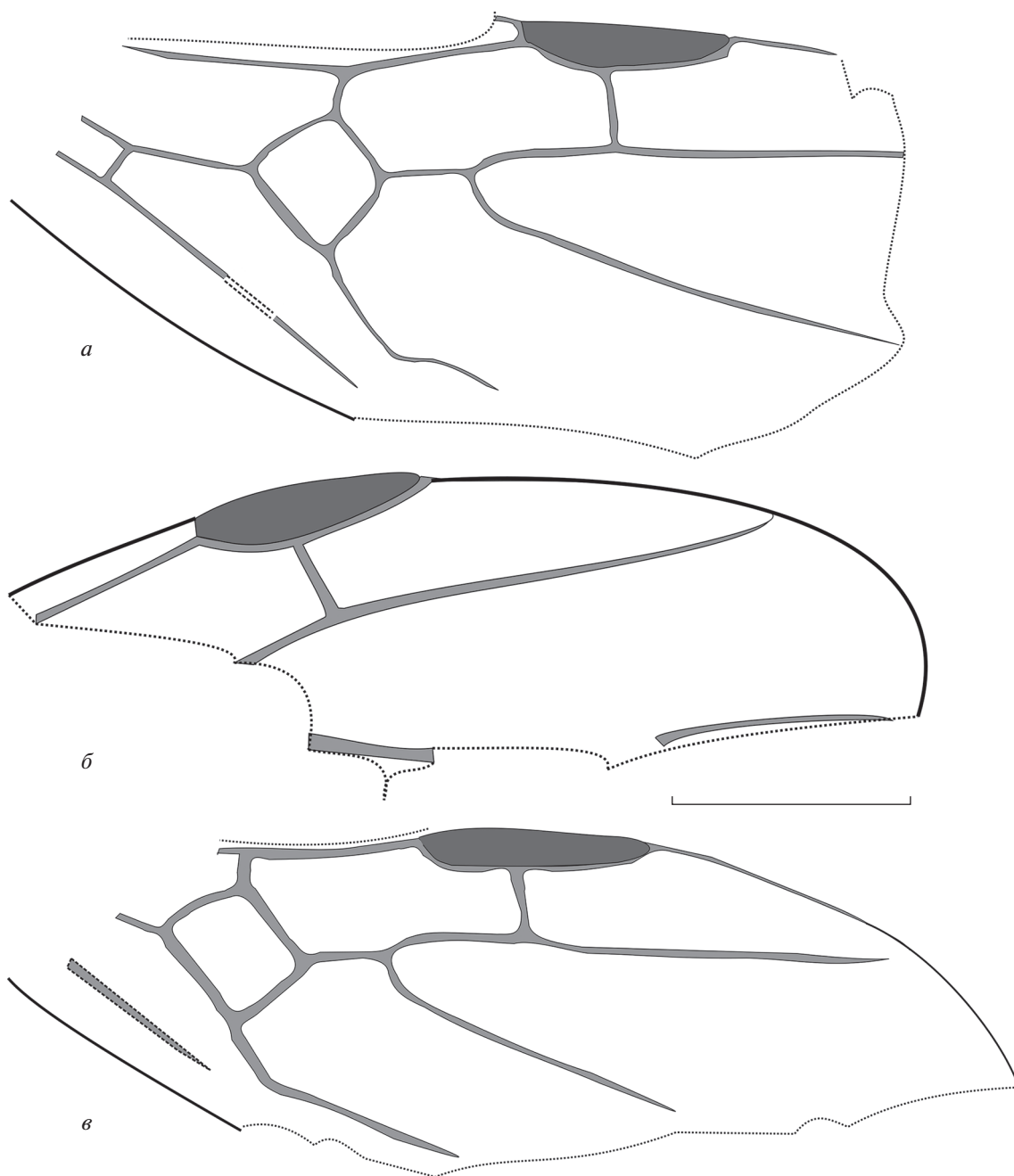
**Р а з м е р ы** в мм. Голотип: *FWL* ~ 5, *1R*<sub>1</sub> ~ 0.7, *1Cu* ~ 0.5.

**С р а в н е н и е.** Крылья у нового вида по размерам меньше, чем у всех описанных на настоящий момент (за исключением *P. hooleyana*, имеющего уникальное жилкование, отличающее его от всех иных *Paraphaenogaster*, см. выше). Также можно отметить специфическое для нового вида соотношение разных отрезков жилок (форма *mcu*, соотношение *2RS + M/3RS* и др.).

**З а м е ч а н и я.** Три неполных отпечатка крыла, отнесенные нами к этому виду, имеют почти одинаковые размеры и очень сходны по деталям жилкования.

**М а т е р и а л.** Помимо голотипа, экз. ПИН, № 3136/4, прямой и обратный отпечатки переднего крыла без проксимальной части, и экз. ПИН, № 3136/362, дистальная часть крыла.





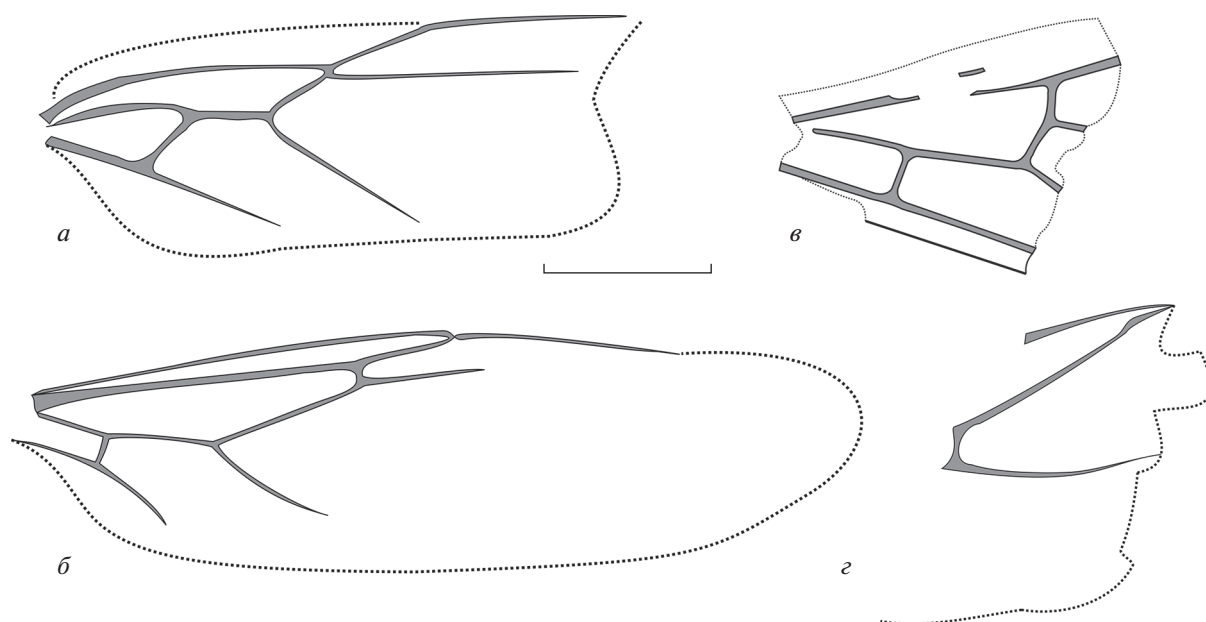
**Рис. 8.** *Paraphaenogaster ussuriensis* sp. nov., переднее крыло: *a* – голотип ПИН, № 3136/1, *б* – экз. ПИН, № 3136/362 (зеркальное отражение), *в* – экз. ПИН, № 3136/4; Великая Кема. Масштабная линейка – 1 мм.

\*\*\*

Прямые и обратные почти полные отпечатки двух задних крыльев разных видов муравьев из Великой Кемы, экз. ПИН, №№ 3136/2 и 5 (табл. X, фиг. 10, 11), определены как Formicidae inc. sed.; длина обоих крыльев около 5.2 мм (рис. 9, *a*, *б*). Оба экземпляра с редуцированной свободной ветвью M. В крыле экз. № 3136/2 rs-m относительно короткая, ее длина приблизительно равна длине участка 2M + Cu, жилка 1RS не

выражена, cu-a относительно длинная (около 0.4 мм) (см. рис. 9, *a*) (табл. X, фиг. 10). В крыле экз. № 3136/5 rs-m относительно длинная, ее длина приблизительно в 1.5 раза больше участка 2M + Cu, жилка 1RS хорошо выражена, cu-a относительно короткая (около 0.2 мм) (рис. 9, *б*; табл. X, фиг. 11).

Отпечаток основания переднего крыла экз. ПИН, № 3136/12: по положению cu-a относительно основания крыла и ячейки mcs, крыло,



**Рис. 9.** Отпечатки, отнесенные к Formicidae inc. sed.: *a* – экз. ПИН, № 3136/2, заднее крыло; *б* – экз. ПИН, № 3136/5, заднее крыло; *в* – экз. ПИН, № 3136/12 (зеркальное отражение); *г* – экз. ПИН, № 3136/13; Великая Кема. Масштабная линейка – 1 мм.

очевидно, имеет медиокубитальную ячейку и может принадлежать представителям Formicinae, Dolichoderinae или Murgicinae (рис. 9, *в*). FWL ~ 4.8 мм, длина видимой части отпечатка крыла около 2 мм.

Отпечаток вершинной части крыла экз. ПИН, № 3136/13 (вершина 3г плохо просматривается): скорее всего, крыло не принадлежит представителю Formicinae (рис. 9, *г*). FWL ~ 4 мм, длина видимой части отпечатка крыла около 1.7 мм.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Учитывая небольшое число отпечатков муравьев, имеющихся из местонахождений Амгу и Великая Кема, можно сделать лишь предварительный анализ особенностей этих находок. Одновременное присутствие элементов мирмекокомплексов умеренного климата и тропических теплолюбивых видов показывает, что ситуация, описываемая “дилеммой Вилера” и обнаруженная в богатом местонахождении этого региона в позднем эоцене (Большая Светловодная), наблюдается здесь и в раннем олигоцене, хотя и с другим таксономическим составом. Так, в позднеэоценовой Светловодной это были Formica и, по-видимому, Lasius против теплолюбивых Gesomyrmex и Murgesiinae, а в местонахождении Великая Кема, соответственно, Lasius и Technomyrmex. Представители Technomyrmex (до нашей находки) появляются в палеонтологической летописи в позднем олигоцене (сицилийский янтарь), и очевидно, что этот теплолюбивый представитель мирмекофауны, в на-

стоящее время распространенный в тропических и субтропических областях Старого Света (в Новом Свете завезенные человеком виды), раньше имел гораздо более широкий ареал (сицилийский янтарь, Великая Кема, доминиканский янтарь, Шанвонг). Наши данные соответствуют представленному флористическому заключению о более теплом климате в этой местности в раннем олигоцене, чем в настоящее время.

Можно отметить высокое видовое разнообразие ориктоценоза: 14 отпечатков передних крыльев соотносятся с семью разными видами трех подсемейств. Интересно значительное число особей (семь экз.) и преобладание по таксономическому разнообразию (пять видов) муравьев, связанных с древесным образом жизни – все виды Dolichoderinae и Camponotus, на фоне меньшей доли мирмицин, представленных одним видом Paraphaenogaester, и при полном отсутствии геобионтов и стратобионтов понероморф. Такое соотношение жизненных форм характерно для захоронения в смолах, а в осадочных отложениях встречается только в североамериканских местонахождениях Грин-Ривер (ранний эоцен) и Флориссант (терминальный эоцен). Высокая доля дендробионтов подтверждает представление палеоботаников о выраженном лесном характере флоры Амгу и Великой Кемы без примеси равнинных компонентов, однако отсутствие понероморф можно объяснить пока только небольшим числом находок муравьев из этих местонахождений.

Подсемейство Murgininae представлено в описанных здесь местонахождениях единственным видом формального рода *Paraphaenogaster*. Виды этого рода встречаются в ориктоценозах Европы с верхнего эоцена до миоцена, а также есть в миоценовом метонахождении Шанвонг (Китай). Причем их представленность часто очень высока: в позднеэоценовом Бембридже мирмицин очень мало (менее 1% отпечатков), но три четверти всех отпечатков мирмицин принадлежат этому роду; шесть видов *Paraphaenogaster* описано из позднеолигоценового местонахождения Энспель (Германия); 80% всех мирмицин, которые сохраняют около трети всех отпечатков, наблюдаются в позднеолигоценовом Ротте (Германия). Все Murgininae (составляющие 40% отпечатков) в миоценовой Вишневой балке (Ставрополь) представлены отпечатками нескольких видов этого рода, а в среднемиоценовом Шанвонг четыре из пяти отпечатков мирмицин принадлежат одному виду *Paraphaenogaster*. При этом в богатом местонахождении позднего эоцена Дальнего Востока (Большая Светловодная) среди отпечатков мирмицин, представляющих 21% всех отпечатков, нет *Paraphaenogaster*. По-видимому, присутствие этого рода следует трактовать как более позднее «приобретение» местной мирмекофауны. Таким образом, по имеющимся данным следует сделать предварительный вывод о большем сходстве мирмекофаун местонахождений Великая Кема и китайского Шанвонг, чем с географически более близким, но более древним позднеэоценовым местонахождением Большая Светловодная.

\* \* \*

Автор признательна сотрудникам лаб. артропод ПИН РАН и лично А.П. Расницыну за предоставленный материал и помощь при работе с ним; С.Н. Лысенкову и В.Г. Гринькову (МГУ) за помощь при работе с текстом. Работа выполнена в рамках научного проекта государственного задания МГУ 04-1-21 №121031600198-2.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лопатина Д.А.* Растительность и климат эоцена–миоцена восточного Сихотэ-Алиня по данным палеоботанического анализа // Тихоокеанск. геол. 2004. Т. 23. № 3. С. 98–112.
- Павлюткин Б.И., Чекрыжов И.Ю., Петренко Т.И.* Геология и флоры нижнего олигоцена Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2014. 236 с.
- Перфильева К.С.* Аномалии крыльев у половых особей муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с разной стратегией брачного поведения // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 11. С. 1311–1312.
- Перфильева К.С.* Характеристика изменчивости количественных признаков крыльев на примере некоторых видов муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Успехи совр. биол. 2007. Т. 127. № 2. С. 147–156.
- Перфильева К.С.* Тенденции в эволюции жилкования крыльев муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн. 2010. Т. 89. № 8. С. 965–977.
- Перфильева К.С.* Новые данные по морфологии крыльев меловых муравьев Sphecomurginae (Hymenoptera: Formicidae) // Палеонтол. журн. 2011. № 3. С. 38–45.
- Перфильева К.С.* Распространение и дифференциация по отпечаткам крыльев ископаемых видов Oecophylla (Hymenoptera: Formicidae) // Палеонтол. журн. 2021. № 1. С. 80–93.
- Расницын А.П.* Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980. 192 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 174).
- Antropov A.V., Belokobylskij S.A., Compton S.G. et al.* The wasps, bees and ants (Insecta: Vespida = Hymenoptera) from the Insect Limestone (Late Eocene) of the Isle of Wight, UK // Earth Envir. Sci. Trans. Roy. Soc. Edinb. 2014. V. 104. № 3–4. P. 335–446.
- AntWeb. Version 8.64.2. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>. Accessed 13 August 2021.
- Bachmayer F.* Insektenreste aus den Congerienschichten (Pannon) von Brunn-Vösendorf (südl. von Wien) Niederösterreich // Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl., Abt. I. 1960. Bd 169. S. 11–16.
- Bondarenko O.V., Blokhina N.I., Utescher T.* Major plant biotope changes in the Primorye Region (Far East of Russia) during the Paleogene // Bot. Pacif. 2019. V. 8. № 1. P. 3–18.
- Brandão C.R.F., Baroni Urbani C., Wagensberg J. et al.* New Technomyrmex in Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae), with a reappraisal of Dolichoderinae phylogeny // Entomol. Scandinavica. 1999. V. 29. P. 411–428.
- Brown W.L., Nutting W.* Wing venation and the phylogeny of the Formicidae // Trans. Amer. Entomol. Soc. 1949 (1950). V. 75. № 3–4. P. 113–132.
- Dlussky G.M.* The ants of the genus Lasius Fabricius (Hymenoptera, Formicidae) from the Late Eocene European ambers // Vestn. Zool. 2011. V. 45. № 3. P. 209–222.
- Dlussky G.M., Putyatina T.S.* Early Miocene ants (Hymenoptera, Formicidae) from Radoboj, Croatia // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2014. V. 272. № 3. P. 237–285.
- 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. № 1. P. 131–152.
- Najt J.* Le Collembole fossile Paleosminthurus juliae est un Hyménoptère // Rev. Fr. Entomol. (N. Sér.). 1987. V. 9. P. 152–154.
- Zhang J.* Fossil insects from Shanwang, Shandong, China. Jinan: Shandong Sci. and Technol. Publ. House, 1989. 459 p. [In Chinese].

## Объяснение к таблице X

- Фиг. 1. *Emplastus amguensis* sp. nov., голотип ПИН, № 3135/1, переднее крыло.  
 Фиг. 2. *Emplastus obliquus* sp. nov., голотип ПИН, № 3136/9, переднее крыло.  
 Фиг. 3. *Emplastus similis* sp. nov., голотип ПИН, № 3136/10, переднее крыло.  
 Фиг. 4, 5. *Technomyrmex kemaensis* sp. nov., переднее крыло: 4 – экз. ПИН, № 3136/6; 5 – голотип ПИН, № 3136/14.  
 Фиг. 6. *Camponotus parvus* sp. nov., голотип ПИН, № 3136/359, переднее крыло.  
 Фиг. 7, 8. *Lasius vulgaris* sp. nov., переднее крыло: 7 – голотип ПИН, № 3136/3, самка (?); 8 – экз. ПИН, № 3136/7, самец (?).  
 Фиг. 9. *Paraphaenogaster ussuriensis* sp. nov., голотип ПИН, № 3136/1, переднее крыло. Пояснение: темное ответвление от птеростигмы не является жилкой, 2r-rs светлая и расположена дистальнее этого артефакта.  
 Фиг. 10, 11. Formicidae inc. sed., заднее крыло: 10 – экз. ПИН, № 3136/2; 11 – экз. ПИН, № 3136/5.  
 Фиг. 1 – Амгу, фиг. 2–11 – Великая Кема; нижний олигоцен.  
 Длина масштабной линейки 1 мм.

## Ants (Hymenoptera: Formicidae) from Russian Far East localities (Amgu, Velikaya Kema)

K. S. Perfilieva

*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

Paleontological Institute (Russian Academy of Sciences) has the collection of isolated ant wing imprints from Cenozoic localities from the territory of Russia, collected at different times. We describe imprints from the Amgu (one imprint of forewing) and Velikaya Kema (16 wings) localities (Far East, Early Oligocene) for the first time. Representatives of Dolichoderinae (*Emplastus amguensis* sp. nov., *E. obliquus* sp. nov., *E. similis* sp. nov., *Technomyrmex kemaensis* sp. nov.; six imprints), Formicinae (*Camponotus parvus* sp. nov., *Lasius vulgaris* sp. nov.; four imprints), Myrmicinae (*Paraphaenogaster ussuriensis* sp. nov.; three imprints) and Formicidae incertae sedis (four imprints) are recorded. The co-occurrence of ant species characteristic of temperate and tropical climate, as well as a large proportion of dendrobionts, is noted.

*Keywords:* Oligocene, Miocene, fossil ants, Formicidae, ant wings, Far East

УДК 565.768.1

## НОВЫЙ ВИД АПИОНИН РОДА *BALTOCONARIUM* LEGALOV, 2020 (COLEOPTERA: BRENTIDAE) ИЗ БАЛТИЙСКОГО ЯНТАРЯ

© 2022 г. А. А. Легалов<sup>a, b, c, \*</sup><sup>a</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия<sup>b</sup>Алтайский государственный университет, Барнаул, 656049 Россия<sup>c</sup>Томский государственный университет, Томск, 634050 Россия

\*e-mail: fossilweevils@gmail.com

Поступила в редакцию 09.11.2021 г.

После доработки 10.12.2021 г.

Принята к публикации 10.12.2021 г.

Описан новый вид жука-апиониды *Baltoconarium vilhelmseni* sp. nov. из балтийского янтаря. Новый вид отличается от единственного входящего в этот род *B. anderseni* (Voss, 1972) более узким телом, менее выпуклыми надкрыльями с зеленоватым блеском, едва выпуклыми промежутками надкрылий, более длинной головотрубкой и более мелкими размерами.

**Ключевые слова:** Apioninae, Piezotrachelini, поздний эоцен, *Baltoconarium vilhelmseni* sp. nov

**DOI:** 10.31857/S0031031X22040031

### ВВЕДЕНИЕ

Триба Piezotrachelini – всеветно распространенная группа подсемейства Apioninae (семейство Brentidae), включающая в себя 24 рода, два из которых – полностью вымершие (Alonso-Zarazaga, Lyal, 1999; Legalov, 2015, 2020b). В ископаемом состоянии известно три представителя трибы: *Electrapion kuntzeni* (Wagner, 1924), *Conarium allenii* Legalov, 2012 и *Baltoconarium anderseni* (Voss, 1972). Все они найдены в позднеэоценовом балтийском янтаре (Legalov, 2020a). Первые два описаны из янтаря, добытого в Калининградской обл. (Россия), а последний – из янтаря, собранного в Дании (Wagner, 1924; Voss, 1972; Legalov, 2012, 2020a). В виде отпечатков, а также в миоценовых янтарях Piezotrachelini пока не обнаружены (Legalov, 2015; Poinar, Legalov, 2015).

В настоящей работе описывается четвертый ископаемый представитель трибы Piezotrachelini – новый вид рода *Baltoconarium* из эоценового балтийского янтаря.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованный образец происходит из балтийского янтаря, добытого в окрестностях пос. Янтарный, расположенного на побережье Балтийского моря в Калининградской обл. (Россия). Продуцентом балтийского янтаря, вероятно, был один из видов рода *Sciadopityus* семейства *Sciadopityaceae* (Sadowski et al., 2016). Отложения прус-

ской свиты, в которых найден образец, датируются диапазоном от бартонского яруса, средний эоцен (Bukejs et al., 2019), до приабонского яруса, поздний эоцен (Perkovsky et al., 2007).

Типовой материал хранится в коллекции Ин-та систематики и экологии животных (ИСЭЖ) СО РАН, Новосибирск.

Описание, промеры и фотографии были сделаны при помощи бинокулярного микроскопа Zeiss Stemi 2000-C. Для обработки иллюстраций использовался Adobe Photoshop версии 21.1.3.

\*\*\*

Автор благодарит Л. Вильгельмсена (L.V. Vilhelmsen) (Копенгаген) за возможность изучения голотипа *Apion anderseni* Voss, 1972 из коллекций Зоологического музея Копенгагенского ун-та (Zoological Museum, University of Copenhagen).

### ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО BRENTIDAE BILLBERG, 1820

ПОДСЕМЕЙСТВО APIONINAE SCHOENHERR, 1823

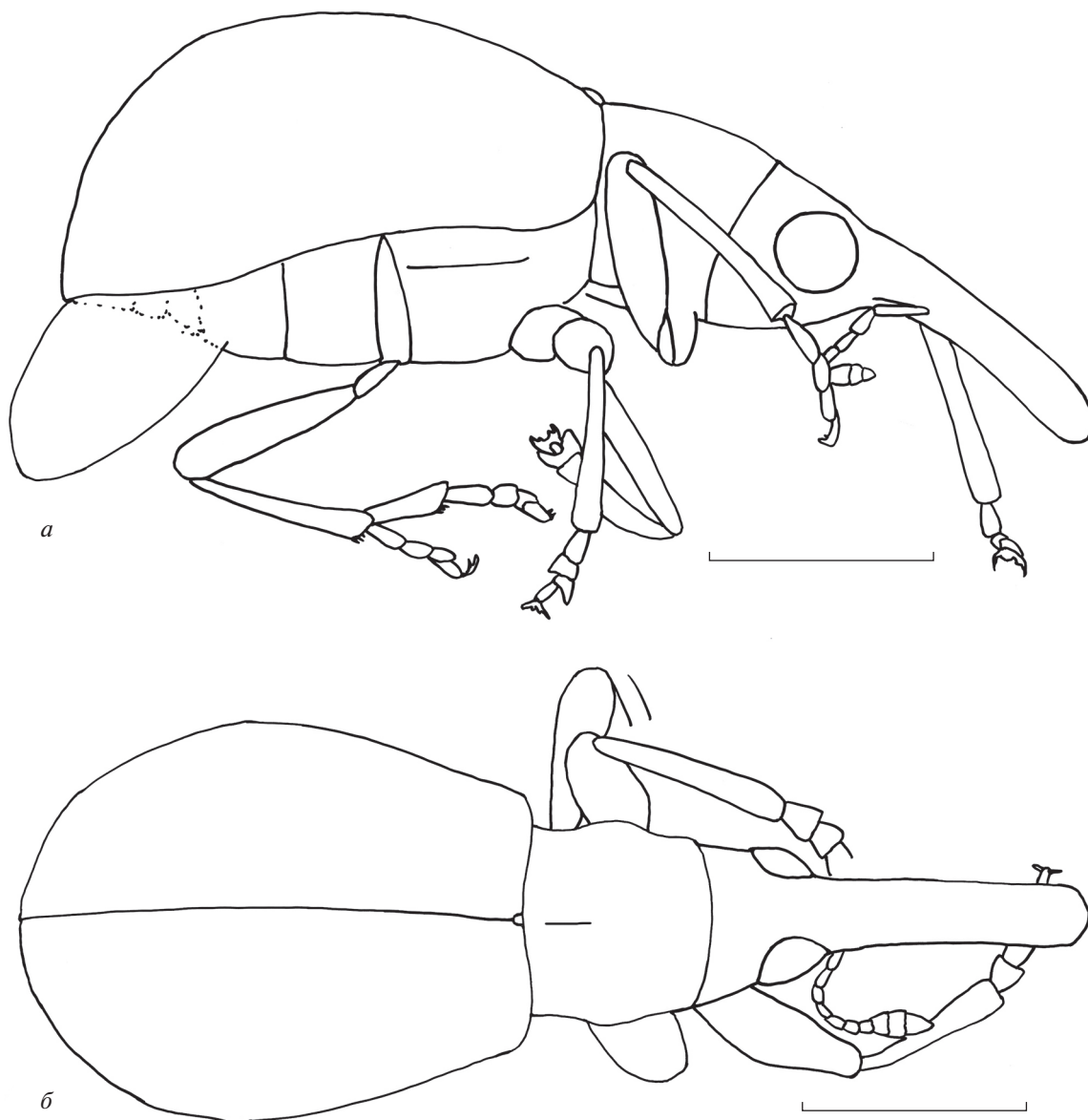
Триба Piezotrachelini Voss, 1959

Род *Baltoconarium* Legalov, 2020*Baltoconarium vilhelmseni* Legalov, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Название вида – в честь Л. Вильгельмсена (L.V. Vilhelmsen), Копенгаген.





**Рис. 1.** *Baltoconarium vilhelmseni* sp. nov., голотип ИСЭЖ СО РАН, ВА2021/6, общий вид: *а* – латерально, слева; *б* – дорсально; балтийский янтарь, поздний эоцен. Длина масштабного отрезка 0.5 мм.

**Г о л о т и п** – ИСЭЖ СО РАН, ВА2021/6; балтийский янтарь, поздний эоцен.

**О п и с а н и е** (рис. 1). Тело темно-коричневое, почти голое. Усики и ноги красно-коричневые. Головотрубка длинная, почти цилиндрическая, слабо изогнутая, немного расширяющаяся на вершине, мелко и густо пунктированная. Длина головотрубки в 1.4 раза больше длины переднеспинки, в 3.9 раза больше ширины на вершине, в 4.6 раза больше ширины на середине и в 4.4 раза больше ширины на основании. Усиковые бороздки явственные, глубокие, направлены под глаза, но не достигают их. Глаза округленные, явственно выступают из контура головы, грубо фасеточные. Лоб довольно широкий, слабовыпуклый,

мелко и редко пунктированный. Ширина лба составляет 0.8 ширины головотрубки в основании. Длина висков составляет 0.5 длины глаза. Темя уплощенное, почти гладкое. Усики не коленчатые, прикреплены в первой трети головотрубки. Стволик короткий, не достигает глаза. Жгутик 7-члениковый. Членики усика с первого по восьмой конические. Длина первого членика в 3.9 раза больше его ширины на вершине. Длина второго членика в 2.0 раза больше его ширины на вершине и равна половине длины стволика. Ширина второго членика составляет около 0.9 ширины стволика. Длина третьего членика в 2.1 раза больше его ширины на вершине и составляет 0.7 длины второго членика. Ширина третьего членика составляет 0.8 ширины второго членика. Длина

четвертого членика в 1.9 раза больше его ширины на вершине и составляет около 0.9 длины третьего членика. Ширина четвертого членика немного меньше ширины третьего членика. Четвертый—шестой членики равной длины. Длина пятого членика в 1.8 раза больше его ширины на вершине. Ширина пятого членика немного больше ширины четвертого членика. Длина шестого членика в 1.5 раза больше его ширины на вершине. Ширина шестого членика в 1.2 раза больше ширины пятого членика. Длина седьмого членика в 1.2 раза больше его ширины на вершине и немного больше длины шестого членика. Ширина седьмого членика в 1.1 раза больше ширины шестого членика. Длина восьмого членика составляет 0.8 его ширины на вершине и 0.9 длины седьмого членика. Ширина восьмого членика в 1.2 раза больше ширины седьмого членика. Булава крупная, компактная, с явственными швами между члениками. Длина девятого членика составляет 0.6 его ширины на вершине и в 1.3 раза превышает длину восьмого членика. Ширина девятого членика в 1.7 раза больше ширины восьмого членика. Длина десятого членика составляет 0.7 его ширины на вершине и в 1.2 раза больше длины девятого членика. Ширина десятого членика в 1.1 раза больше ширины девятого членика. Длина 11-го членика в 1.3 раза больше его ширины на вершине и в 1.5 раза больше длины десятого членика. Ширина 11-го членика составляет 0.9 ширины десятого членика. Переднеспинка колоколовидная, густо и крупно пунктированная, с небольшой продольной срединной бороздкой перед щитком. Длина переднеспинки равна ширине на вершине, составляет 0.8 ширины на середине и слегка уже ширины на основании. Промежутки между точками мелко шагреневанные, равные или уже диаметра точек. Диск переднеспинки слабо уплощенный, с очень тонкими и редкими волосками, направленными косо к середине. Бока слабо округленные. Ширина основания переднеспинки составляет 0.8 ширины основания надкрылий. Щиток явственный, почти прямоугольный, едва выступает над надкрыльями. Надкрылья явственно выпуклые, почти грушевидные, с зеленоватым блеском. Плечи выпуклые. Длина надкрылий почти в 2.8 раза больше длины переднеспинки, вдвое больше ширины на основании, в 1.2 раза больше ширины на середине и в 2.2 раза больше ширины в вершинной четверти. Бороздки надкрылий явственные, глубокие и широкие. Десятая бороздка отсутствует. Промежутки широкие, едва выпуклые, редко пунктированные. Ширина промежутков в 2.0—3.5 раза больше ширины бороздок. Седьмой промежуток надкрылий без длинной хеты. Переднегрудь без заглазничных лопастей, пунктированная. Пре- и посткоксовые части переднегруды очень короткие. Тазиковые впадины переднегруды соединенные, расположены на ее середине.

Длина посткоксовой части больше длины прекоксовой части и составляет 0.5 длины переднего тазика. Тазиковые впадины среднегруды разделенные. Заднегрудь уплощенная, пунктированная, ее длина в 2.2 раза больше длины заднего тазика. Эпистерны заднегруды узкие. Брюшко выпуклое, пунктированное. Первый и второй вентриты удлинненные и сросшиеся. Длина первого вентрита в 1.8 раза больше длины заднего тазика. Третий и четвертый вентриты короткие и свободные, расположенные в другой плоскости по отношению к предыдущим вентритам. Длина третьего вентрита составляет 0.4 длины второго вентрита. Длина четвертого вентрита равна длине третьего вентрита. Длина пятого вентрита в 1.8 раза больше длины четвертого вентрита. Ноги крупные, удлинненные. Бедрa булавовидные, не соединяются с тазиками, без зубцов. Длина переднего и заднего бедер в 2.9 раза больше ширины на середине. Голени узкие и длинные, без мукро. Длина передней голени в 7.3 раза больше ширины на вершине. Длина задней голени в 4.7 раза больше ширины на вершине. Лапки длинные. Первый и второй членики лапок широко-трапециевидные. Третий членик лапок двухлопастный. Коготки широко расставленные, с зубцами. Длина первого членика передних лапок в 1.2 раза больше ширины на вершине. Длина второго членика передних лапок составляет 0.8 ширины на вершине и 0.9 длины первого членика. Ширина второго членика передних лапок в 1.3 раза больше ширины первого членика. Длина третьего членика передних лапок составляет 0.7 ширины на вершине и в 1.2 раза превышает длину второго членика. Ширина третьего членика передних лапок в 1.3 раза больше ширины второго членика. Длина первого членика средних лапок составляет 0.8 ширины на вершине. Длина второго членика средних лапок составляет 0.6 ширины на вершине и немного меньше длины первого членика. Ширина второго членика средних лапок в 1.2 раза больше ширины первого членика. Длина третьего членика средних лапок составляет 0.6 ширины на вершине и немного больше длины второго членика. Ширина третьего членика средних лапок в 1.1 раза больше ширины второго членика. Длина пятого членика средних лапок в 2.6 раза больше ширины на вершине и в 1.3 раза больше длины третьего членика. Ширина пятого членика средних лапок составляет 0.3 ширины третьего членика. Крылья частично видны из-под надкрылий.

**Размеры** в мм. Длина тела без головотрубки — 1.7; длина головотрубки — 0.55.

**Сравнение.** Новый вид отличается от *B. anderseni* (Voss, 1972) более узким телом, менее выпуклыми надкрыльями с зеленоватым блеском, едва выпуклыми промежутками надкрылий, более длинной головотрубкой и более мелкими размерами.

**З а м е ч а н и я.** Новый вид относится к семейству Brentidae, поскольку характеризуется удлиненными и сросшимися первым и вторым вентритами, а также короткими и свободными третьим и четвертым вентритами, расположенными в другой плоскости по отношению к предыдущим вентритам. Принадлежность нового вида к подсемейству Apioninae подтверждается удлиненными вертлугами, разделяющими бедро и тазик, не колленчатыми усиками, соединенными передне-тазиковыми выемками, глубокими усиковыми бороздками и явственным щитком. Почти голое тело, волоски на переднеспинке, направленные косо к середине, отсутствие десятой бороздки надкрылий, явственные швы между члениками булавы и седьмой промежуток надкрылий без длинной хеты позволяют поместить новый вид в трибу Piezotrachelini.

Новый вид отнесен к роду *Baltoconarium*, поскольку обладает широкими первым и вторым члениками лапок, а также колоколовидной переднеспинкой.

**М а т е р и а л.** Голотип.

\* \* \*

Виды трибы Piezotrachelini в своем развитии связаны с растениями семейства бобовых (Alonso-Zarazaga, 1990). Из балтийского янтаря описаны *Dalbergia sommerfeldii* Casp. и *Leguminosites myrtifolius* Conw. (Czeczott, 1961). Возможно, *Baltoconarium vilhelmseni* sp. nov. развивался на одном из этих видов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Alonso-Zarazaga M.A. Revision of the supraspecific taxa in the Palaearctic Apionidae Schoenherr, 1823 (Coleoptera, Curculionioidea). 2. Subfamily Apioninae Schoenherr,

1823: Introduction, keys and descriptions // Graellsia. 1990. V. 46. P. 19–156.

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

Bukejs A., Alekseev V.I., Pollock D.A. Waidelotinae, a new subfamily of Pyrochroidae (Coleoptera: Tenebrionioidea) from Baltic amber of the Sambian peninsula and the interpretation of Sambian amber stratigraphy, age and location // Zootaxa. 2019. V. 4664. № 2. P. 261–273.

Czeczott H. The flora of the Baltic amber and its age // Prace Muz. Ziemi. 1961. V. 4. P. 119–145.

Legalov A.A. New and little known Apioninae (Coleoptera, Brentidae) in Eocene Baltic amber // Euroasian Entomol. J. 2012. V. 11. № 3. P. 219–222.

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

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

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

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. P. 229–245.

Poinar G.Jr., Legalov A.A. New Apioninae (Coleoptera: Brentidae) in Dominican amber // Hist. Biol. 2015. V. 27. № 2. P. 134–157.

Sadowski E.-M., Schmidt A.R., Kunzmann L. et al. Sciadopytis cladodes from Eocene Baltic amber // Bot. J. Linn. Soc. 2016. V. 180. № 2. P. 258–268.

Voss E. Einige Rüsselkäfer der Tertiärzeit aus baltischen Bernstein (Coleoptera, Curculionioidea) // Steenstrupia. 1972. V. 2. P. 167–181.

Wagner H. Ein neues Apion aus dem baltischen Bernstein (Coleoptera, Curculionidae) // Dtsch. Entomol. Z. 1924. Jg. 1924. P. 134–136.

## Объяснение к таблице XI

Фиг. 1, 2. *Baltoconarium vilhelmseni* sp. nov., голотип ИСЭЖ СО РАН, BA2021/6, общий вид: 1 – латерально, слева; 2 – дорсально; балтийский янтарь, поздний эоцен. Длина масштабного отрезка 0.5 мм. Стрелкой показан седьмой промежуток надкрылий.

## A New Species of the Apionine Genus *Baltoconarium* Legalov, 2020 (Coleoptera: Brentidae) from Baltic Amber

A. A. Legalov<sup>1, 2, 3</sup>

<sup>1</sup>Institute of Systematics and Ecology of Animal, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia

<sup>2</sup>Altai State University, Barnaul, 656049 Russia

<sup>3</sup>Tomsk State University, Tomsk, 634050 Russia

A new species of apionid beetle *Baltoconarium vilhelmseni* sp. nov. is described from Baltic amber. The new species differs from the only one belonging to this genus *B. anderseni* (Voss, 1972) in having narrower body, weakly convex elytra with greenish sheen, slightly convex elytral interstriae, longer rostrum and smaller body sizes.

**Keywords:** Apioninae, Piezotrachelini, Late Eocene, *Baltoconarium vilhelmseni* sp. nov

УДК 567.46:551.735.1(470.311)

## НОВЫЙ ВИД РИЗОДОНТИФОРМНОЙ КИСТЕПЕРОЙ РЫБЫ (SARCOPTERYGII: RHIZODONTIFORMES) ИЗ НИЖНЕГО КАРБОНА МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 г. А. Ю. Смирнова\*

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия**\*e-mail: smirula220900@mail.ru*

Поступила в редакцию 04.08.2021 г.

После доработки 15.02.2022 г.

Принята к публикации 05.03.2022 г.

Из серпуховского яруса (нижний карбон) Московской области (местонахождение Заборье) описан новый вид рода *Rhizodus* — *R. serpukhovensis*, представленный фрагментом нижней челюсти. Ранее черепные остатки этого рода были известны только из визейских отложений Западной Европы и США. Хорошая сохранность позволяет описать такие ранее неизвестные для этого рода признаки, как наличие интеркоронаидной ямы и ветви мандибулярного сейсмочувствительного канала на зубной кости. Проведен морфофункциональный анализ зубов ризодонтид, который позволяет предположить, что *R. serpukhovensis* sp. nov. занимал уровень наивысшего консумента в трофической структуре стешевского сообщества позвоночных, на что указывают также гигантские размеры и мощные челюсти рыбы. Предположительно, объектами ее питания были крупные хрящевые и лучеперые рыбы, а также четвероногие.

**Ключевые слова:** *Sarcopterygii*, *Rhizodontiformes*, *Rhizodus serpukhovensis* sp. nov., нижняя челюсть, новый вид, серпуховский ярус, Центральная Россия, карьер Заборье, морфология, морфофункциональный анализ, ихтиофагия

**DOI:** 10.31857/S0031031X22040122

### ВВЕДЕНИЕ

Ризодонтиформные рыбы широко распространены в каменноугольных отложениях Британских островов и Северной Америки и описаны различными исследователями в XIX в. (Hibbert, 1836; Buckland, 1837; Egerton, Cole, 1837; Owen, 1840). Отсутствие находок целых скелетов или черепов, а также фрагментарность и плохая сохранность материала до сих пор не позволяли хорошо изучить эту группу.

Остатки ризодонтиформных рыб в основном представлены фрагментами нижних челюстей. К *Rhizodus hibberti* (Agassiz et Hibbert in Hibbert, 1836) (единственному описанному к настоящему времени виду рода *Rhizodus*) и *Rhizodus* sp. также относят изолированные элементы посткраниального скелета (Andrews, Westoll, 1970; Johanson et al., 2020). В настоящее время известны находки рода *Rhizodus* из нижнего карбона Шотландии (асбийский, бригантский, пендлейский и холкерский подъярусы) (Johanson et al., 2020) и миссисипи США (мерамекский подъярус) (Jeffery, 2006).

В 2000 г. впервые в России в Московской обл. И.С. Барсковым и С.А. Дорофеевым был найден уникальный образец — фрагмент нижней челюсти ризодонтиформной рыбы хорошей сохранно-

сти. Экземпляр (ПИН, № 2878/581) происходит из слоя 26 разреза местонахождения Заборье (Московская обл.) (рис. 1) по нумерации и описанию И.С. Барскова и Н.В. Горева (Gibshman et al., 2009). Этот слой относится к нижней (глазеченской) подсвите стешевской свиты и представлен криноидным известняком, глинистым, серовато-коричневым, с пятнами охры, в верхней части вишневого цвета, очень твердым, непористым, с обильными целыми брахиоподами (*Eomarginifera lobata* Sowerby, *Antiquatonia khimenkovi* Sarytcheva). Слой относится к зоне *Eostaffellina decurta* по фораминиферам и к зоне *Lochriea cruciformis* по конодонтам (Gibshman et al., 2009).

Стешевский горизонт серпуховского яруса соответствует верхнепендлейскому—нижнеарнсбергскому подъярусам региональной стратиграфической шкалы Западной Европы, и верхней части чештерского яруса Северной Америки (Menning et al., 2006; Aretz et al., 2020). Однако некоторые авторы опускают нижнюю границу серпуховского яруса в верхнее визе Западно-Европейской последовательности (Nikolaeva et al., 2020).



Рис. 1. Географическое положение местонахождения Заборье на территории Московской области (показано звездочкой).

Препарирование образца выполнялось с помощью 10%-го раствора уксусной кислоты, что дало возможность сохранить тонкие структуры и отметить некоторые неизвестные ранее детали строения. Образец сфотографирован с напылением хлористым аммонием методом послойной съемки; полученные изображения обработаны с использованием программы Helicon Focus 6 и графического редактора Adobe Photoshop.

В работе используется классификация по Э.И. Воробьевой (2004) и терминология по Э. Ярвику (Jarvik, 1944).

Автор выражает благодарность О.А. Лебедеву (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН; ПИН) за предоставленный материал и помощь в работе с ним, Дж. Джеффри (Бристольский ун-т) за ценные комментарии, С.В. Багиро-

ву (ПИН РАН) за выполненные им фотографии, а также рецензентам статьи А.О. Аверьянову (ЗИН РАН), А.С. Алексееву (МГУ) и Е.В. Попову (СГУ).

## СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

### КЛАСС SARCOPTERYGII

### ОТРЯД RHIZODONTIFORMES

### СЕМЕЙСТВО RHIZODONTIDAE TRAQUAIR, 1881

#### Род *Rhizodus* Owen, 1840

*Megalichthys*: Hibbert, 1836, с. 202 (part.).

*Rhizodus*: Owen, 1840, с. 12; Young, 1865, с. 38; Miall, 1875, с. 624; Traquair, 1878, с. 657; White, 1927, с. 258; Воробьева, Обручев, 1964, с. 297; Andrews, 1985, с. 67; Long, 1989, с. 1; Jeffery, 2003, с. 256; 2006, с. 113.



Типовой вид — *Megalichthys hibberti* Agassiz et Hibbert in Hibbert, 1836; нижний карбон Шотландии.

**Диагноз.** Гигантские ризодонтидные рыбы, длина нижней челюсти около 45 см. Прекоронаидная яма отсутствует. Симфизный клык вдвое крупнее короноидных клыков, которые, в свою очередь, в два раза крупнее маргинальных зубов. Поверхность дентина короноидных клыков без скульптуры, клыки с гладкими режущими кромками на передней и задней сторонах, овальные в сечении. Краевые зубы на зубной кости округлые в сечении, слегка изогнуты; некоторые почти прямые. Мандибулярная ветвь сейсмоденситивного канала дает ветвь на зубной кости. Сейсмоденситивный канал открывается на поверхности костей многочисленными порами ветвящихся каналов. Скульптура покровных костей — бугорки и ребрышки, образующие сеть.

**Видовой состав.** Типовой вид и *R. serpukhovensis* sp. nov.

**Сравнение.** У представителей рода *Rhizodus*, в отличие от рыб рода *Strepsodus* Young, эмалеподобная ткань на зубах не скульптурирована тонкой вертикальной струйчатостью, и клыки не изогнуты сигмовидно. От рода *Varameda* Long *Rhizodus* отличается расширением зубной кости в передней части нижней челюсти. Представители рода *Rhizodus* отличаются от таковых рода *Screbinodus* Andrews покровной скульптурой, не распадается на отдельные изгибающиеся гребешки и бугорки. От рода *Pycnoctenion* Vorobyeva et Obrucheva род *Rhizodus* отличается покровной скульптурой, не состоящей из гребешков и бугорков, а также срастанием зубной кости и инфрадениталий без участия симфизных костей, и отсутствием прекоронаидной ямы. От рыб рода *Gooloogongia* Johanson et Ahlberg представители рода *Rhizodus* отличаются более широкими и короткими клыками, не загнутыми внутрь челюстями и наличием ветки сейсмоденситивного канала на зубной кости. Клыки рыб рода *Rhizodus*, в отличие от таковых у представителей рода *Archichthys* Hancock et Atthey, имеют режущие канты. От рода *Letognathus* Brazeau род *Rhizodus* отличается отсутствием денитальной части симфиза и краевых зубов спереди от симфизного клыка; адсимфизная пластинка у рыб рода *Rhizodus*, в отличие от таковой у представителей рода *Letognathus*, не контактирует с прекоронаидом.

*Rhizodus serpukhovensis* Smirnova, sp. nov.

**Название вида** — от города Серпухов, рядом с которым находится типовое местонахождение.

**Голотип** — ПИН, № 2878/581, часть среднего участка нижней челюсти с короноидными клыками и краевыми зубами; Московская об-

ласть, Серпуховский р-н, местонахождение Заборье; нижний карбон, серпуховский ярус, стешевская свита, глазеченская подсвита.

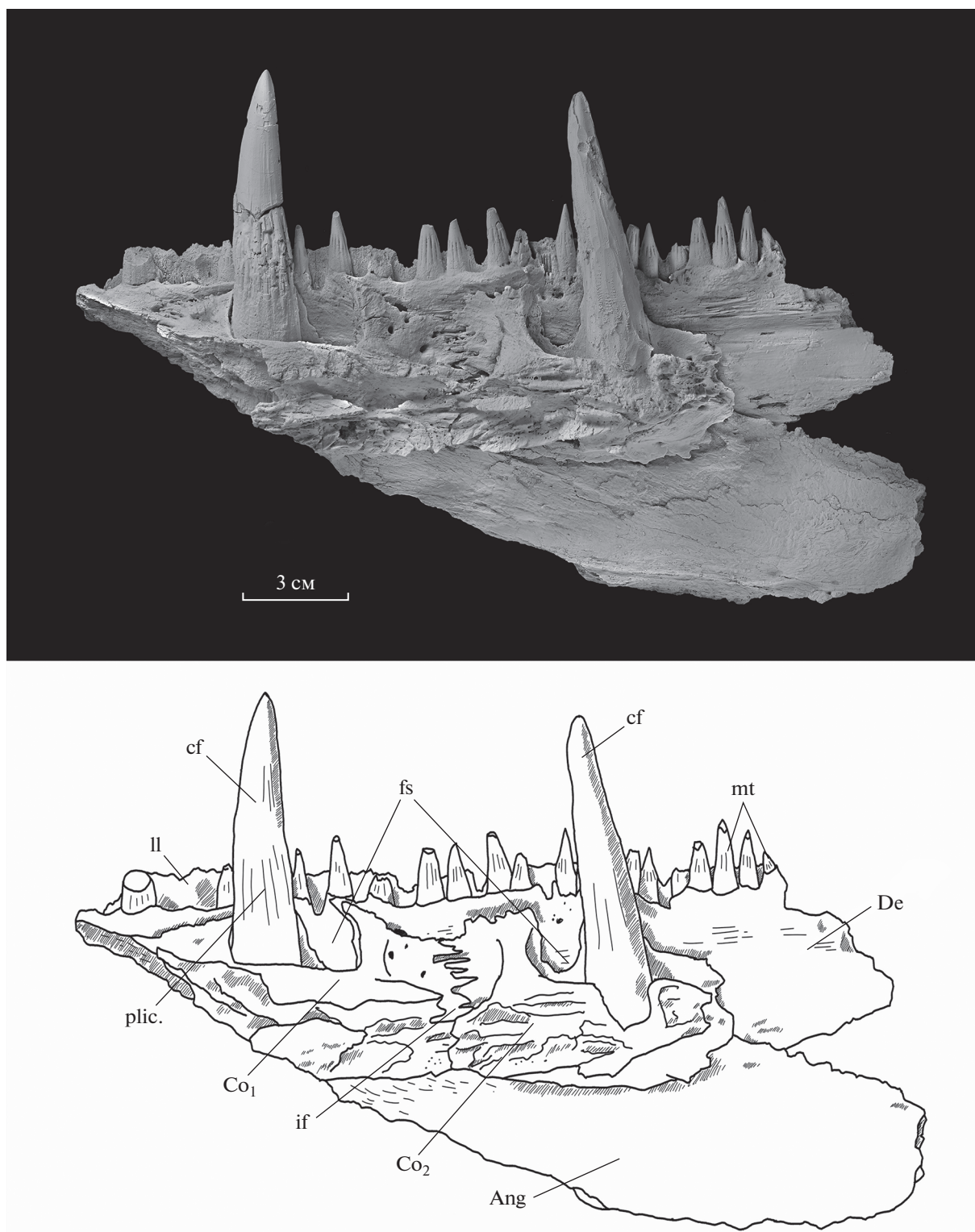
**Описание** (рис. 2–5). Зубная кость состоит из вертикальной пластины, несущей 19 маргинальных (краевых) зубов, и утолщенного дорсального фланга. На заднем крае, между угловой и зубной костями, располагается треугольная вырезка, в которую заходил передний отросток надугловой кости (*supraangulare*). Толщина дорсального фланга зубной кости увеличивается напротив переднего края всех короноидов.

Внутренняя поверхность зубной кости образует площадки прикрепления короноидов, которые скульптурированы прямыми продольными гребнями. Отсутствие третьего короноида позволяет наблюдать площадку его прикрепления к зубной кости. Вырезки, образующиеся в прилегающих к внутренней поверхности зубной кости вертикальных пластинах обоих короноидов в лунках замещающих зубов, открывают внутреннюю поверхность зубной кости, которая в этих местах более гладкая, чем в других. Внешняя кромка ротового края зубной кости прямая, располагается выше, чем ундулирующая внутренняя, ограничивающая зубной ряд лингвально (рис. 2).

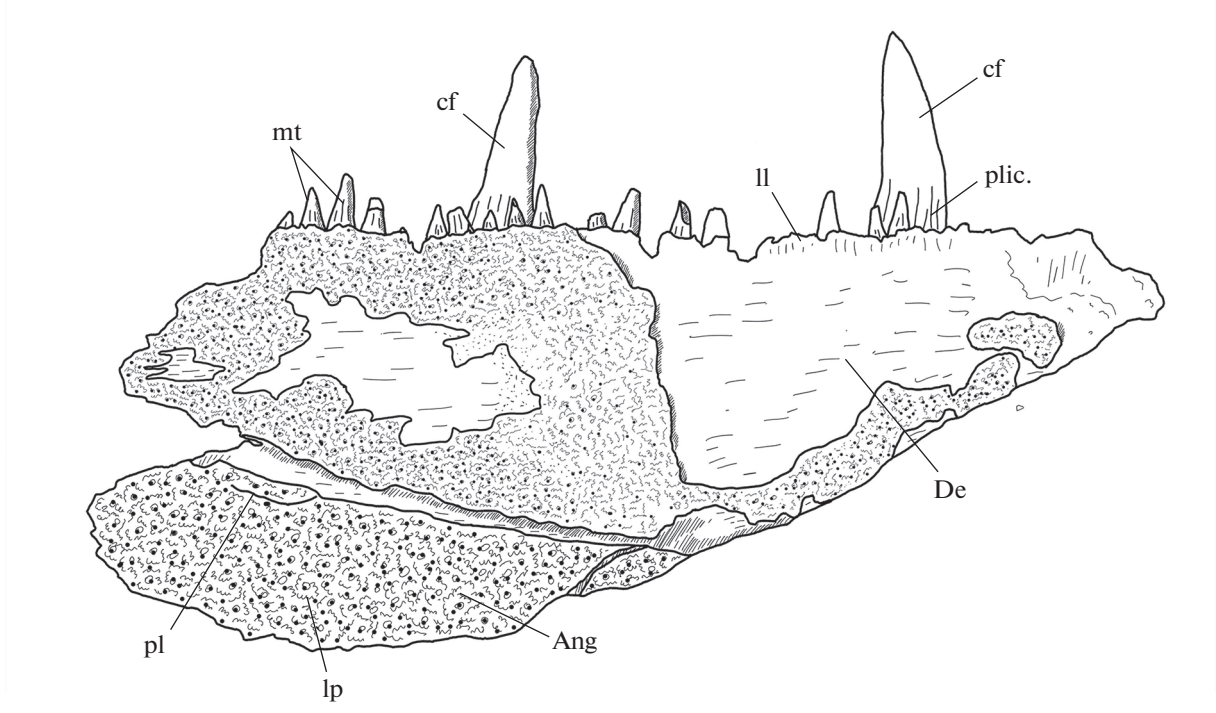
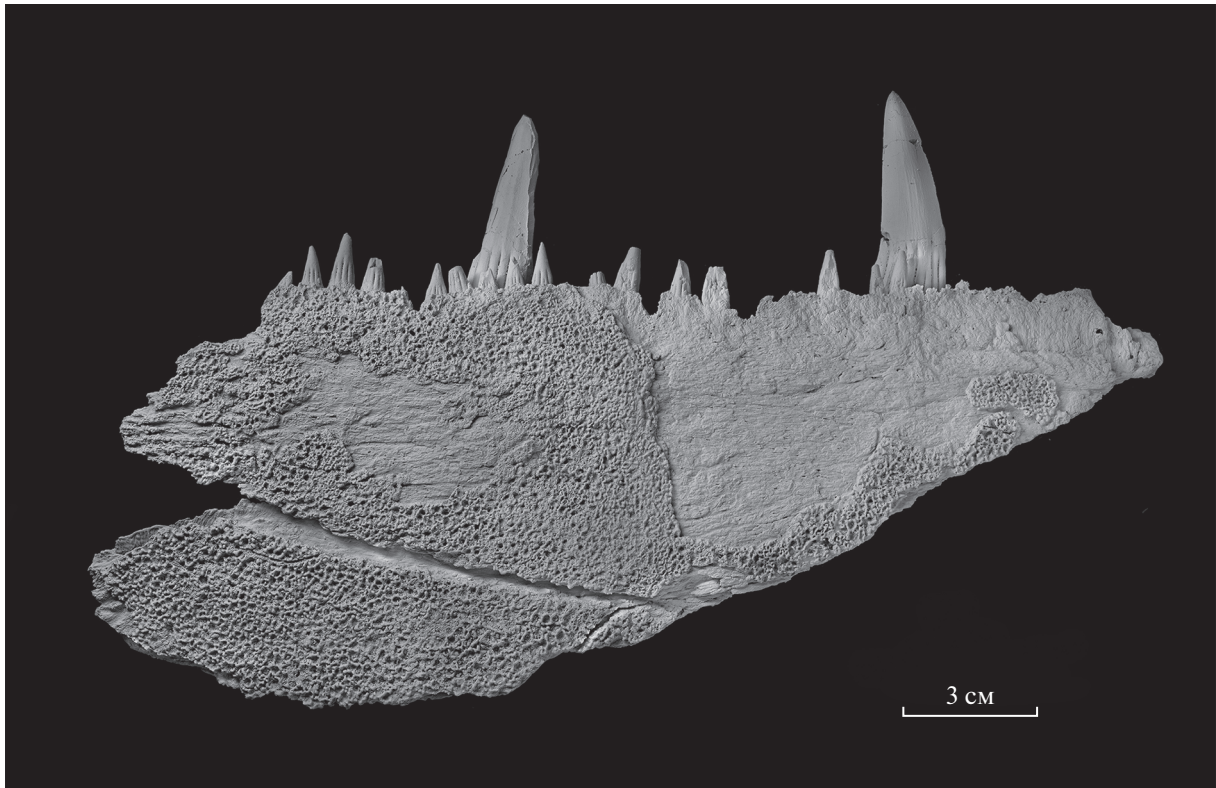
Снаружи угловая кость отделена от зубной широкой шовной поверхностью. С лингвальной стороны к угловой кости прикрепляются вентральные части вертикальных пластин короноидов. На внутренней поверхности кости пучки костных волокон создают рисунок из продольных разветвляющихся гребешков. Вентральный край угловой кости с внутренней стороны образует тонкий, загнутый лингвально гребень, ограничивающий желоб с несколькими отверстиями, отмечающими прохождение веточек сейсмоденситивного мандибулярного канала. Не сохранившаяся заднепластинчатая кость (*postspleniale*) скреплялась с угловой костью с образованием плоской площадки.

Покровная скульптура на зубной и угловой костях состоит из ямок и гребешков, сливающихся в сеть. Дно и стенки ямок пронизаны мелкими отверстиями многочисленных сосудов; вероятнее всего, в этих ямках располагались сосудистые петли, питавшие кожный покров. Ячейки скульптуры на угловой кости несколько крупнее, чем на зубной (рис. 3). С лабиальной стороны на угловой кости в постеродорсальной части, вблизи ее шва с зубной костью, располагается короткая изогнутая ямочная линия, передним концом упирающаяся в шов между костями (рис. 4).

Из короноидного ряда сохранились прекоронаид (или первый короноид) и интеркороноид (или второй короноид), между ними расположена короноидная яма с отверстием в дне (рис. 5). Вертикальная пластина на месте соприкосновения короноидных клыков с зубной костью истончена,



**Рис. 2.** *Rhizodus serpukhovensis* sp. nov., голотип ПИН, № 2878/581, фрагмент нижней челюсти, с лингвальной стороны; внешний вид и прорисовка. Обозначения: Ang – угловая кость; cf – короноидный клык; Co<sub>1</sub> – прекороноид, или первый короноид; Co<sub>2</sub> – интеркороноид, или второй короноид; De – зубная кость; fs – лунка замещающего клыка; if – интеркороноидная яма; ll – внешняя кромка ротового края зубной кости; mt – маргинальные зубы; plic – складки основания.

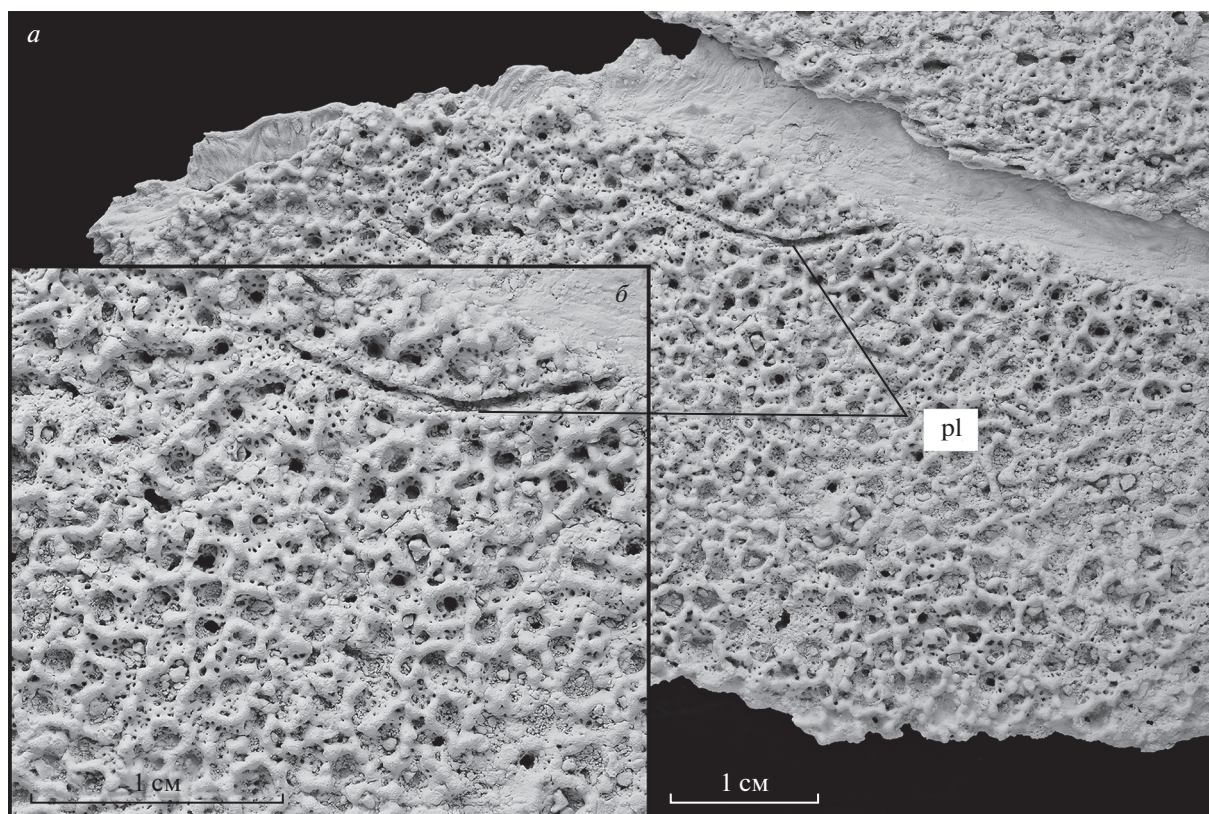


**Рис. 3.** *Rhizodus serpukhovensis* sp. nov., голотип ПИН, № 2878/581, фрагмент нижней челюсти, с лабиальной стороны; внешний вид и прорисовка. Обозначения: lp – поры боковой линии, pl – ямочная линия; остальные как на рис. 2.

вытесненная основаниями клыков, т.е., последние контактируют одной стороной с зубной костью. Зубной ряд вертикальных пластин не развит. Горизонтальная пластина короноидов разви-

та в большей степени у второго, и в меньшей — у первого короноида. Днища лунок замещающих зубов на горизонтальной пластине перфорированы крупными отверстиями, предположительно





**Рис. 4.** *Rhizodus serpukhovensis* sp. nov., голотип ПИН, № 2878/581, фрагмент нижней челюсти, с лабиальной стороны; покровная скульптура угловой кости (а) и увеличенное изображение ямочной линии (б). Обозначение: pl – ямочная линия.

возникшими в результате деятельности одонтокластов в процессе замены клыков. Предсочленовная кость (praearticulare) не сохранилась, но площадка ее прикрепления к короноидам отмечена грубой шовной поверхностью.

Зубная система состоит из краевых зубов, расположенных в один ряд на зубной кости, и клыков на короноидах. На имеющемся фрагменте сохранились 19 краевых зубов и 10 лунок замещающих зубов, которые по отношению к краевым зубам расположены неравномерно. Краевые зубы достигают наибольшего размера в местах лингволабиальных утолщений ротового края зубной кости, связанных с примыканием передних и задних пластин короноидов, а наименьшего – напротив пар короноидных клыков. Краевые зубы высококонические, их вершинки слегка загнуты лингвально. Самый крупный краевой зуб высотой 20.1 мм расположен перед прекороноидом. Диаметр основания краевого зуба приблизительно в 2.5–3 раза меньше его высоты. Складки основания зуба занимают около 2/3 высоты. В поперечном сечении краевые зубы круглые, без режущего канта. Эмалеподобная ткань, выстилающая зубы, прослеживается до орального края зубной кости. Лабиальнее ряда краевых зубов на внешнем рото-

вом крае зубной кости на уровне интеркороноидного и, предположительно, короноидного клыков расположены два маленьких зуба “первой генерации” (Chen et al., 2020).

На каждом из двух имеющихся короноидов располагаются по рабочему высококоническому клыку и по лунке замещающего клыка. Высота короноидного клыка составляет около 10 см, приблизительно в четыре раза больше его диаметра и в пять раз больше высоты краевых зубов. Складки основания занимают более половины высоты клыка. Средняя часть прекороноидного клыка деформирована в процессе седиментогенеза.

Апикальная половина клыка интеркороноида слегка наклонена вперед и лингвально. Форма сечения обоих клыков изменяется по высоте от округлой у основания до уплощенной лингволабиально у вершины. В отличие от краевых зубов, на короноидных клыках с передней и задней сторон располагаются острые гладкие режущие канты, протягивающиеся до уровня верхней кромки зубной кости. Базальная граница распространения эмалеподобной ткани на клыках, отмечающая границу прилегания мягких тканей, приблизительно совпадает с уровнем оснований краевых зубов.

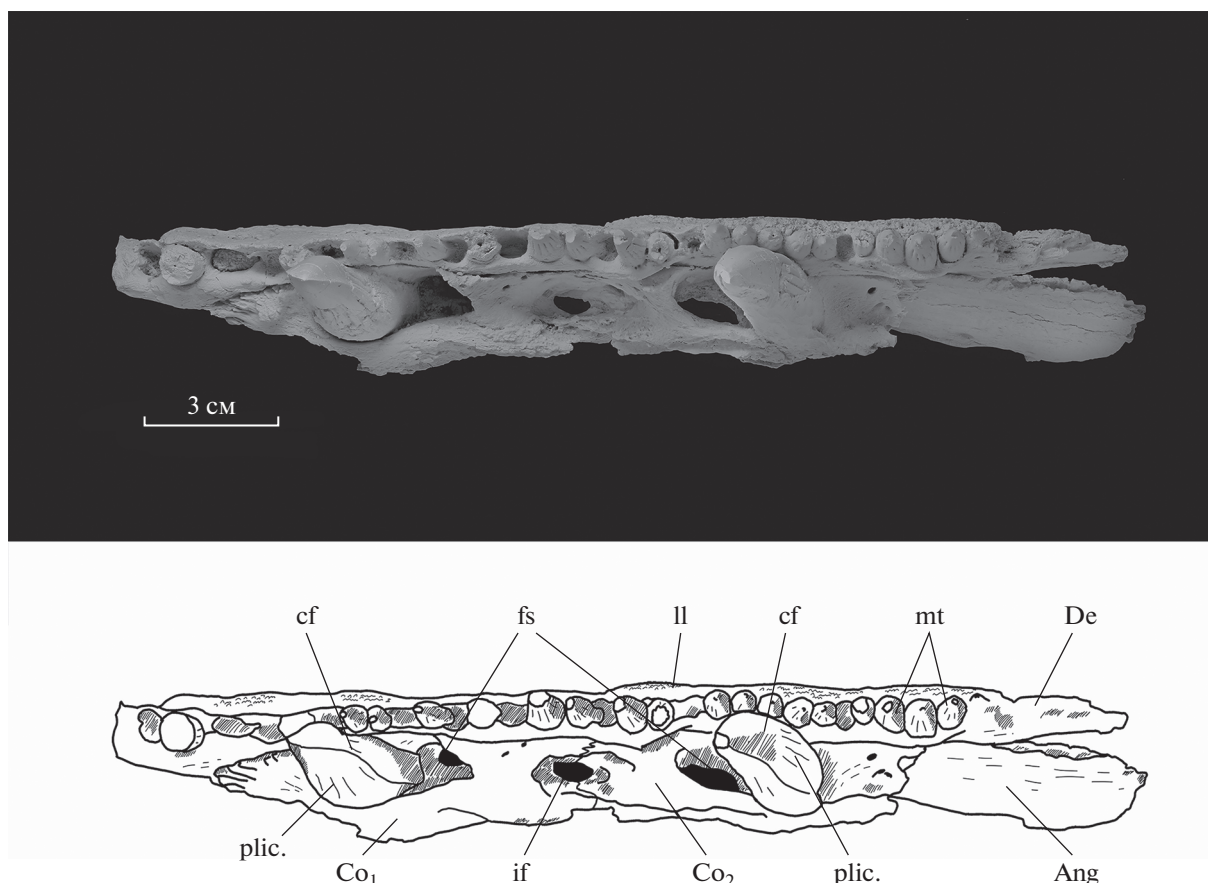


Рис. 5. *Rhizodus serpukhovensis* sp. nov., голотип ПИН, № 2878/581, фрагмент нижней челюсти, с дорсальной стороны; внешний вид и прорисовка. Обозначения как на рис. 2.

Размеры в мм. Длина образца (экз. ПИН, № 2878/581) – 250, ширина в средней части – 80, расстояние между короноидными клыками – 80, высота прекороноида с клыком – 103.2, высота интеркороноида с клыком – 95.4. Диаметр прекороноидного клыка – 18.6, диаметр интеркороноидного клыка – 17.3. Целые краевые зубы: высота самого крупного – 20.1, диаметр – 10.3; высота самого мелкого – 4.5, диаметр – 2.3; высота среднего – 13.5, диаметр – 5.9. Толщина зубной кости в среднем – 3.2.

Сравнение. Новый вид отличается от *R. hibberti* наличием интеркороноидной ямы и наличием на зубной кости пор, через которые на внешнюю поверхность открываются веточки сейсмочувствительного канала. Кроме того, в отличие от *R. hibberti*, у нового вида заднепластинчатая (*postspleniale*) и угловая кости скреплялись с образованием лишь плоской площадки, а не с помощью зубчатого шва. Угловая кость у *R. serpukhovensis* sp. nov. длиннее, доходит до середины прекороноида, а у *R. hibberti* – до уровня интеркороноидной ямы, а надугловая кость (*supraangulare*) также длиннее, доходит до середины третьего коронои-

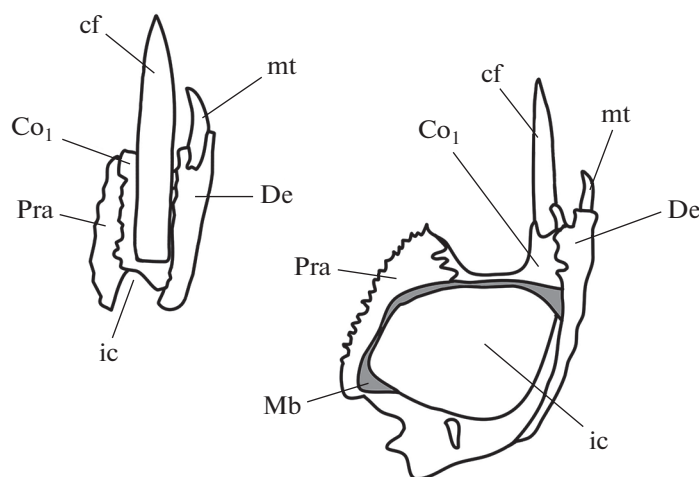
да, в то время как у *R. hibberti* – до передней половины аддукторной ямы.

Материал. Голотип.

#### МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРОЕНИЯ ЗУБОВ РИЗОДОНТИФОРМОВ

Зубы ризодонтиформов, в отличие от остеолепиформов и поролепиформов, очень сильно укреплены в челюсти (рис. 6). Основания симфизных клыков представителей рода *Rhizodus* равны по высоте или даже превышают высоту коронки и могут достигать высоты зубной кости в самой широкой ее части. Высота оснований короноидных клыков уменьшается по мере сужения зубной кости в каудальном направлении (Jeffery, 2003). Скорее всего, основная зона захвата добычи, связанная с максимальными нагрузками, приходилась на передние клыки. Откусывание части тела добычи ризодонтами могло совершаться в этих условиях при вращательном движении туловища, как это делают современные крокодилы и акулы (Andrews, 1985).





**Рис. 6.** *Rhizodus hibberti* (Agassiz et Hibbert in Hibbert) (слева) и *Eusthenopteron foordi* Whiteaves (справа); схематическое изображение нижней челюсти на уровне прекоронаидного клыка в поперечном сечении (из: Jeffery, 2003). У *Rhizodus hibberti* короноид сильно зажат между зубной и предсочленовой костями, благодаря чему короноидный клык глубоко входит в кость и за счет этого укрепляется. Обозначения: ic – меккелева полость, Mb – Меккелева кость, Pra – предсочленовая кость; остальные как на рис. 2.

Краевые зубы ризодонтиформов несколько загнуты лингвально, и принцип их действия можно сравнить с принципом действия сигмовидно изогнутых зубов удавообразных змей. Во-первых, такая форма позволяет увеличить расстояние между верхушками зубов, не изменяя расстояния между основаниями, что увеличивает устойчивость каждого из зубов под давлением и дает больше шансов удержать жертву. Во-вторых, поверхность раны, наносимой изогнутым клыком, на теле жертвы будет больше, так как удар будет наноситься под углом. Тот же эффект помогает при попытках жертвы вырваться – загнутые зубы удерживают ее лучше (Deufel, Cundall, 1999).

Рабочие канты на короноидных клыках представителей родов *Rhizodus* и *Screbinodus* были важны для увеличения диаметра раны на теле добычи, а также имели значение для укрепления зуба при давлении в ретро-каудальном направлении. Края такого типа могли компенсировать негативный эффект, производимый изогнутостью зубов, которая выражена несколько слабее у рыб, относимых к родам *Rhizodus* и *Screbinodus* в сравнении с родами *Gooloogongia* и *Strepsodus* (Jeffery, 2003). Кроме того, режущие канты могли служить для отрывания куска от тела жертвы во время резких движений передней части туловища из стороны в сторону (Andrews, 1985).

Схожими с представителями рода *Rhizodus* формой и размерами зубов обладали некоторые юрские мозазавры (напр., *Metiorhynchus cultridens*, *Temnodontosaurus platyodon*). Их тонкие, гладкие, прямые зубы с острыми режущими кантами с обеих сторон и заостренной верхушкой не просто пронизывали жертву, а рассекали ее. Мо-

завры охотились в основном на некрупную рыбу (0.6–0.9 м), гигантских кальмаров, белемнитов и аммонитов, и даже черепах (Massare, 1987). Это говорит о большом разнообразии возможной добычи для хищников с таким типом зубов.

Симфизные клыки представителей родов *Rhizodus*, *Screbinodus* и *Strepsodus* крупнее короноидных клыков. Расстояние между симфизными и короноидными клыками позволяет предположить, что жертва умертвлялась симфизными клыками, затем переводилась в продольное положение для глотания (скорее всего, головой вперед по направлению движения в пасть хищника) (Jeffery, 2003). По-видимому, размер добычи по ширине (высоте) тела был не меньше расстояния между клыками верхней и нижней челюстей при их смыкании, то есть, добыча была достаточно крупной, чтобы быть удержанной хищником. Так как на изученном фрагменте *Rhizodus serpukhovensis* sp. nov. можно измерить расстояние между каждым из двух короноидных клыков и интеркороноидной ямой между ними (куда входил клык верхней челюсти), то можно сказать, что расстояние между клыками верхней и нижней челюстей изученного экземпляра в сомкнутом положении достигало примерно 5 см.

Крупнейшие представители рода *Rhizodus* достигали 7 м в длину, и этого было достаточно, чтобы проглатывать целиком даже относительно крупную добычу (Andrews, 1985). По мнению Джеффри (Jeffery, 2012), длина челюсти составляет 15.8% длины тела рыбы. Размер изученного в работе фрагмента (25 см) составляет примерно треть всей челюсти (если опираться на реконструкции челюстей ризодонтид, сделанные

Джеффри), следовательно, оценить длину рыбы при жизни можно приблизительно в 4.5–5 м.

Из того же слоя, из которого происходит описанный в настоящей статье вид *R. serpukhovensis* sp. nov., неизвестны остатки крупных рыб, которые могли бы считаться его добычей. Однако, из других слоев стешевского горизонта известны находки гигантских хрящевых рыб (колл. ПИН, № 2878, неопубликованный материал): *Stethacanthus altonensis* St. John et Worthen, *Metaxyacanthus rossicus* Inostrantzeff и *Erismacanthus* sp. Кроме того, из британских местонахождений Ворди и Бёрдихаус, в которых был найден *Rhizodus hibberti*, известны четвероногие *Lethiscus stocki* Wellstead, *Dolichopareias disjectus* Watson и *Pholidogaster pisciformis* Huxley (Smithson, 1985), которые также могли быть потенциальной добычей для рыб рода *Rhizodus*. Учитывая гигантские размеры рыбы, размеры и форму ее зубов, можно предположить, что *Rhizodus serpukhovensis* sp. nov. был крупнейшим хищником в стешевском сообществе позвоночных.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из нижнего карбона (серпуховский ярус) местонахождения Заборье (Московская обл., Серпуховский р-н) описан новый вид ризодонтиформной рыбы – *Rhizodus serpukhovensis* sp. nov. Изученный экземпляр найден в криноидных известняках стешевского горизонта и является самой молодой находкой черепного материала, относимого к роду *Rhizodus*, среди известных ранее, а также первой каменноугольной ризодонтиформной рыбой, найденной в России.

Описанный в настоящей статье материал отличается от известного ранее британского и североамериканского рядом морфологических признаков: наличием интеркоронаидной ямы, пор мандибулярного сейсмодендритного канала на зубной кости, ямочной линии на угловой кости, а также несколько другой формой и расположением костей.

Морфофункциональный анализ строения зубов ризодонтид показал, что загнутые внутрь симфизные клыки служили для захвата добычи, прямые коронаидные клыки с режущими кантами способствовали нанесению глубокой режущей раны на теле жертвы и переводением ее в пригодное положение для заглатывания, загнутые лингвально краевые зубы удерживали добычу.

Гигантские размеры, сильные челюсти, острые клыки *R. serpukhovensis* sp. nov. позволяют предположить, что он был доминантным хищником в стешевском сообществе позвоночных.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробьева Э.И.* Подкласс *Crossopterygii*. Кистеперые рыбы // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Беспчелюстные и древние рыбы / Ред. Новицкая Л.И., Афанасьева О.Б. М.: ГЕОС, 2004. С. 272–372.
- Воробьева Э.И., Обручев Д.В.* Подкласс *Sarcopterygii* // Основы палеонтологии. Беспчелюстные, рыбы / Ред. Обручев Д.В. М.: Наука, 1964. С. 268–322.
- Andrews S.M.* Rhizodont crossopterygian fish from the Dinantian of Foulden, Berwickshire, Scotland, with a re-evaluation of this group // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Earth and Environ. Sci.* 1985. V. 76. № 1. P. 67–95.
- Andrews S.M., Westoll T.S.* The postcranial skeleton of rhizodontian fishes excluding *Eusthenopteron* // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Earth and Environ. Sci.* 1970. V. 68. № 12. P. 391–489.
- Aretz M., Herbi H.G., Wang X.D.* The Carboniferous Period // *Geologic Time Scale 2020*. V. 2 / Eds Gradstein F.M., Ogg J.G., Schmitz M.D., Ogg G.M. Amsterdam: Elsevier, 2020. P. 811–874.
- Buckland W.* *Geology and Mineralogy Considered with Reference to Natural Theology*. V. 1. Philadelphia: Carey, Lea and Blanchard, 1837. 468 p.
- Chen D., Blom H., Sanchez S. et al.* The developmental relationship between teeth and dermal odontodes in the most primitive bony fish *Lophosteus* // *Elife*. 2020. V. 9. P. 1–20.
- Deufel A., Cundall D.* Do booids stab prey? // *Copeia*. 1999. P. 1102–1107.
- Egerton P.G., Cole E.W.W.* *A Systematic and Stratigraphical Catalogue of the Fossil Fish in the Cabinets of Lord Cole and Sir Philip Grey Egerton: Together with an Alphabetical and Stratigraphical Catalogue of the Same Species, with References to Their Published Figures and Descriptions*. L.: R. and J.E. Taylor, 1837. 29 p.
- Gibshman N.B., Kabanov P.B., Alekseev A.S. et al.* Novogurovsky Quarry—Upper Visean and Serpukhovian // Type and reference Carboniferous Sections in the South Part of the Moscow Basin. М.: Borissiak Paleontol. Inst. Russ. Acad. Sci., 2009. P. 13–44.
- Hibbert S.* On the fresh-water limestone of Burdiehouse in the neighbourhood of Edinburgh, belonging to the Carboniferous Group of Rocks. With supplementary notes on other freshwater limestones // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Earth and Environ. Sci.* 1836. V. 13. № 1. P. 169–282.
- Jarvik E.* On the Dermal Bones, Sensory Canals and Pit-lines of the Skull in *Eusthenopteron foordi* Whiteaves: With Some Remarks on *E. säve-söderberghi* Jarvik. Stockholm: Almqvist & Wiksells, 1944. 115 p.
- Jeffery J.E.* Mandibles of rhizodontids: anatomy, function and evolution within the tetrapod stem group // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Earth and Environ. Sci.* 2003. V. 93. № 3. P. 255–276.
- Jeffery J.E.* The Carboniferous fish genera *Strepsodus* and *Archichthys* (*Sarcopterygii*: *Rhizodontida*): clarifying 150 years of confusion // *Palaeontology*. 2006. V. 49. Pt 1. P. 113–132.
- Jeffery J.E.* Cranial morphology of the Carboniferous rhizodontid *Screbinodus ornatus* (Osteichthyes: *Sarcopterygii*) // *J. Syst. Palaeontol.* 2012. V. 10. № 3. P. 475–519.

- Johanson Z., Jeffery J.E., Challands T. et al.* A new look at Carboniferous rhizodontid humeri (Sarcopterygii; Tetrapodomorpha) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2020. V. 40. № 3: e1813150.  
<https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1813150>
- Long J.A.* A new rhizodontiform fish from the Early Carboniferous of Victoria, Australia, with remarks on the phylogenetic position of the group // *J. Vertebr. Paleontol.* 1989. V. 9. № 1. P. 1–17.
- Massare J.* Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles // *J. Vertebr. Paleontol.* 1987. T. 7. № 2. P. 121–137.
- Menning M., Schneider J.W., Alekseev A.S. et al.* Global time scale and regional stratigraphic reference scales of central and west Europe, east Europe, Tethys, south China, and North America as used in the Devonian–Carboniferous–Permian Correlation Chart 2003 (DCP 2003) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2006. V. 240. P. 318–372.
- Miall L.C.* On the structure of the skull of *Rhizodus* // *Quart. J. Geol. Soc.* 1875. V. 31. № 1–4. P. 624–627.
- Nikolaeva S.V., Alekseev A.S., Kulagina E.I. et al.* An evaluation of biostratigraphic markers across multiple geological sections in the search for the GSSP of the base of the Serpukhovian Stage (Mississippian) // *Palaeoworld.* 2020. V. 29. № 2. P. 270–302.
- Owen R.* Odontography, or, a treatise on the comparative anatomy of the teeth; their physiological relations, mode of development, and microscopic structure in the vertebrate animals. L.: Hippolyte Bailliere, 1840. 655 p.
- Smithson T.R.* Scottish Carboniferous amphibian localities // *Scottish J. Geol.* 1985. V. 21. № 2. P. 123–142.
- Traquair R.H.* On the genus *Rhizodus* // *Proc. Roy. Soc. Edinburgh.* 1878. V. 9. P. 657–660.
- White E.* The fish-fauna of the Cementstones of Foulden, Berwickshire // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Earth and Environ. Sci.* 1927. V. 55. № 1. P. 255–287.
- Young J.* Notice of the occurrence of *Rhizodus hibberti* in Carboniferous Strata in the neighbourhood of Glasgow // *Trans. Geol. Soc. Glasgow.* 1865. V. 2. № 1. P. 38–39.

## A New Species of Rhizodontiform Sarcopterygian Fish (Sarcopterygii: Rhizodontiformes) from the Lower Carboniferous of the Moscow Region

A. Yu. Smirnova

*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

The new specimen of the genus *Rhizodus*—*R. serpukhovensis* represented by a fragment of the lower jaw is described from the Lower Carboniferous (Serpukhovian Stage, Steshevo Horizon), of Central Russia (Moscow Region, Zaborye locality). Previously, this genus was known only from the Viséan deposits of Western Europe and the USA. Good preservation of the new material makes possible the description of features unknown for this genus as the presence of an intercoronoid pit and a branch of the mandibular seismosensory canal on the dentary. A morphological and functional analysis of the teeth of rhizodontids was carried out, which suggests the position of *R. serpukhovensis* sp. nov. at the level of the highest consumer in the trophic structure of the Steshevo vertebrate community, which also indicates the gigantic size and powerful jaws of the fish. Presumably, its diet consisted of large cartilaginous fishes and tetrapods.

**Keywords:** Sarcopterygii, Rhizodontiformes, *Rhizodus serpukhovensis* sp. nov., lower jaw, new species, Serpukhovian Stage, Central Russia, Zaborye quarry, morphology, morphofunctional analysis, ichthyophagy

УДК 568.113.3:551.763.333(470)

## ПРИМЕНЕНИЕ ЗИГАПОФИЗНОЙ СКЕЛЕТОХРОНОЛОГИИ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ВОЗРАСТА БАЗАЛЬНОГО МОЗАЗАВРИДА (SQUAMATA, MOSASAURIDAE) ИЗ КАМПАНА САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 г. Д. В. Григорьев<sup>a, b, \*</sup>, М. С. Архангельский<sup>c, d</sup>, В. В. Колчанов<sup>a, b</sup>, В. В. Буланов<sup>e</sup>,  
А. Г. Сенников<sup>e</sup>, В. К. Голубев<sup>e</sup>, П. П. Скучас<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 199034 Россия

<sup>b</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

<sup>c</sup>Саратовский государственный технический университет, Саратов, 410054 Россия

<sup>d</sup>Саратовский государственный университет, Саратов, 410012 Россия

<sup>e</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

\*e-mail: grigoriev\_dmitry@mail.ru

Поступила в редакцию 10.01.2022 г.

После доработки 03.02.2022 г.

Принята к публикации 03.02.2022 г.

Для определения индивидуального возраста базального мозазаврида (представителя подсемейства *Halisaurinae*) из позднемелового местонахождения Белое Озеро (Саратовская область) по шейному позвонку был использован метод зигапофизной скелетохронологии. В результате подсчета зигапофизных ростовых гребней на правом переднем сочленовном отростке было установлено, что возраст животного, которому принадлежал этот позвонок, составлял не менее 11 лет. Отсутствие резкого сокращения расстояния между зигапофизными гребнями указывает на то, что первые 11 лет жизни, до момента гибели, животное росло быстро и равномерно, и достигло длины около 6 метров.

**Ключевые слова:** Mosasauridae, Halisaurinae, скелетохронология, зигапофизы, зигапофизные циклиты, продолжительность жизни, верхний мел, кампан

**DOI:** 10.31857/S0031031X2204002X

### ВВЕДЕНИЕ

Мозазавриды – группа крупных вторичноводных морских варанообразных ящериц, существовавшая в позднем мелу с туронского времени (возможно, сеноманского) по конец маастрихтского века. Мозазавриды обитали в эпиконтинентальных морях и на шельфах, прилегающих к глубоководным впадинам. Их остатки были найдены на всех континентах, в т.ч. в Антарктиде (Polcun et al., 2014). В Европейской части России и на смежных территориях разрозненные остатки и неполные скелеты мозазавриды обычны (Первушов и др., 1999).

Подавляющее число костных остатков мозазавриды из России были найдены на территории Поволжья – в Пензенской, Саратовской и Волгоградской областях. Материал с исключительной сохранностью происходит из “Белого Озера” – кампанского местонахождения, расположенного у одноименного села в Лысогорском р-не Саратовской обл. Местонахождение представляет собой серию оврагов, вскрывающих отложения ры-

бушкинской свиты, по стратиграфическому объему соответствующей большей части нижнего и низам верхнего кампана (Олферьев, Алексеев, 2005). В верхней части отложений свиты находится фосфоритовый горизонт – прослой, состоящий из фосфоритовых желваков, имеющих различную концентрацию. Позвонок мозазавриды, описываемый в настоящей работе, был найден в фосфоритовом слое. Из местонахождения ранее были описаны разрозненные остатки рыб, птерозавров (Аверьянов, Попов, 2014; Аверьянов и др., 2016; Averianov, Arkhangelsky, 2020), лобная кость мозазавриды *Clidastes propython* Cope, 1869 (Григорьев и др., 2015), остатки черепов и плезиозавров (Очев, 1976; Архангельский и др., 2007; Danilov et al., 2018; Zverkov et al., 2018).

В 2017 г. в ходе раскопочных работ на местонахождении студент Саратовского государственного технического ун-та А.А. Щетинкин обнаружил шейный позвонок мозазавриды с необычной морфологией, отнесенный к представителю подсемейства хализаврин (*Halisaurinae*). Остат-

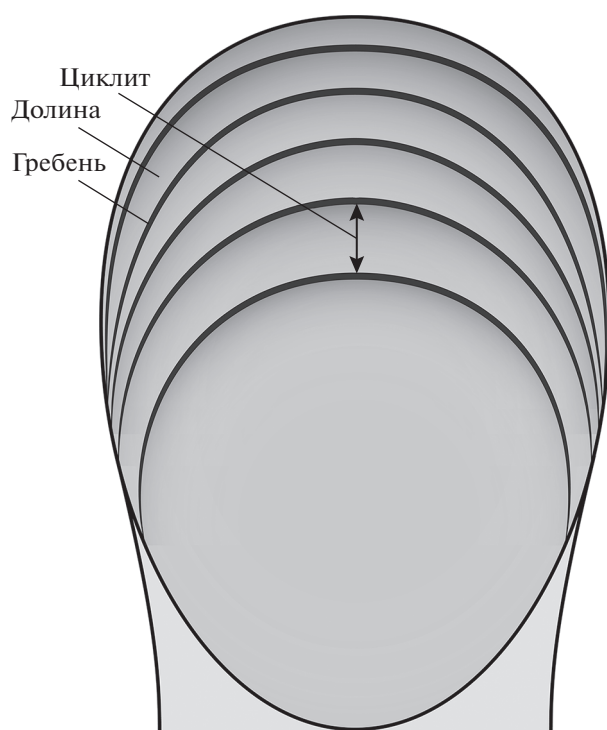


Рис. 1. Схематическое изображение зигапофиза, поясняющее терминологию, используемую в статье.

ки хализаврин ранее не описывались с территории России.

На передних и задних сочленовных отростках (пре- и постзигапофизах соответственно) изученного позвонка мозазаврида невооруженным глазом видны концентрические структуры. Подобные структуры (зигапофизные ростовые зоны, или зигапофизные циклиты) ранее отмечались на сочленовной поверхности зигапофизов у разных тетрапод, в т.ч. у чешуйчатых рептилий (Venczel et al., 2015; Petermann, Gauthier, 2018; Skutschas et al., 2020), и использовались для определения индивидуального возраста (в рамках зигапофизного скелетохронологического анализа).

В настоящей статье приводится морфологическое описание шейного позвонка мозазаврида из местонахождения “Белое Озеро” и данные о его индивидуальном возрасте, полученные методом зигапофизной скелетохронологии. Для представителей семейства Mosasauridae подобные сведения публикуются впервые.

Описываемый экземпляр (ZIN PH № 29/90) хранится в палеогерпетологической коллекции Зоологического ин-та РАН (ЗИН) в С.-Петербурге (ZIN PH). Для сравнения использовались материалы из коллекции Музея естественной истории Маастрихта (NHMM, Нидерланды) и Музея естественной истории Марракеша (MHNМ.КН, Марокко).

## МЕТОД ЗИГАПОФИЗНОЙ СКЕЛЕТОХРОНОЛОГИИ

В скелетохронологии для определения индивидуального возраста применяется прямой подсчет циклических годовых ростовых меток (Woodward et al., 2013; Buffrenil, Quilhac, 2021). Такие циклические годовые ростовые метки могут наблюдаться внутри скелетных структур (в костях, в цементе), и их подсчет осуществляется при применении классической гистологической скелетохронологии, когда количество ростовых меток определяется на тонких срезах. При этом сами ростовые метки, которые учитываются при анализе, представлены либо линиями остановки роста (lines of arrested growth, LAGs), соответствующими полной остановке остеогенеза, либо линиями замедления роста (annuli), представленными слоями плотной аваскулярной костной ткани, которые соответствуют существенному замедлению остеогенеза (Woodward et al., 2013; Buffrenil, Quilhac, 2021).

Кроме внутренних ростовых меток существуют годовые ростовые метки, формирующиеся на поверхности костей, в т.ч. на поверхностях сочленовных отростков позвонков. Как было показано в предыдущих исследованиях, зигапофизные ростовые метки формируются в онтогенезе и отражают сезонные циклы (обычно годовые) нарастания костной ткани, хорошо коррелируя при этом с внутрикостными ростовыми метками (LAGs) (Petermann, Gauthier, 2018; Skutschas et al., 2020). Прямой подсчет их числа может использоваться как альтернатива (или как дополнение) классическому деструктивному скелетохронологическому подходу, который требует подготовки тонких срезов костей и последующего подсчета линий остановок роста или линий замедления роста (Petermann, Gauthier, 2018; Skutschas et al., 2020).

Поскольку устоявшейся терминологии для зигапофизной скелетохронологии не существует, в данной работе мы вводим основные термины и понятия (по аналогии с гистологической скелетохронологией) (рис. 1).

Собственно, годовая ростовая метка в зигапофизной скелетохронологии — это зигапофизный гребень, который формируется в конце каждого цикла роста (при его замедлении/остановке). Зигапофизный гребень соответствует линиям остановок роста и/или линиям замедления роста в гистологии. Обозначать зигапофизный гребень как линию остановки роста (LAG), как это было сделано у Х. Питерманна и Ж. Готье (Petermann, Gauthier, 2018), нам представляется не совсем корректным, поскольку эти гребни могут быть достаточно широкими и формироваться при замедлении роста, а не при полной остановке (т.е., больше соответствовать линиям замедления ро-



ста в гистологии), а также потому, что использование одних и тех же терминов для обозначения внутренних и внешних ростовых меток вызовет путаницу при сравнении результатов разных скелетохронологических подходов.

Между зигапофизными гребнями расположены более низкие участки, соответствующие активному росту кости — данные структуры мы обозначаем как зигапофизные долины (*valles*). Весь годовой ростовой цикл включает в себя зигапофизную долину и гребень и обозначается как зигапофизный циклит [соответствует годовичному ростовому циклу (*annual growth cycle*) в работе Питерманна и Готье (*Petermann, Gauthier, 2018*)].

Подсчет числа зигапофизных гребней и циклитов позволяет реконструировать индивидуальный возраст, а оценка расстояния между гребнями (=оценка ширины циклитов) позволяет делать реконструкции характера роста (при быстром росте расстояние между гребнями будет большим, при замедлении роста оно будет уменьшаться).

Зигапофизные гребни состоят из минерализованного (кальцифицированного) хряща (*Skutschas et al., 2020*). На ископаемом материале кальцифицированный хрящ сохраняется хуже, чем кость, и часть зигапофизных гребней может утрачиваться при захоронении или препарировании. Соответственно, если сохранность зигапофизов на одном позвонке разная, то для анализа необходимо выбирать зигапофиз (или зигапофизы) с максимальным числом сохранившихся зигапофизных гребней. В нашем исследовании это наиболее хорошо сохранившийся правый презигапофиз с 11 зигапофизными гребнями.

### МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ПОЗВОНКА

Высокие вертикальные фасетки для причленения ребер позволяют предположить, что позвонок мог иметь положение с четвертого по седьмой в шейном отделе (*Holmes, Sues, 2000*).

Тело позвонка (рис. 2) сильно вытянуто и дорсовентрально сжато (соотношение длины к ширине — 1.95, ширины к высоте — 1.9). Его длина составляет 74 мм. Форма заднего мышелка эллипсоидная, его ширина — 38 мм, высота — 20 мм. Боковые отростки короткие, незначительно выступающие за презигапофизы. Фасетки для причленения ребер высокие и узкие, вентральные края практически вплотную примыкают к переднему мышелку. Ножка для причленения гигапофиза имеет каплевидную форму без ярко выраженного углубления. Презигапофизы массивные и сильно вытянутые вперед. Их длина — 27 мм от основания у спинномозгового канала.

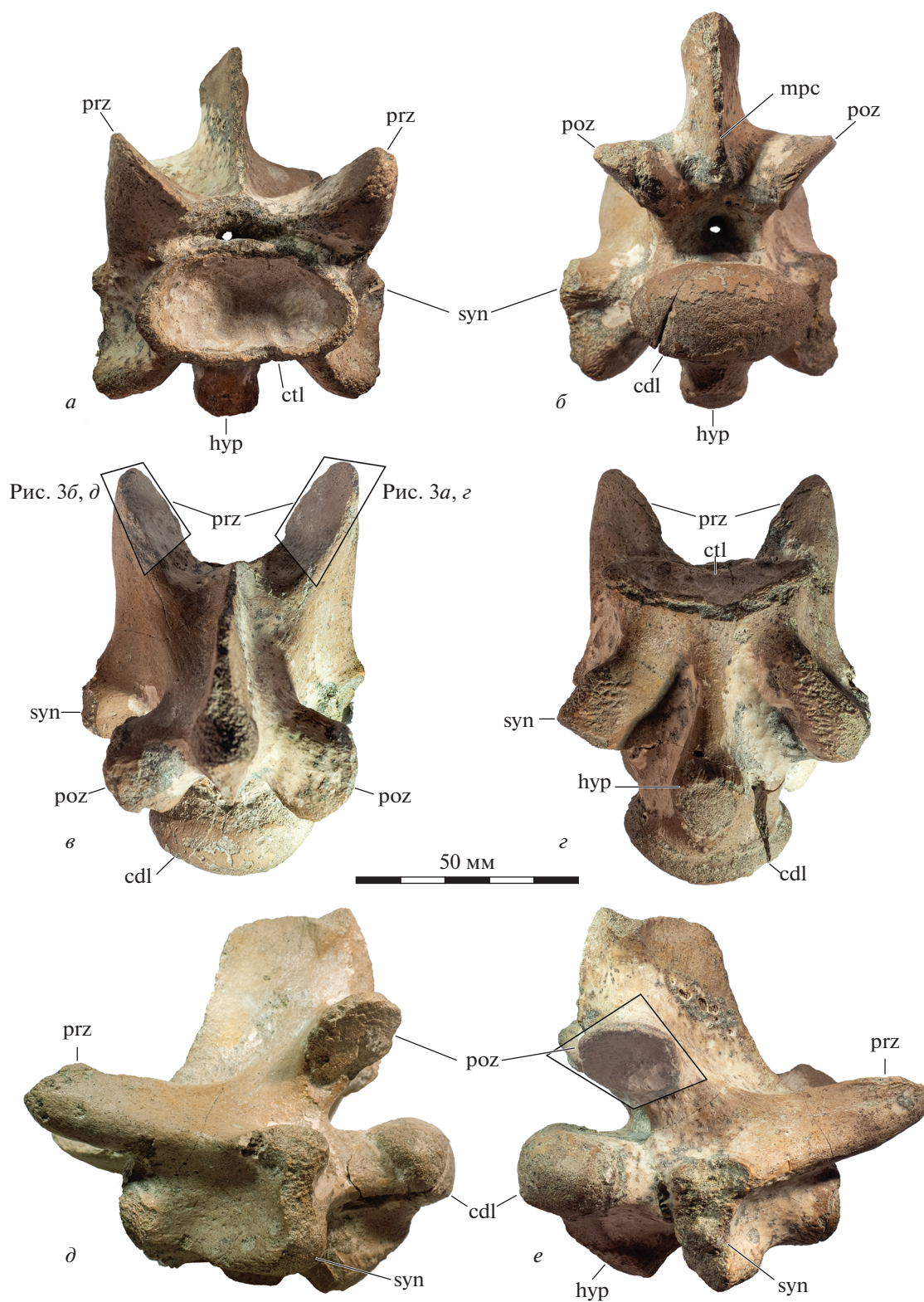
Сочленовные поверхности имеют сильно вытянутую эллипсоидную форму. Зигосфены и зигантры отсутствуют. Остистый отросток имеет ярко выраженный задний среднесагиттальный гребень, отсутствующий, например, у *Mosasaurus hoffmannii* Mantell, 1829 (шейный позвонок, экз. NHMM 06696-4, личные наблюдения Д.В. Григорьева), но хорошо выраженный, например, у *Phosphorosaurus ponpetelegans* Konishi et al., 2015.

### СРАВНЕНИЕ

Сильно уплощенная форма заднего мышелка характерна для представителей подсемейств *Plioplatecarpinae* и *Halisaurinae*, тогда как у большинства представителей *Mosasaurinae* и *Tylosaurinae* они практически круглые (*Russell, 1967; Caldwell, Bell, 1995*). Согласно М. Колдуэллу и Дж. Бэлли (*Caldwell, Bell, 1995*), соотношение длины тела позвонка/высоты заднего мышелка к длине тела позвонка/ширине заднего мышелка у *Plioplatecarpinae* находится в диапазоне от 1.18 до 1.47, а у *Halisaurinae* — от 1.46 до 2.16. У экз. ZIN PH № 29/90 это значение равно 1.94, что позволяет с большой уверенностью отнести его к *Halisaurinae*. В подавляющем большинстве представители хализаврин были некрупными мозазавридами длиной два—три метра (*Polcyn et al., 2013*). Исключение составляют представители рода *Pluridens* *Lingham-Soliar, 1998*, которые могли достигать 10 м и более (*Longrich et al., 2021*). В частности, для экз. MHNМ.КН.262, отнесенного к *Pluridens serpentis* *Longrich, 2021*, и имеющего расчетную длину приблизительно 6.5 м, длина четвертого шейного позвонка составляет примерно 81 мм (измерено по фотографии). У экз. ZIN PH № 29/90 длина тела позвонка составляет 74 мм, соответственно, длина тела могла быть приблизительно шесть метров. Такие крупные размеры косвенно указывают на то, что экз. ZIN PH № 29/90 мог принадлежать представителю рода *Pluridens*, но имеющихся данных недостаточно для обоснования этого предположения.

### ЗИГАПОФИЗНЫЙ СКЕЛЕТОХРОНОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

На сочленовой поверхности зигапофизов различимы концентрические ростовые метки, зигапофизные гребни, отражающие этапы ежегодного замедления/остановки роста. Подобные структуры различимы под косым освещением, и их максимальное число отмечено на правом презигапофизе (рис. 3, а, з). Левый презигапофиз и правый постзигапофиз были незначительно повреждены у основания при препарировании, поэтому зигапофизные ростовые гребни на них прослеживаются не в полной мере. На наиболее хорошо сохранившемся правом презигапофизе



**Рис. 2.** Шейный позвонок *Halisaurinae* gen. indet., экз. ZIN PH № 29/90: *a* – вид спереди, *б* – вид сзади, *в* – вентральный вид, *г* – дорсальный вид, *д, е* – виды сбоку; Саратовская обл., Белое Озеро; верхний мел, нижний кампан, рыбашикинская свита. Полупрозрачными четырехугольниками показаны области на зигапофизах с ростовыми гребнями, изображенными крупно на рис. 3. Обозначения: cdl – задняя сочленовная поверхность позвонка, ctl – передняя сочленовная поверхность позвонка, hyp – ножка гипапофиза, mpc – задний среднесагиттальный гребень, poz – постзигапофиз, или задний сочленовный отросток позвонка, prz – презигапофиз, или передний сочленовный отросток позвонка, syn – боковой отросток позвонка.

можно насчитать до 11 ростовых зигапофизных гребней. Гребни прослеживаются не по всей сочленовой поверхности и имеют дугообразную форму.

Ширина зигапофизных циклитов между первым и вторым и между вторым и третьим зигапофизными гребнями примерно одинаковая, далее ширина циклита между третьим и четвертым гребнями несколько увеличивается. С четвертого и по 11-й гребень ширина циклитов незначительно различается (визуально циклиты между седьмым и восьмым гребнями, а также между десятым и 11-м гребнями немного шире соседних и по ширине соответствуют циклитам между первым и вторым и между вторым и третьим зигапофизными гребнями). В целом, резкого сокращения расстояния между гребнями (т.е. резкого уменьшения ширины циклитов) не наблюдается.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Гистологическая скелетохронология — метод, широко используемый для определения индивидуального возраста позвоночных животных путем подсчета линий остановки роста (LAGs) — концентрических линий, образующихся ежегодно в связи с остановкой роста. Этот метод используется для определения возраста современных (Matsuki, Matsui, 2009; Эпова и др., 2016; Fornasiero et al., 2016; Guarino et al., 2016) и вымерших (Buffrenil, Buffetaut, 1981; Horner et al., 1999; Erickson, Tumanova, 2000; Skutschas et al., 2020) позвоночных. Для вымерших животных этот метод является основным источником получения информации об индивидуальном возрасте особи и темпах роста. Однако метод имеет ряд ограничений.

Например, с возрастом вместе с ростом кости происходит расширение медуллярной полости за счет резорбции внутренней части кортекса, “стирающее” информацию о раннем росте кости (соответственно, ранние ростовые метки не сохраняются). Именно поэтому получить достоверную информацию об индивидуальном возрасте животного, основываясь на данных классической скелетохронологии, можно лишь при использовании онтогенетических выборок с использованием сравнительного материала из разных частей скелета (Chinsamy, 1990; Horner et al., 1999; Erickson, Tumanova, 2000). Также на скелетах современных животных было показано (Schucht et al., 2021), что различные методики гистологической подготовки образцов дают разное число линий остановки роста при их подсчете. Более того, число этих линий не соответствует реальному возрасту животных — практически во всех случаях их число несколько меньше возраста. Тем не менее, это исследование подтверждает, что число линий остановки роста не больше возраста животного.

Еще одно ограничение связано с тем, что этот метод деструктивный и предполагает повреждение (подготовка гистологических срезов) исследуемого материала.

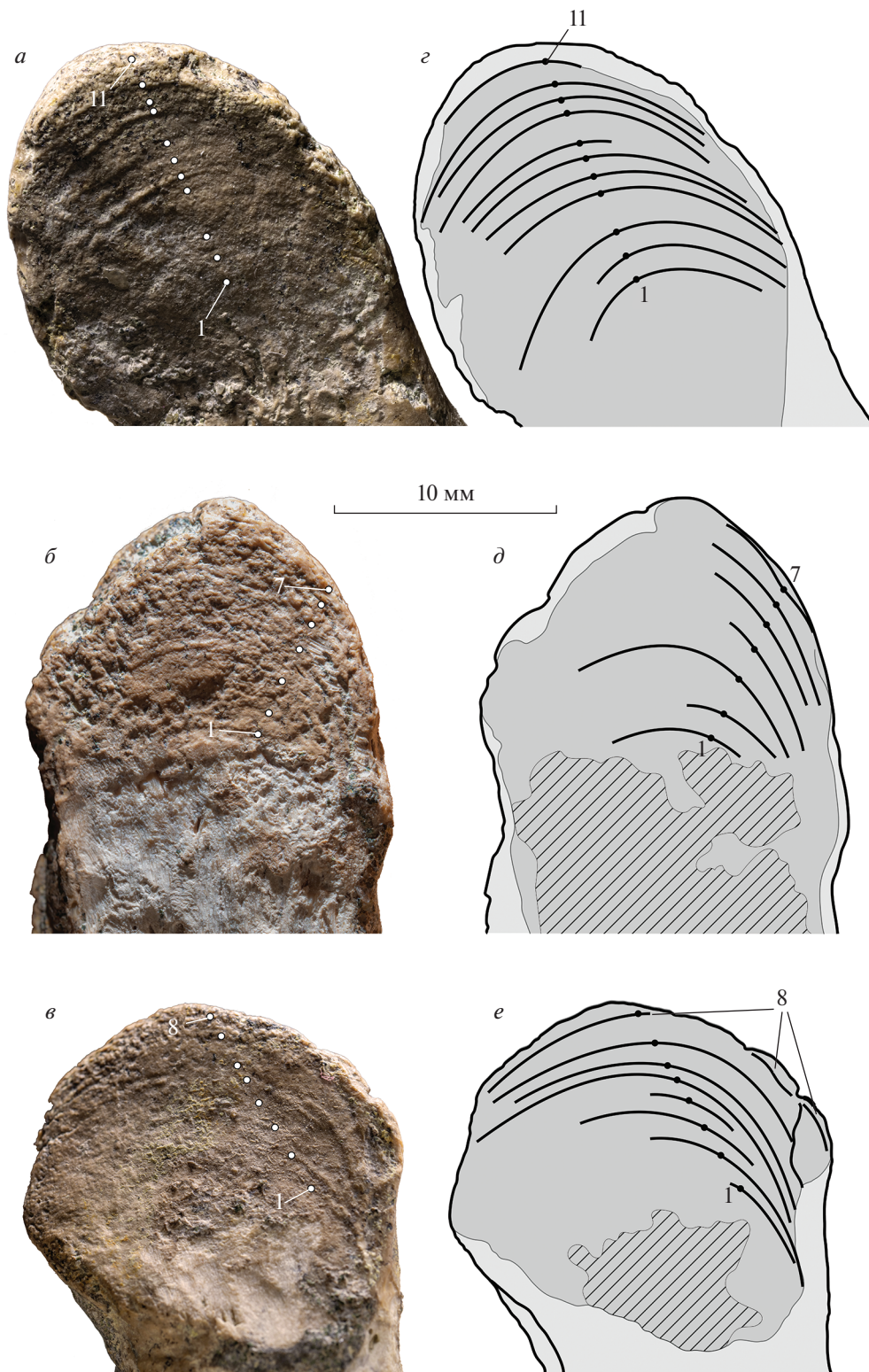
Сравнительно недавно на практике был применен метод зигапофизной скелетохронологии, лишенный ограничений, описанных выше. Данный метод заключается в подсчете количества зигапофизных гребней и позволяет реконструировать индивидуальный возраст, а также характер роста. Питерманн и Готье (Petermann, Gauthier, 2018) на примере современных и ископаемых змей показали, что зигапофизные гребни соответствуют линиям остановки роста (LAGs) на гистологических срезах, что позволяет определять индивидуальный возраст для некоторых групп позвоночных по внешним признакам на костных структурах (на основе изолированных позвонков). Зигапофизная скелетохронология может быть использована для всех тетрапод, у которых сохраняются зигапофизные гребни, например, саламандр, лягушек, антракозавров, сеймуриаморфов, парейазавров, лепидозавров и архозавров (Petermann, Gauthier, 2018; Skutschas et al., 2020).

Исходя из максимального числа видимых зигапофизных ростовых гребней (11), можно предположить, что возраст животного, которому принадлежал шейный позвонок ZIN PH № 29/90, равнялся 11 годам. Это было достаточно крупное животное, достигавшее около 6 м в длину. Учитывая, что последний (11-й) зигапофизный гребень находится не у самого внешнего края зигапофиза (внешний край зигапофиза соответствует зигапофизной долине), то можно предположить, что возраст животного был немногим более 11 лет на момент смерти.

Поскольку по всей длине зигапофиза не наблюдается резкого сокращения расстояния между зигапофизными гребнями, то можно сделать предположение, что первые 11 лет жизни животное росло достаточно быстро и равномерно до момента гибели. Отсутствие резкого сокращения расстояния между зигапофизными гребнями во внешней части зигапофиза свидетельствует, что рост животного на момент гибели не замедлился, что оно не вышло на ростовое плато и не достигло максимальных возможных размеров.

Сходное равномерное расположение зигапофизных гребней и, соответственно, сходный равномерный характер роста на протяжении первых нескольких лет жизни отмечался ранее для современных чешуйчатых рептилий — змей и ящериц (Petermann, Gauthier, 2018; Skutschas et al., 2020).





**Рис. 3.** Шейный позвонок *Halisaurinae* gen. indet., экз. ZIN PH № 29/90, сочленовные поверхности правого презигапофиза (а, з), левого презигапофиза (б, д) и правого постзигапофиза (в, е) с ростовыми гребнями, где з, д, е – пояснительные прорисовки ростовых ребер. На прорисовках темным серым цветом показаны сочленовные поверхности. Нумерация ростовых ребер на разных зигапофизах не соотносится друг с другом из-за различной степени сохранности.

\*\*\*

Авторы благодарят А.А. Щетинкина (Саратовский государственный технический ун-т, Россия) за помощь в проведении раскопок, М. Полцина (Южный методистский ун-т, Даллас, Техас, США) за ценные замечания по таксономической принадлежности ZIN РН № 29/90, Дж. Яхта (Музей естественной истории Маастрихта, Нидерланды) за доступ к коллекции NHMM, а также рецензентов А.О. Аверьянова (Зоологический ин-т РАН, С.-Петербург, Россия) и Н.Г. Зверькова (Геологический ин-т РАН, Москва, Россия) за конструктивные комментарии к тексту рукописи. Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект 20-04-00545а).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А.О., Архангельский М.С., Меркулов С.М.* Плечевая кость аждархида (Pterosauria, Azhdarchidae) из верхнего мела Саратовской области // Палеонтол. журн. 2016. № 4. С. 93–97.
- Аверьянов А.О., Попов Е.В.* Позвонок птерозавра из верхнего мела Саратовской области // Палеонтол. журн. 2014. № 3. С. 101–104.
- Архангельский М.С., Аверьянов А.О., Первушов Е.М.* Короткошее плезиозавры семейства Polycotyliidae из кампана Саратовской области // Палеонтол. журн. 2007. № 6. С. 62–66.
- Григорьев Д.В., Архангельский М.С., Меркулов С.М.* О находке Clidastes propyhton (Squamata, Mosasauridae) в верхнем мелу Саратовской области // Палеонтол. журн. 2015. № 5. С. 60–68.
- Олферьев А.Г., Алексеев А.С.* Стратиграфическая схема верхнемеловых отложений Восточно-Европейской платформы. Объяснительная записка. М.: ПИН РАН, 2005. 203 с.
- Очев В.Г.* Новый плезиозавр из верхнего мела Пензенской области // Палеонтол. журн. 1976. № 2. С. 135–138.
- Первушов Е.М., Архангельский М.С., Иванов А.В.* Каталог местонахождений остатков морских рептилий в юрских и меловых отложениях Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во “Колледж”, 1999. 232 с.
- Эпова Л.А., Куранова В.Н., Ярцев В.В., Абсалямова Е.Н.* Возраст, размеры тела и рост в горных популяциях живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (Sauria: Lacertidae) Кузнецкого Алатау (юго-восток Западной Сибири) // Совр. герпетол. 2016. Т. 18. № 1/2. С. 51–60.
- Averianov A.O., Arkhangelsky M.S.* A large pteranodontid from the Late Cretaceous of Eastern Europe // Geol. Mag. 2020. P. 1143–1155.  
<https://doi.org/10.1017/S0016756820001119>
- Buffrenil V., Buffetaut E.* Skeletal growth lines in an Eocene crocodylian skull from Wyoming as an indicator of ontogenetic age and paleoclimatic conditions // J. Vertebr. Paleontol. 1981. V. 1. № 1. P. 57–66.
- Buffrenil V., Quilhac A.* Bone tissue types: a brief account of currently used categories // Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology Flyer / Eds. Buffrenil V., Ricqlès A.J., Zylberberg L., Padian K. P.: CRC Press, 2021. P. 147–182.  
<https://doi.org/10.1201/9781351189590>
- Caldwell M.W., Bell G.L.* Halisaurus sp. (Mosasauridae) from the Upper Cretaceous (?Santonian) of east-central Peru, and the taxonomic utility of mosasaur cervical vertebrae // J. Vertebr. Paleontol. 1995. V. 15. P. 532–544.
- Chinsamy A.* Physiological implications of the bone histology of *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia: Theropoda) // Palaeontol. Afr. 1990. V. 27. P. 77–82.
- Cope E.D.* Remarks on *Clidastes propyhton*, *Polycotylus latipinnus*, *Ornithotarsus immanis* // Proc. Amer. Phil. Soc. 1869. V. 11. 117 p.
- Danilov I.G., Obraztsova E.M., Arkhangelsky M.S. et al.* Cretaceous chelonoid turtles of Northern Eurasia: previous records and new findings // Turtle Evolution Symposium. 2018. Waseda University, Japan, May, 26–27, 2018. P. 30–33.
- Erickson G.M., Tumanova T.A.* Growth curve of *Psittacosaurus mongoliensis* Osborn (Ceratopsia: Psittacosauridae) inferred from long bone histology // Zool. J. Linn. Soc. 2000. V. 130. P. 551–566.
- Fornasiero S., Bonnet X., Dendi F., Zuffi M.A.I.* Growth, longevity and age at maturity in the European whip snakes, *Hierophis viridiflavus* and *H. carbonarius* // Acta Herpetol. 2016. V. 11. № 2. P. 135–149.
- Guarino F.M., Mezzasalma M., Odierna G.* Usefulness of postpygal caudal vertebrae and osteoderms for skeletochronology in the limbless lizard *Anguis veronensis* Pollini, 1818 (Squamata: Sauria: Anguillidae) // Herpetozoa. 2016. V. 29. № 1/2. P. 69–75.
- Holmes R., Sues H.* A partial skeleton of the basal mosasaur *Halisaurus platyspondylus* from the Severn Formation (Upper Cretaceous: Maastrichtian) of Maryland // J. Paleontol. 2000. V. 74. P. 309–316.
- Horner J.R., Ricqlès A., Padian K.* Variation in dinosaur skeletochronology indicators: implications for age assessment and physiology // Paleobiol. 1999. V. 25. № 3. P. 295–304.
- Konishi T., Caldwell M.W., Nishimura T. et al.* A new halisaurine mosasaur (Squamata: Halisaurinae) from Japan: the first record in the western Pacific realm and the first documented insights into binocular vision in mosasaurs // J. Syst. Palaeontol. 2016. V. 14. № 10. P. 809–839.  
<https://doi.org/10.1080/14772019.2015.1113447>
- Lingham-Soliar T.* A new mosasaur *Pluridens walkeri* from the Upper Cretaceous, Maastrichtian of the Iullemeden Basin, southwest Niger // J. Vertebr. Paleontol. 1998. V. 18. № 4. P. 709–707.
- Longrich N.R., Bardet N., Khaldoune F. et al.* *Pluridens serpentis*, a new mosasaurid (Mosasauridae: Halisaurinae) from the late Maastrichtian of Morocco and implications for mosasaur diversity // Cret. Res. 2021.  
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.104882>
- Mantell G.A.* A tabular arrangement of the organic remains of the county of Sussex // Trans. Geol. Soc. London, 2 ser. 1829. V. 3. P. 201–216.
- Matsuki T., Matsui M.* The validity of skeletochronology in estimating ages of Japanese clouded salamander, *Hynobius nebulosus* (Amphibia, Caudata) // Curr. Herpetol. 2009. V. 28. № 2. P. 41–48.
- Petermann H., Gauthier J.A.* Fingerprinting snakes: paleontological and paleoecological implications of zygantral



growth rings in serpentes // PeerJ. 2018. 6:e4819.  
<https://doi.org/10.7717/peerj.4819>

*Polcyn M.J., Jacobs L.L., Araújo R. et al.* Physical drivers of mosasaur evolution // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2014. V. 400. P. 17–27.

*Russell D.A.* Systematics and Morphology of American Mosasaurs // *Bull. Peabody Mus. Natur. Hist. Yale Univ.* 1967. V. 23. 242 p.

*Schucht P.J., Klein N., Lambertz M.* What's my age again? On the ambiguity of histology-based skeletochronology // *Proc. R. Soc. B.* 2021. V. 288. 20211166.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1166>

*Skutschas P.P., Kolchanov V.V., Bulanov V.V. et al.* Reconstruction of the life history traits in the giant salamander *Aviturus exsecratus* (Caudata, Cryptobranchidae) from the

Paleocene of Mongolia using zygapophyseal skeletochronology // *Hist. Biol.* 2020. V. 32. № 5. P. 645–648.

*Venczel M., Vasile S., Csiki-Sava Z.* A Late Cretaceous madtsoiid snake from Romania associated with a megaloolithid egg nest – paleoecological inferences // *Cret. Res.* 2015. V. 55. P. 152–163.

*Woodward H.N., Padian K., Lee A.H.* Skeletochronology // *Bone Histology of Fossil Tetrapods – Advancing Methods, Analysis and Interpretation* / Eds. Padian K., Lamm E.-T. Berkeley: Univ. California Press, 2013. P. 195–216.

*Zverkov N.G., Averianov A.O., Popov E.V.* Basicranium of an elasmosaurid plesiosaur from the Campanian of European Russia // *Alcheringa: Austral. J. Palaeontol.* 2018. V. 42. № 4. P. 528–542.  
<https://doi.org/10.1080/03115518.2017.1302508>

## The Use of Zygapophyseal Skeletochronology for Individual Age Determination of a Basal Mosasauroid (Squamata, Mosasauridae) from the Campanian of Saratov Region

D. V. Grigoriev<sup>1, 2</sup>, M. S. Arkhangelsky<sup>3, 4</sup>, V. V. Kolchanov<sup>1, 2</sup>, V. V. Bulanov<sup>5</sup>, A. G. Sennikov<sup>5</sup>, V. K. Golubev<sup>5</sup>, P. P. Skutschas<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>*Saint Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia*

<sup>2</sup>*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia*

<sup>3</sup>*State Technical University, Saratov, 410054 Russia*

<sup>4</sup>*Saratov State University, Saratov, 410012 Russia*

<sup>5</sup>*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

Here we determine the individual age of the basal mosasaur (Halisaurinae subfamily) using zygapophyseal skeletochronology. This study is based on the cervical vertebra from the Late Cretaceous Beloe Ozero locality (Saratov region). As a result of counting the zygapophyseal growth ridges on the right prezygapophysis, it was found that the age of the animal to which this vertebra belonged was at least 11 years. The absence of drastic reduction in the distance between the zygapophyseal ridges indicates that in the first 11 years of life, until the moment of death, the animal grew rapidly and evenly and reached a length of about 6 meters.

**Keywords:** Mosasauridae, Halisaurinae, skeletochronology, growth marks, zygapophyseal cyclical growth marks, Upper Cretaceous, Campanian

УДК 550.72

## МИКРОБИОЛИТЫ СОДОВО-СОЛЕННОГО ОЗЕРА ЛОС-СИСНЕС (О. ОГНЕННАЯ ЗЕМЛЯ, ЧИЛИ)

© 2022 г. О. С. Самылина<sup>a, b, \*</sup>, Л. В. Зайцева<sup>b, \*\*</sup>, Д. С. Груздев<sup>c</sup>, Е. О. Патугина<sup>d</sup>, А. А. Прокин<sup>e</sup><sup>a</sup>Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского, ФИЦ Биотехнологии РАН, Москва, 117312 Россия<sup>b</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия<sup>c</sup>SciBear OU, Таллин, 10115 Эстония<sup>d</sup>ЦКП “Биоинженерия”, ФИЦ Биотехнологии РАН, Москва, 117312 Россия<sup>e</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН, пос. Борок, 152742 Россия

\*e-mail: olga.samyлина@gmail.com

\*\*e-mail: l.zaytseva@mail.ru

Поступила в редакцию 24.11.2021 г.

После доработки 29.12.2021 г.

Принята к публикации 29.12.2021 г.

Современные микробиолиты, образующиеся в содово-соленых и содовых озерах, представляют интерес как модельные системы для изучения геобиологических взаимодействий в докембрии, когда подобные геохимические обстановки предположительно были широко распространены. Описаны структура и минеральный состав микробиолитов из содово-соленого озера Лос-Сиснес (о. Огненная Земля, Чили), а также охарактеризовано биоразнообразие микроорганизмов, участвующих в их образовании. В составе микробиолита выявлены преимущественно карбонатные минералы, особый интерес из которых представляет моногидрокарбонат. Показано, что образование микробиолитов происходит в щелочных условиях в присутствии таксономически и функционально разнообразных микроорганизмов при непосредственном контакте с экзополисахаридами, продуцируемыми микробным сообществом.

**Ключевые слова:** содово-соленое озеро, современные микробиолиты, моногидрокарбонат, магнизиальные кальциты, микробное сообщество, экзополисахариды (ЭПС)

DOI: 10.31857/S0031031X22040109

### ВВЕДЕНИЕ

Микробиолиты представляют собой органоседиментационные структуры, образующиеся благодаря микробно-опосредованному осаждению или аккреции минералов (Burne, Moore, 1987). Массовое развитие микробиолитов приурочено к протерозою, когда эпиконтинентальные щелочные геохимические обстановки были широко представлены на Земле (Заварзин, 1993; Stüeken et al., 2015). Современными аналогами таких обстановок являются содово-соленые и содовые озера, которые распространены по всему миру, и в которых карбонатные микробиолиты образуются и в настоящее время (Kemp, Kazmierczak, 2011). Такие микробиолиты представляют значительный интерес, поскольку их можно рассматривать в качестве модельных систем для изучения геобиологических взаимодействий в докембрии.

К настоящему времени очевидным является тот факт, что образование микробиолитов происходит в результате жизнедеятельности физиологически различных групп микроорганизмов. С

осаждением карбонатных минералов связывают различные типы метаболической активности, в том числе фотосинтез, сульфатредукцию, окисление сульфидов, анаэробное окисление метана, а также аэробный гетеротрофный метаболизм (Zhu, Dittrich, 2016; Petrash et al., 2017). Поэтому для понимания микробно-минеральных взаимодействий важно оценивать биологическое и функциональное разнообразие сообществ, ассоциированных с микробиолитами. Морфологических наблюдений в этом случае недостаточно, поскольку лишь некоторые из прокариот (такие как цианобактерии и актиномицеты) могут быть идентифицированы и функционально охарактеризованы этим методом. В случае современных микробиолитов молекулярно-биологические методы дают несомненное преимущество в идентификации и выявлении метаболических особенностей широкого спектра микроорганизмов.

Микробные сообщества микробиолитов из содово-соленых и содовых озер характеризуются большим таксономическим и функциональным

разнообразием прокариот и эукариот (Lopez-Garcia et al., 2005; Couradeau et al., 2011; Gérard et al., 2018). Помимо фотосинтезирующих микроорганизмов (бактерий и водорослей), выявлены разнообразные гетеротрофы. Среди бактерий это сульфатредукторы, фирмикуты, планктомицеты и бактериоидеты, способные разлагать сложные полимерные вещества; среди эукариот — грибы, Choanoflagellida, Nucleariida, Amoebozoa, Alveolata и Stramenopiles. Таким образом, разнообразие и обилие прокариот, не относящихся к цианобактериям, а также фототрофных и гетеротрофных эукариот в составе микробиолитов свидетельствуют об их важной, но слабоизученной роли в формировании этих геобиологических структур.

В южной части Чили (Южная Патагония и о. Огненная Земля) расположено множество водоемов, в т.ч. содово-соленых (Прокина, Мыльников, 2018). Один из них — оз. Лос-Сиснес, которое является частью озерной системы, сформированной более 16 тыс. лет назад после отступления ледника (Rabassa et al., 2000). В настоящее время территория этого озера является памятником природы, предназначенным для охраны наземных и морских видов птиц и доступным для свободного посещения. На окраине озера развиваются многочисленные микробиолиты (Solari, 2015), которые, несмотря на доступность и туристическую привлекательность местности, остаются практически неизученными. В настоящей работе, с целью выявления особенностей формирования микробиолитов в содово-соленых условиях, описаны структура и минеральный состав микробиолитов оз. Лос-Сиснес, а также таксономическое и функциональное разнообразие микроорганизмов, участвующих в их образовании.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Место сбора образцов.** Оз. Лос-Сиснес (Laguna de los Cisnes) находится на о-ве Огненная Земля в 6 км на север от г. Порвенир (Чили). Координаты точки отбора образцов: 53°15'00.3" S, 70°20'46.4" W. Высота над уровнем моря — 3 м. Образцы были отобраны 5 и 15 ноября 2015 г.

**Гидрохимические анализы.** Общую соленость воды определяли непосредственно в поле рефрактометром-солемером Krüss S-10, температуру, pH и электропроводность — портативными приборами HI 98201 и Combo HI 98129 (Hanna Instruments). Общую карбонатную щелочность и содержание  $\text{CO}_3^{2-}$  определяли титриметрическим методом (титровали 0.1 М р-ром HCl). Определение ионного состава воды (кроме  $\text{CO}_3^{2-}$ ) проводили на ионном хроматографе “Стайер” на кафедре геохимии ландшафтов и географии почв географического фак-та Московского государственного ун-та (МГУ) им. М.В. Ломоносова.

**Исследование строения и вещественного состава** микробиолитов проводили комплексом методов, включающих в себя световую и электронную микроскопию, а также инфракрасную спектроскопию (ИКС) и рентгено-фазовый анализ (РФА). Фото образцов получены на световом стереомикроскопе Leica M165C (Германия). Исследование образцов методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) с применением рентгеноспектрального микроанализа (РСМА) проводили на электронном микроскопе EVO-50 Zeiss с микроанализатором INCA Oxford 350 (Великобритания). Образцы напыляли золотом. Определение минерального состава методом ИК-Фурье спектроскопии проводили на ИК-Фурье спектрометре FT/IR-4100 с использованием приставки НПВО PIKE MIRacle™ (США). Рентгеновская порошковая дифрактометрия (РФА) проводилась на дифрактометре Bruker D8 Advance (Германия).

**Определение разнообразия микроорганизмов** в составе микробиолитов проводили с использованием молекулярно-генетических методов. ДНК выделяли по методике, основанной на модифицированном методе щелочного выделения ДНК Бирнбойма-Доли и Wizard-технологии фирмы Promega (Булыгина и др., 2002). Очищенную ДНК хранили при  $-20^\circ\text{C}$ . Препарат тотальной ДНК использовали для ПЦР с универсальными праймерами Univ27f и Univ1492r к гену 16S рРНК (Lane, 1991) и F566 и R1200r к гену 18S рРНК (Hadziavdic et al., 2014). Полученные ПЦР-продукты очищали от посторонних примесей и неспецифичных продуктов реакции при помощи электрофореза в легкоплавкой агарозе с применением набора “Wizard PCR Preps” (Promega). Очищенные ПЦР-продукты лигировали в вектор pGEM-T EasySystem (Promega), согласно рекомендациям производителя, и клонировали в штамм *E. coli* DH10B. Секвенирование ПЦР-продуктов и клонированных фрагментов проводили на секвенаторе ABI3730 DNA Analyzer (Applied Biosystems) с использованием набора реактивов Big Dye Terminator v 3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems), согласно рекомендациям производителя. Первичный сравнительный анализ полученных последовательностей проводили с помощью сервиса NCBI BLAST (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/blast>). Последовательности были проверены на химеры с помощью сервиса Bellerophon (Huber et al., 2004). Для построения филогенетических деревьев использовали алгоритм neighbor-joining, реализованный в программе MEGA 6.0 (Tamura et al., 2013). Клоны с уровнем сходства более 97% были объединены в операционные таксономические единицы (ОТЕ). Последовательности 16S рРНК были депонированы в ГенБанк с номерами OL587709—OL587711, OL587713—OL587717, OL587720, OL587722, OL587724, OL587725. По-

**Таблица 1.** Гидрохимические характеристики воды озера Лос-Сиснес

Общие характеристики					Анионы, мг/л					Катионы, мг/л				Молярное отношение Mg/Ca
T, °C	pH	G, мкСм	S, ‰	TA, мМ	Cl <sup>-</sup>	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	
16.4	9.42	78400	50	415	35000	12505	6300	4441	5.0	17230	550	750	12.5	98.9

Примечания: G – электропроводность, S – соленость по рефрактометру, T – температура, TA – общая щелочность (total alkalinity).

следовательности 18S pPHK были депонированы в ГенБанк с номерами OL489754–OL489767.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Физико-химические характеристики** воды оз. Лос-Сиснес представлены в табл. 1. По солености вода озера относится к рассолам (>50 г/л). По химическому составу рассола озеро относится к содово-соленому типу по классификации Э. Борос и М. Колпаковой (Boros, Kolpakova, 2018). Молярное соотношение Mg/Ca = 98.9.

**Строение микробиолитов.** Микробиолиты оз. Лос-Сиснес представляют собой карбонатные постройки в форме продолговатых куполов, полых внутри и вытянутых перпендикулярно берегу (рис. 1, а, б). Частично они локализованы на берегу озера, частично – в воде. На исследованном участке озера тянутся вдоль берега на расстояние примерно 2 км.

Постройки, находящиеся на берегу, удалены на расстояние до 100–200 м и представляют собой образования серого цвета, длиной до 5 м, шириной до 0.8 м и высотой до 1 м. Внутри они пустотелые и расслаивающиеся. Постройки, расположенные в воде озера, уходят примерно на 100 м от уреза воды вглубь озера. Они представляют собой куполообразные округлые образования до 1 м в высоту и до 0.5 м в диаметре верхней части. Наиболее крупные приобретают ту же вытянутую форму с длинной осью, направленной перпендикулярно линии уреза воды, что и серые постройки, находящиеся на суше. Имеют рыжевато-бурый цвет и неровную бугорчатую поверхность, состоящую из многочисленных “шишек” различного размера и взаимного расположения, напоминающих соцветия цветной капусты (рис. 1, в, г). На сколе поверхностных структур видна слоистость (рис. 1, д, е). Постройки скользкие на ощупь из-за биопленок и обрастаний нитчатými водорослями.

Карбонатные купола рыжевато-бурого цвета, находящиеся в озерной воде, представляют собой живые растущие микробиолиты. Карбонатные купола серого цвета, расположенные на берегу, не имеют контакта с водой и постепенно разрушаются под действием факторов окружающей среды. В данной работе детально рассмотрены

только живые микробиолиты рыжевато-бурого цвета (рис. 1).

**Минеральный состав микробиолитов** был исследован методами РФА, РСМА и ИКС. Согласно данным РФА, карбонаты представлены, главным образом, высокомагнезиальными кальцитами (ВМК) и моногидрокарбонатом (МГК). ВМК представлены двумя основными видами (рис. 2, а): преимущественно с содержанием MgCO<sub>3</sub> около 24 мол. % ( $d_{104} = 2.96$ , I = 100%) и в меньшей степени с содержанием MgCO<sub>3</sub> около 42 мол. % ( $d_{104} = 2.91$ , I = 50%) (Солотчина и др., 2011). На ИК-спектре на их присутствие указывают полосы поглощения с максимумами 721 и 727 см<sup>-1</sup> (рис. 2, б). Интенсивность полосы поглощения с максимумом 721 см<sup>-1</sup> выше, чем при 727 см<sup>-1</sup>, что указывает на преобладание Mg-кальцитов с более низким содержанием Mg. Эти данные согласуются с данными РФА.

Для дифрактограммы МГК характерны межплоскостные расстояния  $d(\text{Å})$  4.31, 3.06, 1.93, 2.16, 2.37 (ICSD 200820, PDF 29-306), а для ИК-спектра – полосы поглощения с максимумами 1408 и 1487 (дуплет), 1068 и 760 см<sup>-1</sup> (Farmer, 1974; Neuman, 2007). Поскольку кроме МГК в составе исследуемого микробиолита присутствуют и другие карбонатные минералы, которые влияют на положение максимумов полос поглощения в его ИК-спектре, то суммарный спектр имеет следующие значения: 1400 и 1473, 1067 и 762 см<sup>-1</sup> (рис. 2, б). Кальцит и арагонит обнаружены в незначительных количествах, что подтверждают данные РФА (рис. 2, а). В ИК-спектре на присутствие кальцита указывает характеристическая полоса поглощения с максимумом 712(v4) см<sup>-1</sup>, а на присутствие арагонита – полоса с максимумом 1085(v1) см<sup>-1</sup> (рис. 2, б). Кроме того, можно отметить присутствие небольшого количества силикатов (полоса с максимумом 1020 см<sup>-1</sup>).

**Структурные и минеральные особенности микробиолитов.** Рыжевато-бурый поверхностный слой микробиолитов был рассмотрен на разных его участках. На участке со свежес выпавшим малоизмененным минеральным осадком на поверхности микробиолита выявлены соли хлоридов и карбонатов натрия и калия, а также Ca–Mg карбонатов. Отмечено высокое содержание магния





**Рис. 1.** Внешний вид микробиолитов, развивающихся в озере Лос-Сиснес: *a, б* – крупные карбонатные постройки в виде продолговатых куполов, полых внутри и вытянутых перпендикулярно берегу; *в* – карбонатные купола рыжевато-бурого цвета, развивающиеся в воде озера; *з* – неровная бугорчатая поверхность рыжевато-бурых куполов, которая состоит из многочисленных “шишек”; *д, е* – поперечный срез поверхности микробиолита с чередованием прослоев различного цвета.

(Mg/Ca ~ 0.8) и углерода (табл. XII, фиг. 1; см. вклейку). Другой участок рыжевато-бурой поверхности представляет собой уже высохший участок

внешней корки с преобразованным осадком, который состоит из многочисленных кристаллов, соединенных полисахаридным матриксом (табл. XII,

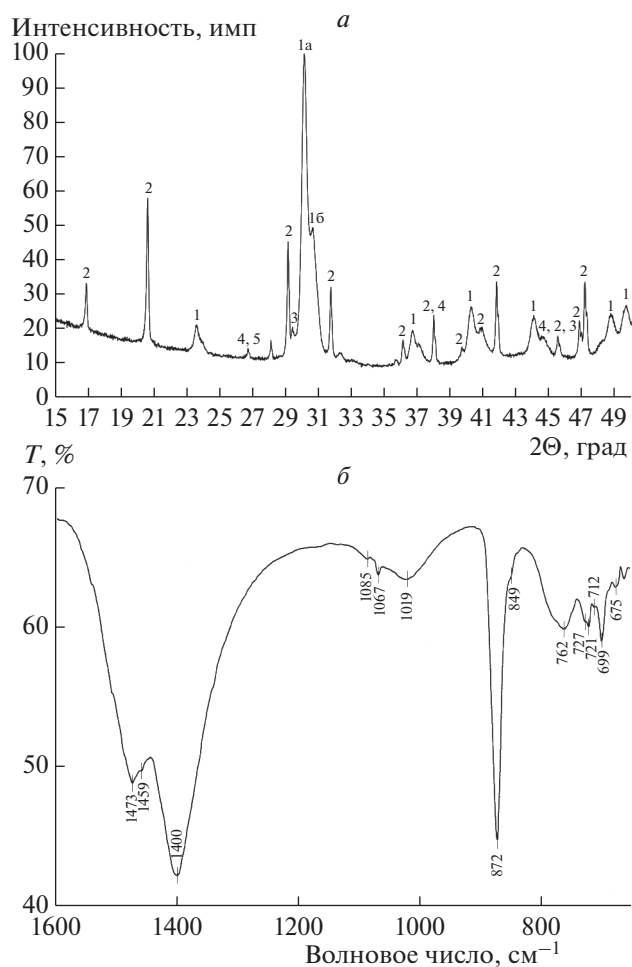


фиг. 2, 3). Здесь же выявлено большое количество одноклеточных и нитчатых водорослей и цианобактерий, а также свободный экзополисахарид (ЭПС). РСМ анализ кристаллов на таком участке выявил отсутствие магния и преобладание кальция в элементном составе (см. диаграмму состава в табл. XII, фиг. 2). Кристаллы на этом участке обнаруживают при увеличении изображения характерную долотообразную форму (табл. XIII, фиг. 1, 2; см. вклейку), что позволяет отнести составляющие этот участок кристаллы к МГК (Нечипоренко, Бондаренко, 1988). Этот минерал встречается в природе достаточно редко в силу специфических условий его образования и неустойчивости по отношению к кальциту и арагониту (Nishiyama et al., 2013).

В работе М. Солари (Solari, 2015) утверждается, что рыжевато-бурая окраска поверхности микробиолитов обусловлена осаждением гидроксидов железа, однако наши данные этого не подтверждают. Методом РСМА железо было обнаружено только в фоновом количестве как на поверхности микробиолитов (табл. XII, фиг. 1, 2), так и во внутренних слоях (табл. XIII, фиг. 7). В большинстве случаев присутствие Fe ассоциировано с ЭПС. Ранее было показано осаждение окрашенных в коричневый цвет сферолитов МГК из концентрированных растворов морской воды в присутствии органических соединений (Ferguson et al., 1978). Таким образом, можно предположить, что рыжевато-бурый цвет поверхности исследуемых микробиолитов обусловлен не гидроксидами железа, а присутствием окрашенных органических соединений.

Ниже внешнего слоя располагается слизистый зеленый слой. Этот слой не минерализован и представляет собой “алго-бактериальный мат”, состоящий из экзополисахаридного матрикса, в котором развиваются микроорганизмы, представленные нитями водорослей и цианобактерий, а также диатомовыми водорослями (табл. XII, фиг. 4, 5). В составе этого слоя определены различные минеральные образования, выпадающие из рассольных вод озера на поверхность ЭПС: хлориды натрия и калия, карбонат натрия, а также магниезально-кальциевые карбонаты (табл. XII, фиг. 6). На некоторых участках видны начальные этапы формирования кристаллов (в т.ч. МГК) в ЭПС (табл. XII, фиг. 7). В более глубоких слоях микробиолита живые микроорганизмы частично разрушаются, частично подвергаются фоссилизации (табл. XII, фиг. 8).

Ниже зеленого слоя микробиолит полностью минерализован и состоит из различных карбонатов (табл. XIII, фиг. 3–8). Элементный состав кристаллов указывает на преобладание Са–Мг-карбонатов с различной степенью магниезальности. Присутствуют участки минералов с низкой



**Рис. 2.** Минеральный состав микробиолита: *a* – дифрактограмма (РФА): 1 – высокомагниезальные кальциты:  $MgCO_3 = 24$  мол. % (1a),  $MgCO_3 = 42$  мол. % (16); 2 – моногидрокальцит; 3 – кальцит; 4 – арагонит; 5 – кварц; *б* – ИК-спектр порошковой пробы микробиолита.

упорядоченностью: это участки с плохо окристаллизованными фрагментами и участки с многообразными кристаллическими агрегатами разной формы и размеров, в том числе и долотообразной. Кроме того, присутствуют кристаллические агрегаты (блочные кристаллы) в виде тетраэдров, состоящие из более мелких кристаллов.

Аморфные сферические образования Са–Мг-карбонатного состава с содержанием  $MgCO_3$  от 10 до 23% (табл. XIII, фиг. 3), обнаруженные в составе микробиолита, могут преобразовываться впоследствии в МГК и Са–Мг карбонаты.

ВМК в составе микробиолита представлены различными формами. Чаще всего встречаются ВМК в виде веерообразных кристаллов с содержанием  $MgCO_3 \sim 23$ –24% (табл. XIII, фиг. 4). Кристаллы ВМК в виде треугольных пирамид с содержанием  $MgCO_3 \sim 41$ % представлены на этом

участке в несколько меньшем объеме (табл. XIII, фиг. 5). Еще реже встречаются кристаллы ВМК с содержанием  $MgCO_3$  46.5–47%. Они представляют собой кристаллические агрегаты (блочные кристаллы) в виде тетраэдров размером 12–14 мкм, которые состоят из еще более мелких кристаллов размером 1–2 мкм (табл. XIII, фиг. 6). Такие кристаллы были отнесены нами к Са-избыточным доломитам, в структуре которых избыток  $CaCO_3$  может достигать 7 мол. % относительно стехиометрического доломита. В образцах микробиолита из оз. Лос-Сиснес стехиометрический доломит и признаки доломитового упорядочивания нами выявлены не были.

Аморфное вещество в виде комковатых округлых форм с высоким содержанием углерода и магния и низким содержанием кальция (табл. XIII, фиг. 7), вероятно, является магниезальным гидрокарбонатом. Из-за высокой растворимости (Sanz-Montero et al., 2019) магниезальные гидрокарбонаты могли сохраниться только в небольших замкнутых пространствах микробиолита, что мы и наблюдали. При кристаллизации аморфного магниезального гидрокарбоната возможно образование кристаллов гидромагнезита ( $4MgCO_3 \cdot Mg(OH)_2 \cdot 4H_2O$ ) или несквегонита ( $MgCO_3 \cdot 3H_2O$ ) (Purgstaller et al., 2019). Эти минералы в виде таблитчатых кристаллов обнаружены в исследуемых образцах позже, после их длительного хранения и естественной дегидратации на воздухе (табл. XIII, фиг. 8).

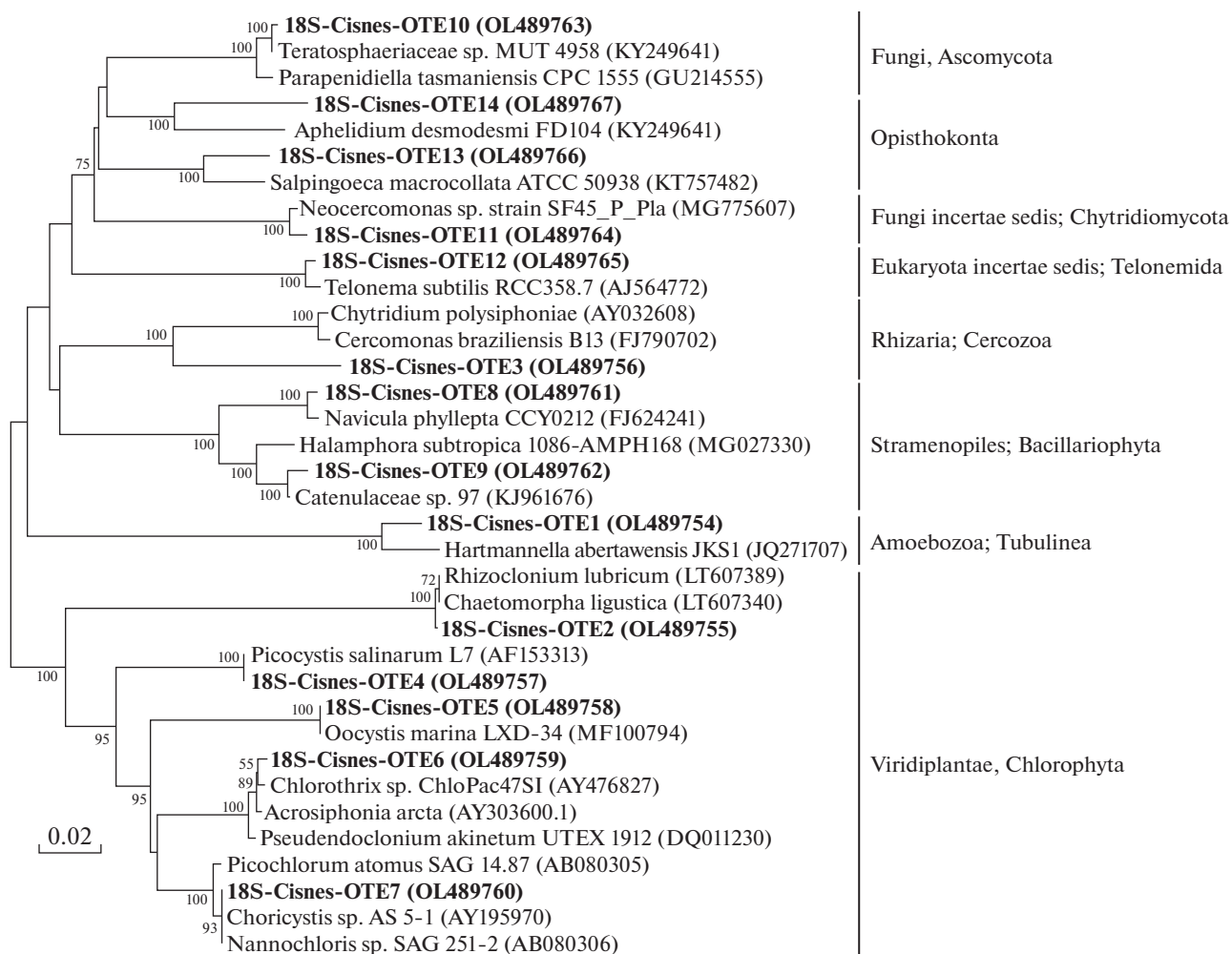
**Разнообразие микроорганизмов в составе микробиолитов.** При исследовании на сканирующем электронном микроскопе выявлены в первую очередь фототрофные организмы: нити эукариотических водорослей, диатомовые водоросли и нитчатые цианобактерии (табл. XII, фиг. 2–4). Поскольку осаждение карбонатных минералов индуцируется метаболической деятельностью микроорганизмов различной таксономической принадлежности и физиологии, мы проанализировали филогенетический состав микроорганизмов, ассоциированных с исследуемыми микробиолитами.

Анализ последовательностей генов, кодирующих малую субъединицу 18S рРНК, позволил установить филогенетическую принадлежность эукариотических организмов (рис. 3), среди которых действительно преобладали фототрофы, и, в первую очередь, водоросли филума Chlorophyta. Доминировали последовательности 18S-Cisnes-OTE4, близкие к *Picocystis salinarum* R.A. Lewin (класс Picocystophyceae) – организму, который является типичным представителем альгофлоры содово-соленых и содовых озер по всему миру (Tarazona et al., 2017). Другие последовательности филума принадлежали одноклеточным зеленым водорослям класса Trebouxiophyceae и были близки к представителям родов *Oocystis* (18S-Cisnes-

OTE5) и *Choricystis/Nannochloris* (18S-Cisnes-OTE7), а нитчатые формы – к представителям класса Ulvophyceae и родам *Chlorothrix* (18S-Cisnes-OTE6) и *Rhizoclonium/Chaetomorpha* (18S-Cisnes-OTE2). Другие фототрофные эукариоты были представлены диатомовыми водорослями класса Bacillariophyceae (филум Bacillariophyta), среди которых выявлены последовательности, близкие к родам *Navicula* (18S-Cisnes-OTE8) и *Halamphora* (18S-Cisnes-OTE9). Из гетеротрофных эукариот обнаружены последовательности, принадлежащие представителям грибов, относящихся к филумам Ascomycota (18S-Cisnes-OTE10) и Chytridiomycota (18S-Cisnes-OTE11), а также единичные последовательности других эукариот неопределенного систематического положения: представители групп Amoebozoa (18S-Cisnes-OTE1), Rhizaria (18S-Cisnes-OTE3), Opisthokonta (18S-Cisnes-OTE13, 14) и порядка Telonemida (18S-Cisnes-OTE12).

Анализ последовательностей генов, кодирующих малую субъединицу рибосомы прокариот (16S рРНК), выявил, что доминирующими филумами в составе микробиолитов были Proteobacteria (класс Alphaproteobacteria), Actinobacteria и Cyanobacteria (рис. 4). Представители Firmicutes, Planctomycetes, Delta- и Gammaproteobacteria встречались значительно реже.

В составе класса Alphaproteobacteria преобладали представители порядка Rhodobacterales, среди которых известно много таксонов, способных к аноксигенному фотосинтезу. В исследуемом образце микробиолита Rhodobacterales были представлены восемью различными ОТЕ (16S-Cisnes-OTE6, 8-13), близкими к облигатно гетеротрофным таксонам (не способным расти фотоавтотрофно или фотоорганотрофно). Только последовательности 16S-Cisnes-OTE5 были близки к виду *Roseibaca ekhonensis* Labrenz et al., 2009, содержащему бактериохлорофилл *a* и способному к аэробному фотогетеротрофному росту. Единственная ОТЕ в классе Alphaproteobacteria, относящаяся к порядку Rhizobiales (16S-Cisnes-OTE16), близка к гетеротрофному виду *Mesorhizobium camelthorni* Chen et al., 2011. Филум Actinobacteria был представлен двумя ОТЕ, близкими к видам родов *Nitriliruptor* (16S-Cisnes-OTE18, 19) и *Nesterenkonia* (16S-Cisnes-OTE20), которые также являются гетеротрофами. В исследуемом образце микробиолита наиболее многочисленными прокариотами с фототрофным метаболизмом были представители филума Cyanobacteria. С использованием СЭМ в составе образцов выявлено два морфотипа нитчатых цианобактерий (табл. XII, фиг. 3, 4). Однако молекулярно-генетический анализ выявил только одну ОТЕ (16S-Cisnes-OTE21), близкую к представителям рода *Nodosilinea* (порядок Synechococcales). Нити, морфологически соответствующие этому роду, представ-



**Рис. 3.** Филогенетическое дерево, построенное методом neighbor-joining на основании анализа нуклеотидных последовательностей генов 18S рРНК и отражающее разнообразие эукариот в исследуемых образцах микробиолитов.

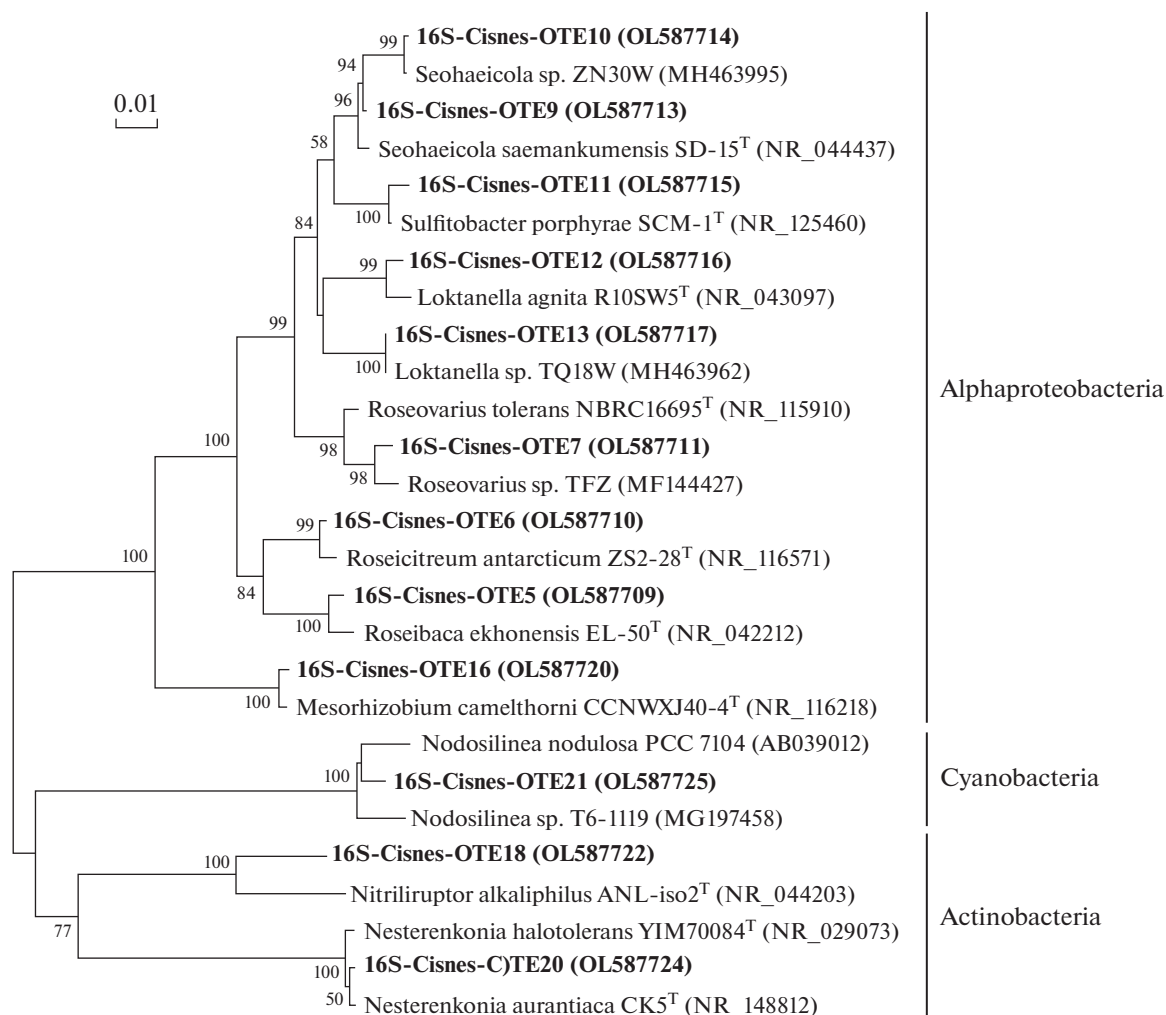
лены в табл. XII, фиг. 4. Такое различие может быть связано с неоднородностью образца. Но, поскольку физиологические процессы, которые могут влиять на осаждение карбонатных минералов, одинаковы у большинства цианобактерий, расхождение морфологических и молекулярно-генетических данных в контексте данной работы значения не имеет.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ минерального состава микробиолитов из содово-соленого оз. Лос-Сиснес выявил их преимущественно карбонатный состав: магниезиальные кальциты с различным соотношением Са и Mg, Са-избыточный доломит, МГК, кальцит, арагонит и гидрокарбонаты магния (предположительно гидромагнезит и нескевгонит). Образование карбонатных минералов в природных условиях возможно как химическим путем, так и при участии живых организмов. Среди факторов,

влияющих на этот процесс – такие, как соотношение Mg/Ca в воде, общая карбонатная щелочность, соленость, значение pH и величина органической продуктивности водоема (Солотчина и др., 2011). Последний фактор тесно связан с жизнедеятельностью биоты, развивающейся в зоне формирования микробиолитов.

Для морских и соленых обстановок влияние микробной метаболической активности на осаждение карбонатных минералов заключается в прямом или косвенном защелачивании среды и увеличении концентрации карбонат-иона ( $\text{CO}_3^{2-}$ ), что локально создает условия, благоприятные для осаждения карбонатных минералов. При этом синтез и деградация органического вещества, в т.ч. ЭПС, определяет доступность центров нуклеации минералов (Decho, 2009; Zhu, Dittrich, 2016; Perri et al., 2017; Petrash et al., 2017). Однако этот механизм нельзя считать универсальным для всех гидрохимических обстановок.



**Рис. 4.** Филогенетическое дерево, построенное методом neighbor-joining на основании анализа нуклеотидных последовательностей генов 16S рРНК и отражающее разнообразие прокариот в исследуемых образцах микробиолитов.

Отличительной чертой содово-соленых и содовых вод являются высокие концентрации карбонат- и бикарбонат-ионов. Следовательно, прямое влияние микробной активности на изменение гидрохимии среды в таких условиях может быть ограниченным или невозможным (Chagas et al., 2016). Обсуждение этой проблемы затрагивало такие метаболические процессы, как фотосинтетическая ассимиляция  $\text{CO}_2$  и сульфатредукция применительно к гипотезе докембрийского “содового океана” с предполагаемой общей щелочностью около 22 мМ (Arp et al., 1999, 2001; Bosak, Newman, 2003; Meister, 2013). В составе микробиолитов оз. Лос-Сиснес сульфатредуцирующие бактерии выявлены не были, но микроорганизмы, способные к фототрофной ассимиляции  $\text{CO}_2$  (цианобактерии и эукариотические водоросли) были представлены широко. Общая щелочность воды оз. Лос-Сиснес составляет 415 мМ (табл. 1), что может значительно ограничивать влияние

фотосинтеза на локальные изменения химических условий.

Присутствие органических веществ в щелочных условиях должно, по всей видимости, играть ключевую роль. Так, было установлено, что на первоначальном этапе в щелочных условиях ЭПС связывает катионы  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$ , ингибируя нуклеацию карбонатных минералов. Осаждение карбонатов начинается либо после насыщения центров связывания в ЭПС, либо при гетеротрофной деградации ЭПС, которая приводит к высвобождению катионов (Arp et al., 1999). Данные СЭМ и РСМА указывают на то, что карбонатные минералы в микробиолитах оз. Лос-Сиснес начинают свое образование в непосредственном контакте с ЭПС (табл. XII фиг. 6, 7). Продукенты ЭПС в микробиолитах оз. Лос-Сиснес представлены как прокариотами (в первую очередь цианобактериями), так и эукариотами (в частности, многочисленными диатомовыми водорослями). Гетеро-

трофные организмы, способные к разложению ЭПС и другой органики, также многочисленны и разнообразны. Среди эукариот это, в первую очередь, грибы, а среди прокариот — альфапротобактерии и актиномицеты (рис. 3, 4).

Особый интерес представляет МГК ( $\text{CaCO}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$ ). Считается, что в современных отложениях этот минерал является продуктом биоминерализации и образуется в широком интервале соотношений Mg/Ca от 0.17 до 65 (Rodriguez-Blanco et al., 2014). К типичным условиям образования МГК относятся прибрежные соленые воды, со слабощелочными значениями pH, соотношением Mg/Ca до 60 и присутствием водорослей и цианобактерий (Сапожников, Цветков, 1959; Taylor, 1975; Swainson, 2008; Last et al., 2010; Солотчина и др., 2011; Страховенко и др., 2015). Воды оз. Лос-Сиснес отличаются от приведенных выше условий тем, что являются содово-солеными, имеют щелочные значения  $\text{pH} > 9$  и значительный избыток Mg по отношению к Ca (~100, см. табл. 1).

Образование минерального вещества в процессе роста микробиолита можно представить следующим образом: из пересыщенного по отношению к Ca–Mg–карбонатам рассола на дно озера и на ослизненные поверхности выпадает карбонатный осадок в виде аморфного вещества, которое впоследствии может растворяться и вновь кристаллизоваться. В образцах микробиолитов из оз. Лос-Сиснес методами СЭМ и РСМА нами были выявлены Ca–Mg сферические образования со значительным содержанием углерода и соотношением Mg к Ca от 0.1 до 0.3, которые мы отнесли к аморфному карбонатному веществу, образованному в окружении ЭПС (табл. XIII, фиг. 3). Ион  $\text{Mg}^{2+}$  обладает высокой энергией гидратации и способностью удерживать вокруг себя воду и, таким образом, удерживается в растворе. Это приводит к тому, что, несмотря на почти 100-кратное преобладание магния над кальцием (в молярном соотношении) в составе воды оз. Лос-Сиснес, в контакте с ЭПС кристаллизуются преимущественно кальциевые карбонатные соединения. Состав и соотношение Mg и Ca в минерализованном ЭПС близки к образованным на нем микрокристаллам Ca–Mg карбонатов (табл. XII, фиг. 6, 7).

Уже на этапе образования аморфного карбонатного вещества появляются микроучастки с различной упорядоченностью, свойственной, например, кальциту, арагониту и пр. (Addadi et al., 2003; Cartwright et al., 2012). В дальнейшем при его переходе в кристаллическое состояние наличие таких микроучастков будет влиять на конечный результат перехода. Присутствие растворенной органики также влияет на свойства, состав и преобразования аморфного карбонатного вещества (Нечипоренко, Бондаренко, 1988; Солотчина

и др., 2011; Wang et al., 2015). Таким образом, процесс кристаллизации аморфного вещества может проходить разными путями, в результате чего могут образовываться МГК, кальцит и арагонит (Nishiyama et al., 2013; Rodriguez-Blanco et al., 2014), а также кристаллы Ca–Mg карбонатов разного состава. Необходимо отметить, что аморфное карбонатное вещество трансформируется в МГК при обязательном присутствии магния в растворе (Taylor, 1975; Vasconcelos, McKenzie, 1997; Солотчина и др., 2011; Rodriguez-Blanco et al., 2014), что мы и наблюдаем на примере оз. Лос-Сиснес. Считается, что МГК кристаллизуется в четырехстадийном процессе (Wang et al., 2015). В первой фазе его нуклеации из сильно пересыщенных растворов образуется Mg-содержащий метастабильный водный карбонат кальция, образующий сферы. На втором этапе преобразования аморфного вещества идет кристаллизация сфер Mg-содержащего метастабильного водного карбоната кальция, на третьем — созревание МГК. На четвертом этапе (вторичного созревания) происходит высвобождение Mg из структуры МГК с сопутствующим образованием гидромагнезита (Rodriguez-Blanco et al., 2014).

Аморфный осадок на поверхности ЭПС на начальном этапе минералообразования может содержать также гидратированный карбонат магния, который в силу своей высокой растворимости неустойчив и способен как растворяться в окружающей его озерной воде, так и находиться в аморфном состоянии. В составе исследуемых микробиолитов гидромагнезит был выявлен на поверхности образцов после их высыхания, в то время как в свежих образцах (живых и влажных) его изредка можно было найти в замкнутых недоступных для воды участках. Р. Нишияма с соавт. (Nishiyama et al., 2013) полагают, что в силу высокой растворимости гидромагнезита этот минерал появляется после длительного старения осадка, содержащего МГК, что согласуется с нашими наблюдениями.

МГК нестабилен по отношению к кальциту и арагониту (Nishiyama et al., 2013) и является промежуточной фазой: образуется из аморфного материала и превращается со временем в кальцит или арагонит. В работе Дж. Тэйлора (Taylor, 1975) отмечено, что МГК в присутствии воды может медленно преобразовываться до кальцита, но такая трансформация может быть обратимой, если в воде присутствует Mg. Таким образом, было найдено, что МГК, погруженный в озерную воду, должен постоянно трансформироваться, тогда как не погруженная в воду часть осадка должна быть стабильна. Нестабильность МГК по отношению к кальциту объясняет его отсутствие в древних отложениях. Для микробиолитов из оз. Лос-Сиснес характерно образование кристаллов МГК, которые сохраняются продолжительное



время, чему может способствовать присутствие минерализованной пленки ЭПС вокруг кристаллов, а также высыхание микробиолитов при отступлении береговой линии.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на то, что содовые и соленые щелочные озера в геологическом масштабе времени представляют собой эфемерные образования, в настоящее время накоплено достаточно доказательств того, что они могли быть широко распространены в архее – раннем протерозое (Stüeken et al., 2015). Предполагается, что такие эпиконтинентальные экосистемы играли важную роль как в формировании, так и в сохранении алкалофильных микробных сообществ в ходе эволюции (гипотеза “содового континента” Г.А. Заварзина) (Заварзин, 1993). Наши результаты еще раз подтверждают невозможность образования таких геологических структур, как строматолиты и микробиолиты, без участия живых организмов даже в условиях, благоприятных для химического осаждения карбонатных минералов. На примере современных микробиолитов оз. Лос-Сиснес (Чили) мы показали, что в щелочных геохимических обстановках происходит биологически опосредованная органоминерализация, а развитие филогенетически и функционально разнообразного микробного сообщества имеет для осаждения карбонатных минералов принципиальное значение. Конкретные механизмы влияния биологической активности на осаждение карбонатных минералов (и в особенности МГК) в таких условиях до конца не понятны и требуют дальнейшего изучения.

\* \* \*

Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования РФ, гос. задания ФИЦ Биотехнологии РАН (№ 1021052204209-8) и ПИН РАН. Работа А.А. Прокина выполнена в рамках гос. задания Министерства науки и высшего образования РФ, тема № 121051100109-1. Авторы выражают искреннюю благодарность за личное участие и живой интерес, проявленный к данной работе, и помнят **Б.Б. Кузнецова** (ФИЦ Биотехнологии РАН). Авторы также благодарны **Б.К. Бумажкину** (ФИЦ Биотехнологии РАН) за участие в получении молекулярно-генетических данных. А.А. Прокин благодарит Р.В. Латынцева (ТюмГУ, г. Тюмень), К.И. Прокину (ИБВВ РАН, пос. Борок) и А.А. Пржиборо (ЗИН РАН, СПб.) за помощь в полевых исследованиях.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булыгина Е.С., Кузнецов Б.Б., Марусина А.И. и др.* Изучение нуклеотидных последовательностей *nifH* генов у представителей метанотрофных бактерий // *Микробиология*. 2002. Т. 71. № 4. С. 500–508.
- Заварзин Г.А.* Эпиконтинентальные содовые водоемы как предполагаемые реликтовые биотопы формирования наземной биоты // *Микробиология*. 1993. Т. 62. С. 789–800.
- Нечипоренко Г.О., Бондаренко Г.П.* Условия образования морских карбонатов. М.: Наука, 1988. 136 с.
- Прокина К.И., Мыльников А.П.* Гетеротрофные жгутиконосцы пресноводных и морских местообитаний Южной Патагонии и Огненной Земли (Чили) // *Зоол. журн.* 2018. Т. 97. № 12. С. 1439–1460.
- Сапожников Д. Г., Цветков А. И.* Осаждение гидросодержащего карбоната кальция на дне озера Иссык-Куль // *Докл. АН СССР*. 1959. Т. 124. С. 131–133.
- Солотчина Э.П., Скляр Е.В., Вологина Е.Г. и др.* Климатические сигналы в карбонатной осадочной летописи голоцена озера Намши-Нур, Западное Прибайкалье // *Докл. Акад. наук*. 2011. Т. 436. № 6. С. 814–819.
- Страховенко В.Д., Солотчина Э.П., Восель Ю.С., Солотчин П.А.* Геохимические факторы аутигенного минералообразования в донных отложениях озер Тажранской системы (Прибайкалье) // *Геол. и геофиз.* 2015. Т. 56. № 10. С. 1825–1841.
- Addadi L., Raz S., Weiner S.* Using advantage of disorder: amorphous calcium carbonate and its roles in biomineralization // *Adv. Mater.* 2003. V. 15. № 12. P. 959–970. <https://doi.org/10.1002/adma.200300381>
- Arp G., Reimer A., Reitner J.* Calcification in cyanobacterial biofilms of alkaline salt lakes // *Eur. J. Phycol.* 1999. V. 34. P. 393–403. <https://doi.org/10.1080/09670269910001736452>
- Arp G., Reimer A., Reitner J.* Photosynthesis-induced biofilm calcification and calcium concentrations in Phanerozoic oceans // *Science*. 2001. V. 292. P. 1701–1704. <https://doi.org/10.1126/science.1057204>
- Boros E., Kolpakova M.* A review of the defining chemical properties of soda lakes and pans: an assessment on a large geographic scale of Eurasian inland saline surface waters // *PLoS ONE*. 2018. V. 13. № 8:e0202205. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202205>
- Bosak T., Newman D.K.* Microbial nucleation of calcium carbonate in the Precambrian // *Geology*. 2003. V. 31. № 7. P. 577–580. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2003\)031<0577:MNOCCI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2003)031<0577:MNOCCI>2.0.CO;2)
- Burne R.V., Moore L.S.* Microbialites: organosedimentary deposits of benthic microbial communities // *Palaios*. 1987. V. 2. № 3. P. 241–254. <https://doi.org/10.2307/3514674>
- Cartwright J.H.E., Checa A.G., Gale J.D. et al.* Calcium carbonate polymorphism and its role in biomineralisation: How many ACCs are there? // *Angew. Chem., Int. Ed.* 2012. V. 51. P. 11960–11970. <https://doi.org/10.1002/anie.201203125>
- Chagas A.A.P., Webb G.E., Burne R.V., Southam G.* Modern lacustrine microbialites: Towards a synthesis of aqueous and carbonate geochemistry and mineralogy // *Earth-Sci. Rev.* 2016. V. 162. P. 338–363. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.09.012>

- Couradeau E., Benzerara K., Moreira D. et al.* Prokaryotic and eukaryotic community structure in field and cultured microbialites from the alkaline lake Alchichica (Mexico) // PLoS ONE. 2011. V. 6. № 12:e28767. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028767>
- Decho A.W.* Overview of biopolymer-induced mineralization: What goes on in biofilms? // Ecol. Engineering. 2009. V. 36. P. 137–144. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2009.01.003>
- Farmer V.C.* The infrared spectra of minerals. L.: Mineralogical Soc. of Great Britain and Ireland, 1974. 539 p.
- Ferguson J., Bubela B., Davies P.J.* Synthesis and possible mechanism of formation of radial carbonate ooids // Chemical Geol. 1978. V. 22. P. 285–308. [https://doi.org/10.1016/0009-2541\(78\)90037-2](https://doi.org/10.1016/0009-2541(78)90037-2)
- Gérard E., De Goeyse S., Hugoni M. et al.* Key role of Alphaproteobacteria and Cyanobacteria in the formation of stromatolites of Lake Dziani Dzaha (Mayotte, Western Indian Ocean) // Front. Microbiol. 2018. V. 9. Article 796. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00796>
- Hadziavdic K., Lekang K., Lanzen A. et al.* Characterization of the 18S rRNA gene for designing universal eukaryote specific primers // PLoS ONE. 2014. V. 9. № 2: e87624. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087624>
- Huber T., Faulkner G., Hugenholtz P.* Bellerophon: A program to detect chimeric sequences in multiple sequence alignments // Bioinformatics. 2004. V. 20. P. 2317–2319. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bth226>
- Kempe S., Kazmierczak J.* Soda lakes // Encyclopedia of Geobiology. Encyclopedia of Earth Sciences Series / Eds. Reitner J., Thiel V. Dordrecht: Springer, 2011. P. 824–829. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9212-1\\_191](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9212-1_191)
- Last F.M., Last W.M., Halden N.M.* Carbonate microbialites and hardgrounds from Manito Lake, an alkaline, hypersaline lake in the northern Great Plains of Canada // Sed. Geol. 2010. V. 225. P. 34–49. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2010.01.006>
- Lane D.J.* 16S/23S sequencing // Nucleic Acid Techniques in Bacterial Systematics / Eds. Stackebrandt E., Goodfellow M. Chichester: John Wiley and Sons, 1991. P. 115–175.
- López-García P., Kazmierczak J., Benzerara K. et al.* Bacterial diversity and carbonate precipitation in the giant microbialites from the highly alkaline Lake Van, Turkey // Extremophiles. 2005. V. 9. P. 263–274. <https://doi.org/10.1007/s00792-005-0457-0>
- Meister P.* Two opposing effects of sulfate reduction on carbonate precipitation in normal marine, hypersaline, and alkaline environments // Geology. 2013. V. 41. № 4. P. 499–502. <https://doi.org/10.1130/G34185.1>
- Neuman M., Epple M.* Monohydrocalcite and its relation to hydrate amorphous calcium carbonate in biominerals // Eur. J. Inorg. Chem. 2007. № 14. P. 1953–1957. <https://doi.org/10.1002/ejic.200601033>
- Nishiyama R., Munemoto T., Fukushi K.* Formation condition of monohydrocalcite from CaCl<sub>2</sub>–MgCl<sub>2</sub>–Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> solutions // Geochim. Cosmochim. Acta. 2013. V. 100. P. 217–231. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2012.09.002>
- Perri E., Tucker M.E., Słowakiewicz M. et al.* Carbonate and silicate biomineralization in a hypersaline microbial mat (Mesaieed sabkha, Qatar): Roles of bacteria, extracellular polymeric substances and viruses // Sedimentology. 2017. V. 65. № 4. P. 1213–1245. <https://doi.org/10.1111/sed.12419>
- Petrash D.A., Bialik O.M., Bontognali T.R.R. et al.* Microbially catalyzed dolomite formation: from near-surface to burial // Earth-Sci. Rev. 2017. V. 171. P. 558–582. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.06.015>
- Purgstaller B., Goetschl K., Mavromatis V., Dietzel M.* Solubility investigations in the amorphous calcium magnesium carbonate system // CrystEngComm. 2019. V. 21. P. 155–164. <https://doi.org/10.1039/c8ce01596a>
- Rabassa J., Coronato A., Bujalesky G. et al.* Quaternary of Tierra del Fuego, Southernmost South America: an updated review // Quatern. Intern. 2000. V. 68–71. P. 217–240. [https://doi.org/10.1016/S1040-6182\(00\)00046-X](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(00)00046-X)
- Rodriguez-Blanco J.D., Shaw S., Bots P. et al.* The role of Mg in the crystallization of monohydrocalcite // Geochim. Cosmochim. Acta. 2014. V. 127. P. 204–220. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2013.11.034>
- Sanz-Montero M.E., Cabestero O., Sanchez-Roman M.* Microbial Mg-rich carbonates in an extreme alkaline lake (Las Eras, Central Spain) // Frontiers in Microbiol. 2019. V. 10. Article 148. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00148>
- Solari M.* Estromatolitos y trombolitos de Laguna de Los Cisnes, Tierra del Fuego, Chile. Departamento de Geología Básica. 2015. 18 p.
- Stüeken E.E., Buick R., Schauer A.J.* Nitrogen isotope evidence for alkaline lakes on late Archean continents // Earth Planet. Sci. Lett. 2015. V. 411. P. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2014.11.037>
- Swainson I.P.* The structure of monohydrocalcite and the phase composition of the beachrock deposits of Lake Butler and Lake Fellmongery, South Australia // Amer. Mineral. 2008. V. 93. P. 1014–1018. <https://doi.org/10.2138/am.2008.2825>
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al.* MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 // Mol. Biol. Evol. 2013. V. 30. № 12. P. 2725–2729. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>
- Tarazona D., Montoya H., Astocóndor M.M., Mayta E.* Picrocystis salinarum (Prasinophyceae, Chlorophyta) en las Salinas de Chilca, Lima, primer registro para el Perú // Arnaldoa. 2017. V. 24. № 2. P. 557–566. <https://doi.org/10.22497/arnaldoa.242.24208>
- Taylor G.F.* The occurrence of monohydrocalcite in two small lakes in the south-east of South Australia // Amer. Mineral. 1975. V. 60. № 7–8. P. 690–697.
- Vasconcelos C., McKenzie J.A.* Microbial mediation of modern dolomite precipitation and diagenesis under anoxic conditions (Lagoa Vermelha, Rio de Janeiro, Brazil) // J. Sediment. Res. 1997. V. 67. P. 378–390. <https://doi.org/10.1306/D4268577-2B26-11D7-8648000102C1865D>
- Wang Y.-Y., Yao Q.-Z., Zhou G.-T., Fu S.-Q.* Transformation of amorphous calcium carbonate into monohydrocalcite in aqueous solution: A biomimetic mineralization study // Eur. J. Mineral. 2015. V. 27. P. 717–729. <https://doi.org/10.1127/ejm/2015/0027-2486>
- Zhu T., Dittrich M.* Carbonate precipitation through microbial activities in natural environment, and their potential in biotechnology: A Review // Front. Bioeng. Biotechnol. 2016. V. 4. Article 4. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2016.00004>

## Объяснение к таблице XII

Фиг. 1. Участок со свежес выпавшим минеральным осадком на поверхности микробиолита. На диаграмме представлено содержание элементов, усредненное по трем точкам, обозначенным звездочками.

Фиг. 2. Нитчатые и диатомовые водоросли на участке поверхности микробиолита. На диаграмме представлено содержание элементов, усредненное по трем точкам, обозначенным звездочками.

Фиг. 3. Цианобактерии на другом участке поверхности микробиолита.

Фиг. 4. Нитчатые водоросли (*ϕ*), диатомовые водоросли (*δ*) и цианобактерии (*ι*) в слизистом живом слое в составе микробиолита.

Фиг. 5. Нити цианобактерий в слизистом живом слое в составе микробиолита.

Фиг. 6. Начальная стадия минерализации экзополисахарида (ЭПС). Элементный состав в точках 1 и 2 отражает осаждение хлоридов натрия и калия, карбоната натрия и магнезиально-кальциевых карбонатов на поверхности ЭПС.

Фиг. 7. Начальные этапы формирования кристаллов в ЭПС. На диаграмме представлено содержание элементов, усредненное по трем точкам, обозначенным звездочками.

Фиг. 8. Разрушенные и фоссилизированные остатки микроорганизмов в более глубоких слоях микробиолита.

## Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1. Участок со свежес выпавшим малоизмененным минеральным осадком на поверхности микробиолита.

Фиг. 2. Долоитообразные кристаллы моногидрокарбоната.

Фиг. 3. Аморфные сферические образования Mg-Ca-карбонатного состава с содержанием  $MgCO_3$  от 10 до 23%. В таблице приведен состав отдельных образований, измеренный в точках 1–3.

Фиг. 4. Веерообразные кристаллы высокомагнезиальных кальцитов (ВМК) с содержанием  $MgCO_3$  ~ 23–24%. В таблице приведен состав отдельных кристаллов, измеренный в точках 4–6.

Фиг. 5. Треугольные пирамиды ВМК с содержанием  $MgCO_3$  ~ 41%. В таблице приведен состав отдельных кристаллов, измеренный в точках 7–8.

Фиг. 6. Блочные кристаллы ВМК в виде тетраэдров, состоящих из мелких кристаллов, близких по составу к доломиту (содержание  $MgCO_3$  ~ 47%). В таблице приведен состав отдельных кристаллов, измеренный в точках 9–10.

Фиг. 7. Аморфное вещество в виде комковатых форм (магнезиальный гидрокарбонат). В таблице приведен состав отдельных кристаллов, измеренный в точках 11–13.

Фиг. 8. Таблитчатые кристаллы гидратированного карбоната магния (гидромагнезита или несквегонита), образовавшиеся на минерализованной био пленке. В таблице приведен состав отдельного кристалла, измеренный в точке 14.

## Microbialites of the Saline Alkaline Lake Los Cisnes (Big Island of the Land of Fire, Chile)

O. S. Samylina<sup>1, 2</sup>, L. V. Zaitseva<sup>2</sup>, D. S. Grouzdev<sup>3</sup>, E. O. Patutina<sup>4</sup>, A. A. Prokin<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Winogradsky Institute of Microbiology, Research Center of Biotechnology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117312 Russia

<sup>2</sup>Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

<sup>3</sup>SciBear OU, Tallin, 10115 Estonia

<sup>4</sup>The Core Facility "Bioengineering", Research Center of Biotechnology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117312 Russia

<sup>5</sup>Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, 152742 Russia

Modern microbialites formed in saline alkaline and soda lakes are of interest as model systems for studying geobiological interactions in the Precambrian, when such geochemical settings were widespread. This work describes the structure and mineral composition of microbialites from the saline alkaline lake Los Cisnes (Big Island of the Land of Fire, Chile), and also characterizes the biodiversity of microorganisms involved in their formation. The microbialites consist mainly of carbonate minerals, of which monohydrocalcite is of particular interest. It was shown that the formation of microbialites occurs under alkaline conditions in the presence of taxonomically and functionally diverse microorganisms and in direct contact with exopolysaccharides produced by the microbial community.

**Keywords:** saline alkaline lake, modern microbialites, monohydrocalcite, magnesium calcites, microbial community, exopolysaccharides (EPS)

---

---

ВОПРОСЫ  
НОМЕНКЛАТУРЫ

---

---

**НОАРЕРОГА NOM. NOV. – НОВОЕ ЗАМЕЩАЮЩЕЕ НАЗВАНИЕ  
ДЛЯ РОДА ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ РОСТРОКОНХОВ**

© 2022 г. А. В. Мазаев\*

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

\*e-mail: mazaev.av@mail.ru

Поступила в редакцию 11.01.2022 г.

После доработки 19.01.2022 г.

Принята к публикации 19.01.2022 г.

DOI: 10.31857/S0031031X22040067

Р. Хоар с соавт. (Hoare et al., 2002) установили новый род ростроконхов Охургога из пенсильвания США. Ранее это название было предложено для прямокрылых насекомых семейства кузнечиковых (Tettigoniidae) (Stål, 1873). В соответствии со ст. 60.3 МКМЗ (The International ..., 1999; Международный ..., 2000) преоккупированное название предлагается заменить на новое родовое название – Ноагерога *Mapes* in Mazaev, nom. nov. (типовой вид *Conocardium parrishi* Worthen, 1980, пенсильваний, миссурий, около Канзас Сити, штат Миссури). Замещающее название рода было предложено Р. Мэйпсом в память палеонтолога и профессора Ун-та Боулинг Грин, Огайо, Ричарда Хоара (личная переписка автора, 2018 г.).

Выражаю искреннюю благодарность С.В. Николаевой (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН), сообщившей мне о возникшей омонимии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2000. 221 с.

Hoare R.D., Mapes R.H., Yancey T.E. Structure, taxonomy, and epifauna of Pennsylvanian rostroconchs (Mollusca) // J. Paleontol. 2002. V. 76. № spec. 58. P. 1–30.

Stål C. Orthoptera nova descripsit // Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akad. Förhandl. 1873. V. 30. № 4. P. 39–53.

The International Code of Zoological Nomenclature. L.: The International Trust for Zoological Nomenclature, 1999, 4th ed.

ВОПРОСЫ  
НОМЕНКЛАТУРЫ

УДК 568.15:[551.762.3+551.763]

ПРОБЛЕМА НАИМЕНОВАНИЙ СЕМЕЙСТВ ПОЗДНЕЮРСКИХ  
И МЕЛОВЫХ ИХТИОЗАВРОВ© 2022 г. Н. Г. Зверьков<sup>a, b, \*</sup><sup>a</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия<sup>b</sup>Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

\*e-mail: zverkovnik@mail.ru

Поступила в редакцию 19.01.2021 г.

После доработки 26.01.2021 г.

Принята к публикации 26.01.2021 г.

Приводятся ревизованные характеристики семейств Ophthalmosauridae Baur, 1887 и Platypterygiidae Bardet, 1995. Эти семейства объединяются в группу Ophthalmosauria Motani, 1999. Названия Undorosauridae Efimov, 1999 и Brachypterygiidae Cortes, Maxwell et Larsson, 2021 являются младшими синонимами Platypterygiidae Bardet, 1995. Для клад Ophthalmosauria, Ophthalmosauridae и Platypterygiidae приводятся филогенетические определения в соответствии с кодексом филогенетической номенклатуры.

*Ключевые слова:* ихтиозавры, филогенетическая номенклатура, Brachypterygiidae, Ophthalmosauria, Ophthalmosauridae, Platypterygiidae, Undorosauridae

DOI: 10.31857/S0031031X22040146

До недавнего времени все известные таксоны средне- позднеюрских и меловых ихтиозавров, за исключением единственной реликтовой формы *Malawania anachronus* из готерива–баррема Ирака (Fischer et al., 2013), было принято относить к семейству Ophthalmosauridae. Новое исследование Д. Кортес с соавт. (Cortes et al., 2021) ставит под сомнение такую концепцию: эти авторы выделили новое семейство Brachypterygiidae Cortes, Maxwell et Larsson, 2021 в составе группы без ранга Ophthalmosauria Motani, 1999, а часть таксонов, ранее считавшихся офтальмосавриями (*Nannopterygius saveljeviensis*, *Athabascasaurus bitumineus* и *Thalassodraco etchesi*), исключили из состава данной группы по результатам своего филогенетического анализа. Эти предложения частично нарушают правила и рекомендации МКЗН (International ..., 1999), что привело к необходимости написания данного комментария.

Большинством современных исследователей семейство Ophthalmosauridae Baur, 1887 понимается как: “последний общий предок Brachypterygius extremus и Ophthalmosaurus icenicus и все его потомки” (Motani, 1999, с. 484, перевод автора; McGowan, Motani, 2003; Ji et al., 2016). Это определение было впервые предложено Р. Мотани для клады, названной им Ophthalmosauria,

которую он посчитал соответствующей семейству Ophthalmosauridae (Motani, 1999). Однако в некоторых работах последних лет был поднят вопрос о справедливости такого соотношения (Zverkov, Efimov, 2019; Cortes et al., 2021), ведь оригинальный диагноз семейства Ophthalmosauridae по Г. Бауру: “лучевая, локтевая и третья кость сочленяются с плечевой костью, зубы рудиментарные или отсутствуют” (Baur, 1887a, с. 20, перевод автора), как и понимаемый Бауром и многими другими исследователями прошлого века объем семейства (Baur, 1887a, b; Andrews, 1910; Williston, 1925; Appleby, 1956), хорошо характеризует только одну из клад в составе группы Ophthalmosauria, которую В. Фишер с соавт. (Fischer et al., 2012) и некоторые другие исследователи рассматривают в качестве подсемейства Ophthalmosaurinae. В связи с этим в работе Н.Г. Зверькова и В.М. Ефимова (Zverkov, Efimov, 2019) было высказано предложение вернуться к изначальному пониманию семейства Ophthalmosauridae и считать его тождественным группе Ophthalmosaurinae sensu Fischer et al., 2012. При этом группу, которую обычно принято рассматривать в качестве семейства Ophthalmosauridae, было предложено рассматривать в качестве более высокоранговой группы – клады Oph-



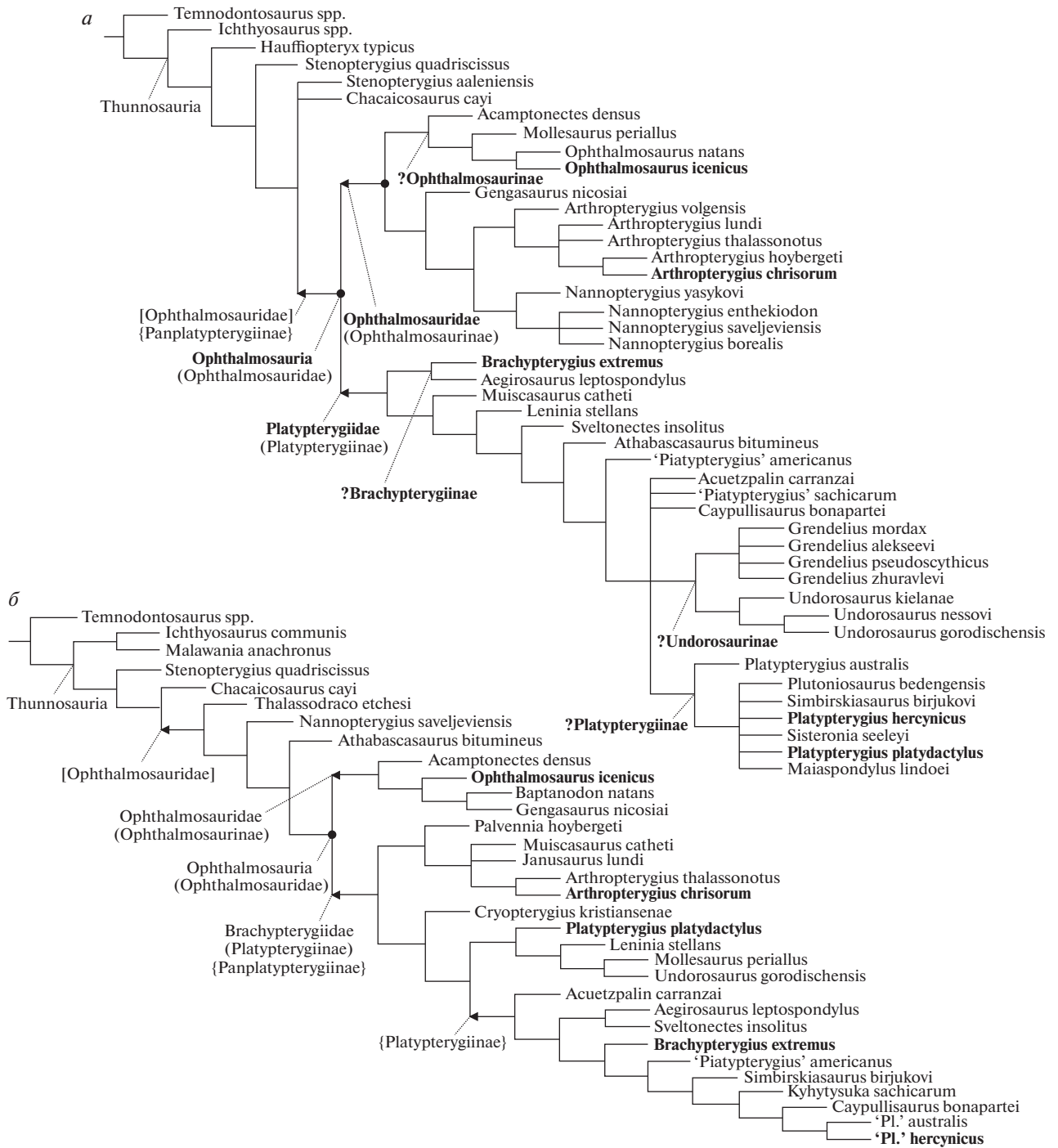
thalmosauria Motani, 1999, сохранив ее изначальное филогенетическое определение (Zverkov, Efimov, 2019). Это мнение было поддержано в работе Кортес с соавт. (Cortes et al., 2021), однако для остальных таксонов в составе группы Ophthalmosauria они предложили новое семейство – Brachypterygiidae (рис. 1, б).

Вторая группа, входящая в состав Ophthalmosauria наряду с Ophthalmosauridae, ранее рассматривалась Фишером с соавт. (Fischer et al., 2012) как подсемейство “Platypterygiinae Arkhangelsky, 2001”. Однако М.С. Архангельский впервые использовал название Platypterygiinae в 1999 г. (Архангельский, 1999) и изначальное рассматривал это подсемейство в составе семейства Undorosauridae. Работа Архангельского, которую обычно цитируют как первоисточник данного названия (Архангельский, 2001), в действительности включает в себя лишь одну фразу по поводу этой группы – “... в противоположность поздним меловым представителям подсемейства Platypterygiinae Bardet (nom. transl. Arkhangelsky, nov. ex Platypterygiidae Bardet, 1995)” – и примечание к ней: “Ранее нами (Архангельский, 1999) было ошибочно указано Platypterygiinae Arkhangelsky”. В своих дальнейших работах Архангельский указывал семейство Platypterygiidae Bardet, 1995 (Архангельский, 2008; Архангельский и др., 2008), а также отмечал, что это семейство имеет приоритет над Undorosauridae Efimov, 1999 (Архангельский, 2008). При этом, по мнению Архангельского (2008), в составе семейства Platypterygiidae возможно выделить подсемейства Platypterygiinae и Undorosaurinae.

Н. Бардэ предложила семейство Platypterygiidae [sic], дав ему краткое определение и указав состав: “Grendelius et Nannopterygius du Kimmériidgien d’Angleterre (McGowan 1976, Kirton 1983) ainsi que le genre cosmopolite Platypterygius du Crétacé, sont ici considérés comme une famille à part. Il s’agit d’ichthyosaures massifs, de grande taille, possédant des caractères dentaires et crâniens particuliers” [Grendelius и Nannopterygius из кимериджа Англии (McGowan, 1976; Kirton, 1983), а также космополитный меловой род Platypterygius рассматриваются здесь как отдельное семейство. Это массивные ихтиозавры большого размера, со специфическими характеристиками зубов и черепа] (Bardet, 1995, с. 205, перевод автора). Бардэ не дала однозначного указания на новизну семейства, по всей видимости из-за того, что название “Platypterygiidae” использовалось еще в работах Д. Расселла (Russell, 1975). Тем не менее, этот таксономический акт удовлетворяет требованиям МКЗН (International ..., 1999) к работам, опубликованным до 1999 г. (МКЗН, ст. 11 и 13). В свою очередь, в 1999 г. Ефимов, выделив род Undorosaurus и отметив,

что, по-видимому, от него происходит меловой род Platypterygius, при этом выделил семейство Undorosauridae Efimov, 1999, которое в современном филогенетическом контексте должно считаться младшим синонимом Platypterygiidae (рис. 1, а). Кортес с соавт. (Cortes et al., 2021) предлагают для клады аналогичного состава и объема семейство Brachypterygiidae, при этом опубликованные ранее названия семейств в их работе не упоминаются и не обсуждаются. Такое решение, вне всякого сомнения, противоречит МКЗН, и семейство Brachypterygiidae, так же как и Undorosauridae, следует считать младшим синонимом Platypterygiidae.

В качестве обоснования своего таксономического решения по выделению нового семейства Кортес с соавт. указывают, что статус рода Platypterygius находится под вопросом в связи с тем, что голотип и единственный известный экземпляр типового вида данного рода (*P. platydactylus* Broili, 1907) был утрачен в ходе II мировой войны и недоступен для повторного изучения (Cortes et al., 2021). Однако *P. platydactylus* был достаточно тщательно описан и изображен Ф. Бройли (Broili, 1907), чтобы обеспечить его пригодность, валидность и возможность сопоставления с другими таксонами, в связи с чем его утрата не является основанием для того, чтобы считать данный таксон *nomen dubium*. Проблемой в данной ситуации является лишь то, что Фишером с соавт. при филогенетических определениях был использован другой вид – *Platypterygius hercynicus*, голотип которого доступен для изучения (Kolb, Sander, 2009; Fischer et al., 2012). По мнению автора настоящей работы, сама по себе утрата голотипа *P. platydactylus* не является причиной для избегания вида и, тем более, рода *Platypterygius*. В случае, если в типовых местности и горизонте будет обнаружен новый экземпляр, соответствующий описанию *P. platydactylus* Broili, 1907, его можно будет рекомендовать в качестве неотипа согласно ст. 75.3.4. МКЗН (International ..., 1999). Рекомендация Кортес с соавт. по исключению родового названия *Platypterygius* из любых филогенетических определений нерациональна, поскольку в рамках кодекса филогенетической номенклатуры (ICPN; de Queiroz, Cantino, 2020) при филогенетических определениях используются таксоны видового ранга или ниже (ICPN, ст. 9 и 11), а названия родов, используемые в комбинации с ними, “интерпретируются не как название рода, а просто как название таксона, включающего в себя этот вид” (ICPN, ст. 21.2), и никоим образом не влияют на стабильность определений.



**Рис. 1.** Филогенетические связи юрских и меловых ихтиозавров согласно результатам кластических анализов Zverkov, Jacobs, 2021 (a) и Cortes et al., 2021 (б). Без скобок – названия клад как в соответствующих публикациях, в круглых скобках – наиболее распространенные названия клад (Fischer et al., 2012), в квадратных скобках – по (Moon, 2019); в фигурных – по (Fernández et al., 2021).

Ниже приводятся ревизованные диагнозы для группы Ophthalmosauria и входящих в ее состав семейств, а также их филогенетические определения.

### СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

К Л А С С REPTILIA LAURENTI, 1768

Н А Д О Т Р Я Д ICHTHYOPTERYGIA  
OWEN, 1860

О Т Р Я Д ICHTHYOSAURIA  
DE BLAINVILLE, 1835

Н А Д С Е М Е Й С Т В О ICHTHYOSAUROIDEA  
FITZINGER, 1826

(группа без ранга) Ophthalmosauria Motani, 1999

СЕМЕЙСТВО ОРПТНАЛОСАУРИДАЕ BAUR, 1887

Baptanodontidae: Marsh, 1880, с. 491; Baur, 1887b, с. 840.

Ophthalmosauridae: Baur, 1887a, с. 20; Andrews, 1910, с. 2; Williston, 1925, с. 258; Appleby, 1956, с. 444; Cortes et al., 2021, с. 990.

Ancanamuninae: Rusconi, 1942, с. 1.

Ophthalmosaurinae: Fischer et al., 2012, с. 20.

Типовой род — Ophthalmosaurus Seeley, 1874.

Д и а г н о з (по Fischer et al., 2012, с изменениями). Умеренно хорошо развитая замышелковая область основной затылочной кости, широкая и вогнутая по периферии мышелка, по крайней мере, в латеральной проекции (сильно сокращена в латеральной проекции и плохо просматривается сзади у большинства представителей Platypterygiidae); дистальная фасетка плечевой кости для лучевой кости обращена дистально, для локтевой — постеродистально (также имеет место у некоторых платиптеригиид — Undorosaurus, Maiaspondylus и у некоторых видов 'Platypterygius'; у большинства платиптеригиид фасетка лучевой кости отклонена антеродистально); крупная локтевая кость с вогнутым окостеневшим задним краем (состояние инвертировано у Arthropterygius и Nannopterygius borealis; задний край лучевой кости не окостеневший у всех представителей семейства Platypterygiidae).

Синапоморфии группы по результатам филогенетического анализа (Zverkov, Jacobs, 2021): выраженный пластинчатый латеральный выступ носовой кости над наружной ноздрей (признак 15: состояние 1; здесь и далее нумерация признаков и состояний по: Zverkov, Jacobs, 2021); обширная фасетка для стремечка на заднеушной кости (64 : 1); фасетка лучевой кости обращена дистально, локтевой — постеродистально (110 : 1); хорошо развитая фасетка плечевой кости для преаксиального дополнительного пальца (112 : 1) (инверсия у Nannopterygius enthekiodon); вогнутый и окостеневший задний край локтевой кости (116 : 1) (инверсия у Arthropterygius spp. и Nannopterygius borealis).

С о с т а в. Семь — восемь (?) родов: Ophthalmosaurus Seeley, 1874, Nannopterygius von Huene, 1922, Mollesaurus Fernández, 1999, Arthropterygius Maxwell, 2010, Acamptonectes Fischer et al., 2012; Gengasaurus Paparella et al., 2017; Catutosaurus Fernández et al., 2021; возможно, Muiscaosaurus Maxwell et al., 2016 (по: Páramo-Fonseca et al., 2021).

З а м е ч а н и я. Ввиду общепризнанной в конце XX—начале XXI вв. синонимии родов Ophthalmosaurus и Baptanodon Мотани (Motani, 1999) и М. Майш с А. Матцке (Maisch, Matzke, 2000) использовали семейство Ophthalmosauridae Baur, 1887, несмотря на приоритет Baptanodontidae Marsh, 1880 (МКЗН, ст. 40). За последующие двадцать лет исследований название Ophthalmosauridae уже настолько прочно вошло в употребление, что восстановить историческую справедливость не представляется возможным (МКЗН, ст. 23.9.1.).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний отдел юрской системы — нижний отдел меловой системы; байосский — аптский (?альбский) ярус; повсеместно.

### СЕМЕЙСТВО ПЛАТИПТЕРИГИИДАЕ BARDET, 1995

Platypterygiidae [*sic*]: Bardet, 1995, с. 221.

Platypterygiidae: Архангельский, 2008, с. 249.

Undorosauridae: Ефимов, 1999, с. 51; Архангельский, 1999, с. 30.

Platypterygiinae: Fischer et al., 2012, с. 20.

Brachypterygiidae: Cortes et al., 2021, с. 991.

Типовой род — Platypterygius von Huene, 1922.

Д и а г н о з. Диагноз группы сформулировать сложно из-за инверсий всех синапоморфий клады в ее некоторых группах. Ни один из предложенных ранее диагнозов (Bardet, 1995; Архангельский, 2008; Fischer et al., 2012) не может быть применен при нынешнем понимании объема группы. По результатам филогенетического анализа (Zverkov, Jacobs, 2021), синапоморфиями группы являются: плотно расположенные элементы в конечностях (признак 124: состояние 1) (инверсия у некоторых видов Undorosaurus и Grendelius); полностью сросшиеся лобковая и седалищная кости (126 : 2) (инверсия у Undorosaurus); стержневидный ишиопубис (127 : 1) (инверсия у Undorosaurus); хорошо развитый постаксиальный пятый палец в задней конечности (134 : 1).

С о с т а в. 17 родов: Brachypterygius von Huene, 1922, Platypterygius von Huene, 1922 (s. l.), Grendelius McGowan, 1976, Simbirskiasaurus Otschev et Efimov, 1985, Plutoniosaurus Efimov, 1997, Caypullisaurus Fernández, 1997; Pervushovisaurus Arkhangel'sky, 1999; Undorosaurus Efimov, 1999; Aegiro-

saurus Bardet et Fernández, 2000; Maiaspondylus Maxwell et Caldwell, 2006; ?Athabascasaurus Druckenmiller et Maxwell, 2010; Sveltonectes Fischer et al., 2011; ?Leninia Fischer et al., 2014a; Sisteronia Fischer et al., 2014b; Acuetzpalin Barrientos-Lara et Alvarado-Ortega, 2020; Parrasaurus Barrientos-Lara et Alvarado-Ortega, 2021; Kyhytysuka Cortes, Maxwell et Larsson, 2021.

**Замечания.** Таксоны группы семейства Undorosauridae Efimov, 1999 и Brachypterygiidae Cortes, Maxwell et Larsson, 2021 остаются пригодными для групп в составе семейства Platypterygiidae, если таковые будут выявлены. Например, для подсемейств Undorosaurinae [как уже было предложено Архангельским (2008)] и Brachypterygiinae (либо для триб Undorosaurini и Brachypterygiini), соответственно, включающих в себя таксоны более родственные Undorosaurus gorodischensis (либо Brachypterygius extremus, для Brachypterygiinae/Brachypterygiini), чем Platypterygius platydactylus (рис. 1, а).

**Распространение.** Верхний отдел юрской системы — верхний отдел меловой системы; кимериджский—сеноманский ярусы повсеместно.

## ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ НОМЕНКЛАТУРА

Входящая в широкое употребление в настоящее время практика использования филогенетической номенклатуры требует приведения филогенетических определений для таксонов группы семейства, принимаемых выше в рамках линнеевской номенклатуры. В соответствии с положениями ICPN (ICPN, ст. 7.1, 7.2; de Queiroz, Cantino, 2020) все ныне существующие названия клад ихтиозавров не являются установленными (“пригодными” в терминологии МКЗН). По ICPN запись о кладе должна включать в себя ряд рубрик (название клады, регистрационный номер в базе RegNum, филогенетическое определение, референсная филогения, состав, синонимика и комментарии/замечания), которые приводятся здесь отдельно ниже. Символы при сокращенных филогенетических определениях используются, согласно рекомендациям из замечаний 9.4.1 и 11.12.1 ICPN (de Queiroz, Cantino, 2020).

*Ophthalmosauria* Motani, 1999 (конвертированное название клады)

**Регистрационный номер в RegNum:** 795

**Филогенетическое определение** (по: Motani, 1999). Наименьшая клада, включающая в себя *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874 и *Brachypterygius extremus* (Boulenger, 1904). Сокращенное определение: min ∇ (*Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874 & *Brachypterygius extremus* (Boulenger, 1904)).

**Референсная филогения.** Рисунок 23А в: Zverkov, Jacobs, 2021. Дополнительно: Moon, 2019, рис. 4; Campos et al., 2021, рис. 7; Barrientos-Lara, Alvarado-Ortega, 2021, рис. 8.

**Диагноз** (по: Motani, 1999). Замышелковая область основной затылочной кости редуцирована; угловая кость значительно выражена в латеральной проекции и заходит вперед так же далеко, как надугловая кость; перед лучевой костью присутствует дополнительный преаксиальный элемент эпиподия, от которого дистально отходит палец.

В дополнение к оригинальному диагнозу, по результатам филогенетического анализа (Zverkov, Jacobs, 2021) группу характеризуют следующие синапоморфии: выраженный нисходящий ноздревой отросток носовой кости (признак 13: состояние 1); отсутствие наружного контакта лобной и предлобной костей (29 : 0); антеромедиальный вырост надвисочной кости (32 : 1); отсутствие заднего “полкообразного” фланга теменной кости (37 : 1); редуцированная замышелковая область основной затылочной кости (51 : 1); редукция переднего кольшквидного выроста основной затылочной кости (54 : 1); хорошо выраженная при виде сбоку угловая кость, составляющая половину или больше высоты задней части челюсти (83 : 1); пластинчатый дорсальный гребень плечевой кости (106 : 1); проксимальный и дистальный концы плечевой кости почти равные по ширине при виде сверху (108 : 1); отсутствие вырезов на элементах, расположенных по переднему краю конечности (118 : 1); наличие пре- и постаксиальных дополнительных пальцев в передних конечностях (119 : 1; 120 : 1); исходно “широкоплавниковый” тип строения передней конечности с дистальным контактом ульнаре и пятой метакарпалии (121 : 1); бедренная кость с хорошо развитым пластинчатым вентральным гребнем (128 : 1).

**Состав.** Клады *Ophthalmosauridae* Baur, 1887 и *Platypterygiidae* Bardet, 1995.

**Филогенетические синонимы.** *Ophthalmosauridae sensu* Maisch et Matzke, 2000; McGowan et Motani, 2003; Fischer et al., 2012; Moon, 2019; ?*Panplatypterygiinae* Fernández et al., 2021.

**Замечания.** Группа *Ophthalmosauria* была предложена Мотани (Motani, 1999) как клада, которая должна соответствовать семейству *Ophthalmosauridae*. В качестве семейства *Ophthalmosauridae* группу данного объема стали рассматривать, начиная с работ Майша и Матцке (Maisch, Matzke, 2000, с. 98, 100). Эту точку зрения своего рода “узаконили” К. Макгоуэн и Р. Мотани в своей монографии по ихтиозаврам, ставшей руководством для большинства исследователей группы (McGowan, Motani, 2003). Однако понимание объема семейства *Ophthalmosauridae* в ранних ра-

ботах (Baur, 1887a; Andrews, 1910; Williston, 1925; Appleby, 1956) существенно отличается от преобладающего в современных работах понимания его объема, когда в состав этого семейства включают почти все средне–позднеюрские и меловые роды ихтиозавров. По этой причине в данной работе клада *Ophthalmosauria* понимается как группа рангом выше семейства, тогда как семейство *Ophthalmosauridae* принимается в объеме, близком к его первоначальному определению.

Немного другой вариант определения семейства *Ophthalmosauridae* (*sensu lato*, *Ophthalmosauria* в контексте данной работы) был предложен Фишером с соавт.: “последний общий предок *Arthropterygius chrisorum* и *Ophthalmosaurus icenicus* плюс все его потомки” (Fischer et al., 2011, с. 1020; перевод автора). Это определение было предложено, чтобы учесть род *Arthropterygius* в составе *Ophthalmosauridae*, который по результатам их анализа был сестринской группой ко всем остальным “офтальмосауридам” и, таким образом, не учитывался в предыдущем варианте филогенетического определения группы. В контексте данной работы (рис. 1, *a*) это филогенетическое определение соответствует семейству *Ophthalmosauridae sensu stricto*. Последний вариант определения для рассматриваемой группы был предложен Б. Мунном: “все таксоны более близкие к *Ophthalmosaurus icenicus* и *Platypterygius hercynicus*, чем к *Stenopterygius aalenensis* и *Chacaicosaurus cayi*” (Moon, 2019, с. 149; перевод автора). Это определение имеет значение в свете результатов некоторых филогенетических анализов (Fischer et al., 2016, рис. 1a; Zverkov, Efimov, 2019, рис. 18; Cortes et al., 2021, рис. 8A; Fernández et al., 2021, рис. 6A), по которым некоторые таксоны офтальмосаурий попадают за пределы крупных клад как более базальные формы и в связи с этим исключаются некоторыми авторами из состава группы при ее определении по минимальной кладе (Cortes et al., 2021). Клада *Panplatypterygiinae* Fernández et al., 2021 по своему филогенетическому определению “включающая всех офтальмосаурид более родственных *Arthropterygius chrisorum* и *Platypterygius hercynicus*, чем *Ophthalmosaurus icenicus*”, также, вероятней всего, соответствует группе *Ophthalmosauria*, поскольку согласно результатам филогенетических анализов автора настоящей работы (Zverkov, Grigoriev, 2020; Zverkov, Jacobs, 2021), не существует ни одного таксона офтальмосаурий за пределами группы, включающей в себя последнего общего предка *Arthropterygius chrisorum* и *Platypterygius hercynicus* и всех его потомков, а *Ophthalmosaurus icenicus* тоже находится внутри этой группы (рис. 1, *a*). Также стоит отметить, что приставка “Pan-” использованная М. Фернандес с соавт. (Fernández et al., 2021) в на-

звании новой клады, рекомендована к использованию в названиях только тотальных групп (ICPN, ст. 10.3–10.7), т.е. групп, обязательно включающих в себя кроновые (ныне живущие) таксоны (ICPN, ст. 10.4). В связи с этим выделение в составе ихтиозавров клады, содержащей в своем названии данную приставку, следует считать неудачным решением.

*Ophthalmosauridae* Baur, 1887 (конвертированное название клады)

**Регистрационный номер в RegNum:** 796

**Филогенетическое определение** (по: Fischer et al., 2012). Наибольшая клада, содержащая *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874, но не *Platypterygius hercynicus* Kuhn, 1946. Определение максимальной клады; по ветви. Сокращенное определение:  $\max \nabla$  (*Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874 ~ *Platypterygius hercynicus* Kuhn, 1946).

**Референсная филогения.** Рисунок 23A в: Zverkov, Jacobs, 2021. Дополнительно: Fischer et al., 2016, рис. 1a; Barrientos-Lara, Alvarado-Ortega, 2021, рис. 8.

**Состав.** См. аналогичную рубрику в характеристике одноименного семейства выше.

**Синонимы.** *Ophthalmosaurinae* Fischer, Maisch, Naish, Kosma, Liston, Joger, Krüger, Fritz, Pardo Pérez, Tainsh et Appleby, 2012.

**Комментарии.** Приведенные в данной работе диагноз и филогенетическое определение Фишер с соавт. изначально давали для подсемейства *Ophthalmosaurinae* (Fischer et al., 2012). Несмотря на то, что для клады данного объема в большинстве работ последних лет используется именно название “*Ophthalmosaurinae*”, в данной работе предпочтение отдано названию “*Ophthalmosauridae*” для дальнейшего соответствия понимания группы в рамках как традиционной, так и филогенетической номенклатуры. Филогенетическое определение Фишера и др. для *Ophthalmosauridae*: “последний общий предок *Arthropterygius chrisorum* и *Ophthalmosaurus icenicus* плюс все его потомки” (Fischer et al., 2011, с. 1020) также хорошо согласуется с пониманием объема семейства (рис. 1, *a*) и может использоваться в качестве альтернативного, если не приоритетного, как первое опубликованное. Филогенетические определения Кортес с соавт. для *Ophthalmosauridae* “все таксоны, более родственные *Ophthalmosaurus icenicus*, чем *Brachypterygius extremus*” (Cortes et al., 2021, с. 990) можно рассматривать как альтернативное, но приоритет имеют определения, сформулированные Фишером и др. (Fischer et al., 2011, 2012).



Platypterygiidae Bardet, 1995 (конвертированное название клады)

**Регистрационный номер в RegNum:** 797

**Филогенетическое определение** (по: Fischer et al., 2012). Наибольшая клада, содержащая *Platypterygius hercynicus* Kuhn, 1946, но не *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874. Определение максимальной клады; по ветви. Сокращенное определение:  $\max \nabla$  (*Platypterygius hercynicus* Kuhn, 1946 ~ *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874).

**Референсная филогения.** Рисунок 23А в: Zverkov, Jacobs, 2021. Дополнительно: Fischer et al., 2016, рис. 1a; Barrientos-Lara, Alvarado-Ortega, 2021, рис. 8.

**Состав.** См. аналогичную рубрику в характеристике одноименного семейства выше.

**Синонимы.** *Platypterygiinae* Fischer et al., 2012. Данное название используется для клады рассматриваемого объема в большинстве работ по офтальмосавриям, опубликованных в период с 2012 по 2021 гг. *Brachypterygiidae* Cortes, Maxwell et Larson, 2021 также является синонимом рассматриваемой группы.

**Комментарии.** Приведенные в данной работе диагноз и филогенетическое определение Фишер с соавт. изначально давали для подсемейства *Platypterygiinae* (Fischer et al., 2012), поэтому кладу с аналогичным составом (или близким к нему) в большинстве работ последних лет называют “*Platypterygiinae*” (Fischer et al., 2016; Jacobs, Martill, 2020; Campos et al., 2021; Barrientos-Lara, Alvarado-Ortega, 2021; Fernández et al., 2021). В данной работе отдается предпочтение названию “*Platypterygiidae*” для соответствия пониманию группы в рамках как традиционной, так и филогенетической номенклатуры. Филогенетические определения Кортес с соавт. для *Brachypterygiidae* “все таксоны, более родственные *Brachypterygius extremus*, чем *Ophthalmosaurus icenicus*” (Cortes et al., 2021, с. 991) и Фернандес с соавт. “все офтальмосавриды, более родственные *Sveltonectes insolitus* и *Platypterygius hercynicus*, чем *Arthropterygius chrisorum*, либо *Undorosaurus gorodischensis*” (Fernández et al., 2021, с. 10) являются альтернативными и не приоритетными. Определение Фернандес с соавт. (Fernández et al., 2021) не применимо в рамках филогении Н.Г. Зверькова и М. Джейкобс (Zverkov, Jacobs, 2021; рис. 1, a). Стоит также отметить, что для обеспечения стабильности номенклатуры следовало бы изменить филогенетические определения Фишера и др. (Fischer et al., 2012), используя вместо *P. hercynicus* типовой вид рода *Platypterygius* – *P. platyductylus*, однако автор настоящей работы воздерживается от этого шага.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архангельский М.С.* Об эволюции скелета передних ластов ихтиозавров и филогении группы // Вопросы палеонтологии и стратиграфии. Нов. сер. Саратов, 1999. Вып. 2. С. 20–37.
- Архангельский М.С.* О новом представителе ихтиозавров рода *Otschevia* из волжского яруса Ульяновского Поволжья // Палеонтол. журн. 2001. № 6. С. 66–71.
- Архангельский М.С.* Подкласс *Ichthyopterygia* // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Ч. 1 / Ред. М.Ф. Ивахненко, Е.Н. Курочкин. М.: ГЕОС, 2008. С. 244–262.
- Архангельский М.С., Аверьянов А.О., Первушов Е.М. и др.* Об остатках ихтиозавра из мела Воронежской области // Палеонтол. журн. 2008. № 3. С. 65–69.
- Ефимов В.М.* Новый род ихтиозавров из нижнего мела Ульяновского Поволжья // Палеонтол. журн. 1997. № 4. С. 77–82.
- Очев В.Г., Ефимов В.М.* Новый род ихтиозавров из Ульяновского Поволжья // Палеонтол. журн. 1985. № 4. С. 76–80.
- Andrews C.W.* A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay. Part 1. L.: Brit. Museum (Natur. Hist.), 1910. 205 p.
- Appleby R.M.* The osteology and taxonomy of the fossil reptile *Ophthalmosaurus* // Proc. Zool. Soc. London. 1956. V. 126. P. 403–447.
- Bardet N.* Evolution et extinction des reptiles marins au cours du Mésozoïque // Palaeovertebrata. 1995. V. 24. P. 177–283.
- Bardet N., Fernández M.* A new ichthyosaur from the Upper Jurassic lithographic limestones of Bavaria // J. Paleontol. 2000. V. 74. P. 503–511.
- Barrientos-Lara J.I., Alvarado-Ortega J.* A new *Ophthalmosauridae* (Ichthyosauria) from the Upper Jurassic of Durango, North Mexico // J. South Amer. Earth Sci. 2020. V. 98: 102456.
- Barrientos-Lara J.I., Alvarado-Ortega J.* A new Tithonian ophthalmosaurid ichthyosaur from Coahuila in northeastern Mexico // Alcheringa. 2021. V. 45. Iss. 2. P. 203–216.
- Baur G.* Über den Ursprung der Extremitäten der *Ichthyopterygia* // Jb. und Mitt. Oberrhein. geol. Ver. 1887a. Bd 20. S. 17–20.
- Baur G.* On the morphology and origin of the *Ichthyopterygia* // Amer. Naturalist. 1887b. V. 21. P. 837–840.
- Broili F.* Ein neuer *Ichthyosaurus* aus der norddeutschen Kreide // Palaeontogr. 1907. Bd 54. S. 139–152.
- Campos L., Fernández M.S., Herrera Y., Garrido A.* Morphological disparity in the evolution of the ophthalmosaurid forefin: new clues from the Upper Jurassic of Argentina // Papers in Palaeontol. 2021. V. 7. P. 1995–2020.
- Cortés D., Maxwell E.E., Larsson H.C.E.* Re-appearance of hypercarnivore ichthyosaurs in the Cretaceous with differentiated dentition: revision of ‘*Platypterygius*’ *sachicarium* (Reptilia: Ichthyosauria, *Ophthalmosauridae*) from Colombia // J. Syst. Palaeontol. 2021. V. 19. № 14. P. 969–1002.

- de Queiroz K., Cantino P.D.* International Code of Phylogenetic Nomenclature (PhyloCode). Boca Raton: CRC Press, 2020.
- Druckenmiller P.S., Maxwell E.E.* A new Lower Cretaceous (lower Albian) ichthyosaur genus from the Clearwater Formation, Alberta, Canada // *Can. J. Earth Sci.* 2010. V. 47. P. 1037–1053.
- Fernández M.S.* A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquén Basin, Northwestern Patagonia, Argentina // *J. Paleontol.* 1997. V. 71. № 3. P. 479–484.
- Fernández M.S.* A new ichthyosaur from the Los Molles Formation (Early Bajocian), Neuquen Basin, Argentina // *J. Paleontol.* 1999. V. 73. № 4. P. 677–681.
- Fernández M.S., Campos L., Maxwell E.E., Garrido A.C.* *Catutosaurus gasparinae*, gen. et sp. nov. (Ichthyosauria, Thunnosauria) of the Upper Jurassic of Patagonia and the evolution of the ophthalmosaurids // *J. Vertebr. Paleontol.* 2021. V. 41. № 1.  
<https://doi.org/10.1080/02724634.2021.1922427>
- Fischer V., Appleby R.M., Naish D. et al.* A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs // *Biol. Letters.* 2013. V. 98. № 4. P. 20130021.
- Fischer V., Arkhangelsky M.S., Uspensky G.N. et al.* A new Lower Cretaceous ichthyosaur from Russia reveals skull shape conservatism within Ophthalmosaurinae // *Geol. Mag.* 2014a. V. 151. № 1. P. 60–70.
- Fischer V., Bardet N., Benson R.B.J. et al.* Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility // *Nature Commun.* 2016. V. 7. P. 10825.
- Fischer V., Bardet N., Guiomar M., Godefroit P.* High diversity in Cretaceous ichthyosaurs from Europe prior to their extinction // *PLoS ONE.* 2014b. V. 9. № 1. e84709.
- Fischer V., Maisch M.W., Naish D. et al.* New ophthalmosaurid ichthyosaurs from the European Lower Cretaceous demonstrate extensive ichthyosaur survival across the Jurassic–Cretaceous boundary // *PLoS ONE.* 2012. V. 7. № 1.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029234>
- Fischer V., Masure E., Arkhangelsky M.S., Godefroit P.* A new Barremian (Early Cretaceous) ichthyosaur from western Russia // *J. Vertebr. Paleontol.* 2011. V. 31. № 5. P. 1010–1025.
- Huene F. von.* Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1922. 114 s.
- International Code of Zoological Nomenclature. 4th ed. L.: Intern. Trust for Zool. Nomenclature, 1999.
- Jacobs M.L., Martill D.M.* A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Upper Jurassic (Early Tithonian) Kimmeridge Clay of Dorset, UK, with implications for Late Jurassic ichthyosaur diversity // *PLoS ONE.* 2020. V. 15. № 12. P. e0241700.
- Ji C., Jiang D.-Y., Motani R. et al.* Phylogeny of the Ichthyopterygia incorporating recent discoveries from South China // *J. Vertebr. Paleontol.* 2016. V. 36. P. e1025956.
- Kirton A.M.* A review of British Upper Jurassic ichthyosaurs. PhD thesis. Univ. of Newcastle-upon-Tyne, 1983. 239 p.
- Kolb C., Sander P.M.* Redescription of the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* (Kuhn 1946) from the Lower Cretaceous of Salzgitter (Lower Saxony, Germany) // *Palaeontogr. Abt. A.* 2009. V. 288. № 4–6. P. 151–192.
- Maisch M.W., Matzke A.T.* The Ichthyosauria // *Stuttgarter Beitr. zur Naturkunde. Ser. B.* 2000. V. 298. 159 p.
- Marsh O.C.* Note on *Sauranodon* // *Amer. J. Sci.* 1880b. V. 19. P. 491.
- Maxwell E.E.* Generic reassignment of an ichthyosaur from the Queen Elizabeth Islands, Northwest Territories, Canada // *J. Vertebr. Paleontol.* 2010. V. 2. № 30. P. 403–415.
- Maxwell E., Caldwell M.W.* A new genus of ichthyosaur from the Lower Cretaceous of Western Canada // *Palaeontology.* 2006. V. 49. P. 1043–1052.
- Maxwell E.E., Dick D., Padilla S., Parra M.L.* A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Early Cretaceous of Colombia // *Papers in Palaeontol.* 2016. V. 2. P. 59–70.
- McGowan C.* The description and phenetic relationships of a new ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England // *Can. J. Earth Sci.* 1976. V. 13. P. 668–683.
- McGowan C., Motani R.* Handbook of Paleoherpetology / Ed. H.-D. Sues. München: Verl. Dr. F. Pfeil, 2003. 178 p.
- Moon B.C.* A new phylogeny of ichthyosaurs (Reptilia: Diapsida) // *J. Syst. Palaeontol.* 2019. V. 17. № 2. P. 129–155.
- Motani R.* Phylogeny of the Ichthyopterygia // *J. Vertebr. Paleontol.* 1999a. V. 19. P. 473–496.
- Paparella I., Maxwell E.E., Cipriani A. et al.* The first ophthalmosaurid ichthyosaur from the Upper Jurassic of the Umbrian-Marchean Apennines (Marche, Central Italy) // *Geol. Mag.* 2017. V. 154. № 4. P. 837–858.
- Páramo-Fonseca M.E., García-Guerrero J., Benavides-Cabra C.D. et al.* A benchmark specimen of *Muiscaosaurus catheti* from the Upper Aptian of Villa de Leiva, Colombia: New anatomical features and phylogenetic implications // *Cret. Res.* 2021. V. 119. 104685.  
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104685>
- Rusconi C.* Nuevo género de ictiosaurio argentino // *Bol. Paleontol. Buenos Aires.* 1942. V. 13. P. 1–2.
- Russell D.A.* Reptilian diversity and the Cretaceous-Tertiary transition in North America // *Geol. Assoc. Canada Spec. Pap.* 1975. № 13. P. 119–136.
- Seeley H.G.* On the pectoral arch and fore limb of *Ophthalmosaurus*, a new ichthyosaurian genus from the Oxford Clay // *Quart. J. Geol. Soc.* 1874. V. 30. P. 696–707.
- Williston S.W.* The Osteology of the Reptiles. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1925. 300 p.
- Zverkov N.G., Efimov V.M.* Revision of *Undorosaurus*, a mysterious Late Jurassic ichthyosaur of the Boreal Realm // *J. Syst. Palaeontol.* 2019. V. 17. № 14. P. 1183–1213.
- Zverkov N.G., Grigoriev D.V.* An unrevealed lineage of platypterygiines (Ichthyosauria) with peculiar forefin structure and semiglobal distribution in the mid-Cretaceous (Albian–Cenomanian) // *Cret. Res.* 2020. V. 115. 104550.  
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104550>
- Zverkov N.G., Jacobs M.L.* Revision of *Nannopterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae): reappraisal of the ‘inaccessible’ holotype resolves a taxonomic tangle and reveals an obscure ophthalmosaurid lineage with a wide distribution // *Zool. J. Linn. Soc.* 2021. V. 191. № 1. P. 228–275.

## A Problem of Naming of the Families of Late Jurassic and Cretaceous Ichthyosaurs

N. G. Zverkov<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

<sup>2</sup>*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

Revised definitions of the families Ophthalmosauridae Baur, 1887 and Platypterygiidae Bardet, 1995 are provided. These families are combined into a group Ophthalmosauria Motani, 1999. The families Undorosauridae Efimov, 1999 and Brachypterygiidae Cortes, Maxwell et Larsson 2021 are junior synonyms of Platypterygiidae Bardet, 1995. Phylogenetic entries for the clades Ophthalmosauria, Ophthalmosauridae and Platypterygiidae are provided in accordance with the International Code of Phylogenetic Nomenclature.

*Keywords:* Brachypterygiidae, Ichthyosauria, Ophthalmosauria, Ophthalmosauridae, Phylogenetic nomenclature, Platypterygiidae, Undorosauridae